

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**  
**Ústav pro životní prostředí**

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí

Studijní obor: Ochrana životního prostředí



**Bc. Jana Slovákova**

*Tvorba teplotních chomáčů jako součást termoregulace lesních mravenců*

*Wood ant thermoregulation heat cluster formation*

Diplomová práce

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

Praha, 2018

**Prohlášení:**

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

V Praze, 16. 8. 2018

Jana Slovákova

**Poděkování:**

Ráda bych poděkovala prof. Mgr. Ing. Janu Frouzovi, CSc. za trpělivost při vedení této práce a cenné rady. Dále děkuji Mgr. Peteru Chanasovi, který k výzkumu poskytl svá nasbíraná data. Poděkování za nekonečnou podporu a trpělivost patří i mé rodině a nejbližším přátelům.

## **Abstrakt**

Tato práce se zabývá tvorbou teplotních chomáčů u mravenců rodu *Formica* a jejich významem pro termoregulaci. Pro zhodnocení tohoto významu byla použita data z dataloggerů, která poskytovala informace o teplotě uvnitř hnízda i teplotě okolního vzduchu pro období od 2. 4. do 4. 6. 2016 a dále snímky, které zachycovaly povrch mraveniště ve stejném období. Výsledky ukazují, že četnost výskytu a velikost chomáčů je do značné míry řízena vnitřní teplotou hnízda. Závislost výskytu chomáčů na teplotě není lineární, ale má spíše charakter skokových změn v četnostech výskytu pro různé teplotní hranice. V intervalu teplot 0 – 7°C četnost výskytu chomáčů prudce roste a dosahuje maxima při horní hranici tohoto intervalu, od teploty 7°C do 21°C je již četnost výskytu výrazně nižší, avšak relativně konstantní a při teplotě nad 21°C dochází ke strmému poklesu četnosti. Výskyt chomáčů je signifikantně determinován i klimatickými vlivy a insolací, přičemž měřená data ukazují, že po srážkové události je průměrná velikost chomáče signifikantně větší v porovnání s analogickými dny bez srážkové události.

**Klíčová slova:** *Formica polyctena*, termoregulace, hnízda, teplota, ekologie

## **Abstract**

This study focuses on the influence of ant clusters on nest thermoregulation. The significance of this influence has been measured using temperature information from dataloggers about inner nest as well as ambient air temperature during the period from April 4 to June 4, 2016 and images capturing the ant mound surface for the same period. The results show that the ant clusters incidence rate and the size of the clusters are significantly affected by the inner temperature of the nest. The dependence of the cluster occurrence on the inner temperature is not linear but rather has the character of steep drops at defined temperature thresholds. In the temperature range of 0 - 7°C cluster occurrence significantly increases and reaches the occurrence peak at the upper limit of this interval, from 7°C to 21°C the cluster occurrence rate is significantly lower but relatively constant and at the temperature above 21°C there is a steep decrease. The occurrence of clusters is also significantly determined by climatic influences and insolation, with the measured data showing that after a precipitation or snowfall, the average cluster size is significantly larger compared to similar days without a precipitation or snowfall recorded.

Keywords: *Formica polyctena*, thermoregulation, nest, temperature, ecology

## Obsah:

|       |  |    |
|-------|--|----|
| 1     | Úvod.....  | 8  |
| 2     | Literární přehled.....   | 12 |
| 2.1   | Lesní mravenci.....  | 12 |
| 2.2   | Význam teploty pro ektotermní organismy .....  | 13 |
| 2.3   | Termoregulace sociálního hmyzu .....   | 15 |
| 2.3.1 | Pasivní termoregulační mechanismy .....  | 16 |
| 2.3.2 | Aktivní termoregulační mechanismy .....  | 17 |
| 2.4   | Způsob termoregulace mravenců.....   | 19 |
| 2.5   | Termoregulace mravenců rodu <i>Formica</i> a tvorba teplotních chomáčů .....                   | 22 |
| 3     | Metodika.....  | 27 |
| 3.1   | Lokalita .....   | 27 |
| 3.2   | Snímkování mravenčích hnízd.....   | 28 |
| 3.3   | Měření teploty hnízda .....  | 29 |
| 3.4   | Analýza snímků .....   | 30 |
| 3.4.1 | Výskyt chomáče .....   | 30 |
| 3.4.2 | Denní četnost výskytu chomáče.....   | 30 |
| 3.4.3 | Velikost chomáče .....   | 30 |
| 3.4.4 | Hustota chomáče .....  | 32 |
| 3.4.5 | Sluneční intenzita.....  | 33 |
| 3.4.6 | Srážky.....  | 34 |
| 3.5   | Statistická analýza.....   | 35 |
| 4     | Výsledky.....  | 38 |
| 4.1   | Vztah mezi jednotlivými sledovanými vlastnostmi chomáčů, teploty hnízda a teploty vzduchu..... | 38 |
| 4.2   | Závislost četnosti výskytu chomáče na teplotě hnízda. ....                                     | 39 |
| 4.3   | Vývoj vnější a vnitřní teploty během sledovaného období.....                                   | 41 |

|       |   |    |
|-------|---|----|
| 4.4   | Denní fluktuace teploty hnízdního jádra a vnější okolní teploty .....         | 42 |
| 4.5   | Vývoj průměrné denní četnosti výskytu chomáče a teploty uvnitř hnízda .....   | 43 |
| 4.6   | Vývoj denní hustoty chomáčů a velikosti chomáčů .....                         | 46 |
| 4.7   | Vliv klimatických podmínek na výskyt chomáčů.....                             | 47 |
| 4.8   | Denní vývoj sledovaných proměnných na začátku a na konci sledování.....       | 49 |
| 4.8.1 | Vývoj denní teploty hnízda a teploty vzduchu.....                             | 49 |
| 4.8.2 | Vývoj denní četnosti výskytu chomáčů a teploty hnízda.....                    | 50 |
| 4.8.3 | Vývoj denní hustoty a velikosti chomáčů .....                                 | 52 |
| 5     | Diskuse .....   | 54 |
| 5.1   | Četnost výskytu chomáčů v závislosti na vnitřní teplotě hnízda .....          | 54 |
| 5.2   | Vývoj vnitřní teploty hnízda a teploty vzduchu během sledovaného období ..... | 56 |
| 5.3   | Vývoj denních teplot uvnitř hnízda a v okolním vzduchu.....                   | 57 |
| 5.4   | Vývoj četnosti výskytu chomáčů v průběhu dne .....                            | 57 |
| 5.5   | Vývoj velikost a hustoty chomáčů .....  | 58 |
| 5.6   | Vliv klimatických podmínek na tvorbu chomáčů .....                            | 59 |
| 5.7   | Potenciální limity této práce. ....   | 59 |
| 6     | Závěr.....  | 61 |
| 7     | Seznam literatury.....  | 63 |
| 8     | Přílohy .....   | 70 |

# 1 Úvod

Předkládaná práce zpracovává problematiku tvorby teplotních chomáčů jako součásti termoregulace lesních mravenců, přičemž se věnuje i termoregulaci ektotermních organismů obecně se zaměřením na termoregulaci sociálního hmyzu. Termoregulace sociálního hmyzu je zajímavým tématem, které dosud není po vědecké stránce vyčerpáno. Sociální hmyz čerpá své výhody ze skutečnosti, že zatímco jedinec by sám o sobě nebyl termoregulace schopen, hmyzí společenstvo naopak kooperací množství jedinců může regulovat teplotu a vlhkost v hnízdě. Tato vlastnost umožňuje sociálnímu hmyzu, který si ji osvojil urychlit vývoj a tím zvýšit produkci nových jedinců a tím populace celé kolonie rychleji roste a získává kompetiční výhodu. Schopnost termoregulace sociálního hmyzu souvisí s budováním velkých a složitých hnízd, která chrání celou kolonii a umožňují dosáhnout stabilní teploty (Wilson 1971). Konkrétně mravenci si v procesu evoluce vybudovali množství termoregulačních strategií, které jim umožňují dosáhnout v hnízdě relativně stabilní teploty.

Mravenci rodu *Formica* staví nadzemní kupovitá hnízda, jejichž svahy často orientují tak, aby byl solární výhřev co nejintenzivnější (Frouz 2000). Hnízda jsou z materiálů s dobrými izolačními vlastnostmi, nejčastěji jehličí a drobné větvičky. Tvar kupy a dobrý izolační materiál vyrovnávají teplotní a vlhkostní gradient mezi vnitřním a vnějším prostředím hnízda, a díky této strategii mohou mravenci začít se svou aktivitou již brzy na jaře a vychovat tak rychleji další potomstvo (Hölldobler a Wilson 1997). Jendou z behaviorálních strategií je schopnost mravenců shluknout se ve středu hnízda a generovat zde metabolické teplo (Rosengren a kol. 1987). Jiné je shlukování na povrchu hnízda, kdy mravenci tvoří chomáče, aby absorbovali sluneční energii. Díky svému tmavému zbarvení se mravenci dobře zahřívají a svými těly pak teplo vnáší dovnitř hnízda. Přenosu tepla napomáhá také neustálý pohyb mravenců mezi vnějším a vnitřním prostorem hnízda. (Frouz 2000).



Pochopení mechanismů termoregulace má velký význam při ochraně lesních mravenců, a to jak pro monitoring zdravotního stavu hnízd, tak pro lepší organizaci záchranných transferů. Záchranné transfery jsou častým prostředkem ochrany hnízd lesních mravenců, jimž by jinak hrozilo zničení např. z důvodu stavební činnosti. Při těchto aktivitách je snaha přenášet hnízda na jaře, v době kdy jsou tato již aktivní, ale termoregulace není ještě zcela ustavena a je relativně snadné získat královny vyhledávající teplejší části hnízda.

Přestože moje práce neřeší přímo tuto aplikační otázku, může k ní hlubší pochopení mechanismů termoregulace přispět. Krom toho má pochopení termoregulace mravenců i značný teoretický význam. Termoregulace u mravenců a sociálního hmyzu obecně, je komplexní chování, které vyžaduje kooperaci řady jedinců. V současnosti se ukazuje, že sociální hmyz si během evoluce vytvořil řadu algoritmů kooperačního chování, které jsou ve své podstatě velmi robustní a jednoduché. Jsou založeny na jednoduchých pravidlech, kterými se řídí jednotliví členové kolonie. Ukazuje se, že tyto algoritmy jsou často mnohem jednodušší než vzorce chování zajišťující podobně složitá chování u obratlovců. To přináší materiál pro studium vývoje algoritmů, ale i pro praktické aplikace těchto algoritmů například v robotice (Kube a Zhang, 1993, Bonabeau a kol., 2000).

Tato diplomová práce se zabývá studiem tvorby teplotních chomáčů u druhu mravence *Formica polyctena* (Mravenec lesní menší). Chomáče neboli mravenčí shluky vznikají na počátku jara agregačním chováním dělnic, které se přemisťují na povrch hnízda a sluní se (viz obr. 1). Tvorba chomáčů má významný vliv na termoregulaci hnízdního jádra, neboť vyhřátí jedinci po návratu do hnízda zvyšují jeho teplotu a významně tak napomáhají k udržení teplotně stabilního prostředí uvnitř hnízda. Stabilní teplota je základ pro úspěšné naklazení vajíček královnou a vývoj jedinců (Kipyatkov a Schederova 1990). Tvorba teplotních chomáčů významně koreluje právě s vnitřní teplotou jádra (John 2008). Přestože jiní autoři již poukázali na významný vliv vnitřní teploty hnízda pro termoregulační chování mravenců,

matematický popis této závislosti pro přesně kvantifikované míry výskytu a velikostí chomáčů nebyl doposud objasněn.



Obr. 1: Ukázka chomáče na hnízdní kupě mravence *Formica polyctena*.

## Cíl práce

Cílem práce je objasnit vztah specifického chování lesních mravenců, slunění a tvorby chomáčů, ke klíčovým faktorům prostředí - počasí, teplota, teplota hnízda.

Bylo zkoumáno sedm mravenčích hnízd, ke kterým byly v období od 2. dubna do 4. června 2016 nainstalovány fotopasti. Tyto fotopasti snímkovaly mravenčí hnízda každých 40 minut v době od 7.00 do 20.00 hodin, celkem za den zachytily čtyřicet snímků. Získané fotografie byly analyzovány (celkem šlo o 17 920 snímků) a zjištěné parametry byly zapisovány a statisticky vyhodnoceny. Za pomoci statistického vyhodnocení údajů budou verifikovány či falzifikovány stanovené hypotézy.

**Hypotéza 1:** Tvorba chomáčů je řízená vnitřní teplotou hnízda

**Hypotéza 1a:** Existuje minimální dolní práh teploty hnízda, případně průměrné teploty vzduchu, od které mravenci začnou chomáče tvořit.

**Hypotéza 1b:** Maxima tvorby chomáčů bude dosaženo v blízkosti minimálního teplotního prahu (viz H1a a poté bude intenzita a tvorba chomáčů s narůstající teplotou klesat.

**Hypotéza 2:** Hustota chomáčů a jejich velikost bude kulminovat v čase největší sluneční aktivity (okolo 14h).

**Hypotéza 3:** Nepříznivé klimatické podmínky (déšť, sníh) sníží výskyt chomáčů v den svého výskytu, ale mohou zvýšit výskyt v následujících dnech.

## 2 Literární přehled

### 2.1 Lesní mravenci

Lesní mravenci r. *Formica* resp. podrodu *Formica* s.str. (řád Hymenoptera, čeleď Formicidae), patří mezi chráněné organismy (Vyhláška č. 395/1992 Sb.). Podle Seiferta 1996 je u nás tento komplex druhů zastoupen šesti druhy *Formica aquilonia* (Yarrow 1955), *F. lugubris* (Zetterstedt 1838), *F. polycтена* (Foerster 1850), *F. pratensis* (Retzius 1783), *F. rufa* (Linnaeus 1758) a *F. truncorum* (Fabricius 1804). Výskyt mravenců je mapován od severských a subarktických oblastí Skandinávie až po mírný pás Evropy a Asie. Lesní mravenci tvoří významnou složku ekosystémů (Czechowski a kol. 2002; Seifert 1996). Svou činností dokáží at' už přímo či nepřímo ovlivňovat procesy v ekosystému. Mají vliv na tok energie, transport živin, strukturu potravní sítě, dokáží modifikovat vlastnosti půdy. Jsou proto považováni za významné ekosystémové inženýry (Frouz a Jílková 2008).

Lesní mravenci žijí v početných hnízdech s charakteristickým kupovitým tvarem, kolonie čítají několik milionů jedinců. Vytvářená mraveniště bývají trvalá a často jsou obývána i po desetiletí. (Petal 1978). Kolonie mravenců mají ve svých hnízdech buď jednu královnu (monogynní druhy), jako např. *Formica rufa*, zatímco jiní jako *Formica polycтена* mají v jednom hnízdě mnoho královen (polygynní druhy). Polygynní druhy vytvářejí rozsáhlé kolonie tvořené často desítkami až stovkami hnízd. (Seifert 1996). Samotná kupa je tvořena z nadzemní a podzemní části. V nadzemní části se nachází nejstarší část mraveniště, tzv. centrální zóna. (Petal 1978). Z pohledu termoregulace se jedná o tepelné jádro mraveniště, kde je po dobu několika měsíců v roce udržována stabilní teplota. (Kadochová a Frouz 2013)

Lesní mravenci jsou všežravci, živí se různými druhy hmyzu, medovicí mšic, rostlinným materiálem a šťávami. Složení potravy se mění podle její dostupnosti. Potravní teritoria bývají mnohem větší než mravenčí hnízda. Velikost teritorií závisí na druhu

mravenců, velikosti populace, dostupnosti potravy a povaze terénu (Petal 1978). Průměrně velká kolonie *Formica Polyctena* obývá teritorium o velikosti 0,27 ha (Horstmann 1974). Mravenci si pro nepříznivá období vytváří zásoby potravy, čímž se v hnízdě kumuluje velké množství organické hmoty, která následně podporuje mikrobiální procesy (Petal 1978).

## 2.2 Význam teploty pro ektotermní organismy

Mravence (respektive hmyz obecně) řadíme mezi ektotermní organismy. Ektotermové jsou organismy, které nejsou schopny regulovat svou tělesnou teplotu metabolickými procesy, jejich tělesná teplota je tedy determinována vnějšími podmínkami (Begon a kol. 1990). Dále je můžeme rozdělit na aktivní termoregulátory, kteří si udržují teplotu těla v úzkém teplotním rozmezí, a termokonformery, jejichž termální výkonnostní křivka je širší (Bauwens a kol. 1996). Teplo mohou ektotermní organismy získávat například radiací ze slunečního záření, konvencí ze vzduchu a kondukcí ze substrátu (Spotila a kol. 1992).

Teplota prostředí je pro ektotermní organismy klíčová, protože ovlivňuje všechny jejich fyziologické procesy – vývoj, růst, věk a velikost při dospívání (Parker a Johnson 2006), dále nepřímo ovlivňuje životní cykly a populační dynamiku organismu (Frazier a kol. 2006). Udržování teplotní stability umožňuje rychlejší vývoj potomstva. Důsledek toho je vyšší fitness jedince či společenství (Begon a kol. 1997). Pokud teplota hnízda není udržena v hranicích obvyklých pro daný druh, může to mít pro celou kolonii negativní dopad. Například u některých druhů mravenců a termitů může být při nevhodné teplotě negativně ovlivněn růst hub, které kolonie kultivuje coby potravinu (Bollazzi a Roces 2002). Dalšími dopady nevhodné teploty jsou například abnormální vývoj potomstva, popřípadě zastavení rozmnožovacího cyklu (Brian 1963).

Ze skutečnosti, že teplota těla ektotermních organismů fluktuuje společně s teplotou okolí (Stevenson 1985), můžeme implicitně odvodit, že teplota prostředí přímo určuje rychlost biochemických reakcí a procesů v organismu (Frazier a kol. 2006). Při zkoumání vlivu teploty na různé fyziologické procesy organismu lze využít například pozorování doby vývoje, rychlosti vývoje a rychlosti růstu organismu (Dixon a kol. 2009). Řada výzkumů se také zabývá popisem vztahu mezi teplotou a znaky organismů. Například Wieser (1973) rozdělil působení teploty na tři různé fáze, označil ektotermní organismy za složité systémy a zkoumal, jak je teplota ovlivňuje různými cestami.

Pro každý druh ektotermního organismu existuje rozsah teploty (tzv. teplotní nika), ve kterém může růst a množit se. (Jarošík a kol. 2004). Šířka této niky by měla být kolem 20°C, přičemž optimální teplota umožňuje nejvyšší rychlost růstu. (Gillooly a kol., 2002). Pokud teplota prostředí nedosahuje optima, postačuje sice k přežití druhu v dlouhodobém časovém horizontu, ale snižuje fitness jedinců. U stenotermních druhů s úzkou ekologickou valencí je šíře teplotních nik omezená. Tito jedinci jsou pouze málo přizpůsobiví k teplotním změnám a špatně se s nimi vyrovnávají. Naopak euryekní druhy s širokou ekologickou valencí jsou k proměně teplot adaptováni lépe (Hodkinson 2005).

Se vzrůstající teplotou vzrůstá i respirační rychlost organismu, která s sebou nese vyšší spotřebu energie a kyslíku a nižší životnost organismu (Calabi a Porter 1989). Ztráta energie respirací je vyvážena vyšší rychlostí vývoje snůšky, což zvyšuje fitness společenství (Frouz a Finan 2007, Begon a kol. 1990). Dalším aspektem, který se pojí s důležitostí teploty prostředí pro ektotermny je vnímání času. Ektotermní organismy podle poklesu či vzrůstu teploty poznají, zda nastupuje chladné období či období aktivity a rozmnožování (Begon a kol. 1990).

Jedním ze základních mechanismů, kterými se ektotermní organismy přizpůsobují změnám svého prostředí je aklimace. Aklimace je definovatelná jako změna fyziologických znaků, anebo regulačního chování v průběhu života jedince, který redukuje zátěž kladenou na organismus stresovými změnami určitého faktoru, například právě teploty (IUPS Thermal Commission 2003). Aklimaci můžeme rozdělit na vývojovou aklimaci, kdy je plasticita znaků odpovědí na proměnlivost prostředí v průběhu ontogeneze, a na sezónní aklimaci, kdy je plasticita znaků odpovědí na sezónní změny teploty prostředí (Angilletta 2006).

Ektotermové se s heterogenitou prostředí dokáží vyrovnat různými termoregulačními strategiemi. Tělesnou teplotu ektotermní živočichové ovlivňují pomocí morfologických, behaviorálních a fyziologických mechanismů. Morfologickým mechanismem je například zbarvení či velikost těla (Stevenson 1985), za behaviorální mechanismy můžeme považovat přesuny mezi různě teplými stanovišti nebo změnu postoje těla v průběhu slunění (Angilletta 2009). Fyziologická termoregulace je pak založena na tvorbě a využití metabolického tepla (Stevenson 1985).

### **2.3 Termoregulace sociálního hmyzu**

Následující kapitola se bude věnovat termoregulaci sociálního hmyzu. Jelikož termoregulace mravenců bude popsána v rámci samostatné kapitoly, bude se následující část práce zabývat primárně termoregulací včely medonosné (*Apis mellifera*) a sociálních druhů vos a termitů.

Sociální hmyz vychází ve svých termoregulačních strategiích ze skutečnosti, že zatímco jedinec by sám o sobě nebyl termoregulace schopen, hmyzí společenstvo naopak kooperací množství jedinců může udržovat v hnízdě teplotní stabilitu (Wilson 1971). Mnoho druhů sociálního hmyzu je schopno regulovat teplotu svého hnízda v rámci velmi úzkých teplotních

hranic i navzdory externím teplotním rozdílům. Například včela medonosná udržuje teplotu chovné komůrky v rozmezí 33-36°C, i když teplota okolí klesá až k - 45°C (Himmer 1932). Schopnost termoregulace v hnízdě závisí na množství faktorů – primárně jde o velikost hnízda, velikost populace a vlastnosti materiálu, ze kterého je hnízdo postaveno (Kadochová a Frouz 2013).

Obecně můžeme termoregulační mechanismy sociálního hmyzu rozdělit na aktivní a pasivní. Pasivní regulací je například výběr místa pro hnízdo s ohledem na optimalizaci vnitřní teploty hnízda. Dále je to struktura hnízda, která umožňuje jeho přirozené chlazení či naopak udržení vyšší teploty. Za další pasivní mechanismus lze označit umístění zárodků potomstva do určité části hnízda, ve které je teplota pro zdárný růst a vývoj nejvhodnější. Aktivní termoregulace se naopak odehrává prostřednictvím vlastní aktivity jedinců daného druhu – může jít například o mávání křídel či isometrické stahování létacích svalů (Jones a Oldroyd 2007).

### **2.3.1 Pasivní termoregulační mechanismy**

Hnízda sociálního hmyzu slouží nejen jako inkubátory pro potomstvo a úkryt před nepřáteli, ale i jako ochrana před teplotními extrémami. Z tohoto důvodu je podstatná nejen zvolená termoregulační strategie, ale i vhodné místo pro hnízdo, které umožní tuto strategii efektivně využít. Například kolonie včely medonosné si k hnízdění vybírá dutý kmen stromu (popřípadě úl), který včely až na vstupní otvor důkladně utěsní rostlinnými látkami (propolis). Tyto látky zabraňují nadbytečnému úniku tepla a vlhkosti (Wilson 1971). Další druhy včel preferují stavbu hnízda v zemi, v opuštěných hnízdech jiného druhu hmyzu, skalních štěrbinách a dalších lokacích (Pesenko a kol. 2000). Pro mnoho současných druhů včel je typické hrabání v zemi (Radchenko a Pesenko 1994). V případě sociálních druhů vos, které



obývají tropické oblasti, není ve výběru místa pro hnízdo viditelná termoregulační strategie, na druhou stranu u druhů, obývajících oblasti s mírným klimatem, je evidentní snaha umístit hnízdo do teplého a dobře chráněného mikroklimatu (Heinrich 1993). Některé druhy vos vyrábějí v rámci svých hnízd specifické struktury, které pomáhají udržet stabilní teplotu uvnitř hnízda (Jones a Oldroyd 2007).

Druhy primitivních termitů žijí částečně či zcela ve dřevě, kterým se zároveň živí. Nižší termiti teplotu ve svém prostředí aktivně neregulují, ale spoléhají na přirozené izolační vlastnosti dřeva. Australští termiti druhu *Coptotermes acinaciformis* využívají jako izolaci pro své hnízdo kůru a dřevo živého stromu (Greaves 1964). Tělesnou teplotu ovlivňují termiti rovněž behaviorálními mechanismy – přesunují se mezi různě teplými stanovišti. Jiné strategie ovládají vyšší termiti, kteří vytvářejí speciální struktury (kupy či věže), které umožňují regulaci mikroklimatu v hnízdě (Wilson 1971). Horní část hnízda termitů, tzv. kopule, často plní funkci slunečního kolektoru a má účinný systém ventilace (Kadochová a Frouz 2013). K dosažení optima 30°C je v termitích hnízdech využíváno teplo produkované metabolismem hub a termitů v kombinaci s vnější teplotou, zajišťující bazální teplotní minimum (Korb a Linsenmair 2000). Termiti druhu *Amitermes meridionalis* a *Amitermes laurensis*, vyskytující se v severní Austrálii, využívají pro pasivní termoregulaci orientaci a strukturu svých hnízd. Dlouhé osy jejich hnízd jsou orientovány ve směru sever – jih (Jacklyn 1992; Grigg a Underwood 1977).

### **2.3.2 Aktivní termoregulační mechanismy**

V případě včel a vos však není primárním nástrojem termoregulace výběr lokality pro stavbu hnízda a jeho struktura, ale činnost jedinců. Pro regulaci příliš vysoké teploty v koloniích včely druhu *Apis mellifera* používají vodu, kterou sbírají (Michener 2007), další

strategií je víření křídly (Lindauer 1954). Naopak příliš nízká teplota v hnízdě je kompenzována tím, že se včely shluknou kolem chovné komůrky a vibrují hrudním svalstvem (jde o isometrické stahování létacích svalů), čímž produkují teplo (tento způsob termoregulace využívají i další druhy okřídleného sociálního hmyzu). Samy o sobě včely vydávají metabolické teplo (Heinrich 1993). Tímto způsobem udržují v hnízdě teplotní stabilitu – zatímco od jara do podzimu se teplota v hnízdě pohybuje mezi 34,5°C až 35,5°C, v zimě i při velmi nízkých teplotách neklesá pod 17°C (Lindauer 1954). Specifickou strategií je rojení, při kterém se včely shluknou k sobě, čímž je redukován objem včelstva a plocha, skrze kterou se může ztrácet teplo, je minimalizována (Seeley 1985). Obecně jsou včely medonosné schopny udržet teplotní stálost i tehdy, když vnější teploty dosahují extrémních hodnot (Southwick 1987).

Podobné aktivní termoregulační mechanismy jako včely mají i některé druhy vos. Dospělci jsou schopni zahřívát hnízdo vyfukováním teplého vzduchu z tracheálních otvorů (Ishay a Barenholz-Paniry 1995). V případě některých druhů je schopnost kolonie vyrábět teplo a udržovat v hnízdě teplotní stabilitu determinována sezónou a reprodukční fází kolonie. Například po reprodukci, když populace v hnízdě klesá, dochází k poklesu termoregulační schopnosti kolonie (Gibo a kol. 1974). V případě termitů dochází k vytváření metabolického tepla tím, že se jedinci shlukují dohromady, čímž vytvářejí v hnízdě teplotní stabilitu (Greaves 1964).

V hnízdech či úlech sociálního okřídleného hmyzu, schopného aktivního zahřívání (jde hlavně o včely, vosy a čmeláky), a dále v hnízdech některých druhů mravenců primárně druhu *Formica* a některých druhů termitů, existuje tepelné jádro. Tepelné jádro je oblastí stabilní vysoké teploty, které je možné dosáhnout především v hnízdech se specifickou strukturou, nízkou tepelnou kapacitou a malou tepelnou vodivostí. Vysoká teplota je v tepelném jádře udržována po několik měsíců (Kadochová a Frouz 2013).

## 2.4 Způsob termoregulace mravenců

Rychlost metabolických procesů u mravenců (stejně jako v případě ostatního hmyzu) je determinována teplotou prostředí, ve kterém se nachází. Mravenci, kteří žijí při vyšší teplotě prostředí, mají vyšší respiraci, což znamená větší výdej energie a vyšší spotřeba potravy (Brian 1978). Tato zdánlivá nevýhoda je vykompenzována skutečností, že vyšší teplota zároveň znamená vyšší rychlost vývoje potomstva. Pokud tedy v hníždě panuje vyšší teplota, vyvine se během sezóny více generací dělnic, což zvyšuje sílu celé kolonie (Frouz 2005).

Jelikož mravenci obývají různá prostředí, existuje nejen velké množství jejich druhů, ale i mnoho termoregulačních strategií, jež mravenci využívají (Holldobler a Wilson 1990). V rámci pasivních termoregulačních mechanismů využívají některé druhy mravenců efektivní orientaci hnízda a jeho členění. Většina druhů volí z důvodu zlepšení termoregulačních vlastností hnízda jeho specifickou polohu, popřípadě celá kolonie migruje v rámci různě teplých stanovišť (Jones a Oldroyd 2007). Svou roli hraje i volba materiálu – materiály s nízkou tepelnou kapacitou a malou tepelnou vodivostí jsou dobrými izolanty a pomáhají udržovat v hníždě konstantní teplotu (Frouz 2005).

Z aktivních termoregulačních mechanismů u mravenců pozorujeme prakticky pouze generování metabolického tepla a rojení (Jones a Oldroyd 2007). Ačkoli můžeme u mravenců detekovat široké spektrum termoregulačních strategií, lze z nich vyvodit dva obecné trendy, tedy dvě protichůdné termoregulační strategie u mravenců, kteří si staví hnízdní kupy. První strategie zahrnuje stavbu hnízda s nižšími izolačními vlastnostmi. Toto hnízdo funguje jako sluneční kolektor a tím zvyšuje teplotní gradient pro vývoj potomstva. V rámci druhé strategie mravenci staví hnízda s nižší tepelnou vodivostí a dobrými izolačními vlastnostmi. Díky těmto parametrům a metabolickému teplu mravenců a mikroorganismů, jsou hnízda schopná udržet vyšší vnitřní teplotu. Mikrobiální aktivitu lze odhadnout výpočtem respirace hnízdního materiálu, přičemž existují evidentní rozdíly v naměřených hodnotách mezi jednotlivými

ročními obdobími. Nejvyšší hodnoty bývají naměřeny v letním období. Teplo, produkované samotnými mravenci, dosahuje vyšších hodnot než teplo, které je produkováno mikroorganismy, pokud však uvážíme poměr hmoty, je mikrobiální teplo přibližně sedmkrát efektivnější (Kadochová a Frouz 2013).

Vhodnou lokací svého hnízda termoregulaci pomáhá druh *Camponotus vicinus*, vyskytující se v severním Idaho, který staví svá hnízda ve vyvrácených stromech či pařezech, přičemž upřednostňuje otevřené suché lokality s vyšší teplotou před uzavřenými oblastmi (Chen a kol. 2002). Nejčastější metodou pro udržení teplotní stability v hnízdě je však jeho migrace. Velmi často migruje druh *Onychomyrmex hedleyi*, obývající vysokohorské deštné pralesy Severního Queenslandu v Austrálii. V teplých a vlhkých sezónách (od listopadu do března) si kolonie tohoto druhu staví hnízda ve vrchní vrstvě listů, zatímco v chladné a suché sezóně (od dubna do října) obývají kolonie spíše nižší vrstvy, popřípadě se stěhují až dvanáct centimetrů pod zem do přírodních dutin či opuštěných hnízd jiného hmyzu (Miyata a kol. 2003). Izraelský druh *Polyrhachis simplex* migruje pravidelně v rámci zimní a na počátku jarní sezóny. Zatímco v létě si kolonie tohoto druhu staví hnízda ve vrstvě suchého listí, pod kameny, nebo uvnitř stromů, v zimě se shlukují uvnitř dutin (Ofier 1970). Importovaný druh ohnivého mravence *Solenopsis invicta* stěhuje své kolonie v kontextu se změnou teploty svého okolí (Kuriachan a Vinson 2000). Ačkoli vhodná inkubační teplota potomstva je dosažena především výběrem vhodné lokality pro hnízdo, je zároveň hlídána dělnicemi, které přenášejí potomstvo z jedné části hnízda do jiné v kontextu s vývojovým stupněm plodu a v závislosti na teplotách v různých částech hnízda (Roces a Nunez 1989, 1995). Zatímco larvy bývají umístovány do vlhkých částí hnízda, kukly jsou přenášeny do suchých částí (Hölldobler a Wilson 1997).

Pro termoregulační strategie mravenců je důležitá i orientace a tvar jejich hnízd. Tyto parametry ovlivňují množství slunečního záření, které se dostane na jejich povrch – nadzemní struktury tedy působí jako kolektory slunečního záření (Hubbard a Cunningham 1977; Frouz 2005). Hnízda druhu *Solenopsis invicta* mají oválný tvar, s delší osou orientovanou ve směru sever – jih, což způsobuje, že nejvíce slunečního světla dopadá na hnízdo brzy ráno a pozdě odpoledne (Scherba 1958). Severoamerický druh *Pogonomyrmex occidentalis* konstruuje svá hnízda tak, aby na jednom svahu hnízda byla maximalizována expozice slunečnímu záření, jež je na druhém svahu naopak minimalizována. Vstup do hnízda je orientován na jihovýchod, aby mohly dělnice u vstupu do hnízda využívat sluneční záření. Tyto úpravy mají za následek velké teplotní rozsahy v různých místech hnízda, které dělnice využívají k tomu, že přemísťují potomstvo do příslušných oblastí hnízda (Cole 1994).

V případě tropických mravenců druhu *Eciton hamatum* a *Eciton burchelli* můžeme pozorovat termoregulační strategii, v rámci které se kolonie mravenců shlukne do tzv. bivaku, tvořeného těly dělnic, propojených prostřednictvím svých tarsálních článků nohou. Ve středu bivaku se nachází královna a potomstvo (Jackson 1957). Dělnice udržují ve středu bivaku konstantní teplotu, v případě druhu *Eciton burchelli* jde o teplotu 28°C s odchylkou 2°C, přičemž dělnice regulují teplotu vytvářením či uzavíráním ventilačních kanálů v hnízdní konstrukci. Další výhodou je skutečnost, že mravenci mohou měnit plochu hnízda, aby dosáhli potřebné teploty uvnitř (Franks 1989).

Optimální teplota se mění v závislosti na konkrétním druhu mravenců – v případě mravenců *Formica polyctena* je pro vývoj potomstva ideální teplota 29°C, noví jedinci druhu *Solenopsis invicta* mohou vyrůstat pouze v teplotním rozmezí 24 a 36°C. Naopak rod *Myrmica* je adaptován na studenější klima – druh *Myrmica rubra* a *Myrmica punctiventris* upřednostňuje teploty mezi 19 a 21°C. Teplotní preference jsou různé i uvnitř jednoho druhu – mohou se měnit v souvislosti s věkem a pohlavím jedince, jeho pracovním zařazením a

podobně. Například královny rodu *Formica polyctena* a *Solenopsis invicta* v období kladení vajíček preferují vyšší teploty než dělnice stejného druhu. V případě dělnic nižší teploty snižují rychlost jejich metabolismů a zvyšují jejich životnost. Dělnice, které se starají o potomstvo, naopak vyhledávají vyšší teploty, které napomáhají vývoji potomstva (Kadochová a Frouz 2013).

## 2.5 Termoregulace mravenců rodu *Formica* a tvorba teplotních chomáčů

Následující část se zaměří na specifika termoregulace mravenců rodu *Formica* s důrazem na tvorbu teplotních chomáčů na povrchu jejich hnízd. Pro mravence rodu *Formica* jsou typická nadzemní kupovitá hnízda, tvořená jehličím a drobnými větvičkami. Hlavní funkcí těchto kup je vyrovnání teplotního a vlhkostního gradientu mezi vnitřním a vnějším prostředím hnízda. Díky této strategii mohou mravenci začít se svou aktivitou již brzy na jaře a vychovat tak rychleji další potomstvo (Hölldobler a Wilson 1997).

Hnízda mravenců rodu *Formica* mohou mít různý stupeň vlhkosti, přičemž vlhčí a sušší hnízda se vzájemně odlišují denním chodem teplot. Studie provedené v České republice a ve Finsku ukázaly, že suchá hnízda jsou obecně hojnější (Frouz 1986). Během svého aktivního období, které trvá přibližně sto dní po dobu odchovu potomstva, mravenci udržují konstantní vyšší teplotu v horní třetině nadzemní kupy – jde o tzv. tepelné jádro, kde teplota neklesá pod 25°C (Frouz 2000, 2005). Obecně můžeme rozdělit mechanismy pomáhající udržet konstantní teplotu v hnízdě na ty, které využívají externích zdrojů tepla, a na produkci tepla uvnitř hnízda (Frouz 2005).

Nejvýznamnějším zdrojem energie je pro mravence sluneční záření, které zachycují buď prostřednictvím materiálu, ze kterého je hnízdo postaveno, nebo svými vlastními těly (Frouz 1996). Jelikož materiál, použitý na stavbu hnízda mravenců rodu *Formica*, má dobré

izolační vlastnosti na úkor vlastností vodivých, významnější je pro tyto mravence využívání sluneční energie prostřednictvím samotných mravenců (Frouz 2005). Tato behaviorální termoregulační strategie, kterou rod *Formica* využívá, je podobná chování včel medonosných. Jedinci se shluknou do chomáčů na povrchu svých hnízd, aby absorbovali sluneční teplo. Počet mravenců, účastnících se tvorby teplotních chomáčů na povrchu mraveniště, je determinován především teplotou vzduchu a maximální teplotou mraveniště (Kadochová a kol. 2017). Zatímco v případě větších hnízd nejsou kolonie na sluneční energii tolik závislé, u malých hnízd je třeba, aby se dělnice shlukovaly do teplotních chomáčů na povrchu těchto hnízd k dosažení potřebné teploty. Tvorbu teplotních chomáčů je možné pozorovat hlavně v jarním období (Rosengren a kol. 1987).

Problematice teplotních chomáčů u mravenců druhu *Formica polyctena* byl věnován experiment Kadochové, Frouze a Rocese (2017), kteří zkoumali individuální chování jedinců tohoto druhu v kontextu se sluněním a vzájemnou závislost mezi teplotou a respirací mravenců. Experiment byl realizován na laboratorních koloniích druhu *Formica polyctena*, které byly vystaveny umělému zdroji tepla. Pozorování identifikovaných jedinců ukázala, že ne všechny dělnice se účastní tvorby teplotních chomáčů (v koloniích lesních mravenců se tedy vyskytuje skupina dělnic, které se účastní slunění – velikost této skupiny postupem času klesá), zároveň nebyly zjištěny rozdíly v respiraci či velikosti těla mezi jedinci, kteří se slunění účastnili, a těmi, kteří nikoli. Dále bylo zjištěno, že respirační hodnoty se zvyšují přímo úměrně se zvyšujícími se teplotami prostředí v rozmezí 5 až 35°C. Na druhou stranu měření, provedená dva dny po dlouhodobé expozici mravenců tepelnému zdroji, měla podobné výsledky, jako měření provedená před touto expozicí – pravděpodobně tedy nedochází k trvalému zvýšení metabolických hodnot mravenců po dlouhodobém slunění.

Dalším aspektem experimentu byl výzkum délky expozice slunečnímu záření u mravenců druhu *Formica polyctena*. Kromě extrémních případů, kdy délka expozice

dosahovala 104,3 minut a 56,3 minut, byly naměřeny hodnoty v rozmezí od 1,8 minut do 22,8 minut, což je 9,5 minut v průměru. Zároveň bylo zjištěno, že délka jedné návštěvy vyhřátého místa byla nepřímo úměrná počtu návštěv – tedy s rostoucím počtem návštěv klesala délka trvání jedné návštěvy. Kumulativní čas, který mravenci strávili sluněním v průběhu experimentu, se pohyboval v rozmezí od 33 minut do 10 hodin a 57 minut. Průměrná délka slunění u jednoho mravence za celý experiment činila 4 hodiny a 36 minut, přičemž přibližně jedna třetina mravenců strávila sluněním delší než průměrnou dobu. Celkový čas, který mravenci trávili sluněním, se zvyšoval s počtem návštěv vyhřátého místa, jež tito mravenci realizovali (Kadochová a kol. 2017).

K maximalizaci efektivity akumulace slunečního záření a jeho přenosu do hnízda jsou mravenci rodu *Formica* dobře vybaveni – jejich tmavá těla se dobře zahřívají a obsahují vysoké procento vody, jež má vysokou tepelnou kapacitu. Navíc se neustále pohybují mezi vnitřním a vnějším prostorem hnízda (například při shánění potravy), což opět napomáhá procesu přenosu tepelné energie (Frouz 2005). Efekt této strategie lze při měření teploty v mraveništi pozorovat na večerním zvýšení teploty v hníždě, které je způsobeno mravenci vracejícími se zpět do hnízda (Frouz 2000). Zároveň bylo experimentálně prokázáno, že přechodné zvýšení tělesných teplot dělnic a v důsledku toho zvýšená rychlost jejich dýchání při slunění, nevedou k dlouhodobému zvýšení respiračních hodnot, které by odpovídaly vyšší rychlosti katabolismu lipidů (Kadochová a kol. 2017).

Podstatná je pro termoregulační mechanismy i míra zastínění hnízda. Ta se pohybuje kolem 50 % – při nadměrném i nedostatečném slunění by mohla být ohrožena efektivní termoregulace hnízda (Nešporová 2003; Kůsová 2004). Jinou behaviorální strategií je ta, v rámci které jsou mravenci rodu *Formica* schopni shluknout se ve středu svého hnízda a generovat zde metabolické teplo, které zajistí, že vnitřní teplota hnízda se bude pohybovat v rozmezí 25-30°C, ačkoli venkovní teplota může oscilovat kolem bodu mrazu (Rosengren a



kol. 1987). Jde tedy o produkci tepla uvnitř hnízda. Dalším zdrojem metabolického tepla mohou být mikroorganismy, žijící v mraveništi (Coenen-Stass a kol. 1980). Frouz (2005) mechanismy udržování konstantní vyšší teploty v hnízdech mravenců rodu *Formica* rozděluje na dva typy – na mechanismus založený na kombinaci akumulace sluneční energie a metabolické produkce tepla samotnými mravenci a na mechanismus kombinující tuto strategii s metabolickým teplem produkovaným mikroorganismy.

Druh *Formica polyctena*, vyskytující se v severní Evropě a Skandinávii, volí pro svá hnízda suchá stanoviště, kde využívá slunečního záření k vyhřívání svých hnízd. Kromě boreálních lesů s převahou jehličnanů se tento druh vyskytuje i v lesích s příměsí listnatých stromů, které poskytují mravencům lepší osvětlení jejich hnízd (Nešporová 2003). Kolonie tohoto druhu orientují svá hnízda tak, aby solární výhřev byl co nejintenzivnější, kromě toho využívají metabolického tepla jedinců. Výhodou slunného stanoviště je i skutečnost, že v noci dochází k relativně malé ztrátě tepelné energie. Naproti tomu kolonie, které staví svá hnízda na vlhkých a stinných lokalitách, využívají coby zdroj tepla rozkládající se rostlinný materiál (Frouz 2000).

Mravenci druhu *Formica ulkei* staví asymetricky tvarovaná hnízda, jejichž dlouhý svah je orientovaný tak, aby absorboval maximum slunečního záření (Scherba 1958). Jiným příkladem efektivní orientace hnízda jsou hnízda druhu *Formica truncorum*, vyskytujícího se v severním Norsku, jehož dělnice umísťují hnízdní materiál na jižní stranu stromových pahýlů (Elton 1932). Při rozboru materiálu hnízd mravenců rodu *Formica* bylo zjištěno, že druhy *Formica lugubris* a *Formica paralugubris* vykazují zvláštní chování. Jejich hnízda obsahovala na povrchu i uvnitř kup kousky pryskyřice. Tento jev může být vysvětlen tak, že pryskyřice obsahuje látky s antibakteriálními a antifugálními účinky, díky čemuž chrání dospělé i larvy před patogeny (Chapuisat a kol. 2007; Christie a kol. 2002). Výzkum Kadochové a Frouze (2013), zaměřující se na druh *Formica rufa*, detekoval dvě různé

termoregulační strategie těchto mravenců. V rámci první mravenci používali vzrůstající teplotní gradient v hnízdě pro relokaci potomstva – dělnice přemisťovaly kukly v kontextu s teplotními přechody, aby byly zajištěny ideální podmínky pro jejich vývoj. Pro tuto strategii je podstatné přesné vnímání teploty. Druhou zjištěnou termoregulační strategií bylo udržování vysoké teploty uvnitř velkých hnízd. Pro tuto strategii byla důležitá především volba vhodného materiálu pro stavbu hnízda. Tento materiál musí mít ideální tepelné a izolační vlastnosti, aby pomohl udržovat stabilní podmínky v hnízdě. Tepelné ztráty jsou regulovány dalšími termoregulačními mechanismy – například metabolickým teplem mravenců, mikroorganismy v hnízdě a podobně (Kadochová a Frouz 2013).

### 3 Metodika

#### 3.1 Lokalita

Lokalita, kde byl výzkum mravenčích hnízd prováděn, se nachází v České republice, v jižních Čechách, severozápadně od města Vimperk (49°4'29"N, 13°43'43"E). Lokalita je v podhůří Šumavy, poblíž hranice Chráněné krajinné oblasti Šumava, v nadmořské výšce 875 m. Nejvyšší bod v blízkosti je vrch Na Kamenici (913 m n.m.) Oblast je kulturní krajinou, je pokryta převážně jehličnatými lesy s dominancí smrku ztepilého (*Picea abies*) a v menší míře jsou zde zemědělsky obhospodařované plochy. Lokalita byla pro výzkum zvolena z důvodu vysokého výskytu mravenčích hnízd.

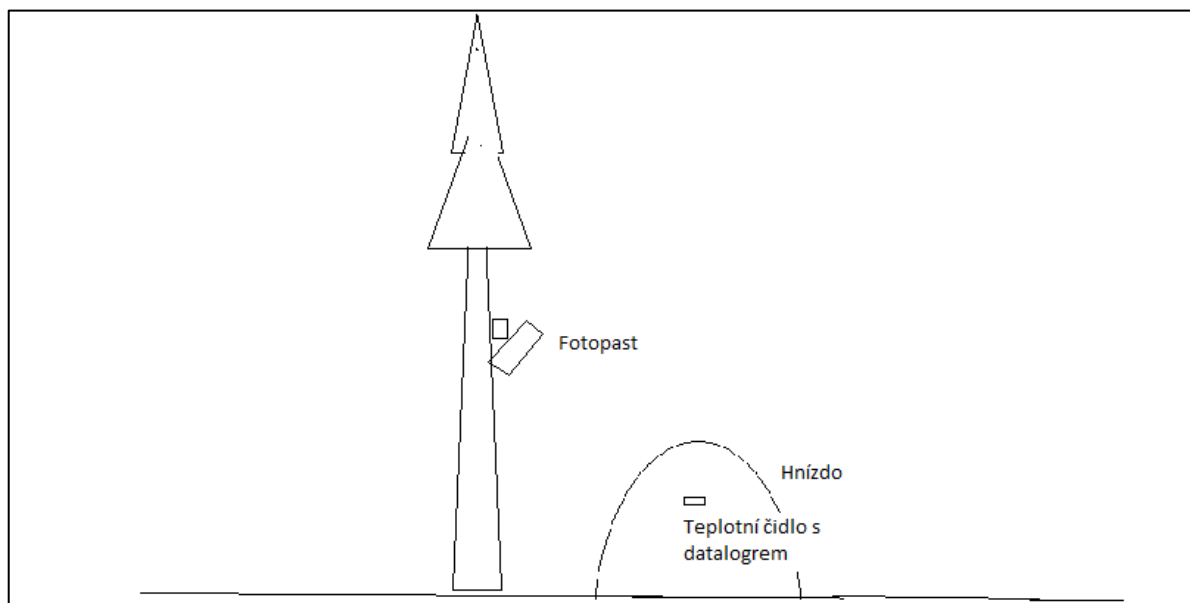


Obr. 2: Mapa severozápadní oblasti od Vimperka, s vyznačením výzkumné lokality. Vlevo nahoře je umístěna mapa České republiky s pozicí lokality vyznačené v menším měřítku. (Zdroj map: mapy.cz).

Studovaná mravenčí hnízda se nacházela v jehličnatém lese, v porostu smrků. Stáří porostu bylo odhadnuto na 60 let. Poblíž studované lokality (jihovýchodní strana lesa) přechází les v pole. Hnízda byla vybírána tak, aby se podmínky stanoviště, jako např. typ porostu, zastínění, vlhkost, průměrná teplota a srážky, co nejvíce shodovaly. Snahou bylo vybrat hnízda podobné velikosti, Průměrná délka studovaných hnízd byla 217 cm a výška 77 cm. Hnízda měla tvar kupy a hlavním materiálem hnízda bylo jehličí. Všechna hnízda byla na suchých, převážně stinných stanovištích v porostu stromů.

### **3.2 Snímkování mravenčích hnízd**

K výzkumu bylo vybráno celkem sedm mravenčích hnízd umístěných v lesním terénu. Ve všech případech to byla kupovitá hnízda mravence rodu *Formica*, druh *Formica polyctena* (Mravenec lesní menší). V období od 2. 4. do 4. 6. 2016 (64 dní) byla hnízda snímkována pomocí fotopastí (UM565, UOVision, Austrálie). Ke každému hnízdu byla na strom připevněna fotopast ve výšce cca 2 m a sklon kamery nastaven tak, aby bylo v záběru celé mravenčí hnízdo. Snímky se pořizovaly v rozmezí 7:00 – 20:00 hodin, v intervalu každých 20 minut, celkem bylo pořízeno 40 snímků za den. Fotopasti obsahují teplotní čidlo a ve stejných intervalech jako snímky, zaznamenávaly údaje o teplotě vzduchu. V rámci snímkování byl tedy neměřen i parametr teplota vzduchu. Na každém snímku se dále zaznamenával údaj o datu a času. Uvážíme-li počet hnízd, počet sledovaných dní a počet snímků za den, k následné analýze a statistickému zhodnocení bylo získáno celkem 17 920 snímků mravenčích hnízd. Zpracování těchto snímků bylo hlavním předmětem mé diplomové práce.



Obr. 3: Schéma umístění fotopasti a teplotního čidla s dataloggerem.

### 3.3 Měření teploty hnízda

Ve stejném sledovaném období (2. 4. – 3. 6. 2016), byl do každého mravenčího hnízda umístěn jeden teplotní digitální datalogger (174T, Testo, Německo), který měřil teplotu uvnitř hnízda. Zařízení o velikosti 1x3x5cm, s přesností měření 0,5°C, bylo kvůli minimalizaci koroze zabaleno do třech vrstev plastové folie a umístěno do středu hnízdní kupy, přibližně 1/3 pod vrchol. Toto umístění bylo zvoleno, protože se předpokládá, že se zde nachází tzv. teplotní jádro hnízda, ve kterém mravenci udržují stálou teplotu (Frouz 2000).

Každý datalogger byl plastovým provázekem připevněn ke stromu nebo kolíku, aby ho bylo možné při sběru dat snadno nalézt a z hnízda vyjmout. Datalogger měřil hnízdní teplotu každý den po celé sledované období v intervalu 2 hodin, tzn. 12 naměřených hodnot za den. Pro naše potřeby byly využity pouze hodnoty v rozmezí 7:00 – 20:00 hodin, přičemž chybějící hodnoty mezi intervaly byly vypočítány pomocí lineární funkce v programu

Microsoft Excel. Data z dataloggerů byla získána pouze ze třech z celkových sedmi sledovaných hnízd. U zbývajících čtyř hnízd byla zařízení odcizena.

O montáž, nastavení a obsluhu fotopastí a dataloggerů se postaral doktorand Ústavu pro životní prostředí Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy Mgr. Peter Chanas, který mi data laskavě poskytl ke zpracování.

### **3.4 Analýza snímků**

Analýza snímků spočívala v prohlížení jednotlivých snímků a na základě pozorování byla do tabulek zapisována data ke sledovaným parametrům. Parametry měly předem stanovené kategorie, které jsme v rámci zkoumaných hypotéz sami určili.

Sledované parametry:

#### **3.4.1 Výskyt chomáče**

**Kategorie ANO = chomáč se na hnízdě vyskytoval.**

**Kategorie NE = chomáč se na hnízdě nevyskytoval.**

#### **3.4.2 Denní četnost výskytu chomáče**

Četnost byla zaznamenána jako počet pozorování během daného dne, kdy byl chomáč zaznamenán, děleno počtem pozorování za daný den.

#### **3.4.3 Velikost chomáče**

Ke každému hnízdu byl v grafickém editoru Malování vytvořen pomocný snímek (viz obr. 4), na kterém se kružnice hnízda rozdělila na kvadráty. Kvadráty následně

pomáhaly při určení velikosti chomáče, která se určovala pozorováním a zapisovala do kategorií  $1/4$ ,  $1/7$ ,  $1/13$ ,  $1/19$ ,  $1/28$  plochy hnízda.

Skutečná velikost chomáče byla následně vypočítána jako násobek kategorie velikosti chomáče a skutečné plochy mravenčího hnízda.

Pro výpočet plochy mravenčího hnízda byly použity rozměry naměřené v terénu (naměřil Mgr. Peter Chanas) - délka (průměr) hnízdní kupy a výška kupy. Plocha hnízdní kupy pak byla vypočítána jako průměr z povrchu pláště rotačního kužele a obsahu kulového vrchlíku. Výsledné hodnoty byly zaznamenány v centimetrech čtverečních



Obr. 4: Ukázka tzv. pomocného snímku mravenčího hnízda, který sloužil jako předloha pro určení velikosti chomáče při pozorování. Grafické úpravy v editoru Malování provedl Mgr. Peter Chanas.

#### 3.4.4 Hustota chomáče

Celkem bylo určeno pět kategorií hustoty a popsána charakteristika. Ke každé kategorii byly vybrány vzorové snímky s chomáči (viz obr. 5), které sloužily jako pomocná předloha při určování hustoty. Hustota se opět určovala pozorováním a manuálně se klasifikovala.

Kategorie hustoty chomáčů

**Kategorie hustoty 0:** Žádný nebo velmi malý výskyt dělnic. Chomáč se netvoří, jedná se spíše o běžný pohyb dělnic na povrchu hnízda.

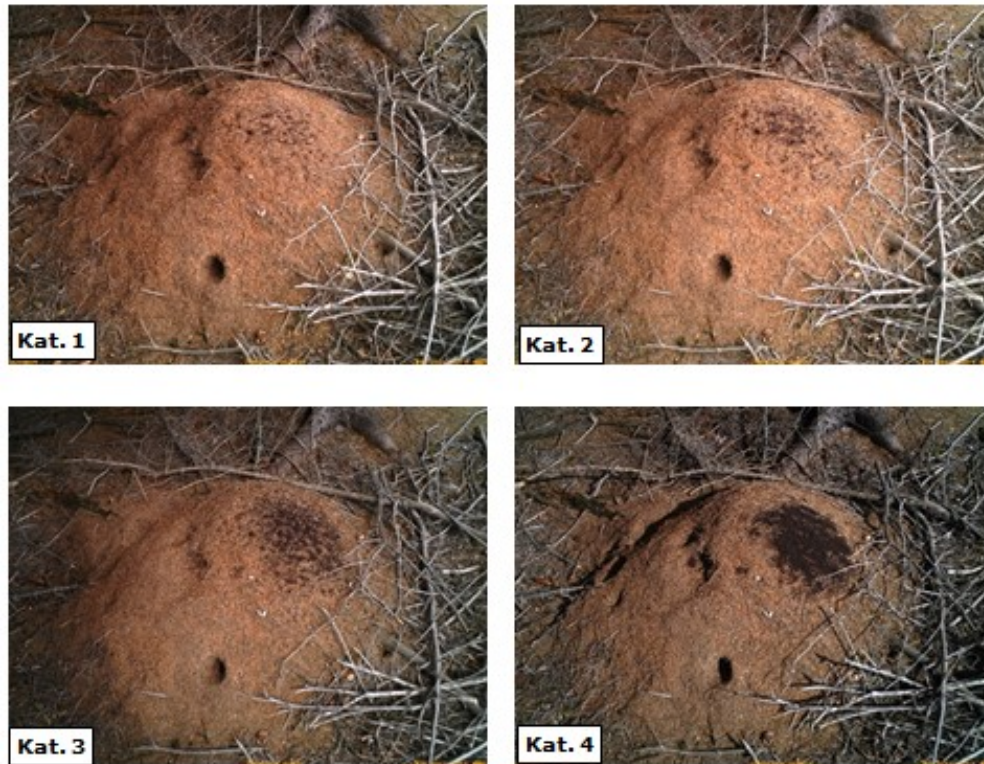
**Kategorie hustoty 1:** Dělnice začínají vylézat na povrch, jejich tmavá těla jsou zřetelně viditelná. Dělnice jsou seskupené na určité části hnízda nebo okolo vchodů. Chomáče jsou řídké. Nikdy nejsou na celém povrchu hnízda.

**Kategorie hustoty 2:** Chomáč je minimálně dvakrát hustší než v kategorii 1.

**Kategorie hustoty 3:** Chomáč dělnic se začíná viditelně zahušťovat a v některých částech chomáče se těla dělnic mírně překrývají přes sebe.

**Kategorie hustoty 4:** Těla dělnic se v chomáčích velmi hustě překrývají, místy až do kopečkovitého tvaru. Chomáč připomíná hustý koberec na povrchu hnízda.





Obr. 5: Ukázka vzorové předlohy kategorií hustoty chomáče.

### 3.4.5 Sluneční intenzita

Pro sluneční intenzitu byly stanoveny tři kategorie, ke kterým byl vytvořen vzorový snímek (viz obr. 6). Intenzita byla určována pozorováním a manuálně se klasifikovala.

**Kategorie sluneční intenzity 0: Zataženo.** Mravenčí hnízdo není ozářeno sluncem.

**Kategorie sluneční intenzity 1: Polojasno.** Mírná sluneční intenzita, mravenčí hnízdo je z menší části ozářeno sluncem.

**Kategorie sluneční intenzity 2: Jasno.** Vysoká sluneční intenzita, Mravenčí hnízdo je z větší části ozářeno silným sluncem.



Obr. 6: Ukázka vzorové předlohy pro kategorie sluneční intenzity 0-2.

### 3.4.6 Srážky

Srážky se na snímcích vyskytovaly ve formě sněhu a deště (viz obr. 7), ale pro účely práce byly tyto formy zaznamenávány souhrnně jako srážky. Samotný déšť, jako přírodní jev, nebylo možné na snímcích pozorovat, ale mokro mělo viditelné znaky – materiál na povrchu a okolo hnízda ztmavnul, na povrchu hnízda se objevily tmavé mapy (viz déšť na obr. 7), okolní vegetace splihla a leskla se.

**Kategorie ANO = déšť, sníh byly, hnízdo bylo mokré.**

**Kategorie NE = déšť, sníh nebyly, hnízdo bylo suché.**



Obr. 7: Ukázka podoby mravenčího hnízda v době sucha, deště a sněhu.

### 3.5 Statistická analýza

Pro manipulaci s daty i základní statistické analýzy byl používán program Microsoft Excel. Do Excelu byla zaznamenávána data z pozorování a manuální klasifikace snímků a následně byla exportována data z dataloggerů. Celkem bylo víc než 12 800 datových záznamů pro každé hnízdo (celkem bylo 7 hnízd).

Excel byl použit na výpočet průměrů, směrodatných odchylek (SD), středních chyb průměru (SEM). Podrobnější zpracování dat bylo provedeno v programu Statistica 13.2, zde byly počítány korelační matice, regresní analýza, analýza variance jednoduchého třídění a s následným Fisherovým post hoc testem a Chi kvadrát při analýze kontingenčních tabulek.

Pro zhodnocení závislostí mezi sledovanými proměnnými popisující vlastnosti chomáčů, teplotu hnízda a teplotu vzduchu byla použita korelační matice.

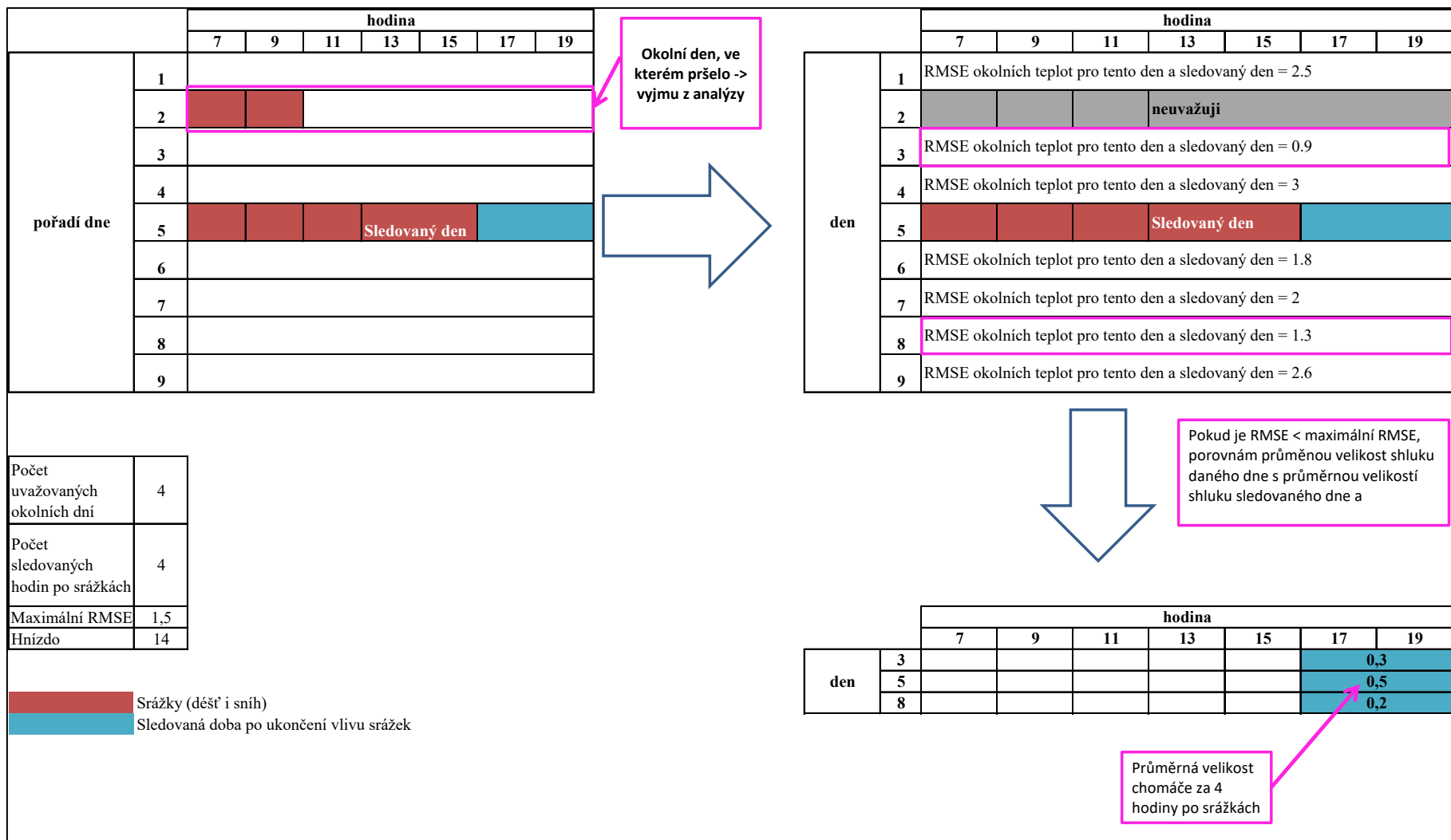
Závislost četnosti výskytu chomáčů na vnitřní teplotě hnízda byla testována signifikancí koeficientů lineárního regresního modelu. Regresní koeficienty byly odvozeny metodou nejmenších čtverců.

Jednocestná ANOVA byla použita pro testování významnosti rozdílů četností chomáčů mezi definovanými teplotními rozmezími. Následný Fisherův test nejmenšího společného rozdílu určil, která skupina se významně liší od ostatních na hladině významnosti 5%. Pro každou teplotní skupinu byly dále odhadnuty regresní parametry lineárního modelu.

Test rozdílné rychlosti růstu vnitřní teploty a teploty okolního vzduchu byl proveden dvouvýběrovým t-testem, kde porovnávány vzorky sestávaly ze sklonů přímek regresních modelů pro hnízda 16,17 a 20. Pro ověření normality u obou vzorků byl použit Shapiro test a pro ověření shody rozptylu mezi vzorky byl využit F test.

Pro zjištění vlivu klimatických a světelných podmínek na výskyt chomáčů byl použit test dobré shody.

Pro testování tvorby chomáčů v době po ukončení efektu srážek byla vyfiltrována data všech dvouhodinových úseků, před kterými byl na snímcích pozorovaný výskyt srážek. Průměrná velikost chomáče vytvořeného během tohoto časového úseku byla porovnána s průměrnou velikostí chomáče, který byl vyfiltrován ve stejném dvouhodinovém úseku, ovšem pro den, během kterého srážková aktivita nebyla pozorována (referenční den). Pro vyšší validitu porovnání byly použity pouze ty referenční dny, které měly vysokou míru shody mezi vnější teplotou vzduchu (průměrná odchylka mezi sledovaným a referenčním dnem nesměla přesáhnout  $1.5^{\circ}\text{C}$ ) a které nebyly časově vzdáleny sledovanému dni o více jak 5 dnů. Významnost rozdílu mezi průměry velikostí chomáčů sledovaných a referenčních dní byla nakonec otestována dvouvýběrovým Welch t-testem, který lze aplikovat na vzorky nemající normální rozdělení.



Obr. 8: Popis postupu aplikovaného za účelem zhodnocení tvorby chomáčů po srážkové události.

## 4 Výsledky

### 4.1 Vztah mezi jednotlivými sledovanými vlastnostmi chomáčů, teploty hnízda a teploty vzduchu

Tabulka 1 zobrazuje matici korelací pro každou sledovanou spojitou proměnnou (pořadí dne od počátku sledování, Průměrná četnost výskytu chomáče, teplota hnízda, teplota vzduchu, velikost chomáče, hustota chomáče). Podíváme-li se pouze na statisticky významné korelační závislosti ( $p < 0,05$ , v tabulce jsou zobrazeny červeně), potom pořadí dne je negativně korelováno s průměrným výskytem chomáče ( $R = -0,164$ ), s průměrnou velikostí chomáče ( $R = -0,157$ ) a s průměrnou hustotou chomáče ( $R = -0,200$ ). Naopak je kladně korelováno s teplotou hnízda a vzduchu ( $R = 0,615$ ; resp.  $R = 0,436$ ). Se vzrůstajícím pořadím dne, obě tyto průměrné teploty rostou.

Tab. 1: Korelační matice pro proměnné: denní četnost výskytu chomáčů, datum sledování, teplota hnízdního jádra, teplota okolního vzduchu, velikost chomáče a hustota chomáče. Statisticky významné regresní koeficienty ( $p < 0.05$ ) jsou zvýrazněny červeně.

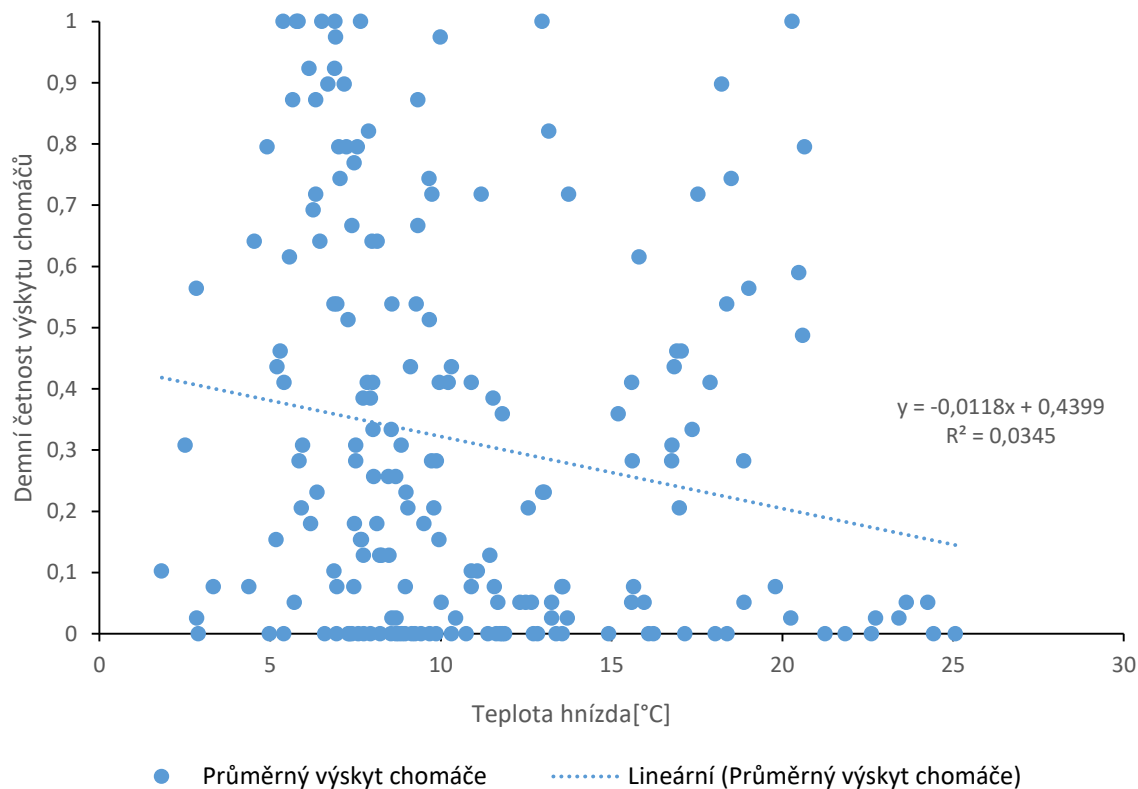
|  | Pořadí dne od začátku sledování | Průměrná denní četnost výskytu chomáče | Průměrná teplota hnízda [°C] | Průměrná teplota vzduchu [°C] | Průměrná velikost chomáče | Průměrná hustota chomáče |
|--|---------------------------------|--|------------------------------|-------------------------------|---------------------------|--------------------------|
| Pořadí dne od začátku sledování        | 1,000                           | -0,164                                 | 0,615                        | 0,436                         | -0,157                    | -0,200                   |
| Průměrná denní četnost výskytu chomáče | -0,164                          | 1,000                                  | -0,186                       | -0,043                        | 0,683                     | 0,982                    |
| Průměrná teplota hnízda [°C]           | 0,615                           | -0,186                                 | 1,000                        | 0,765                         | -0,192                    | -0,221                   |
| Průměrná teplota vzduchu [°C]          | 0,436                           | -0,043                                 | 0,765                        | 1,000                         | 0,102                     | -0,046                   |
| Průměrná velikost chomáče              | -0,157                          | 0,683                                  | -0,192                       | 0,102                         | 1,000                     | 0,720                    |
| Průměrná hustota chomáče               | -0,200                          | 0,982                                  | -0,221                       | -0,046                        | 0,720                     | 1,000                    |

Výskyt chomáče nekoreluje s teplotou vzduchu ( $R=-0,043$ ). Slabě negativně koreluje s teplotou hnízda ( $R=-0,186$ ). Silná až velmi silná závislost se ukazuje s průměrnou velikostí ( $R=0,683$ ) a průměrnou hustotou chomáče ( $R=0,982$ ). Průměrná teplota hnízda velmi silně koreluje s teplotou vzduchu ( $R=0,765$ ). Slabě negativně koreluje s průměrnou velikostí ( $R=-0,192$ ) a průměrnou hustotou chomáče ( $R=-0,221$ ). Průměrná teplota vzduchu nekoreluje s průměrnou velikostí ( $R=0,102$ ) a průměrnou hustotou chomáče ( $R=-0,046$ ).

Průměrná hustota chomáče silně koreluje s průměrnou velikostí chomáče ( $R=0,720$ ). Shrňeme-li to, pak četnost výskytu chomáčů silně pozitivně koreluje s dalšími parametry, které charakterizují intenzitu shlukování jako je velikost a hustota chomáčů. Četnost výskytu chomáčů i ostatní parametry určující intenzitu shlukování negativně korelují s teplotou hnízda, nevykazují ale žádnou statisticky významnou závislost s teplotou vzduchu.

#### **4.2 Závislost četnosti výskytu chomáče na teplotě hnízda.**

Uvažujeme-li celý rozsah naměřených hodnot pak denní četnost výskytu chomáčů je signifikantně negativně korelovaná s vnitřní teplotou hnízda (obr. 9). První chomáče se objevují při teplotách hnízda od 2°C. U těchto nízkých teplot se pohledem na obr. 9 zdá, že dochází k nárůstu četnosti výskytu chomáčů s narůstající teplotou s maximem někde okolo 6-7°C. Naopak přesáhne-li teplota hnízda 21°C, chomáče se již takřka netvoří.



Obr. 9: Průměrná denní četnost výskytu v závislosti chomáče na teplotě hnízdního jádra za sledované období 2. 4. – 4. 6.2016. Do grafu je vložena lineární závislost mezi těmito veličinami za celé sledované období.

Podíváme-li se na data v těchto rozsazích teplot zvlášť, pak vidíme, že při teplotách hnízda v rozmezí 0-6.99°C je závislost mezi teplotou hnízdního jádra a četností výskytu chomáčů signifikantní ( $p=0,023$ ) pozitivní. V tomto rozmezí hnízdních teplot je výskyt chomáčů také statisticky významně větší než při vyšších teplotách. V rozmezích teplot 7 – 21°C a teplot větších než 21°C nebyla zaznamenána žádná statisticky významná závislost mezi četností výskytu chomáčů a teplotou hnízda (tab. 2). Avšak četnost výskytu chomáčů při teplotách nad 21°C je statisticky významně menší než při nižších teplotách. To naznačuje, že signifikantní pokles výskytu chomáčů s teplotou je daleko více ovlivněn skokovým poklesem výskytu chomáčů při teplotách nad 21°C spíše než postupným poklesem výskytu chomáčů s narůstající teplotou hnízda

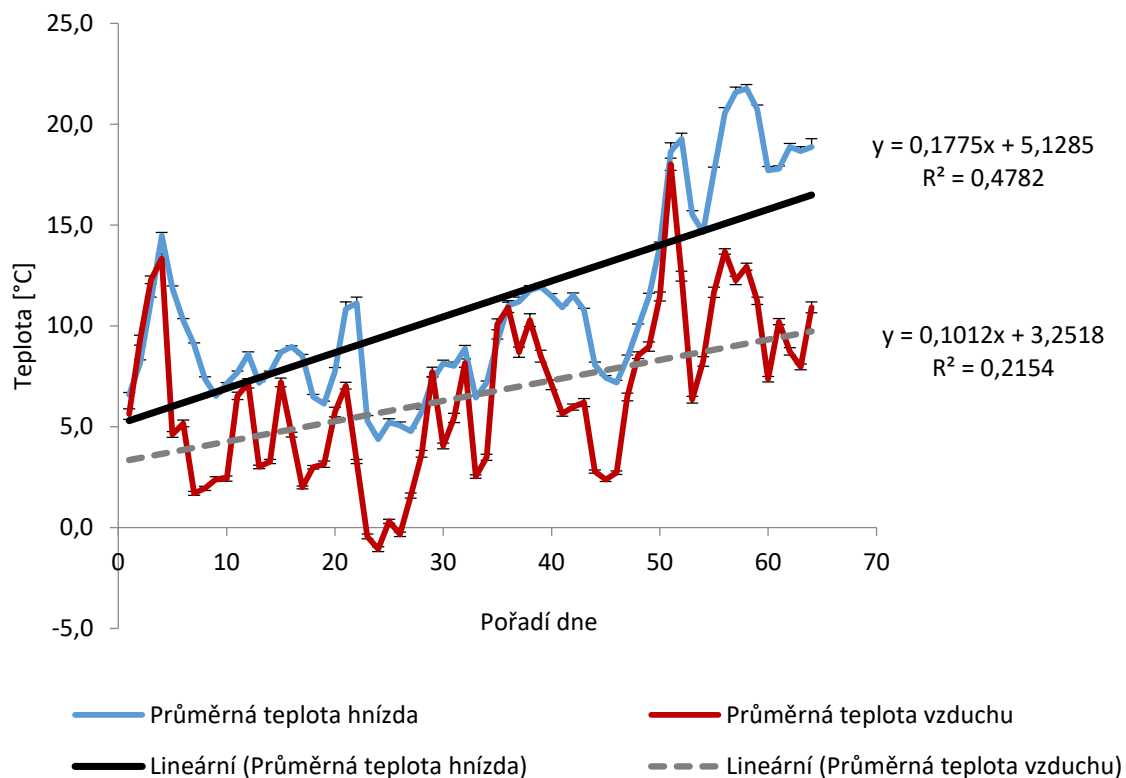


Tab. 2: Závislost výskytu chomáčů na teplotě hnízda a průměrná četnost výskytu chomáčů pro různá rozmezí teplot hnízda. Parametry regresních závislostí jsou udávány jen, je-li korelace výskytu chomáčů a teploty hnízda statisticky významná. Statisticky homogenní skupiny jsou označeny stejným písmenem (jednocestná ANOVA,  $p > 0,05$ , LSD Fisher test), to znamená, že závislost výskytu chomáčů na teplotě hnízda nebyla statisticky významná.

| Parametr/ teplota hnízda                  | <7°C   | 7-21°C    | >21°C     |
|---|--------|-----------|-----------|
| R pro závislost výskyt chomáčů na teplotě | 0,349  | 0,039     | 0,280     |
| P   | 0,023  | <u>ns</u> | <u>ns</u> |
| sklon přímky                              | 0,104  | <u>ns</u> | <u>ns</u> |
| výsek na ose y                            | -0,097 | <u>ns</u> | <u>ns</u> |
| průměrná četnost výskytu chomáčů          | 0,469a | 0,285b    | 0,017c    |
| SEM                                       | 0,056  | 0,024     | 0,007     |
| N   | 42     | 143       | 9         |

### 4.3 Vývoj vnější a vnitřní teploty během sledovaného období

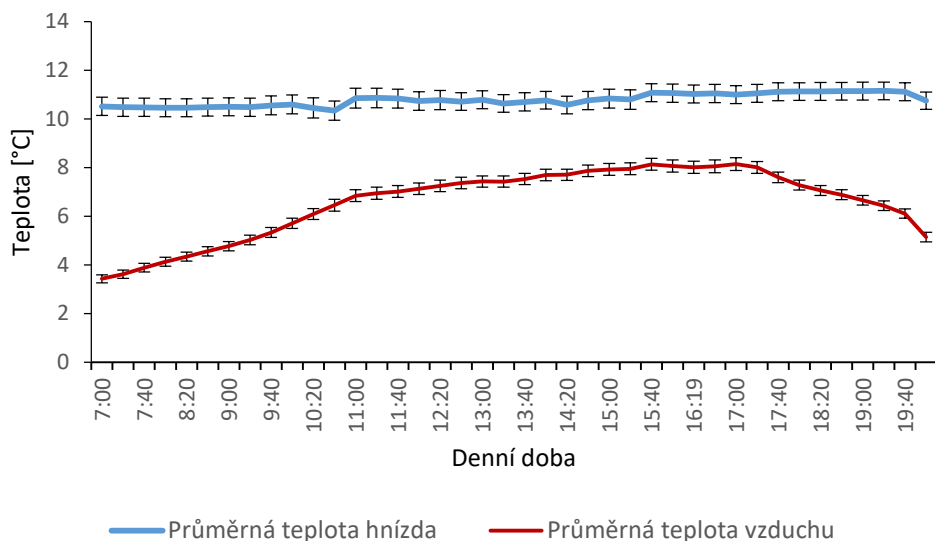
Vnější i vnitřní teplota měla během sledování rostoucí charakter, ačkoli docházelo k četným fluktuacím. Rychlost teplotního růstu u mravenčího jádra byla vyšší než u okolní teploty vzduchu, přičemž největší rozdíl v růstu se začal projevovat od poloviny května. Porovnání konfidenčních intervalů pro sklon obou přímk ukazuje, že sklon nárůstu vnitřní teploty je statisticky významně ( $p < 0,05$ ) vyšší než sklon nárůstu vnější teploty.



Obr. 10: Vývoje denních průměrů teploty vzduchu a vnitřní teploty hnízda během sledovaného období (2. 4. – 4. 6. 2016), spolu s lineárním trendem vývoje těchto teplot. Úsečky značí SEM.

#### 4.4 Denní fluktuace teploty hnízdního jádra a vnější okolní teploty

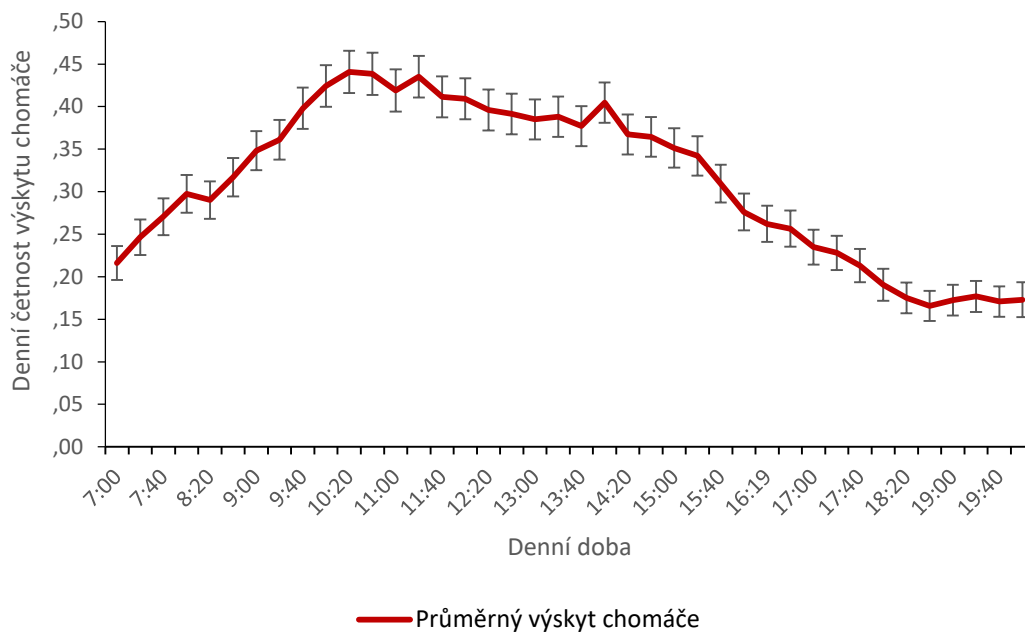
Vývoj vnitřních a vnějších teplot v průběhu dne popisuje obr. 11. Z grafu je patrné, že průběh křivky vnitřní teploty je výrazně stabilnější než průběh křivky okolní teploty. Vývoj obou křivek má však obdobný charakter, neboť obě křivky jsou rostoucí během dne a k večeru dne mírně klesají. Tomu odpovídá i korelační koeficient mezi teplotou vzduchu a hnízda ( $R=0,765$ ), který byl zjištěn v korelační matici.



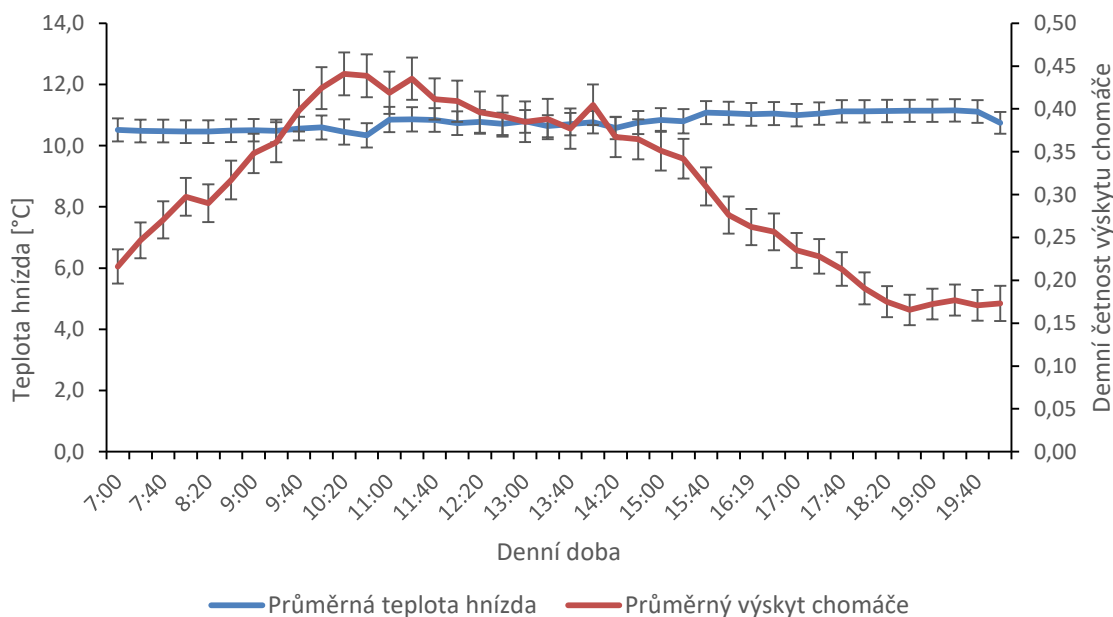
Obr. 11: Graf průběhu průměrných teplot uvnitř hnízdního jádra a v blízkém vnějším okolí během denní doby mezi 7 a 20 hodinou. Teploty jsou zprůměrované za všechny sledované dny, dále za všechna hnízda v případě teploty vzduchu a za hnízda 16, 17 a 20 v případě teploty hnízda. Úsečky značí SEM.

#### 4.5 Vývoj průměrné denní četnosti výskytu chomáče a teploty uvnitř hnízda

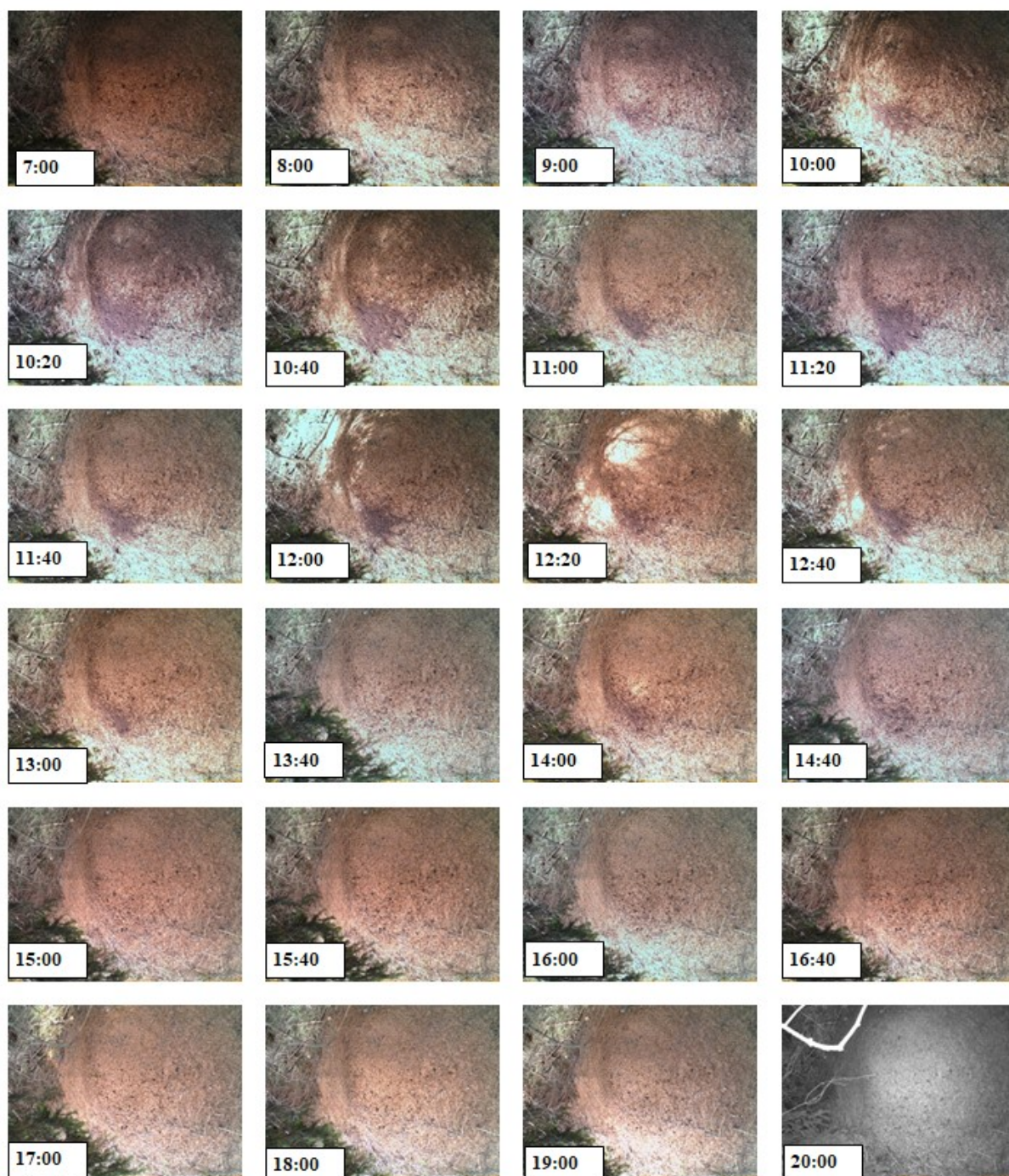
Nejvyšší průměrná četnost výskytu chomáčů byla zjištěna v době mezi 10:20 a 11:00, v této denní době byly chomáče pozorovány na 44 % snímků. Do 10:20 byla denní četnost výskytu chomáče rostoucí a po 11:00 opět pomalu klesala. Nejnižší denní četnost výskytu chomáče byla pozorována po osmnácté hodině. Nejnižší výskyt chomáčů byl pozorován v brzkých ranních a večerních hodinách. Přes den kulminovalo shlukování kolem desáté hodiny a do večera pozvolně klesalo (obr. 12 a 13). Relativní vztah mezi mírou shlukování a teplotou hnízda ukazuje obr. 12. Teplota hnízda v ranních hodinách mezi 7 a 10 hodinou zůstává na podobné hladině, ovšem v době maximální četnosti výskytu chomáčů dochází ke krátkému, ale znatelnému propadu teploty. Mezi 11 a 15h je vnitřní teplota hnízda relativně stabilní a mezi 15 a 19h dochází ke znatelnému zvýšení teploty. Tento večerní nárůst se děje v době intenzivního navracení slunících mravenců zpět do hnízda.



Obr. 12: Průměrná denní četnost výskytu mravenců mezi 7 a 20 hodinou. Průměry jsou počítány za všechny dny a za všechna hnízda. Úsečky značí SEM.



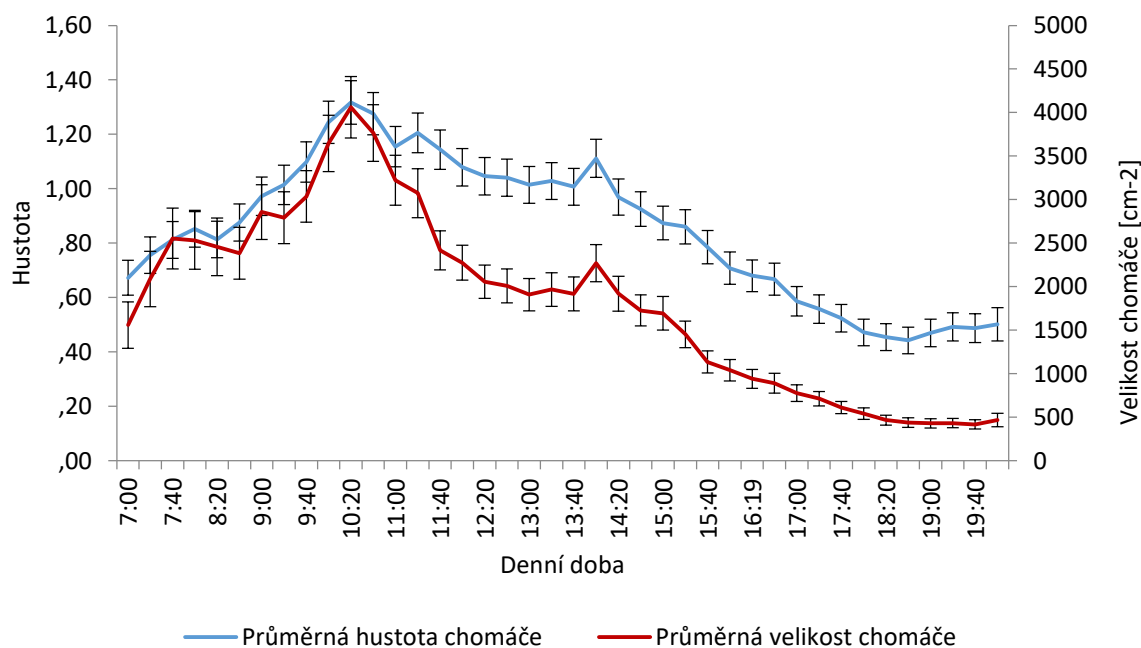
Obr. 13: Průměrná denní četnost výskytu mravenců mezi 7 a 20 hodinou ve srovnání s průměrnou teplotou jádra. Průměry jsou počítány za všechny dny, dále za všechna hnízda v případě denní četnosti výskytu a za hnízda 16,17 a 20 v případě teploty hnízda. Úsečky značí SEM.



Obr. 14: Příklad záznamu tvorby chomáče; během jednoho dne (datum 4. 4. 2016, hnízdo č. 17). Nejvyšší intenzita tvorby, velikosti i hustoty chomáče je zde viditelná v době od 10:20 do 11:20, následně intenzita všech parametrů pomalu klesá.

#### 4.6 Vývoj denní hustoty chomáčů a velikosti chomáčů

Průběh vývoje hustoty a velikosti chomáčů během dne je značně podobný, což dokládá i vysoký korelační koeficient ( $R=0.72$ ). Četnost výskytu hustých i velkých chomáčů je signifikantně rostoucí mezi 7:00 a 10:20. Na konci tohoto časového intervalu je denní hustota i velikost chomáčů maximální (průměr ze všech hustotních tříd byl 1.3 a průměrná velikost pokryvnosti  $4,060 \text{ cm}^2$ ). Mezi 11 hodinou až do konce denního měření četnost výskytu velkých i hustých chomáčů klesá. Nejnižší četnost výskytu obou proměnných je mezi 18:20 a 20h.



Obr. 15: Průměrná hustota chomáče ve srovnání s průměrnou velikostí chomáče v průběhu dne mezi 7 a 20h. Průměry jsou počítány za všechny dny a hnízda. Velikost chomáče byla určena pozorováním a manuální klasifikací snímků do 5 kategorií pokryvnosti plochy hnízda. Relativní velikost pokryvnosti byla poté vynásobena celkovou plochou hnízda. Hustota chomáče byla stanovena pozorováním a manuální klasifikací snímků do 4 kategorií hustoty. Úsečky značí SEM.

#### 4.7 Vliv klimatických podmínek na výskyt chomáčů.

V tabulce 3 je shrnuta četnost výskytu chomáčů při různých kategoriích intenzity slunečního svitu. Je vidět že při jasné obloze byly v mravenišťích chomáče vždy (100 %). Vliv slunečního svitu na výskyt chomáčů byl statisticky významný ( $p < 0,001$ , chí kvadrát kontingenční tabulka).

Tab. 3: Porovnání četností sluneční intenzity a výskytu mravenčích chomáčů. Intenzita je kategorizována na zataženo, polojasno a jasno.

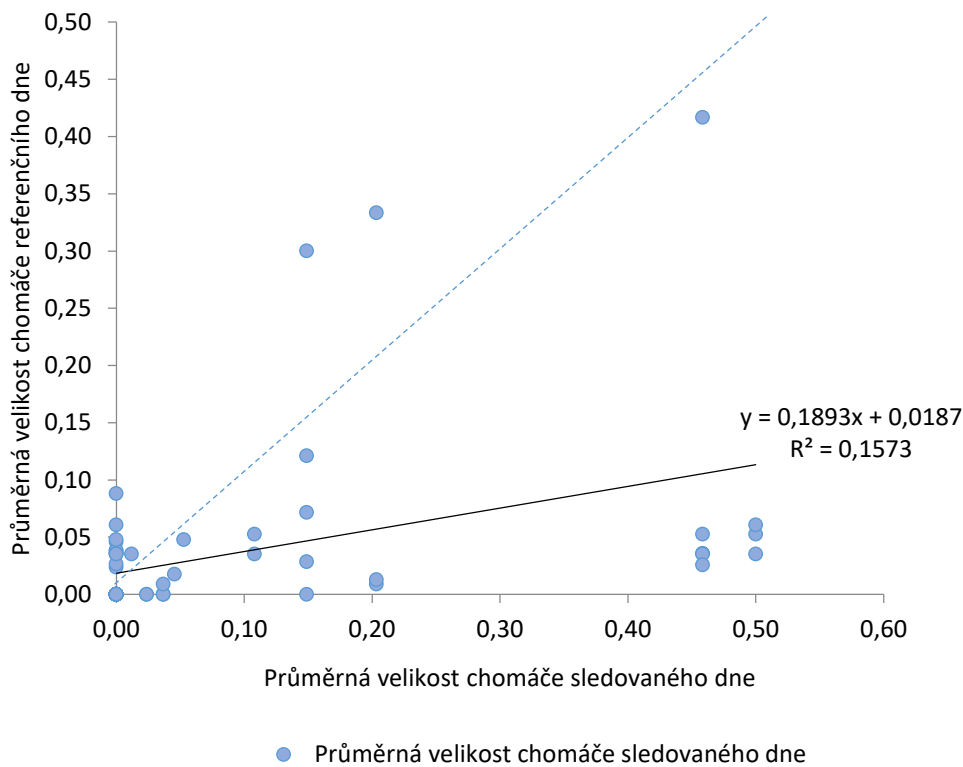
|                                | Zataženo | Polojasno | Jasno |
|--------------------------------|----------|-----------|-------|
| Nulová četnost výskytu chomáče | 11640    | 2         | 0     |
| Četnost výskytu chomáče        | 2932     | 866       | 1461  |

Porovnání četnosti výskytu chomáčů a 3 typů počasí (sucho, déšť a sníh) popisuje tabulka 4. Při počasí bez srážek se chomáče vytvořily ve 35,25 % případů, při dešti pouze v 7,46 % případů a při sněžení v 6,00 % případů. Z chí kvadrát testu lze říci, že existuje vztah mezi počasím a shlukováním ( $p < 0,001$ ).

Tab. 4: Porovnání četností výskytu nepříznivých klimatických podmínek (déšť, sníh) a výskytu chomáčů.

|                                | Sucho | Déšť | Sníh |
|--------------------------------|-------|------|------|
| Nulová četnost výskytu chomáče | 9340  | 1613 | 689  |
| Četnost výskytu chomáče        | 5085  | 130  | 44   |

Zajímalo mě, zda má výskyt srážek modulační vliv na výskyt chomáče po srážce, jinými slovy, zda se mravenci snaží dohnat menší chomáč během srážky tím, že by pak tvořili chomáče větší. Porovнала jsem tedy výskyt chomáčů dvě hodiny po srážce s průměrným výskytem chomáčů ve stejném čase. To je vidět i na grafu závislosti mezi velikostí chomáčů po dešti v porovnání se stejným obdobím bez deště, kde je vidět že po dešti jsou chomáče častěji větší (jsou pod přímkou 1:1) Dvouvýběrový Welch t-test dále prokázal, že rozdíl mezi oběma proměnnými je signifikantní na hladině 5% ( $p = 0.022$ ).



Obr. 16: Porovnání velikosti chomáčů vytvořených v průběhu dvou hodin po ukončení vlivu srážkové události a velikosti chomáčů vytvořených v průběhu stejného denního úseku teplotně podobného dne, během kterého se srážky nevyskytovaly.

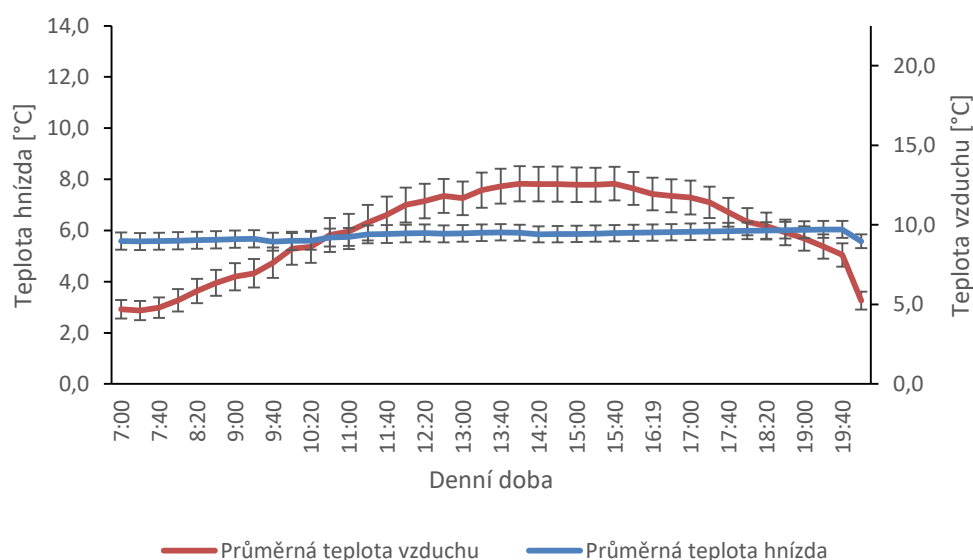


#### 4.8 Denní vývoj sledovaných proměnných na začátku a na konci sledování.

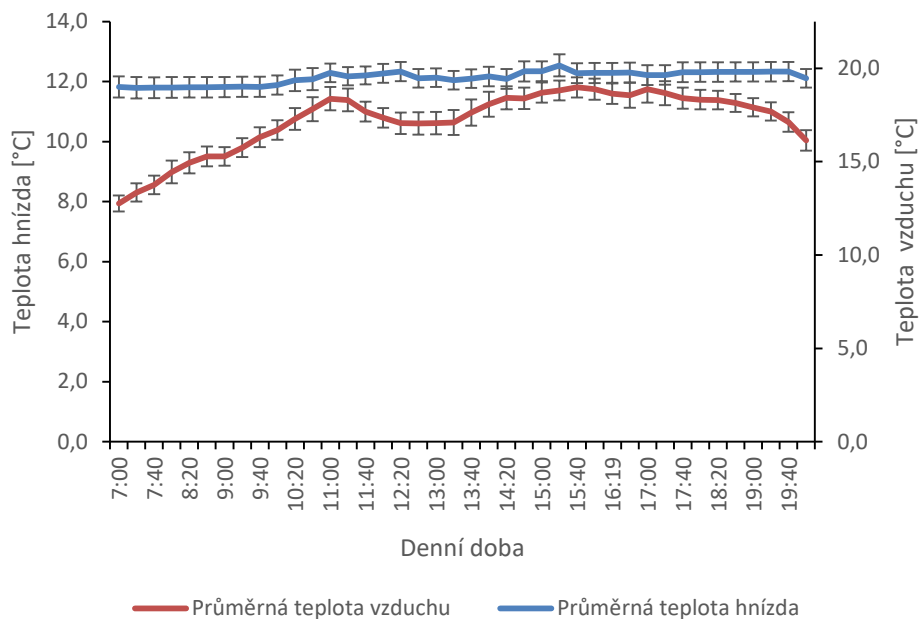
Abych mohla porovnat, zda se denní chod tvorby chomáčů liší během sezóny, porovнала jsem denní chod jednotlivých sledovaných parametrů v prvním a posledním týdnu sledování.

##### 4.8.1 Vývoj denní teploty hnízda a teploty vzduchu

Vývoj denní teploty hnízda a teploty vzduchu popisují obr. 17 (pro první týden sledování) a obr. 18 (pro poslední týden sledování). Z grafů pro obě období vidíme velmi podobné trendy mezi křivkami pro denní teploty i mezi křivkami pro teploty hnízda. Teplota hnízda je během dne vyrovnaná má slabě rostoucí trend a v posledních 20 minutách klesá. Teplota vzduchu kontinuálně roste do 15. hodiny a od 16. hodiny začíná pozvolna klesat. Nicméně u prvního dne sledování teplota vzduchu významnou část dne převyšuje teplotu hnízda, zatímco v posledním týdnu sledování je teplota hnízda neustále vyšší než teplota vzduchu.



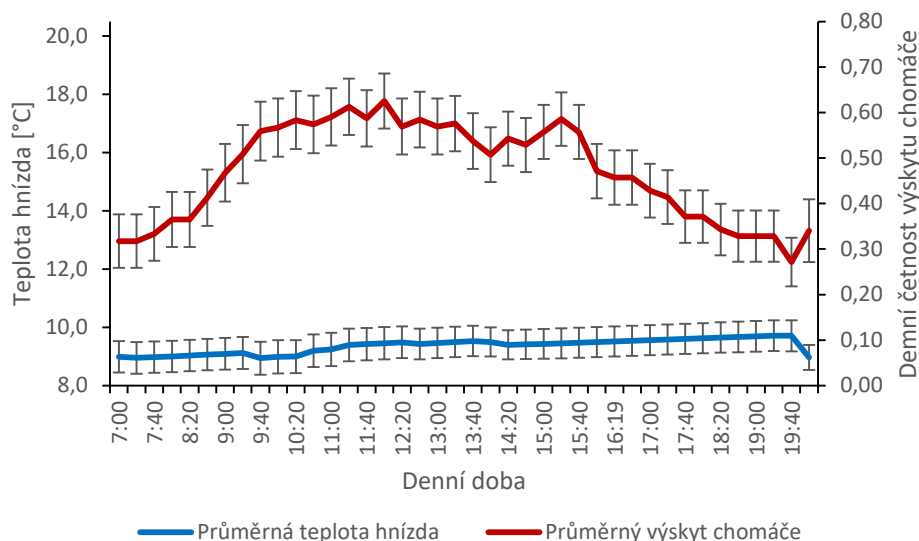
Obr. 17: Vývoj průměrné teploty hnízda a vzduchu v průběhu denní doby mezi 7 - 20h. Průměry jsou počítány za všechny dny v rozmezí 2 - 11. 4. 2016, dále za všechna hnízda v případě teploty vzduchu a za hnízda 16, 17 a 20 v případě teploty hnízda. Úsečky značí SEM.



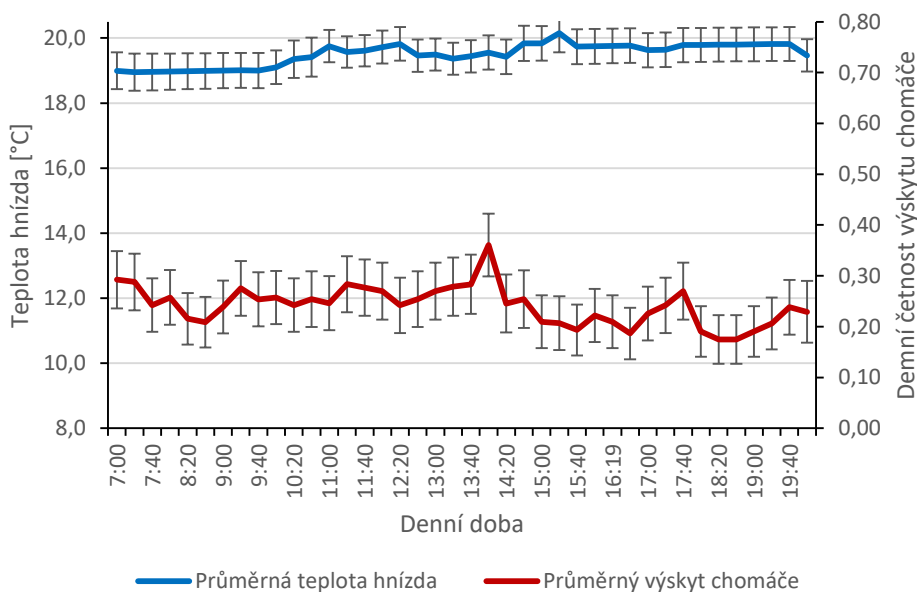
Obr. 18: Vývoj průměrné teploty hnízda a vzduchu v průběhu denní doby mezi 7 - 20h. Průměry jsou počítány za všechny dny v rozmezí 26. 5. – 4. 6. 2016, dále za všechna hnízda v případě teploty vzduchu a za hnízda 16,17 a 20 v případě teploty hnízda. Úsečky značí SEM.

#### 4.8.2 Vývoj denní četnosti výskytu chomáčů a teploty hnízda

Vývoj denní četnosti výskytu chomáčů a teploty hnízda pro první a poslední týden sledování popisují obr. 19 a 20. V prvním i druhém sledovaném období teplota hnízda slabě roste s denní dobou a v posledních dvaceti minutách pozorování mírně klesá. Denní četnost výskytu chomáče v prvním pozorovaném období dopoledne roste a odpoledne klesá, zatímco v druhém sledovaném období shlukování kolísá kolem klesajícího trendu v průběhu celé měřené denní doby.



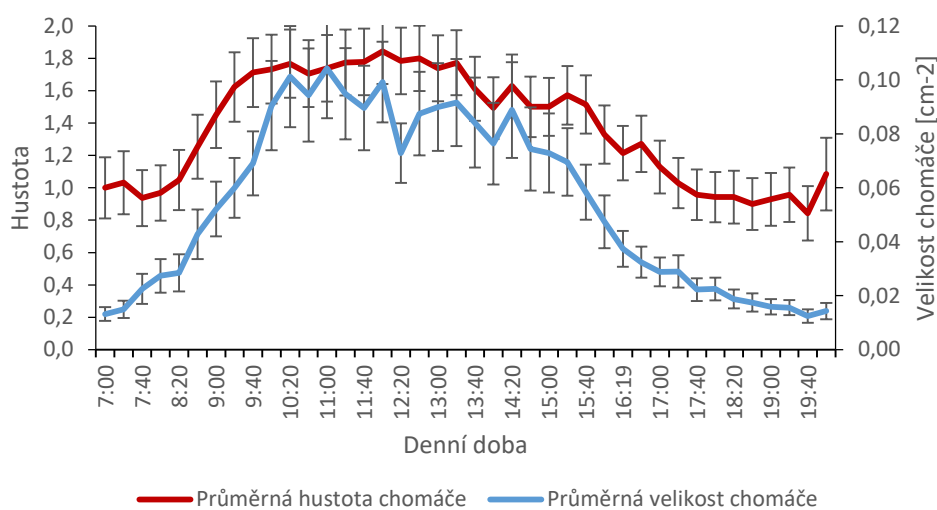
Obr. 19: Vývoj průměrné teploty hnízda a průměrné četnosti výskytu chomáče v průběhu denní doby mezi 7 - 20h. Průměry jsou počítány za všechny dny v rozmezí 2. 4. – 11. 4. 2016, dále za všechna hnízda v případě denní četnosti výskytu chomáče a za hnízda 16,17 a 20 v případě teploty hnízda. Úsečky značí SEM.



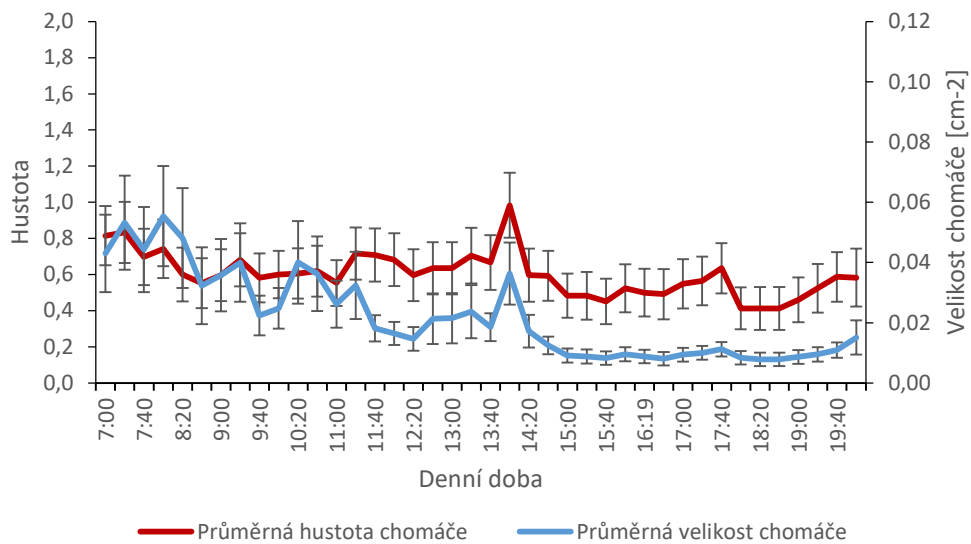
Obr. 20: Vývoj průměrné teploty hnízda a průměrné četnosti výskytu chomáče v průběhu denní doby mezi 7 - 20h. Průměry jsou počítány za všechny dny v rozmezí 26. 5. – 4. 6. 2016, dále za všechna hnízda v případě denní četnosti výskytu chomáče a za hnízda 16,17 a 20 v případě teploty hnízda. Úsečky značí SEM.

### 4.8.3 Vývoj denní hustoty a velikosti chomáčů

Vývoj denní hustoty a velikosti chomáčů pro první a poslední týden sledování popisují obr. 21 a 22. V prvním sledovaném období je patrné, že hustota i velikost chomáče od ranních hodin rostly až do jedenácté hodiny, a po té začaly pozvolna klesat. Tento trend pokračoval až do 20. hodiny. V druhém období Hustota i velikost chomáče má po celé sledované období mírně klesající charakter až do 19. hodiny a následně mírně rostou.



Obr. 21: Vývoj průměrné hustoty chomáče a průměrné velikosti chomáče v průběhu denní doby mezi 7 - 20h. Průměry jsou počítány za všechny dny v rozmezí 2. 4. – 11. 4. 2016 a za všechna hnízda. Úsečky značí SEM.



Obr. 22: Vývoj průměrné hustoty chomáče a průměrné velikosti chomáče v průběhu denní doby mezi 7 - 20h. Průměry jsou počítány za všechny dny v rozmezí 26. 5. – 4. 6. 2016 a za všechna hnízda. Úsečky značí SEM.

## 5 Diskuse

### 5.1 Četnost výskytu chomáčů v závislosti na vnitřní teplotě hnízda

Výsledky této práce ukazují, že četnost tvorby chomáčů v jarních měsících u dělnic rodu *Formica* je signifikantně determinována teplotou uvnitř hnízda. Naproti tomu venkovní teplota vzduchu měla na tvorbu chomáčů jen malý vliv. To je o to zajímavější, že denní četnost výskytu chomáčů dobře koreluje s hustotou a velikostí chomáčů a je tedy dobrým reprezentantem všech aktivit spojených s tímto druhem chování. To ukazuje, že tvorba jarních teplotních chomáčů je primárně řízena vnitřní teplotou hnízda. Ačkoli jako klíčový význam vnitřní teploty pro regulaci výskytu chomáčů předpokládal už Rosengreen (1978) a John (2008) a Kadochová (2011) ukázali zásadní význam vnitřní teploty hnízda pro teplotní chování mravenců, tato práce jako první přímo zkoumá tuto závislost a popisuje její přesný průběh.

Z lineárního regresního modelu (obr. 9) je patrné, že závislost výskytu chomáčů na vnitřní teplotě hnízda má negativní trend s mírným klesajícím sklonem přímky. To je v dobré shodě s měřeními práce John (2008), který ukázal, že se stoupající teplotou hnízda, klesá ochota mravenců vystavovat se slunečnímu záření, mají-li volbu mezi osvětlenou a zastíněnou částí hnízda.

Z výsledků analýzy vnitřní teploty klasifikované na 3 teplotní rozmezí a z následného odhadu regresních parametrů pro jednotlivé skupiny bylo zjištěno, že pro teploty mezi 0 – 7°C je signifikantní a pozitivní nárůst výskytu mravenčích chomáčů. Zatímco pro teplotní rozmezí 7 – 21°C je výskyt na nižší a přibližně konstantní úrovni. Při teplotách hnízda nad 21°C již potom k tvorbě chomáčů takřka nedochází. Tento výsledek podporuje hypotézu této práce, že vývoj výskytu chomáčů není kontinuální, ale spíše se odehrává v definovatelných teplotních skocích. Prvotní nárůst aktivity v rozmezí teplot 0 – 7°C je patrně

způsobený postupným probouzením jedinců na začátku jara, kteří tak postupně navyšují četnost výskytu chomáčů až do teploty kolem 7°C. Pravděpodobný důvod postupného probouzení dělnic může být ten, že na počátku jara se nejdříve dostane teplota k jedincům vyskytujících se ve svrchních vrstvách hnízda a až v pozdější době k jedincům v hlubších patrech, tak jak se hnízdo postupně prohřívá. Další vysvětlení může spočívat v tom, že někteří jedinci jsou citlivější na detekci nástupu jara než jiní a tudíž začínají být aktivní dříve, tedy při nižší teplotě, než méně citliví jedinci. S narůstající teplotou roste také aktivita a rychlost pohybu jednotlivých mravenců. Rychleji se pohybující mravenci mohou tvořit chomáče rychleji, a proto se může jejich výskyt jevit častější. Tyto hypotetická vysvětlení nevylučují jedno druhé, naopak je možná a dokonce pravděpodobná kombinace těchto efektů.

Následně při teplotách nad 21°C dochází k ustálení četnosti tvorby chomáčů. Toto ustálení opět může mít několik potenciálních příčin. Mohli bychom se domnívat, že je výsledkem vyrovnání inerciálního vlivu probouzení mraveniště a narůstající aktivity a naopak celkového trendu poklesu tvorby chomáčů s narůstající teplotou. Můžeme se také domnívat, že jakmile je fáze jarního probouzení jedinců ukončena, na tvorbě chomáčů se již pravděpodobně může podílet jen určitá a stálá složka mravenčí populace, která tvoří chomáče opakovaně a tudíž potenciál pro další navyšování teploty je tak vyčerpán, což může vysvětlit neměnný trend četnosti chomáčů mezi teplotním rozmezím 7 – 21°C. To by mohlo platit, i kdyby se pořád ještě probouzela malá část dělnic, protože jak ukázala v laboratorních pokusech Kadochová a kol. (2017) většinová část populace rodu *Formica* se nepodílí na tvorbě chomáčů opakovaně, nýbrž po prvním slunění tuto aktivitu ukončují.

Nízká až nulová četnost výskytu chomáčů nad teplotou 21°C je v dobré shodě s výsledky práce Johna (2008), který také pozoroval při teplotách nad 21°C, při zastiňovacím experimentu, že mravenci přestávají být pozitivně fototaktičtí a stávají se naopak negativně fototaktičtí. Tento výsledek může být vysvětlen skutečností, že příliš vysoká teplota přináší

pro druh *Formica* převažující nevýhody nad výhodami v podobě vysoké respirace, která má za následek nadměrné energetické náklady na chod organismu a velké přehřátí může způsobit i smrt (Brian 1973). Navíc teplota nad 20°C je blízká optimální teplotě pro vývoj plodu a investice práce dělnic do jejího zvyšování by patrně již nepřineslo dostatečný dodatečný přínos pro kolonii v podobě rychlejšího vývoje nové generace a je tedy účelnější, aby se tyto dělnice věnovaly jiné činnosti, například sběru potravy nebo péči o budoucí plod.

## 5.2 Vývoj vnitřní teploty hnízda a teploty vzduchu během sledovaného období

Během sledovaného období byla měřená teplota všech hnízdních jader vyšší než vnější teplota vzduchu v blízkém okolí. Celkově největší zaznamenaný rozdíl byl na konci sledovaného období a to 12°C.

Vývoj vnější i vnitřní teploty měl pozitivní trend a sklon přímky lineárního regresního modelu vnitřní teploty byl 1.8x vyšší než sklon přímky okolní teploty. Signifikantní rozdíl ve sklonu přímek dokládá p-hodnota 0.012 testující rozdíl ve sklonech pro 3 stanoviště. Toto zjištění je v souladu s výsledky práce Kadochové (2011), která porovnávala vývoj vnitřních a vnějších teplot pro odpovídající roční dobu a rozdíl v obou trendech byl rovněž signifikantní. Vzrůstající rozdíl ve zmiňovaných trendech je ve shodě s výsledky měření studie Frouz a Finner (2007).

Významný nárůst teploty hnízda během sledovaného období může být vysvětlen potřebou rychlého vzniku optimálních teplotních podmínek pro kladení vajíček královnou probíhajícím v tomto období a vývojem dělnic (Frouz a Finner 2007).

Faktorů ovlivňujících vývoj vnitřní teploty hnízda je celá řada (Kadochová 2014). Z části je tento nárůst způsobený přímou sluneční radiací (Frouz 2000), dále potom tvorbou mravenčích chomáčů, které při návratu do hnízda fungují jako dodatečný zdroj tepla. To je



podpořeno i mou prací, která ukazuje, že období rychlého nárůstu teploty souvisí s obdobím tvorby chomáčů. Tento efekt je tak do značné míry zodpovědný i za zvyšující se rozdíl mezi teplotou jádra a okolím, neboť zvyšující se okolní teplota zvyšuje i celkové množství tepla dodaného sluníci se dělnicemi po návratu do hnízda. (Frouz 1996). Mezi další faktory vysvětlující vyšší teplotu uvnitř hnízda nad okolní teplotou vzduchu je teplo uvolněné mikrobiální aktivitou (Frouz 2000).

### **5.3 Vývoj denních teplot uvnitř hnízda a v okolním vzduchu**

Teplota hnízda mezi 7 – 21 hodinu je v průměru stabilní a do značné míry nezávislá na teplotě okolí. Teplota okolí ve stejném časovém rozmezí má vzrůstající teplotu do pozdních odpoledních hodin a po 17. hodině začíná mírně klesat. U vnitřní teploty je tento trend také pozorovatelný, i když v signifikantně nižší míře. Tento trend byl pozorovatelný i pro časový úsek prvních a posledních deset dní pozorování. Tento trend podporuje obecnou platnost hypotézy, že nadzemní část hnízd tvořených materiály s dobrými izolačními vlastnostmi udržují během dne konstantní teplotu (Frouz 2000).

### **5.4 Vývoj četnosti výskytu chomáčů v průběhu dne**

Výsledky pozorování denního kolísání četnosti chomáčů a vnitřních teplot zprůměrovaných za všechny hnízda a dny ukazují narůstající četnost výskytu chomáčů od počátečního sledovaného časového bodu až do doby mezi 10:20 a 11. hodinou, kdy je četnost výskytu chomáčů na svém maximu (44% pozorování s výskytem chomáčů). To zamítá jednu z hypotéz této práce, tedy že maximální četnost výskytu chomáče bude nastávat kolem 14. hodiny, tedy denní doby s největší sluneční aktivitou. Hypotéza byla odvozena z pozorování, že nejvyšší teplota aktivního povrchu je v raně odpoledních hodinách, kdy je povrch již

prohřátý a dopad paprsků na povrch je blízka kolmici. Tento rozdíl může být způsoben tím, že při formulaci této hypotézy jsem nepočítala s tím, že hnízdo je šikmý kužel a tak kolmý dopad slunečních paprsků nenastává okolo poledne, ale dříve před polednem nebo později po poledni.

Zvýšený výskyt chomáčů mezi 10:20 a 11. hodinou pravděpodobně způsobuje dočasný propad teploty uvnitř jádra v této době, neboť intenzivní tvorba chomáčů významně snižuje počty dělnic uvnitř jádra a tento deficit jedinců logicky vede k nižšímu celkovému dodatku metabolického tepla uvnitř jádra. To je ve shodě s výsledky studie Frouz (2000). Od bodu maxima četnosti výskytu chomáčů dochází k pozvolnému snižování teploty a kolem 16. hodiny je úbytek četnosti intenzivnější. Zvýšený úbytek chomáčů koreluje se zvyšující se teplotou uvnitř hnízda způsobeného návratem velkých skupin prohřátých dělnic. I tento výsledek je odpovídající výsledkům práce Frouz (2000).

## **5.5 Vývoj velikost a hustoty chomáčů**

Naměřená data ukazují, že hustota a velikost mravenčích chomáčů mají silnou pozitivní korelaci. Korelační koeficient má vysokou hodnotu jak v rámci celého sledovaného období, tak i v rámci prvních a posledních deseti dní pozorování. Vysoká míra korelace značí, že menší chomáče mají menší hustotu, tedy větší mezery mezi chomáči, zatímco mezery mezi chomáči pokrývající velkou plochu povrchu mraveniště jsou menší. Tento jev může být vysvětlen tím, že jednou ze strategií u tvorby chomáčů je snaha omezit prostorovou konkurenci o světlo za cílem zvýšení efektivity absorpce světelné energie. Z tohoto pohledu se jeví jako logické, že u chomáčů menší velikosti je i hustota chomáčů nižší, tedy mezery mezi chomáči jsou větší, zatímco u větších chomáčů už je jedinců takové množství, že spojitě

zaplní veškeré plochy s intenzivním slunečním svitem, případně i leží na sobě v několika vrstvách.

## **5.6 Vliv klimatických podmínek na tvorbu chomáčů**

Výsledky této práce ukazují, že během nepříznivých slunečních podmínek a během sněhových či dešťových přeháněk významně klesá četnost výskytu a velikosti chomáčů. U slunečního svitu jsou výsledky velmi průkazné a již při nízké míře insolace k tvorbě chomáčů takřka nedochází. Intenzita svitu se tedy jeví jako jeden z určujících faktorů pro tvorbu chomáčů. Signifikantní se dále jeví i vliv sněhových a dešťových srážek. To může být vysvětleno jednak negativním vlivem srážek pro absorpci tepla těly jedinců a dále též horšími světelnými podmínkami při srážkové události.

Jednou z hypotéz této práce bylo ověření, zda po nepříznivé klimatické události dochází ke zvýšení tvorby chomáčů. Analýza porovnávající velikost chomáčů v časovém úseku dvou hodin od ukončení vlivu srážek a velikost chomáčů vytvořený ve stejný časový úsek dne, během kterého se žádné srážky nevyskytovaly, ukázala, že chomáče tvořené po nepříznivém období mají v průměru větší velikost (p-hodnota 0,022 dvouvýběrového Welch t-testu). Tím se potvrdila tato hypotéza, tedy že tvorba chomáčů je intenzivnější po nepříznivé klimatické události. Tento výsledek může být vysvětlen tím, že omezená možnost slunění během nepříznivých klimatických vlivů a následný tepelný deficit může být kompenzován zvýšenou aktivitou po odeznění efektu této události.

## **5.7 Potenciální limity této práce.**

Pořizováním snímků každých 20 minut na 7 stanovištích po dobu 64 dní mělo za následek pořízení velkého množství dat (celkově bezmála 17 tisíc snímků), které bylo třeba

klasifikovat do definovaných tříd četnosti, velikosti a hustoty chomáčů. Jedním z možných limitů této práce je tudíž použita manuální klasifikace, neboť tato metoda je náchylná k subjektivnímu hodnocení a může vést k nepřesnému určení třídy. Na druhou stranu, vzhledem ke skutečnosti, že na snímkových stanovištích panovaly rozmanité světelné a klimatické podmínky, které měly za výsledek výrazné stíny a světelné odlesky na mnoha snímcích, bylo by značně obtížné vytvořit automatický klasifikátor s dostatečnou přesností klasifikace a tak manuální klasifikace byla menším zlem.

## 6 Závěr

Hlavním zaměřením této práce bylo zkoumání faktorů determinujících tvorbu teplotních chomáčů rodu *Formica* během jarní fáze vývoje kolonie. Výsledky ukázaly, že:

1. vnitřní teplota hnízda je určující faktor tvorby a výskytu chomáčů a tato závislost je klesající s narůstající teplotou.
2. Podrobné statistické testování této závislosti ukázalo, že četnost tvorby chomáčů není lineární, ale mění se skokově mezi definovanými teplotními intervaly. Vysvětlení tohoto jevu může souviset s mechanismem jarního probouzení jedinců kolonie a rozdílným chováním různých frakcí populace během slunění.
3. Dále bylo ukázáno, že tvorba a výskyt chomáčů je významně závislá na klimatických a teplotních podmínkách, přičemž po odeznění nepříznivých klimatických podmínek je tvorba chomáčů vyšší.
4. Maximum tvorby chomáčů je v dopoledních hodinách dříve, než je slunce v nadhlavníku, což může souviset se sklonem stěny hnízda, které se tak ohřívá rychleji než vodorovný povrch
5. Během období výskytu je denní chod podobný, i když s jinou intenzitou na začátku a na konci tohoto období
6. Během období tvorby chomáčů stoupá teplota hnízda signifikantně rychleji než teplota vzduchu

Přínos této práce tkví především v novém pohledu na mechanismus tvorby chomáčů během jarního vývoje a na mechanismus termoregulace rodu *Formica* jako celek. V obecnějším slova

smyslu lze říci, že hlubší poznání biologických mechanismů tohoto chráněného druhu může přispět k erudovanějšímu rozhodování při přípravách plánů péče a jiných koncepčních dokumentů ochrany tohoto druhu.

## 7 Seznam literatury

- Angilletta, M. J.** 2009. Thermal Adaptation. A Theoretical and Empirical Synthesis. Oxford University Press, Oxford.
- Bauwens D., Hertz P. E., Castilla A. M.** 1996. Thermoregulation in a lacertid lizard: the relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology* **77**: 1818-1830.
- Begon M., Harper J. L., Townsend C. R.** 1990. Ecology: individuals, populations and communities (second edition). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bollazzi M., Roces F.** 2002. Thermal preference for fungus culturing and brood location by workers of the thahching grass-cutting ant *Acromyrmex heyeri*. *Insectes Sociaux* **49**: 153-157.
- Bonabeau E., Dorigo M., Theraulaz G.** 2000. Inspiration for optimization from social insect behaviour. *Nature* **406**: 39-42.
- Brian M. V.** 1963. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. *Insectes Sociaux* **2**: 91-102.
- Brian M. V.** 1973. Temperature choice and its relevance to brood survival and caste determination in the ant *Myrmica rubra* L. *Physiological Zoology* **46**: 245e252.
- Brian M. V.** 1978. Production Ecology of Ants and Termites. Cambridge University Press, Cambridge.
- Calabi P., Porter S. D.** 1989. Worker longevity in the fire ant, *Solenopsis invicta*, ergonomic considerations of correlations between temperature size and metabolic rates. *Journal of Insect Physiology* **35**: 643-650.
- Coenen-Stass D., Schaarschmidt B., Lamprecht I.** 1980. Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ants *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Ecology* **61**: 238-244.

- Cole, B. J.** 1994. Nest architecture in the Western harvester ant, *Pogonomyrmx occidentalis* (Cresson). *Insectes Sociaux* **41**: 401-410.
- Dixon A. F., Honěk A., Keil P., Kotela M. A. A., Šizling A. L., Jarošík V.** 2009. Relationship between the minimum and maximum temperature thresholds for development in insects. *Functional Ecology* **23**: 257-264.
- Elton, C.** 1932. Orientation of the nests of the *Formica truncorum* F. in north Norway. *Journal of Animal Ecology* **1**: 192-193.
- Franks, N. R.** 1989. Thermoregulation in army ant bivouacs. *Physiological Entomology* **14**: 397-404.
- Frazier M., Huey R. B., Berrigan D.** 2006. Thermodynamics constrains the evolution of insect population growth rates: „warmer is better“. *The American Naturalist* **168**: 512-520.
- Frouz J.** 2000. The effect of nest moisture on daily temperature regime in the nests of *Formica polyctena* wood ants. *Insectes sociaux* **47**: 229-235.
- Frouz J.** 2005. Termoregulace lesních mravenců rodu *Formica*. *Formica* **8**: 15-19.
- Frouz J.** 1996. The role of nest moisture in thermoregulation of ant (*Formica polyctena*, Hymenoptera, Formicidae) nests. *Biologia, Bratislava* **51**: 541-547.
- Frouz J., Finer L.** 2007. Diurnal and seasonal fluctuations in wood ant (*Formica polyctena*) nest temperature in two geographically distant populations along a south-north gradient. *Insectes Sociaux* **54**: 251-259.
- Frouz J, Jílková V.** 2008. The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* **1**: 191-199.
- Gibo D. L., Dew H. E., Hajduk A. S.** 1974. Thermoregulation in colonies of *Vespula arenaria* and *Vespula maculata* (Hymenoptera: Vespidae). III. Heat production in queen nests. *The Canadian Entomologist* **109**: 615-620.



- Gillooly J. F., Charnov E. L., West G. B., Savage V. M., Brown J. H.** 2002. Effects of size and temperature on developmental time. *Nature* **417**: 70-73.
- Greaves, T.** 1964. Temperature studies of termite colonies in living trees. *The Australian Journal of Zoology* **12**: 250-262.
- Grigg G. C., Underwood A. J.** 1977. An analysis of the orientation of „magnetic“ termite mounds. *The Australian Journal of Zoology* **25**: 87-94.
- Heinrich B.** 1993. *The Hot-Blooded Insects Strategies and Mechanisms of Thermoregulation.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, GMBH.
- Himmer A.** 1932. Die Temperaturverhältnisse bei den sozialen. *Biological Reviews* **7**: 224-253.
- Hodkinson I. D.** 2005. Adaptations of invertebrates to terrestrial arctic environments. *Transactions of the Royal Norwegian Society of Science and Letters* **2**: 1-45.
- Hölldobler B., Wilson E. O.** 1990. *The ants.* Springer Verlag, Berlin.
- Hölldobler B., Wilson E. O.** 1997. *Cesta k mravencům.* Academia, Praha.
- Horstmann K.** 1974. Untersuchungen über den Nahrungswerb der Waldameisen (*Formica polyctena* Foerster) im Eichenwald. III. Jahresbilanz. – *Oecologia* **15**: 187-204.
- Hubbard M. D., Cunningham W. G.** 1977. Orientation of mounds of the ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). *Insectes Sociaux* **24**: 3-7.
- Chapuisat M., Oppliger A., Magliano P., Christe P.** 2007. Wood ants use resin to protect themselves against pathogens. *Proceedings Of The Royal Society* **274**: 2013-2017.
- Chen Y., Hansen L. D., Brown J. J.** 2002. Nesting sites of the carpenter ant, *Camponotus vicinus* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae) in northern Idaho. *Environmental Entomology* **31**: 1037-1042.
- Christe P., Oppliger A., Bancala F., Castella G., Chapuisat M.** 2002. Evidence for collective medication in ants. *Ecology Letters* **6**: 19-22.

- Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W.** 2002. The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. Museum and Institute of Zoology PAS, Warszawa.
- IUPS thermal Commission.** 2003. Glossary of terms for thermal physiology. *Journal of Thermal Biology* **28**: 75-106.
- Ishay J. S., Barenholz-Paniry V.** 1995. Thermoelectric effect in hornet (*Vespa orientalis*) silk and thermoregulation in a hornet's nest. *Journal of Insect Physiology* **41**: 753-759.
- Jacklyn P. M.** 1992. „Magnetic“ termite mound surfaces are oriented to suit wind and shade conditions. *Oecologia* **91**: 385-395.
- Jackson, W. B.** 1957. Microclimatic Patterns in the Army Ant Bivouac. *Ecology* **38**: 276-285.
- Jarošík V., Kratochvíl L., Honěk A., Dixon F. G.** 2004. A general rule for the dependence of developmental rate on temperature in ectothermic. *Biology letters* **271**: 219-221.
- Jones J. C., Oldroyd B. P.** 2007. Nest Thermoregulation in Social Insects. *Advances in Insect Physiology* **33**: 153-191.
- John R.** 2008. Behaviorální principy termoregulace mravenců rodu *Formica*. Diplomová práce, Universita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta.
- Kadochová Š.,** 2011. Termoregulace lesních mravenců rodu *Formica* na výškovém gradientu. Diplomová práce, Universita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta.
- 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* **12**: 1-23.
- Kadochová Š., Frouz J.** 2013. Thermoregulation strategies in ants in comparison to other social insects, with a focus on *Formica rufa*. *F1000Research* **2**: 280.
- Kipyatkov V. E., Schederova S. S.** 1990. The endogenous rhythm of queens reproductivity in red wood ants (*Formica* group). *Zoologicheskii zhurnal* **69**: 40-52.

- Korb J., Linsenmair K. E.** 2000. Ventilation of termite mounds: new results require a new model. *Behavioral Ecology* **11**: 486-494.
- Kube R. C., Zhang H.** 1993. Collective Robotics: From Social Insect to Robots. *Adaptive Behavior* **2**(2): 189-219.
- Kuriachan I., Vinson S. B.** 2000. A queen's worker attractiveness influences her movement in polygynous colonies of the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) in response to adverse temperature. *Environmental Entomology* **29**: 943-949.
- Kůsová P.** 2004. Stanovištní charakteristiky hnízd lesních mravenců druhu *Formica polyctena*. *Formica* **7**: 23-28.
- Lindauer M.** 1954. Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* **36**: 391-432.
- Michener C. D.** 2007. *The Bees of the World*. Second edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Miyata H., Shimamura T., Hirosawa H., Higasi S.** 2003. Morphology and phenology of the primitive ponerine army ant *Onychomyrmex hedleyi* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) in highland rainforest of Australia. *Journal of Natural History* **37**: 115-125.
- Nešporová M.** 2003. Inventarizace a výzkum lesních mravenců druhu *Formica polyctena* föerster, 1850 v lokalitě u Babolek. *Formica* **6**: 20-28.
- Ofer, J.** 1970. *Polyrhachis simplex* the weaver and of Israel. *Insectes Sociaux* **17**: 49-82.
- Parker J., Johnson L. A.** 2006. The proximate determinants of incest size. *Journal of Biology* **5**: 15.
- Pesenko YU. A., Banaszak J., Radchenko V. G., Cierzniak T.** 2000. Bees of the family Halictidae (excluding Sphecodes) of Poland: taxonomy, ecology, bionomics. Wydawnictwo Uczelniane Wiszej Szkoły Pedagogicznej w Bydgoszczy, Bydgoszcz.
- Petal J.** 1978. The role of ants in ecosystems. In: *Production ecology of ants and termites*

(M.V. Brian, Ed.). – Cambridge University Press, Cambridge, pp. 293-325.

**Radchenko, V. G., Pesenko Y. A.** 1994. Biology of bees. Russian Academy of Sciences, St. Petersburg.

**Roces F., Nunez J. A.** 1989. Brood translocation and circadian variation of temperature preference in the ant *Camponotus mus*. *Oecologia* **81**: 33-37.

**Roces F., Nunez J. A.** 1995. Thermal sensitivity during brood care in workers of two *Camponotus* and species: circadian variation and its ecological correlates. *Journal of Insect Physiology* **41**: 659-669.

**Rosengren R., Fortelius W., Lunstrom 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.

**Seifert B.** 1996. Ameisen beobachten, bestimmen. Naturbuch Verlag, Augsburg: 352 pp.

**Seeley T. D.** 1985. Honeybee Ecology. Princeton University Press, Princeton.

**Scherba, G.** 1958. Reproduction, nest orientation and population structure of an aggregation of mound nests of *Formica ulkei* Emery (Formicidae). *Insectes Sociaux* **5**: 201-213.

**Southwick E. E.** 1987. Cooperative metabolism in honey bees: an alternative to antifreeze and hibernation. *Journal of Thermal Biology* **12**: 155-158.

**Spotila J. R., O'Connor M. P., Bakken G. S.** 1992. Biophysics of heat and mass transfer in Feder M. E., Burggren W. W. (eds). *Environmental Physiology of the Amphibians*. University of Chicago Press, Chicago.

**Stevenson, R.** 1985. Body size and limits to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms. *The American Naturalist* **125**: 102-117.

**Wieser W.** 1973. Effects of Temperature on Ectothermic Organisms. Ecological Implications and Mechanism of Compensation. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.

**Wilson E. O.** 1971. The insect societies. Belknap Press of Harvard University Press, Massachusetts.

**Vyhláška č. 395/1992 Sb.** Vyhláška ministerstva životního prostředí České republiky, kterou se provádějí některá ustanovení zákona České národní rady č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny.