

Jak reagují společenstva mravenců na změny prostředí

V posledních letech došlo k prudkému nárůstu počtu studií o změnách biodiverzity v důsledku činnosti člověka. Ve střední Evropě se značná část těchto prací věnuje sukcesi společenstev organismů nebo jejich reakci na systém zásahů v lesích a na loukách, přičemž se jako indikátorové skupiny používají kromě rostlin zpravidla denní motýli, pavouci, střevlíci, rovnokřídlí, měkkýši i mravenci (viz např. Živa 2012, 4: 205–209). Ve výsledcích pak často mají zvláštní postavení mravenci: zatímco ostatní skupiny organismů na hospodářské či jiné zásahy na stanovišti určitým způsobem reagují, společenstva mravenců vypadají, že se jich změny netýkají. Ať sledujeme sukcesi výsypek nebo odkaliště, či vliv kosení a pastvy na loukách – společenstvo mravenců se zdá být stabilní a málo proměnlivé. Nabízí se otázka, proč tomu tak je, čím se mravenci liší od pavouků nebo motýlů? Je snad naše myrmekofauna tvořena ekologickými generalisty, kteří se vždy přizpůsobí a jejich společenstva jsou neměnná? V následujícím článku si ukážeme, v čem tedy odlišnost mravenců od ostatních sledovaných skupin spočívá.

Změny v druhovém složení a struktuře společenstva, ať už v důsledku lidského zásahu nebo přírodních pochodů, jsou způsobeny změnou biotických a abiotických faktorů v daném území. Druhy, kterým nové podmínky nevyhovují, vymizí (vymřou, nebo se odstěhují), naopak se na lokalitě objeví druhy jiné, kterým tyto podmínky vyhovují. Vymizení druhu může mít řadu příčin, např. ztrátu potravních zdrojů nebo úkrytů, nevhodné podmínky k rozmnožování, změnu mikroklimatu, případně se lokalita z neznámého důvodu stane pro druh nepřijatelná, těžko přesně říci, proč. Aby mohlo být území obsazeno jiným druhem, musí se na lokalitu dostat a být na ní schopen žít. A právě

v tom tkví specifičnost mravenců. Nestačí jim totiž se na lokalitu dostat a mít na ní příhodné podmínky, musejí si navíc místo v pravém smyslu slova vybojovat (viz dále). Mnohé druhy mravenců používají dva způsoby osídlování nových lokalit. Na dlouhé vzdálenosti se rozšiřují okřídlené královny při svatebním letu. Ty pak zakládají hnízdo buď samy, nebo s pomocí jiných mravenců, kdy mohou obsadit hnízda svého vlastního druhu (jako to někdy činí např. královny rodů *Myrmica*, *Formica* či *Temnothorax*), nebo hnízda jiného druhu, což dělá třeba řada dočasně sociálně parazitických mravenců rodů *Formica* a *Lasius* (viz také např. Živa 2008, 6: 271–273). Zakládá-li královna hnízdo

samostatně, ani tehdy se všechny druhy nechovají stejně. Královnám s velkým množstvím tukových zásob a mohutnou létací svalovinou stačí ukrýt se do nějaké škvíry nebo vyhrabat komůrku a uzavřít za sebou vchod. Vlastní zásoby energie jim postačí k naklazení vajíček i na výživu prvních larev (krmí je většinou speciálními tzv. trofickými vajíčky). Tento způsob zakládání kolonie se nazývá klaustrální a vyskytuje se např. u rodu *Tetramorium* (obr. 4 a 5 na str. 81), některých druhů rodu *Lasius* (včetně nejběžnějších, jako jsou mravenec žlutý – *L. flavus*, *L. emarginatus* či mravenec obecný – *L. niger*, obr. 6) nebo u mravenců z podrodu *Serviformica* rodu *Formica* (z těch nejrozšířenějších např. *F. rufibarbis*, *F. cunicularia* a mravenec otročící – *F. fusca*, obr. 7). Pokud královna velké zásoby ve svém těle nemá, nezbyvá jí nic jiného než potravu pro sebe i pro své larvy sbírat mimo hnízdo (semiklaustrální zakládání kolonie). Tak postupují např. zástupci rodů *Myrmica* (obr. 8), *Temnothorax* nebo *Leptothorax* (obr. 9). Královna je přitom samozřejmě vystavena různému nebezpečí, kromě hmyzožravých ptáků, pavouků apod. především ze strany jiných druhů mravenců. Způsob zakládání kolonie hraje při obsazování nových biotopů patrně významnou roli, jak ještě uvidíme. Dolet královen během svatebního rojení se pohybuje od několika desítek metrů po stovky kilometrů, kam mohou být zaneseny pasivně vzdušnými proudy. Pravděpodobnost doletu do větších vzdáleností od hnízda je ale většinou malá.

Na krátkou vzdálenost se mravenci často šíří způsobem, který připomíná „pučení“. Královny se mohou pářit přímo v mateřském hnízdě nebo se do něj po svatebním letu vracet. U mnoha druhů se pak v kolonii vyskytuje množství vzájemně příbuzných královen, které se za určitých okolností mohou s částí dělnic oddělit a opodál založit nové hnízdo. Takovým způsobem vznikají mozaiky, kdy větší plochy obývá pouze jeden druh, přičemž plochy obsazené jinými druhy jsou od sebe poměrně ostře vymezené. Příčina většinou není na první pohled zřejmá, protože souvisí s dlouhodobým vývojem mravenišť a hranic jejich území. Dosah tohoto šíření kolísá v závislosti na velikosti druhu, ale ani u velkých mravenců nepřesahuje několik stovek metrů. Používají ho např. druhy rodů *Myrmica* a *Formica*.

Konkrétní podmínky vhodné k životu jednotlivých druhů jsou nedostatečně prozkoumaným tématem. Většina druhů našich mravenců není potravně specializovaná a živí se živočišnou i rostlinnou potravou (sbírají mrtvá těla živočichů, nektar, semena nebo dokonce pylová zrna jehličnanů, loví různé bezobratlé). Teplota a vlhkost prostředí jsou pro mravence velmi důležité, ale je třeba mít na paměti, že většina druhů, zvláště těch s početnými koloniemi a hnízdy s nadzemními



1 Atypická, reliktní lokalita mravenec *Lasius psammophilus* v přírodní památce Kuřidlo u Strakonice (blíže v textu). Po morfoloické stránce se tento druh od podobného, ale mnohem běžnějšího mravenec obecného (*L. niger*) liší především ochlupením.



konstrukcemi, je schopna podmínky v hnízdech (včetně např. pH) do značné míry regulovat (viz Živa 2000, 5: 222–223). Nic jiného jim ani nezbyvá: pohyblivost hnízda je malá a kolonie může žít na jednom místě řadu let. Mravenci jsou oproti většině jiného hmyzu K-strategové (dávají vyšší důraz na kvalitu a konkurenceschopnost potomstva, přičemž jeho mobilita i rychlost rozmnožování jsou odsunuty do pozadí). Např. u rodu *Lasius* žijí královny běžně déle než 10 let (rekord v dlouhověkosti drží mravenec obecný se zaznamenanou délkou života 29 let), přičemž se jejich kolonie velmi nerady stěhují. Mraveniště mravence obecného, které jsem od předškolního věku sledoval na zahradě mých rodičů, je na místě stále (ca 25 let), přes veškeré zahradnické zásahy v okolí. Neplatí to pro všechny mravence: některé druhy mají poměrně pohyblivé kolonie a krátkověké královny, např. královny rodu *Myrmica* nežijí déle než tři roky a jejich kolonie se stěhují o desítky centimetrů i několikrát za rok. Kolonie mnoha mravenců navíc mohou po smrti královny přijmout královnu novou, takže se dají považovat za potenciálně „nesmrtelné“. Lze tedy říci, že pohyblivost mravenčích hnízda je podstatně nižší a délka života kolonií vyšší než pohyblivost a délka života jedinců jiných bezobratlých. Srovnání kolonií mravenců s jedinci ostatních živočichů je na místě – dělnice mravence není samostatně fungující jednotkou, není schopná rozmnožování a často ani nemůže přijímat některé typy potravy (obecně mohou tuhou potravu konzumovat pouze mravenčí larvy). Dělnice se sice pohybuje kolem hnízda a její akční rádius může u velkých druhů dosahovat i desítek metrů, ale vždy se do hnízda vrací. Samostatnou funkční jednotkou je tak jen celé mraveniště. Není náhoda, že pro studium ekologie mravenců bývají vhodné přístupy běžně používané v ekologii rostlin, kdy jedno hnízdo zastupuje jeden exemplář rostliny. Srovnání se hodí i z hlediska rozšířování – létající královny jako analogie semene, dceřiné kolonie oddenku.

Klíčem k pochopení odlišného fungování mravenců ve srovnání s rostlinami i jinými bezobratlými není jen kombinace vlastností živočichů (výživa) a rostlin (pohyblivost a délka života). Nesmírně důležitým rysem chování mravenců je také jejich agresivita. Mravence lze rozdě-

lit do několika kategorií podle dominantního nebo submisivního chování. První skupinu představují druhy, které si drží a brání teritorium. Druhou kategorií tvoří druhy nehájící stálé teritorium, ale bránící zdroje potravy. A existují mravenci, kteří nebrání ani zdroje potravy, ale pouze hnízdo. Celá situace je ještě složitější – např. mnohé druhy, které vystupují jako podřízené, pokud je přítomen dominantnější druh, se v jeho nepřítomnosti chovají dominantně. Navíc chování často závisí na velikosti kolonie: velké kolonie subdominantních mravenců mohou napadnout a ničit malé kolonie druhů dominantních. Projevy agresivity velkých druhů k malým jsou spíše spojeny s tím, že mohou ty menší příležitostně lovit jako potravu, zatímco při agresivitě související s obranou teritoria nebo potravních zdrojů se do konfliktu většinou dostávají podobně velké druhy. K takovým malým válkám obou typů dochází zcela běžně.

Sukcese společenstev mravenců

Reakce společenstva mravenců na změnu prostředí se liší podle toho, zda se změny dějí rychle, nebo pomalu, zda na lokalitě již nějakí mravenci žili, a také závisí na tom, o jaké prostředí jde.

Při pozvolných změnách (např. zarůstání) mohou přežívat na lokalitě ještě dlouho původní druhy mravenců. Do značné míry pak blokují sukcesi společenstva směrem ke druhům, kterým by se na lokalitě sice dařilo lépe, ale nemají prostor se zde uchytit. Délka takové blokace záleží na schopnosti původních druhů regulovat podmínky v hnízdech, na jejich agresivitě a na délce života královen i celé kolonie. Blokování sukcesi myrmekofauny může trvat, dokud se podmínky nezmění natolik, že pro dosavadní druhy začínou být zcela nevhodné. V extrémních případech jde až o desítky let, než původní myrmeko-fauna vymizí.

K primární sukcesi společenstva mravenců dochází např. na výsypkách a odkalištích, ale v menším měřítku i na místech se strženým drnem, v opuštěných polích nebo na novém trávníku někde ve městě – v těchto případech označujeme vegetační sukcesi jako sekundární. Důležité je, že na stanovišti před změnou žádní mravenci nebyli, nebo byla změna tak radikální, že okamžitě zmizeli. Taková lokalita může být osídlena buď z malé vzdálenosti (ze

2 Typická lokalita mravence *L. psammophilus* ve vápencovém lomu. Přírodní památka Nerestský lom, okres Písek

3 Mokrý louka u Ohrazení nedaleko Českých Budějovic. Po 8 letech od začátku zásahů se kosené a nekosené plochy liší především v poměrném zastoupení různých druhů rodu *Myrmica*.

4 a 5 Mravenec rodu *Tetramorium* – okřídlený samec (obr. 4), dělnice (obr. 5 nahoře) a královna (obr. 5 dole). V palearktické oblasti leží těžiště výskytu mravenců tohoto rodu na suchých stepích a polopouštích, u nás se běžně vyskytují na sušších trávnících. Snímky J. Dvořáka

6 Mravenec obecný (*Lasius niger*), ve střední Evropě velmi rozšířený druh suchých bezlesých stanovišť

7 Mravenec otročící (*Formica fusca*). Eurytopní (bez vyhraněných nároků na prostředí), v hierarchii dominance podřízený druh

8 Mravenec *Myrmica scabrinodis* – dělnice (nahoře) a detail hlavy (dole). Eurytopní, spíše podřízený druh. Snímky J. Dvořáka

9 Drobný, rovněž eurytopní druh *Leptothorax acervorum*, jehož kolonie se v zajetí bez nesnází vejde do zkumavky.

10 Schéma hlavy mravence loupeživého (*Formica sanguinea*). Od ostatních mravenců rodu *Formica* se snadno pozná podle vykrojeného horního pysku. Orig. P. Pech

11 Mravenec loupeživý zastupuje dočasně sociálně parazitický druh a fakultativního otrokáře, využivá mravence z podrodu *Serviformica*. Dělnice na snímku právě odnáší kuklu z hnízda mravence otročícího.

sousedství) „pučením“ či letem královen, nebo na dlouhé vzdálenosti pouze letem královen. Úspěšnost kolonizace královnami na vzdálenost větší než několik set metrů až několik kilometrů je ale malá, takže jako první se zpravidla uchytí druhy ze sousedství. Většinu suchých, nově vzniklých ploch bez vegetace (pískovny, odkaliště, výsypky) rychle obsadí mravenci tří skupin: mravenec obecný, mravenci rodu *Tetramorium* a podrodu *Serviformica*. Jde o druhy v dnešní krajině naprosto běžné, žijící zpravidla nedaleko nově vzniklé lokality, přičemž mravenec obecný a zástupci rodu *Tetramorium* reprezentují



4



5



6



7



8

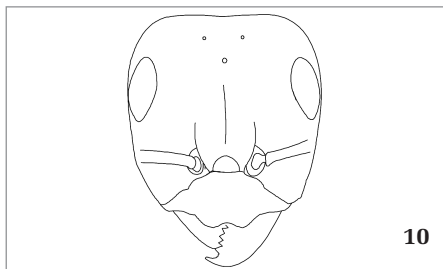


9

zároveň velmi agresivní a teritoriální mravence. Každá z těchto tří skupin představuje jednu velikostní kategorii – *Tetramorium* nejmenší, mravenec obecný střední velikosti a podrod *Serviformica* zahrnuje velké mravence. Na nově vzniklých lokalitách se tyto druhy často brzy silně rozmnoží. Mravenci podrodu *Serviformica* bývají po nějaké době částečně nebo i zcela nahrazeni zástupci z podrodů *Formica* v užším pojetí a *Raptiformica* z rodu *Formica* (obr. 10 a 11), což jsou velké agresivní druhy zakládající hnízda sociálně parazitickým způsobem právě prostřednictvím podrodu *Serviformica* (a jsou proto vyloučeny z první kolonizační vlny). Tím se na lokalitě ustanoví těžko prostupné společenstvo tří agresivních a teritoriálních skupin, pokrývajících všechny základní velikostní kategorie. Lokalita může být v průběhu let osídlována skrytě žijícími a podřízenými druhy (mravenec žlutý, rody *Myrmica*, *Temnothorax*, *Leptothorax* a další), jejich výskyt ale kvůli obrovské početnosti dominantních druhů bývá malý. Specialisté na daný biotop (např. *Lasius psammophilus* v případě písků) bývají většinou vzácní, a tak nemají příliš šanci nový biotop včas obsadit.

Zajímavé jsou kolonizační schopnosti mravenců rodu *Myrmica*. Jejich královny totiž mezi prvními kolonizují opuštěná pole nebo nově vzniklé paseky, na druhou stranu se tyto mravenci téměř vůbec neuplatňují na začátku sukcese výsypek a odkališť. Snad za to může jejich semiklaustální způsob zakládání kolonie, kdy královny na holém písku, popílku nebo materiálu z hlubin země těžko najdou potravu, naopak samy jsou tam nápadnou kořistí.

Vykácení větší plochy lesa je změnou velmi rychlou a drastickou a do určité míry navozuje z hlediska mravenců podmínky primární sukcese. Okamžitě mizí druhy hnízdící na stromech, následované těmi, které jsou na stromy vázány potravně. Zatímco v prvním případě jde



10



11

většinou o nenápadné mravence (převážně z rodu *Temnothorax*), jejichž absenci nemyrmekolog ani nezaznamená, druhá skupina obsahuje také druhy velmi nápadné a ekologicky i etologicky dominantní. Ve smrkových lesích i v mnoha lesích listnatých jsou to především tzv. lesní mravenci z druhového komplexu mravenec lesního (*Formica rufa*). Principy fungování a interakcí mravenců v lesích dobře známe z výzkumů ve Finsku. Jehličnaté i listnaté porosty tam může zcela obsadit a téměř úplně zablokovat pro další druhy mravenců hlavně *F. aquilonia* (u nás žije pouze v Novohradských horách a na Kleťi). V našich lesích mohou podobně působit jiné druhy rodu *Formica*, především mravenec množivý (*F. polyctena*). Na pasekách se naproti tomu rychle uchytávají zástupci rodů *Myrmica*, *Lasius*, *Formica* (*Serviformica*) a další, a myrmekofauna pasek tak může být vzhledem k okolnímu lesu relativně pestrá.

V mokřadních biotopech není blokování jiných druhů v průběhu sukcese tak výrazné, snad proto, že mokřadních druhů mravenců na našem území nežije tolik a nebývají tak agresivní. Mokré louky bývají obsazeny vesměs subdominantními a celkem tolerantními mravenci rodu *Myrmica*, většina změn se projeví spíše poměrným zastoupením hnízd různých druhů v rámci tohoto rodu. Tito mravenci žijí navíc zpravidla krátce, a protože např. změna výšky vegetace v důsledku zahájení nebo ukončení seče bývá poměrně rychlá, změny myrmekofauny jsou patrné již po několika letech (obr. 3).

Důsledkem schopnosti regulovat poměry v hnízdě a také agresivního chování mravenců je tedy zpomalení sukcese mravenčích společenstev ve srovnání se společenstvy jiných organismů. Obměna myrmekofauny může trvat i několik desítek let, takže se změny projeví spíše v dlouhodobém měřítku, které ovšem většina studií nezachytí. Dalším důvodem pro zdánlivou netečnost mravenců ke změnám



12



13

prostředí bývá použita metodika sběru dat – nejčastěji používané zemní pasti odchyty jen po povrchu běžající a početně i etologicky dominantní druhy (často v obrovských množstvích). Tedy kategorii mravenců, v níž ke změnám skutečně téměř nedochází. Nalezení malých a skrytě žijících druhů (ať už podzemních, hrabankových nebo stromových), které na změny reagují nejpravděpodobněji, vyžaduje určitou dovednost, protože běžné kvantitativní metody odchytu selhávají. Nejvíce jsou tím ovlivněny výzkumy v lesích, kde je zastoupení skrytě žijících druhů (na stromech nebo v hrabance) největší.

Potud tedy špatná zpráva pro použití mravenců ke studiu krátkodobých změn prostředí. Na druhou stranu, pomalá reakce mravenců na změny se dá využít jiným způsobem. Mravenci nás mohou přivést k poznání, jak lokalita vypadala v minulosti. Musí jít ovšem o druhy agresivní, které se jen tak nedají, a s velkými hnízdy, v nichž jsou schopny si po nějakou dobu udržovat potřebné teplotní a vlhkostní podmínky.

Tři případové studie

Na závěr tohoto článku uvedu několik konkrétních příkladů z vlastní praxe.

- V r. 2008 jsem sledoval myrmekofaunu přírodní památky Kuřidlo u Strakonice. Předmětem ochrany je zde zbytek přirozených lipových doubrav a bučin se zachovalou vápnomilnou vegetací. V celém lese jsem nacházel běžné lesní druhy mravenců, ale jaké bylo mé překvapení, když jsem na malé zarostlé a téměř zastíněné světelně pod vrcholem (obr. 1 na str. 79) našel populaci mravence *L. psammophilus*, specialisty na osluněné písky a skály (obr. 2). Světlina na Kuřidle je pro něj naprosto nevyhovující a netypické prostředí. Reálné vysvětlení může být následující: stráž byla v minulosti alespoň zčásti odlesněná, snad vypasená, zcela určitě s krátkou a řídkou vegetací. Les se tu začal rozšiřovat nejspíše po útlumu maloplošného hospodaření po druhé světové válce, přičemž tento světlo- a suchomilný druh mravence ustoupil až na několik málo desítek m² velké a nyní už výrazně suboptimální stanoviště, kde prozatím přežívá. Vyplyvá z toho i druhý závěr, a to, že přírodní památka není zbytkem přirozených lesů, ale naopak lesem nedávno vzniklým. Je to zjevné i ze skutečnosti, že v porostu chybějí

12 Mravenec horský (*Manica rubida*) – horský druh osluněných míst s minimálním vegetačním krytem.

Snímky: P. Pech, není-li uvedeno jinak

13 Atypické, reliktní místo výskytu mravence horského v přírodní památce Házlův Kříž. Foto R. Hrdlička

14 Vyšlapané místo před informační tabulí u přírodní rezervace Rašeliniště Kapličky je mnohem typičtějším stanovištěm mravence horského než lokalita na předchozím snímku (obr. 13). Foto z archivu autora

staré stromy a po lese na Kuřidle není v historických mapách ani stopa.

- Mravenec horský (*Manica rubida*, viz obr. 12) u nás žije v horách, kde obsazuje sušší, dobře osluněná místa s nízkou vegetací (obr. 14). V r. 2010 jsem našel jeho populaci ve vysoké trávě a v téměř naprostém stínu v prostoru mezi smrkovým lesem a porosty břízy a topolu v přírodní památce Házlův Kříž (obr. 13). Mravenci jsou zde izolováni v pasti rozrůstajícími se stromy (expanzi dřevin lze pozorovat i při srovnání starších a nových leteckých snímků) a dosud zde přežívají. Dokonce byli nuceni změnit způsob hnízdění – na lokalitě hnízdí v mohutných zemních kupách, zatímco běžně mají čisté podzemní hnízda bez nadzemní stavby. Kупovitá hnízda jim patrně pomáhají regulovat teplotu a vlhkost na snesitelnou úroveň.

- Že vztahy uvnitř společenstva mravenců mohou být velmi složité a výsledky zásahu těžko předvídatelné, lze ukázat na jiném případu. Při kosení některých luk v Babiččině údolí v r. 2006 jsme pozorovali zajímavou rychlou změnu v aktivitě mravenců (data pocházela ze zemních pastí, takže jejich vztah k velikosti a početnosti hnízd je pouze nepřímý). Na plochách byly zařčyceny takřka výhradně pouze tři druhy: mravenec obecný, *Myrmica scabrinodis* a *M. rugulosa*. Všechny tři mají zhruba stejnou velikost. Mravenec obecný je v této trojici etologicky dominantním druhem, *M. scabrinodis* subdominantním, ale natolik agresivním, že ho mravenec obecný ve svých teritoriích netrpí, zatímco nejméně agresivní druh *M. rugulosa* ano. Hojný výskyt *M. rugulosa* na dlouhostébelných loukách je docela pozoruhodný – tento mravenec totiž obsazuje především suchá místa s velmi nízkou vegetací nebo zcela bez ní. Často bývá pionýrským druhem na



14

opuštěných polích a na zmíněných loukách se patrně vyskytuje jako pozůstatek právě této doby (některé tamní louky jsou údajně bývalá pole, opuštěná před několika desítkami let). Ještě zajímavější ale může být pravděpodobná příčina, proč zde tento málo agresivní druh (zřejmě s omezenou schopností regulovat aktivně po měry v hnízdě) zůstal. V tom nám pomohl management lokality. Na kosených plochách kleslo množství chycených dělnic mravence obecného a *M. rugulosa*, naopak vzrostl počet dělnic *M. scabrinodis*. To bylo nečekané a tyto rozdíly lze sotva vysvětlit pouhou změnou podmínek. Mravenec obecný ale většinou tvoří, má-li možnost, hnízda s velkou zemní kupou na povrchu, zatímco oba druhy rodu *Myrmica* stavějí kupku malou nebo žádnou. Strojová seč tak zničila nadzemní partii hnízd mravence obecného a způsobila velkou úmrtnost jeho dělnic i nedospělých stadií. Hnízda rodu *Myrmica* nebyla sečí zasažena, ovšem snížená početnost mravence obecného vedla ke zvýšení aktivity a početnosti konkurenčního *M. scabrinodis*. Ten začal okamžitě zatlačovat populaci *M. rugulosa*, do té doby chráněnou teritoriálním chováním mravence obecného.

Použitá literatura uvedena na webu Živý.