

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta



Bakalářská diplomová práce

**Dominance mravenců
(makroekologická & evoluční meta-analýza)**

Antonín Macháč

Vedoucí práce: Mgr. Milan Janda, PhD.

České Budějovice
2008

Macháč, A. 2008: Dominance mravenců (makroekologická & evoluční meta-analýza). [Ant dominance (macroecological & evolutionary meta-analysis). Bc. Thesis, in Czech] - 66p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Annotation:

Ecological and evolutionary context of ant dominance phenomenon is analyzed. The study proposes rigorous classification of dominant species. Relationships among dominance and life history of species are examined.

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích 29. 4. 2008

Antonín Macháč

Poděkování

Za podporu, spolupráci i navigační podněty děkuju především Milanu Jandovi, Simoně Polákové, Janě Smrčkové, rodině a přátelům

Obsah

1. Úvod	1
1.1 Mravenci a ekosystém	1
1.2 Mravenci a společenstva	3
1.2.1 Vazby mezi mravenci a ostatními organismy	3
1.2.2 Potravní ekologie mravenců	4
1.3 Společenstva mravenců	5
1.3.1 Metody studia společenstev mravenců	5
1.3.2 Formování společenstev mravenců	5
1.3.3 Kompetice o prostor (teritorialita)	6
1.3.4 Kompetice o potravu (foraging)	8
1.3.5 Funkční klasifikace společenstev mravenců	9
1.3.6 Mravenčí mozaiky (ant mosaics)	12
1.3.7 Dominantní druhy mravenců	13
2. Motivace a cíle	17
3. Metodika	18
3.1 Vymezení dominantních druhů	18
3.2 Klasifikace dominantních druhů	19
3.3 Evoluce a ekologie dominantních druhů	20
3.3.1 Distribuce dominance v rámci fylogenetických linií mravenců	20
3.3.2 Vztahy mezi dominancí, ekologií a fylogenezí	21
3.3.2.1 Srovnání vlivu prostředí a fylogeneze na podobu dominance	21
3.3.2.2 Mnohorozměrné analýzy	23
3.4 Doplnkové analýzy	24
4. Výsledky	31
4.1 Klasifikace dominantních druhů	31
4.2 Evoluce a ekologie dominantních druhů	35
4.2.1 Distribuce dominance v rámci fylogenetických linií mravenců	35
4.2.2 Vztahy mezi dominancí, ekologií a fylogenezí	35
4.2.2.1 Srovnání vlivu prostředí a fylogeneze na podobu dominance	35
4.2.2.2 Mnohorozměrné analýzy	38
4.3 Doplnkové analýzy	44
5. Diskuze	45
5.1 Klasifikace dominantních druhů	45
5.1.1 Typy dominance rozlišené touto studií	45
5.1.2 Srovnání klasifikací dominantních druhů mravenců	47
5.1.3 Nedominantní druhy mravenců	49
5.2. Ekologie a evoluce dominantních mravenců	50
5.2.1 Distribuce dominance v rámci fylogenetických linií	51
5.2.2 Srovnání vlivu prostředí a fylogeneze	51
5.2.2.1 Typy dominance a fylogeneze	52
5.2.2.2 Typy dominance a prostředí	54
5.2.3 Životní strategie dominantních druhů	
6. Závěr	59
7. Literatura	60
Přílohy	

1. Úvod

1.1 Mravenci a ekosystém

Mravenci (*Hymenoptera: Formicidae*) jsou jednou z nejrozšířenějších skupin organismů a významnou součástí bezmála všech terestrických ekosystémů (Tillberg et al. 2006, Davidson et al. 2003, Holldobler & Wilson 1990).

Vyskytují se od severního polárního kruhu až po Tasmánii a jižní Afriku; přičemž původní druhy mravenců postrádá Antarktida, Island, Grónsko a několik odlehlých ostrovů Polynésie, Atlantiku a Indického oceánu. Čtyři rody, *Camponotus*, *Crematogaster*, *Hypoponera* a *Pheidole*, jsou rozšířeny na celém území tohoto areálu (Wilson 1987).

Druhová diverzita mravenců na světové škále má povahu latitudiálního gradientu s maximem v rovníkových oblastech, jak je tomu ostatně i u řady jiných skupin hmyzu (Majer & Delabie 1994). Druhové bohatství mravenců, jak jej srovnali Holldobler a Wilson (1990), je uvedeno v Tab. 1. Synoptický soupis všech popsanych druhů mravenců (a částečně i jejich rozšíření) platný k roku 2007 uvádí Bolton's Catalogue (Bolton 2007). Dostupné informace o biogeografii a biodiverzitě mravenců budou v nejbližší době rozšířeny globální databází shrnující dílčí výzkumy druhového složení společenstev mravenců všech oblastí světa (Dunn et al. 2007).

Tab. 1 Množství popsanych druhů mravenců v jednotlivých oblastech světa. Upraveno podle Holldobler & Wilson (1990)

Oblast	Počet druhů
Neotropical	2162
Nearctic	580
Evropa	180
Afrika (subsaharská oblast)	2500
Asie (temperát a tropy)	2080
Melanesie (bez Nové Guiney)	275
Austrálie	985
Polynésie (původní druhy)	42

Význam mravenců nespočívá pouze v jejich přítomnosti téměř ve všech biomech, ekosystémech a jejich značné diverzitě, ale také v jejich klíčovém postavení v tom kterém ekosystému.

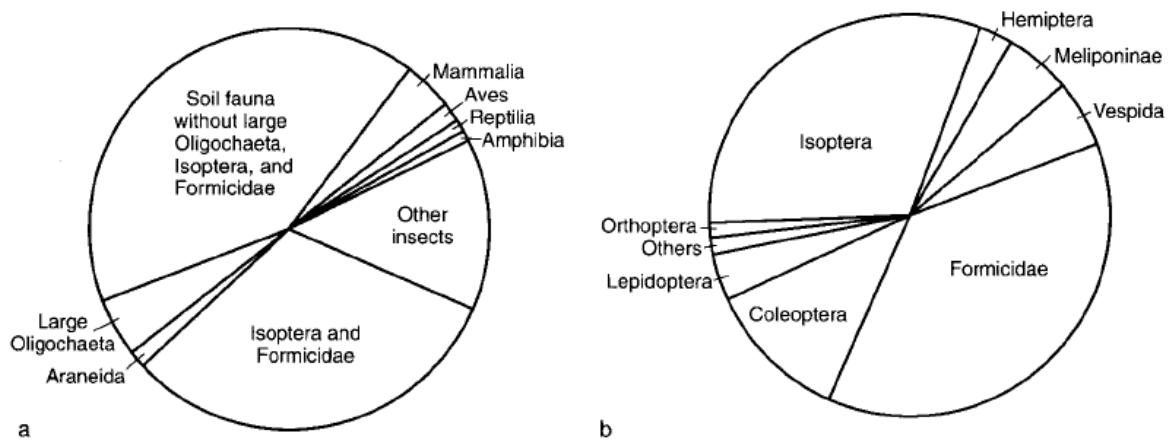
Mravenci tvoří dominantní složku společenstev živočichů mnoha temperátních a tropických ekosystémů jak počtem druhů, tak objemem biomasy. Tato skutečnost se nejzřetelněji projevuje v nížinných tropických lesích, v nichž biomasa mravenců přesahuje proporce biomasy ostatních živočichů (Bluthgen et al. 2000). Relativní zastoupení, a tedy i význam mravenců ve společenstvech se pak snižuje od rovníku ke geografickým pólům (Wilson 1994). Podobně jako diverzita, roste i abundance mravenců na geografické škále s primární produktivitou (v zásadě tedy s mírou energie dostupné konzumentům) a s průměrnou teplotou (Kaspari et al. 2000).

Byla provedena řada studií se snahou kvantifikovat zastoupení mravenců v ekosystémech (Tab. 2, Obr. 1). Philpott (2006) uvádí, že mravenci tvoří 80 % živočišné biomasy tropických

deštných lesů. Práce využívající sběru hmyzu pomocí insekticidu rozprášeného do korun stromů (Davidson 2003) ukazují, že mravenci tvoří 94 % členovců v získaných vzorcích, jejich biomasa pak 86 %.

Tab. 2 Abundance mravenců ve vybraných habitatech. Upraveno podle Folgarait (1998)

Lokalita, habitat	Abundance mravenců
Polsko, louky	162 jedinců/m ²
Kolumbie, savana	472 jedinců/m ²
Ivory Coast, sekund. tropický deštný les	100,8 jedinců/m ²
Amazonie, tropický deštný les	2762 jedinců/m ²
Peru, tropický deštný les	555 jedinců/m ²



Obr. 1 (a) složení celkové živočišné biomasy v okolí Manaus, Brazílie
 (b) složení biomasy hmyzu v okolí Manaus, Brazílie
 Převzato z Agosti et al. (2000)

Již samotná početnost mravenců naznačuje význam jejich role v ekosystémech. To platí jak pro abiotickou, tak biotickou složku ekosystémů.

Mravenci jsou zodpovědní za mísení půdní hmoty a podobu půdního profilu ve srovnatelné míře jako hlísti a kroužkovci (Holldobler & Wilson 1990). S pohybem půdní hmoty souvisí také změny chemismu půdy. V okolí jejich hnízd dochází ke zdatelným posunům pH a zvyšování koncentrace draslíku a fosforu, stejně jako dalších iontů spojených s rozkladem organické hmoty. Procesy dekompozice jsou podporovány přítomností bakterií a hub, jejichž zastoupení v hníždě je vyšší, než v okolí (Petal 1978).

1.2 Mravenci a společenstva

Mravenci jsou propojeni s ostatními organismy širokou škálou interakcí rozmanitého charakteru. Složitost této sítě interakcí odráží funkční diverzitu mravenců i široké rozpětí jejich souhrnné niky. Funkční diverzita a pozice mravenců v biotické složce ekosystémů může být ilustrována vybranými životními strategiemi.

1.2.1 Vazby mezi mravenci a ostatními organismy

A) Zrnojedi

Zrnojedi (seed harvesters) jsou dominantní skupinou společenstev bezobratlých v pouštích, savanách a pastvinách oblastí temperátu a tropických regionů. Tato strategie se vyskytuje zejména u rodů *Messor* (Eurasie) a *Pogonomyrmex* (Severní Amerika). Příkladně v Severní Americe zrnojedi tvoří 25 % počtu všech druhů mravenců. Jejich biomasa kvantitativně odpovídá biomase malých obratlovců, jimž jsou zrnojedi rovnocennými kompetitory o potravu, tedy semena rostlin. Ročně zrnojedům podlehnou několik milionů semen rostlin na hektar, čímž se stávají stěžejními granivory USA. Mravenci zde výrazně ovlivňují relativní abundanci a druhové složení rostlin (Johnson 2001).

B) Mravenci střihači

Mravenci jsou ústředními herbivory také v neotropické oblasti, a to zejména rody *Atta* a *Acromyrmex* (mravenci střihači). Nedávné výzkumy ovšem dokládají, že míra spotřeby listů těmito mravenci je menší, než se dříve předpokládalo; tj. asi 2 % dostupného listí na jednom hektaru. Navzdory tomu si mravenci střihači udržují přední pozici mezi herbivory a škůdci s mimořádným ekonomickým dopadem (Herz et al. 2007). Dalším interagujícím organismem jsou zde houby katabolizující listí na pro mravence stravitelnější substrát. Jedná se o pozoruhodný případ koevoluce s vertikálním přenosem, který je předmětem řady evolučních studií (Seal & Tschinkel 2007).

C) Arboreální druhy tropických lesů

Neméně komplexní jsou vazby, v nichž jsou zapojeni mravenci korunových systémů tropických lesů (*Oecophylla*, *Crematogaster* aj.). Abundance mravenců v tropickém prostředí je vysoká nejen disproporčně k jejich diverzitě, ale také v absolutních hodnotách. Arboreální mravenci jsou často vázáni na rostliny, které jim umožňují získávat dusík přímo z extraflorálních nektárií, nebo z floému zprostředkovaně přes *Homoptera* (*Hemiptera*) (Philpott 2006, Davidson 2003, Bluthgen et al. 2000).

D) Invazní druhy

Mezi mravenci se objevují i silně invazní druhy. Invazní mravenci jsou povětšinou polygynní, unikoloniální (bez agrese mezi hnízdy) a malé tělesné velikosti. Dokáží pohotově vyhledat a monopolizovat zdroje (McGlynn 1999). Tyto vlastnosti lze považovat za obecné exaptace k úspěšnému obsazení a persistenci v novém prostředí (kterým se obvykle stávají místa se zvýšenou hladinou disturbance). V první stovce nejvyhraněnějších invazních druhů uvádí Global Invasive Species Database pět zástupců čeledi *Formicidae* (*Anoplolepis gracilipes*, *Linepithema humile*, *Pheidole megacephala*, *Solenopsis invicta* a *Wasmannia auropunctata*).

Uvedené příklady jsou snad postačujícím podkladem stanoviska, že mravenci mají postavení tzv. ecosystem engineers; tj. organismů které přímo nebo nepřímo ovlivňují dostupnost zdrojů pro ostatní organismy modifikací svého biotického a abiotického prostředí (Folgarait 1998).

1.2.2 Potravní ekologie mravenců

Mravenci získávají energii ze všech trofických úrovní. Snad také díky tomu jejich potravní zaměření mnohdy není transparentní. Mravenci byli tradičně považováni za převážně predatorní hmyz (Holldobler & Wilson 1990). Predace mravenci vytváří silný selekční tlak (zejména v tropických pralesích) na široké spektrum bezobratlých a podmiňuje tak jejich okamžitou distribuci, únikové strategie v prostoru a čase, biorytmy a podobně (Olson 1991).

Toto stanovisko ovšem vede k řadě kontradikcí. Mravenci představují rozhodující podíl biomasy bezobratlých ve vzorcích získaných fumigací arboreálního patra pralesů, jak uvedeno výše (Phipott 2006, Davidson 2003, Tobin 1995). Biomasa mravenců tak překračuje biomasu jejich potenciální kořisti.

Rozkrytí těchto nejasností umožňuje využití izotopů dusíku a uhlíku ($\delta^{14}\text{N}$, případně $\delta^{13}\text{C}$, a $\delta^{15}\text{N}$), jejichž poměr v těle se na každé trofické úrovni působením metabolických procesů liší (Davidson & Patrell-Kim 1996). Nicméně ani analýza koncentrací izotopů v těle nepostrádá nepříznivá zkrslení, jak dokládá Tillberg et al. (2006). Zhodnocení trofické ekologie kolonie je komplikováno mnoha faktory; potrava je získávána nespočtem dělnic, v různých stádiích ontogeneze se potravní nároky jedince liší, potrava je mezi dělnicemi sdílána procesem regurgitace, dochází k překryvu generací v hnízdě atd. (Borgesen 2000).

Navzdory nesnadnosti zkoumání trofické úrovně se však ukazuje, že arboreální mravenci tropů mají veskrze statut herbivorů (Davidson 2005, Davidson 2003).

Mutualismus s rostlinami a *Homoptera*

Mravenci hojně využívají exudátů skupiny *Homoptera* a extraflorální nektária (EFN) rostlin. Floémová tekutina rostlin je sice chudá na nezastupitelné proteiny a dusík, ale může být dodatečně obohacena prostřednictvím symbiontů mšic nebo mravenců. Přítomnost vegetace s EFN nebo zástupců čeledi *Homoptera* zřetelně ovlivňuje denzitu, diverzitu a distribuci mravenců. Lze proto předpokládat, že medovice a EFN mají klíčovou pozici v potravě mravenců (Tobin 1991).

Zatímco EFN využívá množství druhů simultánně na jedné rostlině bez projevů agresivity, populace *Homoptera* bývají monopolizovány jen několika teritoriálními agresivními druhy (r. *Dolichoderus*, *Crematogaster*, *Azteca* aj.). EFN jsou přístupná většímu spektru menších druhů (r. *Brachymyrmex*, *Paratrechina*, *Paraponera* aj.) bez projevů agresivity nebo pokusů o obranu EFN před ostatními mravenci.

Mravenci obecně preferují medovici před EFN. Medovice je cennějším zdrojem hned z několika důvodů. EFN sekretují nektar diskontinuálně, zatímco medovice je stálejším zdrojem. K tomu je medovice (přispěním symbiontů mšic) relativně bohatší na aminokyseliny. Snad proto se vyplatí investovat do obrany medovice a nikoliv do obrany EFN, která jsou nadto roztroušena na větší ploše a jejich monopolizace by tak byla náročnější. Naopak kolonie *Homoptera* bývají pod ochranou někdy i v samotném hnízdě mravenců (Bluthgen et al. 2000).

Oba případy (jak EFN, tak mutualismus s *Homoptera*) ukazují, že potrava má značný dopad na behaviorální ekologii mravenců a v důsledku i na formování jejich společenstev.

1.3 Společenstva mravenců

Mravenci jsou kosmopolitní, ubiquitous, vysoce abundantní a diverzifikovaná skupina s velkým rozsahem životních strategií. Metodika jejich sběru a analýzy jejich společenstev je poměrně nenáročná časově i ekonomicky. Metody sběru jsou standardizované a ve veskrze konzervativní podobě se používají po celém světě. Proto jsou mravenci vhodnou modelovou skupinou pro rozmanité (makro)ekologické studie (Dunn et al. 2007).

1.3.1 Metody studia společenstev mravenců

Poznatky vědy jsou vždy vymezeny charakterem použité metodiky. Také proto je třeba zohlednit podobu metody používané při výzkumu společenstev mravenců, chceme-li interpretovat získaná data. Jednotlivé metody pak nabízejí odpovědi na rozdílné otázky. Mezi základní metody sběru mravenců patří vnašovací pasti (pitfall traps), ruční sběr (quadrat sampling), Winklerovy extraktory (Winkler extraction), Berlesovy nálevky (Berlese funnels), vnašovací pasti (bait traps) a fumigace korun stromů (fogging) (King & Porter 2005).

Padací pasti (pitfall traps) jsou kontejnery zapuštěné do podkladu s obsahem usmrcujících a konzervačních roztoků. Tato metoda umožňuje odhadnout abundanci a druhové složení mravenčí fauny s pozemní aktivitou. Výsledky tedy integrují charakter disperze kolonií mravenců a aktivitu při vyhledávání potravy, popř. jiných zdrojů. Metoda může být použita v různých časových rozpětích a reflektovat tak například rozdílnou aktivitu druhů v čase (diurnální změny, sezónní posuny atd.). Obdobná data lze získat také ručním sběrem (quadrat sampling).

Metoda fumigace spočívá v rozprášení insekticidu do korun stromů a sběru padajících bezobratlých do nálevek standardizovaného průměru.

Výše uvedené metody slouží k získání více méně náhodných vzorků společenstev mravenců, nebo obecněji bezobratlých. Získaná data odrážejí abundanci a druhové složení fauny bezobratlých na zvolené lokalitě v půdě, na jejím povrchu nebo na vegetaci.

V kontrastu s předchozími metodami nabízejí vnašovací pasti (bait traps) i představu o interakcích mezi druhy. V zásadě se jedná o potravní atraktant (nejčastěji upravené maso tuňáka, med, usmrcený hmyz atd.) umístěný na podložce. Volba návnady ovlivňuje podobu získaných výsledků, přičemž studie bývají zaměřeny spíše na potravní generalisty (Longino & Colwell 1997). Vnašovací pasti odhalují například charakter distribuce semen nebo predace mravenci v ekosystému a společenstvu, stejně jako příspěvek jednotlivých druhů k těmto procesům. Poukazují na efektivitu získávání zdrojů různými druhy a interakce mezi nimi, proto jsou vhodné také pro behaviorální studie. Některé druhy jsou zdatné v rychlém objevení potravy, u jiných je nalezení zdrojů spojeno s delší časovou prodlevou, ale jsou schopny nalezené zdroje efektivně obhájit před jinými druhy nebo je vytěsnit. Vnašovací pasti proto vypovídají o kompetičním potenciálu druhů a jejich exploračních schopnostech (Agosti et al. 2000).

1.3.2 Formování společenstev mravenců

Vliv vnějšího prostředí

Mravenci byli navrženi jako vhodný indikátor ekologických změn, neboť složení jejich společenstev je senzitivní ke změnám vnějšího prostředí. Studie dokládají posun ve složení společenstev mravenců v reakci na různé managementy krajiny ze strany člověka (Perfecto &

Snelling 1995, Perfecto et al. 1994), na disturbance požáry (Andersen et al. 1997), těžbou (Andersen 1997) atd.

Vliv ostatních organismů

Společenstva mravenců jsou ovlivňována nejen abiotickým prostředím, ale i biotickou složkou ekosystémů, a to především přítomností mutualistů (např. *Homoptera*, řada skupin rostlin poskytujících mravencům domatia, extraflorální nektária nebo jiné výživné útvary atd.) (Webber et al. 2007), parazitů (*Staphylinidae*, *Lycaenidae*) (Stoeffler et al. 2007) nebo parazitoidů (*Phoridae*) (Orr et al. 2003, Holldobler & Wilson 1990).

Vliv interakcí mezi mravenci navzájem

Pro formování společenstev mravenců jsou však významné také mezi- a vnitro- druhové interakce mezi mravenci navzájem. Vztahy mezi mravenci jsou komplexní a zahrnují predaci, otrokářství, sociální parazitismus, sdílení chemických stop, kleptobiózu a celou řadu dalších interakcí, jak shrnul například už Morley (1946).

Nejsilnějším faktorem určujícím distribuci kolonií mravenců a formování jejich společenstev je kompetice o zdroje, a to především o prostor a potravu (Sanders et al. 2007, Holldobler & Wilson 1990). Prostor a potrava jsou vzájemně provázané zdroje, jejichž dostupnost a obrana úzce souvisí s teritoriálním a exploračním chováním druhu. Některé podmínky upřednostňují strategie obrany zdrojů, jiné jejich efektivní a rychlé čerpání. Síla a podoba kompetice je určena také druhovým kontextem, druhovým složením. Úspěšnost té které strategie je závislá na strategii používané ostatními koloniemi (kompetitory) (Holldobler & Wilson 1990)

1.3.3 Kompetice o prostor (teritorialita)

Kolonie mravenců jsou sedentární a prakticky všudypřítomné. Úspěšnost jednotlivých kolonií závisí na míře čerpání dostupných zdrojů. Míra dostupnosti zdrojů je určena okolními koloniemi, které snižují kvantitu zdrojů. Kompetice o zdroje (vnitrodruhová i mezidruhová) mezi koloniemi je značná a závisí na prostorové distribuci kolonií. Rozhodujícím zdrojem je prostor a úspěšnost kolonií je prostorově závislá (Sudd & Franks 1987).

Význam kompetice o prostor mezi koloniemi potvrzuje nenáhodná, pravidelná distribuce kolonií (hnízd) mravenců napříč různými habitaty a bioregiony (louky, lesy, savany, pouště i tropický deštný les v rámci rozdílných biogeografických oblastí) (Levings & Traniello 1981). Pravidelnost rozmístění kolonií mravenců dokládá, že kompetice mezi koloniemi je obzvláště silná, a to i mezi koloniemi rozdílných druhů. S jistými výhradami přichází Bernstein & Gobbel (1979), podle jejichž výzkumu se charakter rozmístění kolonií mění s altitudiálním gradientem; v nižších polohách je distribuce pravidelná, ve vyšších shlukovitá. Jejich výzkum probíhal v pouštích Severní Ameriky; nestíněná místa vhodná pro založení kolonie jsou shlukovitě rozmístěná ve vyšších nadmořských výškách, což podle autorů vede k shlukovité distribuci mravenčích kolonií. Oproti nim Levings & Franks (1982) provedli obdobnou studii na Barro Colorado a opět získali jednoznačné doklady pravidelného rozmístění kolonií. Závěry uvedených studií ukazují, bez ohledu na dílčí odchylky, na význam teritoriálního chování pro přežití a rozvoj kolonií mravenců.

Podoby teritoriality

Teritorialita mravenců nabývá rozmanitých podob a je v kontrastu s teritorialitou unitárních organismů, jakými jsou třeba obratlovci. Charakter teritorií by měl odpovídat snaze

maximalizovat dostupnost zdrojů nezbytných pro růst a rozvoj kolonie a minimalizovat energii nutnou pro obranu teritorií, případně zranění spojená s obranou teritoria (Sudd & Franks 1987). Mravenci, coby modulární organismy (Keller 1998), mohou obětovat v soubojích na hranicích teritoria jednotlivce pro zájmy kolonie a současně mohou střežit a hájit teritorium na mnoha místech simultánně. Velikost jejich teritorií není tak striktně omezena jako je tomu solitérních organismů, které nemohou tolik riskovat při obraně teritorií a které mohou hájit jen určitou část teritoria v jednom čase (Krebs et al. 1984).

Teritoriální strategie mravenců je odvislá nejen od distribuce zdrojů a sousedních kolonií, ale také od designu sociální struktury kolonie, např. polydomie nebo monodomie, komunikace mezi jedinci a verbování (recruitmentu), chemismu značení teritorií, způsobu vytěsnění kompetitorů atd. (Holldobler & Lumsden 1980).

Dobře prozkoumaná *Oecophylla longinoda* žijící v korunách stromů deštných pralesů si udržuje rozsáhlá trojrozměrná teritoria, z nichž eliminuje bezmála veškeré kompetitory, zejména mravence. Tento druh intenzívně využívá mutualismu s *Homoptera*, kteří jsou rovnoměrně rozmístěni po vegetaci. *Homoptera* představují stálý zdroj potravy. Efektivitu využívání medovice zvětšuje schopnost r. *Oecophylla* snadno a rychle vybudovat hnízdo ze sešitého listí vegetace, tedy polydomní charakter kolonie (s jednou královnou) (Offenberg 2007). *Oecophylla* využívá výrazný teritoriální feromon. Teritoria mohou mít i 40 metrů v průměru. Teritoria jsou sférická, stálá v čase a prostoru. Takováto teritorialita je označována jako teritorialita typu III, nebo absolutní teritorialita (Holldobler & Wilson 1990). Rod *Oecophylla* tvoří rozhodující podíl ve vzorcích z fumigace korun stromů v oblastech svého výskytu (Afrika) a je tak významným prvkem arboreálního patra deštných pralesů.

Oproti r. *Oecophylla*, granivorní r. *Pogonomyrmex* hájí dvourozměrná teritoria, což je dáno povahou jeho habitatu (savany, louky...). Tito mravenci jsou monodmní a jejich potrava má nerovnoměrnou shlukovitou distribuci. Za těchto okolností by nebylo výhodné držet si neměnná cirkulární teritoria. Teritoria zrnojedů, jako je r. *Pogonomyrmex*, jsou tvořena větveným propojením dostupných zdrojů s hnízdem a jsou proměnlivá v čase. Jedná se o teritorialitu typu II (Sudd & Franks 1987).

Teritorialita omezená na obranu hnízda a jeho bezprostředního okolí se označuje jako teritorialita typu I.

Toto rozlišení jednotlivých typů teritoriality, jak jej navrhl Holldobler & Wilson (1990), je shrnuto v Tab. 3.

Tab. 3 Typy teritoriality. Podle Holldobler & Wilson (1990)

Teritorialita I	obrana hnízda a jeho bezprostředního okolí
Teritorialita II	obrana hnízda, jeho bezprostředního okolí, obrana zdrojů (většinou potravních) a cest spojujících hnízdo se zdroji (potravou); teritoria jsou proměnlivá v čase a prostoru, většinou větvené topologie
Teritorialita III	absolutní teritorialita; obrana trvalých (v čase a prostoru) teritorií; teritoria jsou většinou sférické nebo cirkulární topologie

1.3.4 Kompetice o potravu (foraging)

Teritorialita je často určena distribucí potravy, jak dokládá např. r. *Pogonomyrmex*, *Oecophylla*. Strategie získávání potravy (obecněji foraging) zahrnuje fázi objevení, uhájení (nebo monopolizace) a transportu potravy do hnízda. Různé druhy akcentují různé fáze tohoto procesu (Sumpster et al. 2003). Je-li rozmístění zdrojů známé nebo málo proměnlivé, není třeba dokonalá komunikace mezi dělnicemi a explorační schopnosti, nýbrž vysoká schopnost zdroje bránit před kompetitory (tedy teritorialita). Naopak při náhodné distribuci zdrojů v čase a prostoru je s výhodou efektivní komunikace a nižší kompetiční zdatnost (např. r. *Leptomyrmex*) (McGlynn 2000).

Podoby foragingu

I nesofistikované strategie mohou najít uplatnění za příhodných podmínek. Rody stresovaných stanovišť jako *Cataglyphis* vystačí s nezávislou explorační aktivitou a foragingem. Jednotlivé dělnice prohledávají okolí hnízda a shromažďují nalezenou potravu v hnízdě, jejich orientace je zejména vizuální. *Aphaenogaster*, rod amerických pouští, rozšiřuje strategii r. *Cataglyphis* o verbování, které iniciují dělnice objevivší zdroj potravy. Úspěšné dělnice navádějí ostatní ke zdroji s využitím taktilního kontaktu (tandem running). V důsledku tak dělnice vyhledávají potravu ve skupinách, hovoří se o tzv. skupinovém verbování (group recruitment). U druhů s odvozenější strategií (*Camponotus socius*) k taktilnímu kontaktu přistupuje i komunikace s využitím feromonu. Dělnice kladou komunikační chemikálie na podklad při cestě od zdroje (Holldobler & Wilson 1990). Nejdokonalejší systém navádění ke zdroji potravy, označovaný jako hromadné verbování (mass recruitment), se spoléhá především na feromonální značení cest ke zdroji. Každá dělnice, která získala na vyznačeném místě potravu, zanechává na zpáteční cestě do hnízda feromonální stopu (např. u r. *Solenopsis* jsou to výměšky Dufouroyvy žlázy, ale u jiných druhů mohou být i jiného původu). Z toho je patrné, že stopa sílí s kvantitou zdroje a naopak. V okamžiku vyčerpání zdroje chemická stopa slábne. Zpočátku množství zverbovaných dělnic stoupá exponenciálně a ke zdroji se vydávají stovky dělnic. Obrana zdrojů je však nízká. Tato strategie, kdy velké množství dělnic je schopno pohotově a rychle objevit a vyčerpávat aktuálně dostupné zdroje, je výhodná spíše v proměnlivém prostředí (Sudd & Franks 1987). Jedná se o protipól teritoriálních strategií, kdy trvalé zdroje jsou silně bráněny proti kompetitorům.

Zajímavá srovnání umožňuje studium průběhu značených cest, které navádějí dělnice ke zdroji potravy. U některých, převážně granivorních, rodů (*Messor*, *Pogonomyrmex* aj.) jsou střeženy tyto cesty a zdroje na jejich konci jako teritorium, jak uvedeno výše. Teritorium pak kopíruje cesty a má dvourozměrnou větvenou strukturu (Azcarate et al. 2003). Podobnou topologii mají i značené cesty druhů s odlišným typem teritoriality; tyto druhy jsou však méně vhodné pro studium cest. Rod *Messor* je monodomní, všechny cesty tak směřují k jednomu bodu, hnízdu. Cesty jsou kanálem, jímž putuje potravu směrem k sedentárnímu hnízdu; přičemž prostředníkem transportu jsou jednotlivé dělnice. Cesty se různě větví a vyčerpávají zdroje v okolí hnízda. Analogická strategie získávání zdrojů z okolí je známá u rostlin nebo hyf hub (Rainer & Franks 1987).

U rostlin je přenos živin zprostředkován kořeny obdobné struktury jako cesty mravenců. Morfologie kořenů rostlin a topologie mravenčích cest jsou překvapivě podobné, a to nejen v základních rysech a principech. Příkladně v místech s větší koncentrací živin dochází k masivnějšímu větvení kořenů rostlin, stejně jako značených cest mravenců (růstový model phalanx), naopak neúživná místa jsou překlenuta co nejrychlejším růstem s omezeným

větvením (růstový model guerilla). Jednotlivé značené cesty mravenců mají takové uspořádání, aby rovnoměrně využívaly prostor bez nevýhodných překryvů a mezer. Podobně je tomu u kořenové nebo listové plochy rostlin (Lopez et al. 1994).

1.3.5 Funkční klasifikace společenstev mravenců

Paralela s rostlinami

Kolonie mravenců jsou modulární povahy, tj. sestávající z mnoha víceméně stejných jednotek mnohobuněčné stavby (modulů). Hnízda mravenců jsou sedentární. Strategie čerpání zdrojů z okolí hnízda je analogická strategii rostlin. Tyto charakteristiky poukazují na paralelu mezi životními strategiemi rostlin a mravenců. Lze tedy očekávat, že společenstva mravenců se budou do značné míry chovat jako společenstva rostlin. Těmito předpoklady obhájil Andersen (1995) oprávněnost studia společenstev mravenců a funkční přístup ke klasifikaci jejich společenstev.

Funkční klasifikace u živočichů je obecně považována za nevhodnou, protože klima, stres a disturbance nemají vždy rozhodující vliv na společenstva živočichů. Společenstva živočichů jsou obecně, ve srovnání s rostlinami, méně konzervativní a méně prediktabilní s ohledem na vnější prostředí (Morin 1999). Sociální hmyz se ovšem v mnohém vymyká charakteristikám většiny živočichů a v některých podstatných aspektech se blíží svou životní strategií spíše rostlinám, než například obratlovcům (Lopez et al. 1994, Rainer & Franks 1987).

Tyto skutečnosti vedly k vytvoření funkční klasifikace mravenců a následnému studiu jejich společenstev v kontextu stresu, disturbance a kompetice obdobně, jak navrhl Grime (1977) pro společenstva rostlin.

Funkční dělení podle odezvy na kompetici, stres a disturbance

Ústředním stresovým faktorem ovlivňujícím aktivitu a světovou i regionální distribuci mravenců je teplota. Limitující jsou zejména teploty nízké. Vysoké teplotě se lze vyhnout inaktivitou ve vhodném úkrytu během dne, roku apod. (Holldobler & Wilson 1990). Mikroklima habitatu je determinováno především součinem vlivu teploty a vegetace, která pozměňuje oslunění a vlhkost.

Význam disturbance závisí na jejich intenzitě a časovém intervalu. Společenstva mravenců jsou však obvykle pružná, resilientní a po odeznění disturbance se rychle znovu ustaví předchozí stav. Vliv disturbance je tak spíše sekundární a spjatý s posunem mikroklimatu (tedy krátkodobým stresem) (Andersen 1995).

Předmětem kompetice je především prostor a potrava (Sanders et al. 2007). Předpokládá se, že síla kompetice je dána přítomností jen několika mála druhů s rozhodujícím kompetičním potenciálem, které determinují podobu celého společenstva mravenců. Zpravidla se jedná o druhy vysoce agresivní a teritoriální (r. *Iridomyrmex*, r. *Crematogaster*, r. *Oecophylla* ad.) (Pfeiffer et al. 2008).

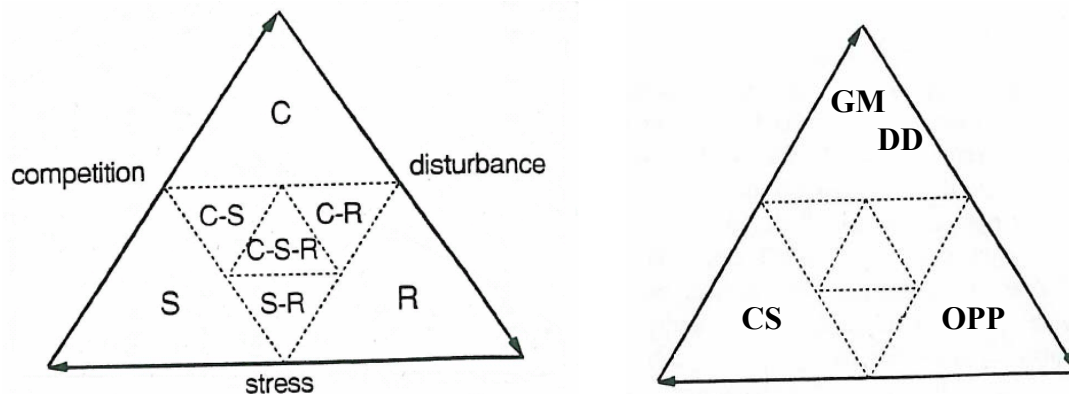
Andersen vytvořil triangulární uspořádání skupin mravenců podle jejich odezvy na stres, disturbance a kompetici (Obr. 2). Toto rozdělení má svá omezení, protože bylo primárně vytvořeno pro australskou a s jistými modifikacemi také pro severoamerickou faunu mravenců. Je pravděpodobné, že některé strategie vyskytující se v odlišných bioregionech nejsou v Andersenově klasifikaci zahrnuty.

Vztah mezi taxonomií a (behaviorální) ekologií mravenců je těsný. Proto se evoluce mravenců, alespoň u některých skupin, promítá do jejich funkční klasifikace.

Studie rozlišily sedm funkčních skupin (Tab. 4). Vyhraněnými a základními skupinami jsou (1) Dominant Dolichoderinae, (2) Generalized Myrmicinae a (3) Opportunists (Andersen & Clay 1996, Andersen 1995, Andersen 1992).

Tab. 4 Andersenovy funkční skupiny. Podle Andersen (1995)

Dominant Dolichoderinae	Climate specialists - Cold climate specialists
Generalized Myrmicinae	Climate specialists - Hot climate specialists
Opportunists	Climate specialists - Tropical climate specialists
Subordinate Camponotini	Specialists predators (Large competitors)
Cryptic species	



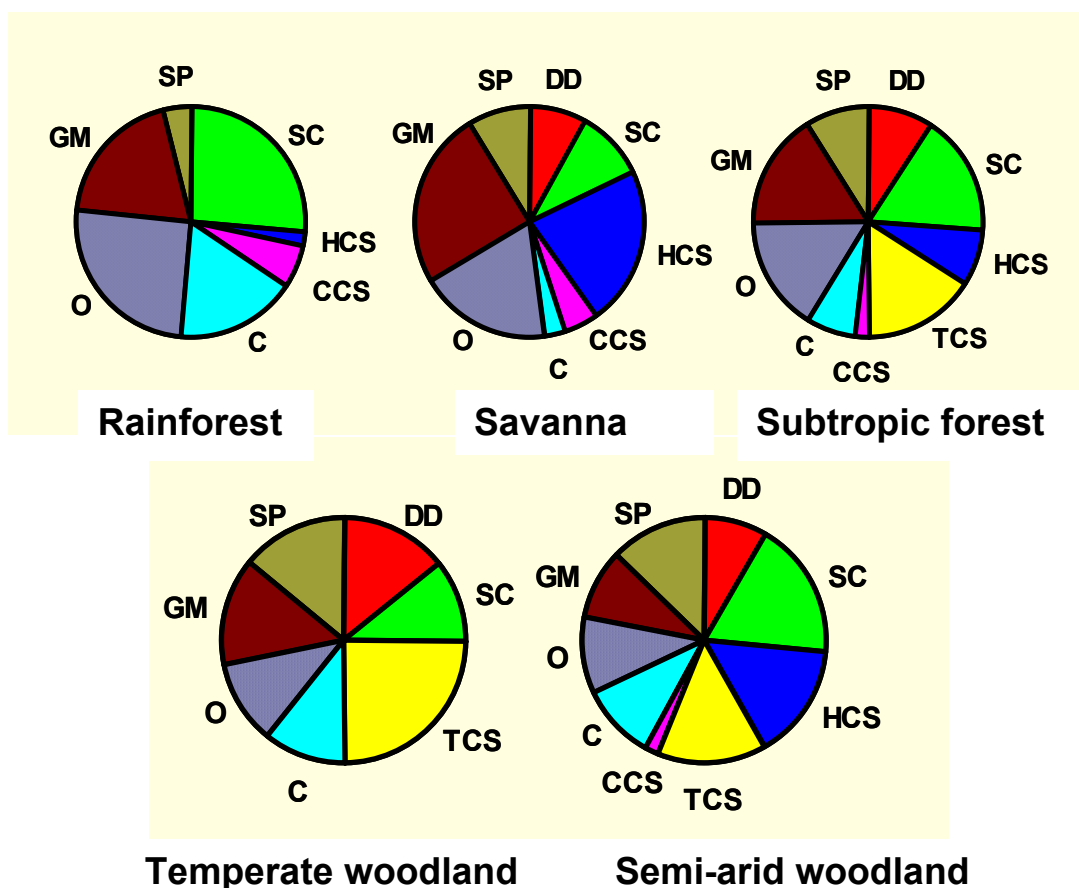
Obr. 2 Schematické vyjádření triangulární ordinace druhů mravenců podle jejich odezvy na stres, disturbance a kompetici. Postavení vybraných funkčních skupin v rámci ordinace (DD Dominant Dolichoderinae, GM Generalized Myrmicinae, CS Climate specialists, OPP Opportunists). Upraveno podle Andersen (1995)

(1) Dominant Dolichoderinae jsou druhy kompetičně zdatné. Jejich analogií mezi rostlinami jsou stromové růstové formy. Velmi efektivně čerpají zdroje z velkého radiu svého okolí, v němž potlačují své kompetitory. Za příznivých podmínek tvoří zdaleka největší podíl biomasy společenstva. Nejsou schopny se uplatnit za zvýšené hladiny stresu nebo disturbance.

(2) Generalized Myrmicinae mají omezenější rozsah dopadu na společenstvo. Jejich analogií jsou keřové růstové formy rostlin. Jejich biomasa je nižší, avšak nejsou tolik senzitivní k faktorům abiotického prostředí.

(3) Opportunists jsou analogičtí travám. Nedokáží intenzivně čerpat zdroje ze svého okolí, mají širokou ekologickou valenci a jsou zastoupeni bezmála ve všech habitatech a bioregionech. Uplatňují se v stresovaném prostředí nebo v raných fázích sukcese následujících po rozsáhlejších disturbancích. Jedná se o druhy ruderálních, narušených stanovišť; v nichž tvoří majoritní podíl biomasy mravenců.

Analogie s rostlinami má bezesporu svá omezení. Reakce rostlin a mravenců na faktory vnějšího prostředí je v některých směrech odlišná. Triangulární ordinace rostlin a mravenců v reakci na stres, disturbance a kompetici se tedy často nepřekrývají, protože tyto skupiny mají rozdílné nároky na prostředí. Pro prostředí pro rostliny stresové může být pro mravence optimální (např. suché oblasti). Shoda nastává v chladných oblastech (ať už na latitudiálním nebo altitudiálním gradientu) nebo například v tropech (Andersen 1997). Nižší stíněná patra pralesa dominují druhy stres-tolerantní, zatímco v korunách stromů se projevuje silná kompetice a převládají mravenci vysoce agresivní a teritoriální (Bluthgen et al. 2000). Zastoupení jednotlivých funkčních skupin mravenců se liší v různých habitatech i biomech (Obr. 3). Toto zastoupení je prediktabilní s ohledem na míru disturbance a stresu v daném prostředí. Funkční klasifikace společenstev mravenců dokládá, že na složení společenstva lze poměrně přesně usuzovat už podle abiotických charakteristik prostředí (Vanderwoude et al. 1997).



Obr. 3 Zastoupení funkčních skupin mravenců v odlišných habitatech. Dominant Dolichoderinae (DD), Subordinate Camponotini (SC), Generalized Myrmicinae (GM), Opportunists (O), Cryptic species (C), Cold climate species (CCS), Hot climate species (HCS), Tropical climate specialists (TCS). Upraveno podle Vanderwoude et al. (1997)

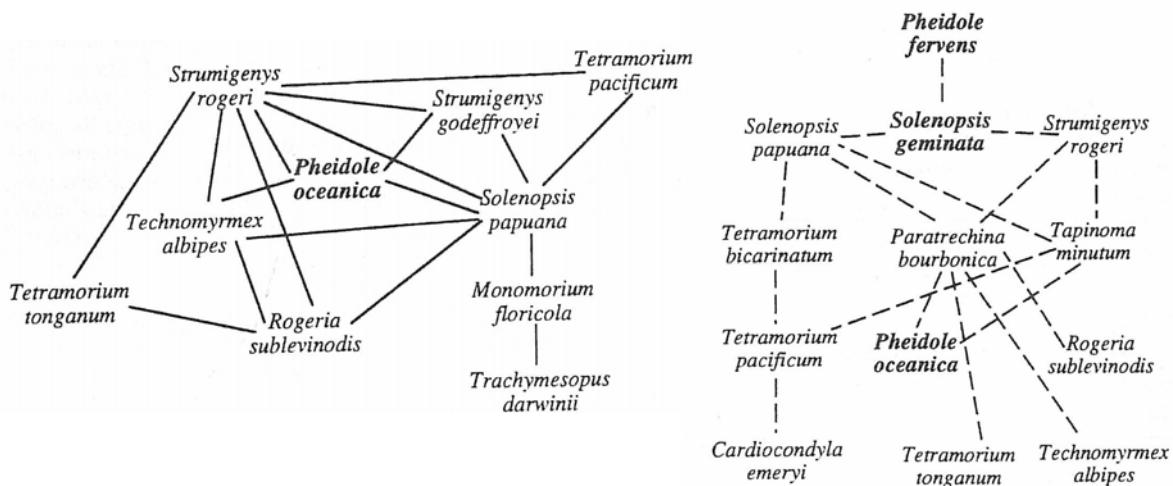
1.3.6 Mravenčí mozaiky (ant mosaics)

O charakteru druhového složení společenstva (nikoliv už tedy složení funkčního) pojednává hypotéza mravenčích mozaik (ant mosaics), která postuluje, že ani druhové složení společenstva mravenců není nahodilé (Leston 1973).

Studie probíhající na plantážích v Africe i jinde poukázaly, že v rámci společenstva mravenců je několik druhů výrazně abundantnějších, než ostatní druhy. Tyto abundantní druhy jsou také teritoriální a oblasti jejich aktivity se vzájemně nepřekrývají. Druhy uvedených vlastností bývají v literatuře obvykle označovány jako dominantní. Vzorce jejich distribuce vytvářejí tzv. mravenčí mozaiky (ant mosaics) (Majer 1993, Majer 1972).

Nepřekrývající se teritoria dominantních druhů vypovídají o značném vlivu kompetice mezi druhy. Po experimentálním odstranění kolonie dominantního druhu je uvolněné teritorium obsazeno sousední kolonií, třebaže jiného druhu (Majer 1976).

Další závěry hypotézy mravenčích mozaik hovoří o zákonitostech koexistence druhů. Mezi dominantními druhy navzájem se uplatňují negativní vazby. Na území obsazeném dominantním druhem se však vyskytuje řada druhů mravenců s výrazně nižší abundancí a méně vyhraněnou agresivitou. Druhové složení nedominantních druhů je určeno dominantním druhem. Různé dominantní druhy k sobě váží odlišné spektrum nedominantních druhů (pozitivní vazby) (Room 1971) (Obr. 4).



Obr. 4 Pozitivní (plné čáry) a negativní (přerušované čáry) vazby výskytu druhů mravenců ve Francouzské Polynésii. Upraveno podle Morrison (1996)

Mravenčí mozaiky jsou univerzálním fenoménem tropických plantáží, i přirozených ekosystémů jako např. porosty mangrove (Adams 1994). Nicméně jejich existence v deštných lesích je sporná. Analýzou vazeb mezi druhy mravenců se zabývali Floren & Linsenmair (2000). Jejich výzkum probíhal v nížinných deštných lesích Bornea. Použité statistické analýzy neprokázaly přítomnost negativních ani pozitivních vazeb mezi druhy mravenců. Výskyt a distribuce mravenců byly náhodné, vzájemně se vylučující teritoria nebyla patrná. Spíše než kompeticí byla tedy struktura společenstev mravenců formována stochastickými procesy. Existenci mozaik se zabývali také Ribas & Schoereder (2002), kteří shromáždili publikované studie o společenstvech mravenců plantáží a sekundárního tropického deštného lesa. U poloviny analyzovaných studií nebyly prokázány žádné vzorce nebo zákonitosti

distribuce mravenců. Tyto i jiné práce (Sanders et al. 2007, Floren & Linsenmair 2005) poukazují, že vedle kompetice se při formování společenstev mravenců mohou uplatňovat i jiné biologické procesy a náhodné vlivy.

Podle některých kritiků je ovšem věrohodnost uvedených prací vyvracejících existenci mozaik nízká, protože byly postaveny na diskutabilním použití statistických metod. Data vstupující do analýzy byla prostorově autokorelovaná, avšak použité metody uvažují nezávislost pozorování. Nevhodné bylo také použití Bonferroniho korekcí. Pravděpodobnost chyby I. druhu byla proto značná (Bluthgen & Stork 2007).

Přítomnost nebo absence mravenčích mozaik na tropických plantážích a v deštných lesích odráží odlišnou míru kompetice na lokalitách odlišné complexity. Vegetace plantáží má poměrně jednoduchou strukturu, koruny stromů jsou zde malé a separované. Jednotlivé stromy jsou proto snadno monopolizovatelné jedním dominantním druhem. Současně je toto prostředí lépe přístupné a výsledky snadno analyzovatelné. V kontrastu k plantážím stojí deštný les s propojeným korunovým zápojem a systémem lián. Monopolizace prostoru jedním druhem by byla v takovémto prostředí energeticky náročnější. Nadto je prostor deštného lesa výrazně vertikálně strukturován. Fumigace korun stromů tak často shromažďuje organismy z velmi odlišného prostředí. Odhalit případné vzorce distribuce jednotlivých druhů mravenců je pak obtížné.

Sporná otázka existence mravenčích mozaik v deštných lesích by mohla být spolehlivě zodpovězena detailnějším mapováním prostorové distribuce druhů ve spojení s odpovídající prostorovou statistikou (Bluthgen & Stork 2007).

1.3.7 Dominantní druhy mravenců

Jako dominantní bývají obvykle označovány druhy zásadního ekologického dopadu na společenstva mravenců a následně i bezobratlých (Vasconcelos et al. 2008). Dominantní druhy mravenců jsou pro svůj význam častým předmětem mnoha vědeckých studií. Navzdory tomu se však jednotlivé studie v kritériích dominance neshodávají a vymezení dominantních druhů je značně nejednotné. Studie postavené na odlišné metodice navrhuji odlišná kritéria (Bluthgen & Stork 2007).

Vymezení dominantních druhů

Převládající většina studií označuje jako dominantní (a) druhy vysoce abundantní na lokalitě, (b) druhy vysoce kompetičně zdatné, schopné monopolizovat zdroje, (c) druhy snižující diverzitu ostatních mravenců na lokalitě (Carpintero et al. 2008, Pfeiffer et al. 2008, Ellison et al. 2007, Boulton et al. 2005, Aesch & Cherix 2005; a řada dalších).

(a) Údaje o abundanci druhů na lokalitě poskytují padací pasti (pitfall traps) a fumigace korun stromů (fogging). Je-li abundance nebo biomasa druhů na lokalitě zřetelně nevyrovnaná ve prospěch jednoho druhu, pak je tento druh označen za dominantní. Jedná se o tzv. numerickou dominanci (Dejean & Corbara 2003).

Je však obtížné stanovit arbitrární hranici početnosti, při níž by už bylo možno druh označit jako numericky dominantní. Významnou roli totiž sehrává například prostorová škála, nebo efektivita sběru. Záznamy z jedné lokality v různém čase, nebo záznamy z různých lokalit jsou jen omezeně srovnatelné. Toto platí, zvláště pokud by byly srovnávány výsledky získané fumigací a padacími pastmi. Jakákoliv arbitrární hranice početnosti by proto byla sporná. Kritérium vysoké abundance jistě není rigorózní.

(b) Interakce mezi mravenci jsou studovány zejména na vnaďicích pastech (bait traps). Mravenci kompetují především o prostor a potravu. Přičemž kompetice o prostor a kompetice o potravu jsou vzájemně spjaty; podoba hájeného teritoria odráží distribuci potravy a naopak. Schopnost druhu monopolizovat prostor nebo potravu je tak kritériem dobře odpovídajícím vysoké kompetiční zdatnosti. Vysoká kompetiční zdatnost je příznačná pro tzv. behaviorálně dominantní druhy (Lebrun & Feener 2007).

Behaviorální dominance většinou pozitivně koreluje s numerickou dominancí, tzn. kompetičně zdatné druhy bývají zpravidla i vysoce abundantní. Takovéto druhy jsou pak označovány jako ekologicky dominantní (Vepsalainen & Pisarski 1982). Naopak abundantní druhy nejsou zdaleka vždy kompetičně zdatné, což platí především o družích stresovaných stanovišť.

(c) Úspěšné invaze jsou často provázeny snížením druhové diverzity původních druhů. Snížení diverzity mravenců lze vysvětlit vysokou kompetiční zdatností invadujícího druhu, který vytěšňuje původní druhy mravenců (Parr et al. 2005). Snižování diverzity lze tedy vnímat jako sekundární projev behaviorální dominance invazního druhu (McGlynn 1999).

Životní strategie dominantních druhů

Obecně charakterizovat biologii dominantních druhů není snadné, protože v odlišném prostředí budou odlišné strategie a ekologické vlastnosti druhů různě úspěšné. Strategie úspěšná v jednom habitatu může být neúspěšná v habitatu jiném (Andersen 1996, Galle 1991).

Stresovaným habitatům dominují druhy náležící do Andersenovy funkční skupiny Climate specialists (r. *Melophorus*, r. *Cataglyphis* aj.). Climate specialists jsou přizpůsobeni podmínkám prostředí, které nejsou příznivé pro kompetičně zdatné druhy. Většina kompetičně zdatných druhů se ve stresovaných oblastech nevyskytuje, nebo je jejich aktivita velmi omezená. V tomto prostředí mohou Climate specialists dosáhnout vysoké abundance, která převyšuje početnost ostatních druhů. V méně stresovaných podmínkách však mají vždy sub- nebo non- dominantní status (Bestelmeyer 2000).

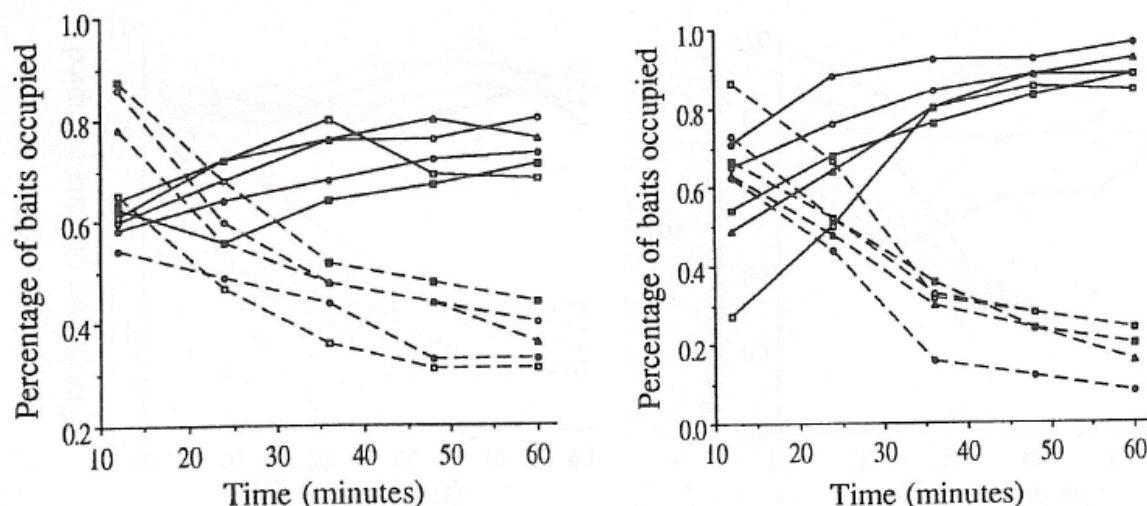
Podobně je tomu i v disturbovaných oblastech, kde početně převládají Opportunists (r. *Paratrechina*, r. *Rhytidoponera* aj.). Tyto nespecializované druhy s širokou ekologickou valencí a nízkou kompetiční zdatností jsou majoritní složkou disturbovaných oblastí, zatímco v méně extrémních oblastech bývají vždy potlačeny kompetičně zdatnějšími druhy mravenců. Climate specialists nebo Opportunists bývají označovány jako dominantní, vždy však pouze ve smyslu numerické dominance (Andersen 1997).

Behaviorálně dominantní druhy jsou kompetičně zdatné. Mravenci mezi sebou kompetují zejména o prostor a potravu (Sudd & Franks 1987). Kompetici o prostor je možno studovat prostřednictvím teritoriality druhů. Teritorialita nabývá různých podob. Nejvyhraněnější dominantní druhy hájí trvalá nepřekrývající se teritoria, která mohou vytvářet vzorce mravenčích mozaik (Majer 1993).

Kompetici o potravu lze vnímat jako schopnost potravu nalézt a transportovat do hnízda. Obrana potravních zdrojů spadá spíše do teritoriality typu II nebo III. Nejvyhraněnější dominantní druhy využívají hromadného verbování (mass recruitment), podmíněného velmi efektivním komunikačním systémem mezi dělnicemi. Tyto druhy dokáží pohotově potravu objevit a přemístit do hnízda (Holldobler & Wilson 1990).

Behaviorální dominance je tedy určena silou teritoriálního chování a efektivitou verbování. Ke studiu behaviorální dominance jsou využívány vnačící pasti (bait traps). Zákonitosti kompetice na vnačících pastech dobře popisují i obecnější matematické modely, tzv. Lanchesterovy zákony (McGlynn 2000).

Mají-li druhy s efektivní komunikací, jako r. *Solenopsis* nebo r. *Wasmannia*, přístup ke zdroji (vnačící pasti), rychle jej čerpají a obrana zdroje není výrazná. Investují do rychlého čerpání a méně do obrany zdroje. Pomalejší a větší mravenci (r. *Ectatomma*, r. *Odontomachus* aj.) se naopak dostávají ke zdroji (vnačící pasti) později, ale vytěsňují z něj ostatní druhy. Jejich strategie je postavená na obraně nalezených zdrojů (McGlynn 2000) (Obr. 5)



Obr. 5 Grafy znázorňují změnu druhového složení na vnačících pastech (baits) v čase. Jednotlivé linie ukazují podíl pastí monopolizovaných jedním druhem v různých časech. Čas je vztažen k okamžiku položení pasti. Převzato z Morrison (1996)

Lze očekávat, že mezi schopností potravu nalézt a obhájit před kompetitory se uplatní trade-off; jak také dokládají některé studie z temperátních lesů (Fellers 1987). Existují však i druhy s efektivní komunikací a hromadným verbováním, které velmi agresivně brání potravní zdroje před kompetitory. Často si také udržují trvalá absolutní teritoria a jsou vysoce abundantní (Dejean et al. 2000). Tyto charakteristiky jsou příznačné pro ekologicky dominantní druhy rodů *Linepithema*, *Oecophylla*, *Iridomyrmex* ad. Udržování trvalých teritorií stejně jako vysoká míra pohybové aktivity jsou velmi energeticky náročné. Energie však pro tyto druhy není limitující, protože často využívají mutualismu s *Homoptera*, jejichž exudáty jsou bohaté na sacharidy (Davidson 1998). *Homoptera* jsou současně snadno monopolizovatelným zdrojem a někteří autoři poukazují na souvislost mezi absolutní teritorialitou a mutualismem s *Homoptera* (Savolainen & Vepsäläinen 1988). Exudáty *Homoptera* navíc obsahují dusíkaté látky. Dusík je limitujícím zdrojem v arboreálních patrech deštných pralesů, které jsou habitatem většiny ekologicky dominantních druhů. Některé studie naznačují, že ekologicky dominantní druhy jsou vázány na mutualismus s *Homoptera* (Sanders et al. 2007). V místech s přítomností *Homoptera* se objevují mravenčí mozaiky a vice versa.

Hypotéza mravenčích mozaik postulují, že dominantní druh má určující vliv na podobu celého společenstva mravenců a částečně také společenstev bezobratlých, v důsledku tedy i na funkci celého ekosystému (Bluthgen & Stork 2007).

2. Motivace a cíle

Mravenci tvoří velmi významnou složku ekosystémů (především tropických) (Tillberg et al. 2006, Davidson et al. 2003, Holldobler & Wilson 1990). Dominance mravenců je často popisovaným fenoménem (Vasconcelos et al. 2008) a dominantní druhy mají zásadní vliv na formování společenstev mravenců (Majer 1993, Majer 1972).

Rešeršní část této studie ovšem ukázala, že navzdory zásadní roli dominantních druhů v ekosystému je literatura ve vymezení dominance značně nejednotná. Pojem „dominance“ je používán často jako kompilační termín, který zahrnuje několik kvalitativně odlišných životních, případně kompetičních strategií.

Rozlišení jednotlivých podob dominance je také značně vágní (Bluthgen & Stork 2007). Literatura přiřazuje jednotlivým dominantním druhům tu kterou podobu dominance s ohledem na použitou metodiku.

Výsledky získané prostřednictvím padacích pastí nebo fumigace korun stromů neumožňují rozlišit numerickou dominanci sensu stricto od ekologické dominance navzdory tomu, že se jedná o diametrálně odlišné jevy. V těchto metodách se i ekologicky dominantní druhy projevují jako numericky dominantní. Nadto v oblastech s nízkou druhovou diverzitou (mravenců) je nesnadné na základě vysoké abundance jednoho druhu rozhodnout, zda je dominantní příčinou své kompetiční zdatnosti, nebo pouze v důsledku absence kompetitorů. Vnadicí pasti naopak nabízejí reflexi kompetiční strategie druhů. Neumožňují však rozlišit mezi ekologicky a behaviorálně dominantními druhy.

Efektivní by tedy bylo srovnání výsledků vnadicích a padacích pastí (případně fumigace korun stromů) na téže lokalitě. Tato srovnání však u většiny studií zabývajících se společenstvy bezobratlých, případně mravenců velmi často chybí. Téměř dominantnímu druhu je pak v důsledku přiřčeno několik podob dominance v různých studiích s odlišnou metodikou.

Tato práce si klade za cíl vymežit jednotlivé typy dominance. Dále budou analyzovány evoluční vztahy mezi dominantními a nedominantními rody mravenců. Bude prověřena existence a podoba závislostí mezi typy dominance, prostředím, v němž druhy dominují, a fylogenezí dominantních druhů. V závěru budou rozebrány odlišnosti v životních strategiích druhů s odlišným typem dominance a biologické (ekologické) znaky, které se vyskytují výhradně v rámci jednoho, nebo několika typů dominance. Cíle a záměry této práce tedy jsou:

1. Které druhy mravenců jsou označovány jako dominantní a co je tím míněno?
2. Rozlišení typů dominance podle podoby kompetičních strategií.
3. Je výskyt dominantních strategií v rámci fylogeneze mravenců náhodný?
4. Projevují se jednotlivé kompetiční strategie jako dominantní nezávisle na prostředí? Projevují se jednotlivé kompetiční strategie nezávisle na evoluční historii druhu?
5. Jaké jsou nejlepší prediktory rozdílností v úspěšnosti jednotlivých strategií? Za jakých podmínek se které kompetiční strategie projevují jako dominantní?
6. Objevují se v rámci jednotlivých typů dominance nějaké výhradní charakteristiky? Existují další znaky (behaviorální, ekologické, morfologické), se kterými jsou jednotlivé dominantní strategie spojeny?

3. Metodika

ZKRÁCENÁ VERZE

Byl sestaven soupis dominantních druhů mravenců, které byly následně klasifikovány podle podoby dominance. Podoby dominance byly rozlišeny na základě znaků, které dominanci popisují. Klasifikace byla provedena jako PCA. Vymezení shluků v rámci ordinačního diagramu bylo provedeno klastrovou analýzou.

Zda je výskyt jednotlivých dominantních strategií (jak je rozlišila klastrová analýza) v rámci všech fylogenetických linií mravenců náhodný, bylo prověřeno prostřednictvím metody Random Tree-length Distribution.

Zda jsou některé úspěšné kompetiční strategie (podoby dominance) vázány na určité prostředí, nebo spíše na určité fylogenetické linie (v rámci dominantních druhů), bylo prověřeno Mantelovým testem a pomocí Variation Partitioning.

Nalezení souvztažností mezi podobami dominance, ekologií a fylogenezí dominantních druhů umožnily mnohorozměrné analýzy.

Celková RDA prověřila existenci závislosti mezi podobami dominance, zvolenými ekologickými charakteristikami druhů a jejich fylogenezí.

RDA po blocích znaků analyzovala existenci závislostí mezi soubory znaků (např. potrava, geografické rozšíření) a podobou dominance.

Vytvoření profilu jednotlivých typů dominance bylo provedeno jako RDA s postupným testováním vlivu všech jednotlivých vysvětlujících proměnných. Pouze pro účely této mnohorozměrné analýzy vystupovaly jako vysvětlované proměnné jednotlivé typy dominance rozlišené klastrovou analýzou a nikoli behaviorální znaky popisující dominanci.

Doplňkové analýzy umožnily srovnat klasifikaci dominantních druhů navrhovanou touto studií a klasifikaci dominantních mravenců, kterou používá literatura, s Andersenovou širší funkční klasifikací mravenců

4. Výsledky

4.1 Klasifikace dominantních druhů

Klasifikace probíhala na základě behaviorálních znaků spojených s dominancí (Tab. 6). Délka gradientu ve vysvětlovaných proměnných (znacích spojených s dominancí) propočtená s použitím DCA byla 3,03. S ohledem na délku gradientu byla pro klasifikaci zvolena lineární nepřímá ordinační metoda; analýza hlavních komponent (PCA).

PCA na prvních dvou ordinačních osách vysvětlila 73,3 % variability ve znacích popisujících dominanci mravenců (Tab. 9)

Vysvětlované proměnné, teritorialita a agresivita, byly vzájemně korelované. Největší variabilita mezi dominantními mravenci byla v absolutní teritorialitě (TERR3) a hromadném verbování (MSREC). Přičemž korelační koeficient absolutní teritoriality a hromadného verbování se blížil nule (Obr. 8)

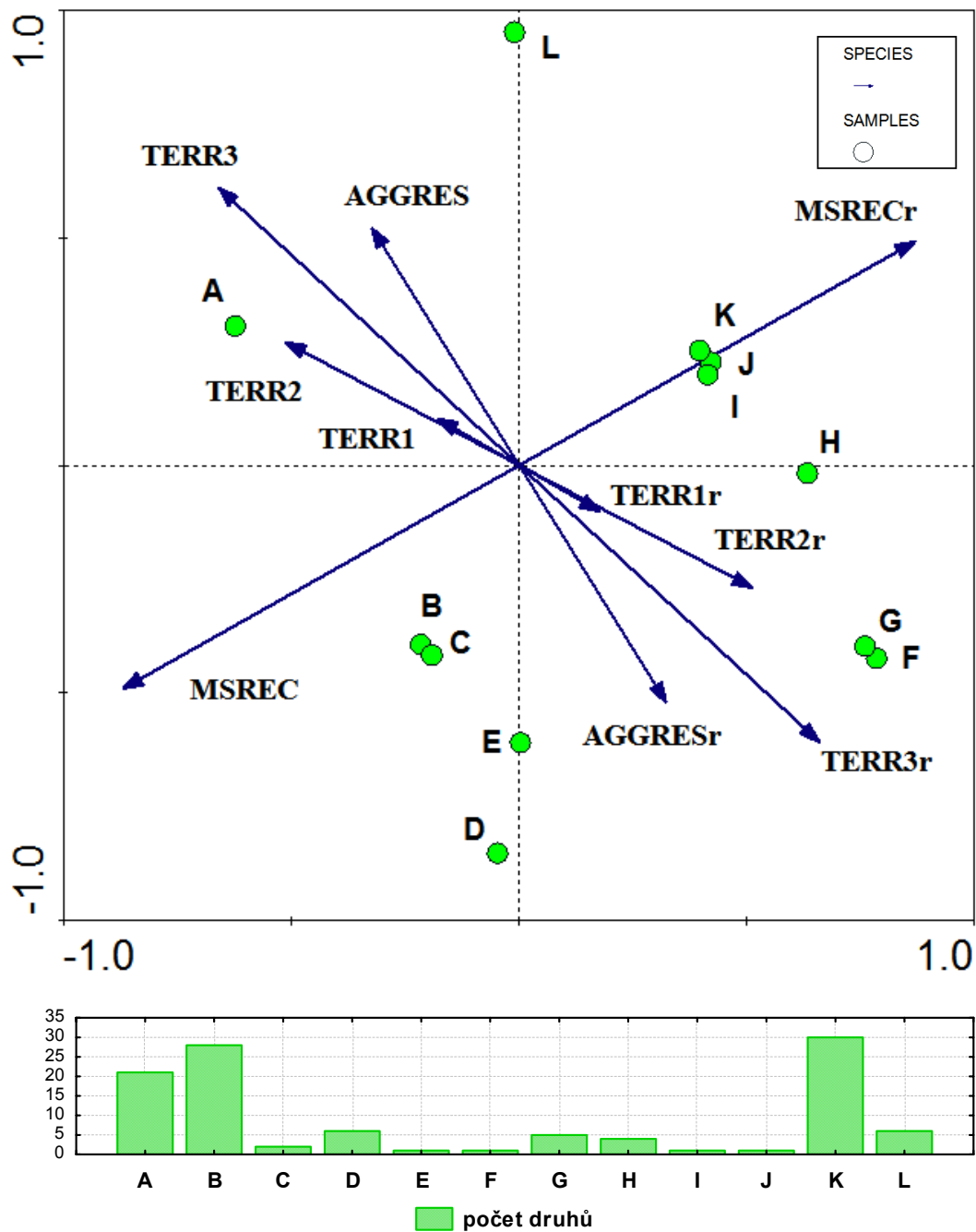
Vzhledem ke korelacím některých vysvětlovaných proměnných se neuplatnily všechny kombinace (2^5) hodnot těchto proměnných. Bylo rozlišeno 12 skupin druhů mravenců (označených A až L) se shodnými hodnotami v behaviorálních znacích spojených s dominancí. Jednotlivé skupiny byly početně nevyrovnané (Tab. 10).

Klastrová analýza umožnila vymezit shluky v rámci těchto 12-ti skupin. Rozlišeno bylo 5 shluků (DTGrA, DTGrB... , DTGrE) při Euklidovské distanci 2,3 (Příloha 2) Ztráta informace vzniklá klastrováním byla menší, než 10 %.

Jednotlivé shluky spojují druhy mravenců se stejným typem dominance (Obr. 9, Tab. 11).

Tab. 9 PCA; množství variability ve znacích popisujících dominanci vysvětlené na jednotlivých ordinačních osách. Na prvních dvou ordinačních osách bylo vysvětleno 73,3 % variability

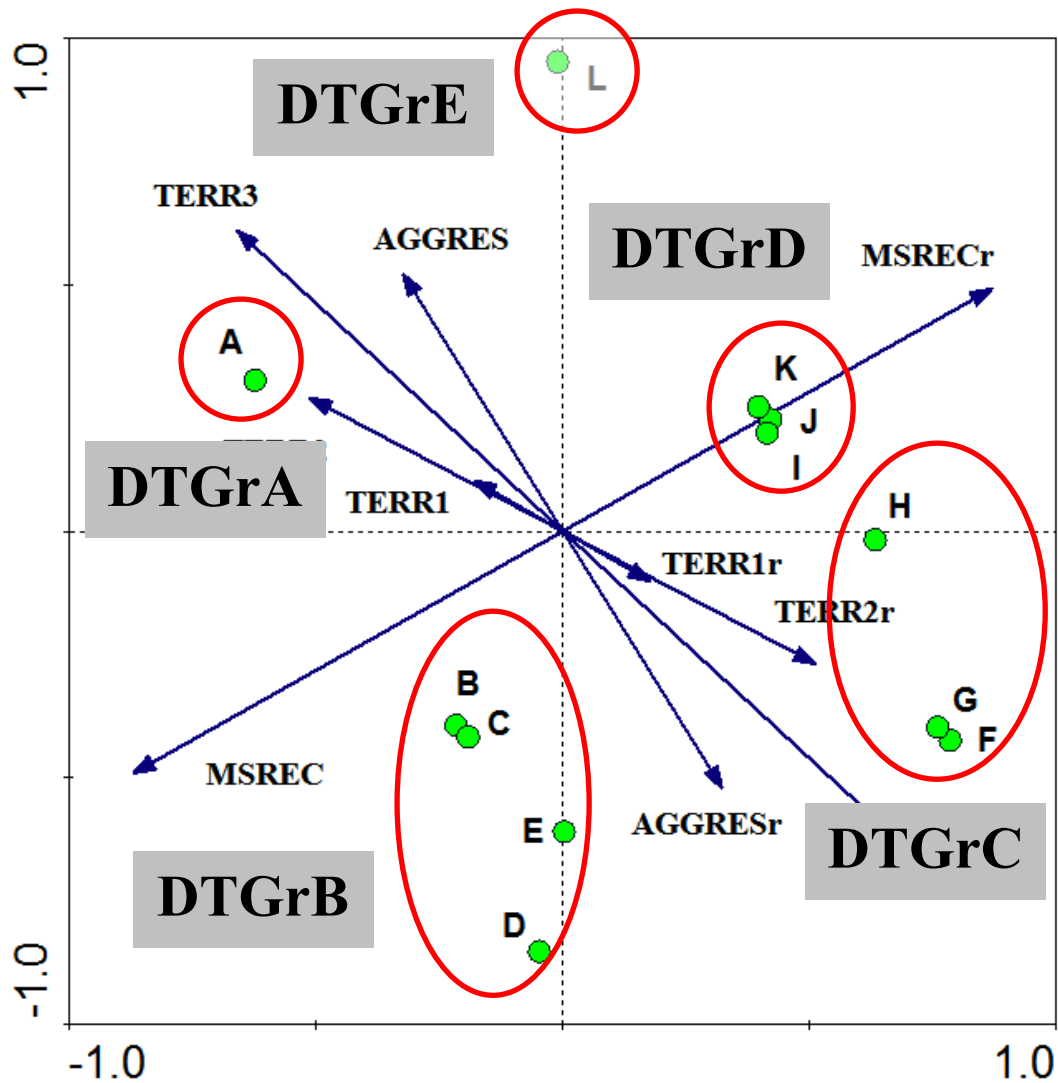
PCA Summary					
Axes	1	2	3	4	Total variance
Eigenvalues	0.477	0.256	0.195	0.059	1.000
Cumulative percentage variance of species data	47.7	73.3	92.8	98.7	
Sum of all eigenvalues					1.000



Obr. 8 PCA, ordinační diagram 106 druhů (zelené body) dominantních mravenců. Ordinance podle znaků popisujících dominanci (šipky): agresivita (AGGRES), teritorialita (TERR1, TERR2, TERR3) a hromadné verbování (MSRECr, MSREC). Koncovka „r“ značí indikátorovou proměnnou (nepřítomnost stavu; absent state). Rozlišeno bylo 12 kombinací hodnot jednotlivých proměnných, tedy 12 skupin druhů mravenců. Histogram pod ordinačním diagramem znázorňuje počet druhů v jednotlivých skupinách.

Tab. 10 Dvanáct skupin mravenců, jak je rozlišila PCA. U každé skupiny je uveden počet jejích členů, hodnoty jednotlivých proměnných, kterými je daná skupina charakterizována, a seznam členů skupiny

Počet taxonů	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
AGGRES	21	28	2	6	1	1	5	4	1	1	30	6
TERR1	1	1	1	0	1	0	0	0,879	0,879	1	1	1
TERR2	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
TERR3	1	1	0,888	0,888	0	0	0	0	1	0,888	1	1
MSREC	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
CremDepr		DoliThor	ParpClav	MesoBarb	Myrmica	AcroPara	CataAene	AphaRudi	PrenImpa	Odontoma	AnonGilb	AzteInst
CremModi		DoliBisp	WasmAuro	MesoAcic			RhytRufi	AphaPerp			AnonScru	AzteChar
CremScut		DoliDeco		MesoAndr			RhytAura	LeptoTho			AtopMocq	FormPrat
CremMimo		LineHumi		MonoPhar			TetpNiti	Proformi			CampFerr	FormRufa
CremCari		PheiRado		MonoDest			TetpAnth				CampAro	FormAqui
CremPeri		PheiMega		MonoRoth							CampPunt	FormSang
CremMela		PheiCali									CampSene	
CremLaev		PheiPali									CampCras	
CremStri		PheiSimo									CampMaci	
CremAshim		PheiOcea									CampPuni	
CremClar		PheiFerv									CampBlan	
CremGabo		PheiSuba									CampMacu	
CremMagn		PolyMilli									CampQuer	
OecoSmar		PolyLabo									CampRufi	
Oecolong		SoleGemi									CampMus	
LasiNige		SoleRich									CampMela	
IridSang		SoleIhvi									CampBore	
IridPurp		SoleSaev									CampTube	
IridRufo		SoleXylo									EctiaRuid	
FormPoly		SoleElec									FormTran	
FormExse		TapiSess									FormNeoc	
		TapiIndi									FormCine	
		TapiNige									LasiGran	
		TapiMela									LasiBrun	
		TeimAcul									LasiPara	
		TeimSemi									LasiFlav	
		TeimHisp									PogoBarb	
		TeimLapa									PogoDese	
											PogoOccl	
											PogoRugo	



Obr. 9 PCA ordinační diagram se znázorněným vymezením pěti typů dominance (DTGrA, DTGrB ..., DTGrE), jak je rozlišila klastrová analýza. Jednotlivé skupiny druhů (zelené body) o stejném typu dominance jsou vymezeny elipsami. Modré šipky znázorňují behaviorální znaky popisující dominanci: agresivita (AGGRES), teritorialita (TERR 1, TERR 2, TERR3), hromadné verbování (MSREC). Koncovka „r“ značí indikátorovou proměnnou (nepřítomnost stavu; absent state)

Tab. 11 Hodnoty behaviorálních znaků v rámci jednotlivých typů dominance. Agresivita (AGGRES), teritorialita (TERR 1, TERR 2, TERR3), hromadné verbování (MSREC)

	DTGrA	DTGrB	DTGrC	DTGrD	DTGrE
AGGRES	1	≤ 1	< 0,8	> 0,8	1
TERR1	1	1	≤ 1	1	1
TERR2	1	> 0,8	0	> 0,8	1
TERR3	1	0	0	0	1
MSREC	1	1	0	0	0

4.2 Evoluce a ekologie dominantních druhů

4.2.1 Distribuce dominance v rámci fylogenetických linií

Na kladogram mravenců (Moreau at al. 2006) bylo separátně vyneseno 5 typů dominance (DTGrA, DTGrB ..., DRGrE), jak je rozlišila klastrová analýza (Obr. 6).

Počet parsimoniálních změn vedoucích k distribuci jednotlivých typů dominance na reálném kladogramu byl srovnán s počtem parsimoniálních změn vedoucích k distribuci jednotlivých typů dominance na náhodně generovaných kladogramech (Tab. 12). Počty parsimoniálních změn se průkazně nelišily u reálného a simulovaných kladogramů.

Výsledky Random Tree-length Distribution ukazují, že každý typ dominance je na kladogramu distribuován náhodně. Evoluce žádného typu dominance není spojena s fylogenezí, alespoň na rodové úrovni.

Ovšem při vnesení všech dominantních rodů na kladogram (bez rozlišení jednotlivých typů dominance) bylo prokázáno, že evoluce dominance je spojena s fylogenezí.

Tab. 12 Počet parsimoniálních změn vedoucích k distribuci jednotlivých typů dominance na reálném kladogramu a na simulovaných kladogramech

Typ dominance	Počet pars. změn ^Δ	Interval (simulace) ^ε
DTGrA	5	(4 ; 5)
DTGrB	11	(10 ; 12)
DTGrC	6	(5 ; 7)
DTGrD	9	(7 ; 9)
DTGrE	2	(1 ; 2)
DTGr (A,B,C,D,E) ^θ	34	(34 ; 43)

^θ vnesení všech dominantních rodů na kladogram; bez rozlišení typu dominance

^Δ počet parsimoniálních změn na reálném kladogramu

^ε interval počtu parsimoniálních změn, v němž leželo 95 % simulovaných kladogramů

4.2.2 Vztahy mezi dominancí, ekologií a fylogenezí

4.2.2.1 Srovnání vlivu prostředí a fylogeneze na podobu dominance

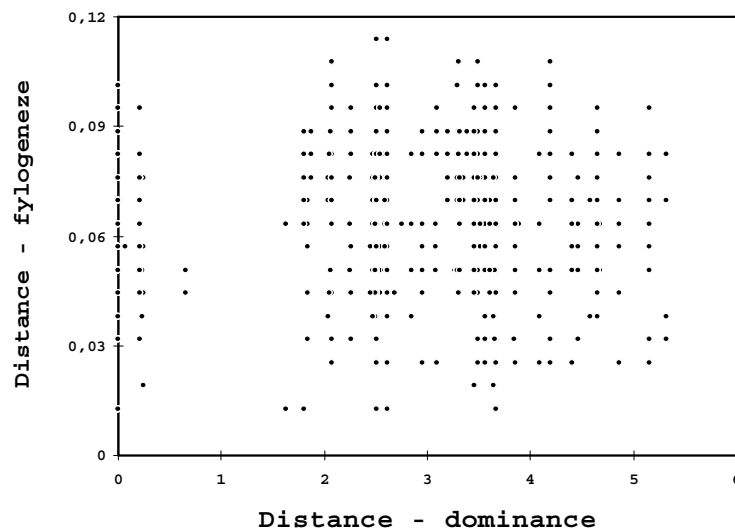
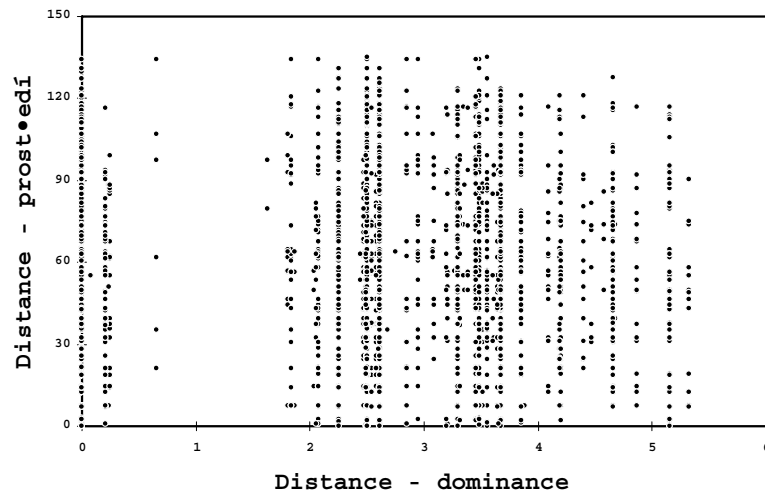
Mantelův test

Mantelův test analyzoval korelace mezi maticemi distancí. Distance mezi dominantními druhy reflektovaly (a) podobu dominance, (b) rozdílnost prostředí, v němž druhy dominují, (c) fylogenetické vztahy mezi dominantními druhy.

Byla prokázána korelace mezi (a) podobou dominance a (c) fylogenetickými vztahy ($p < 0,001$). Korelace mezi (b) odlišností prostředí, v němž druhy dominují, a (a) podobou dominance nebyla prokázána ($p = 0,238$) (Tab. 13, Obr. 10)

Tab. 13 Mantelův test; uvedeny jsou korelační koeficienty a odhad pravděpodobnosti, že mezi maticí distancí (mezi dominantními druhy) založených na podobě dominance a příslušnou distanční maticí neexistuje korelace

Matice	r	p estimate
Matice distancí (prostředí)	0,015	0,238
Matice distancí (fylogeneze)	0,197	< 0,001



Obr. 10 Mantelův test; grafické znázornění korelací mezi distancemi spočtenými na základě dominance (Distance - dominance), evolučních vztahů (Distance - fylogeneze) a podobnosti prostředí, v němž druhy dominují (Distance - prostředí).

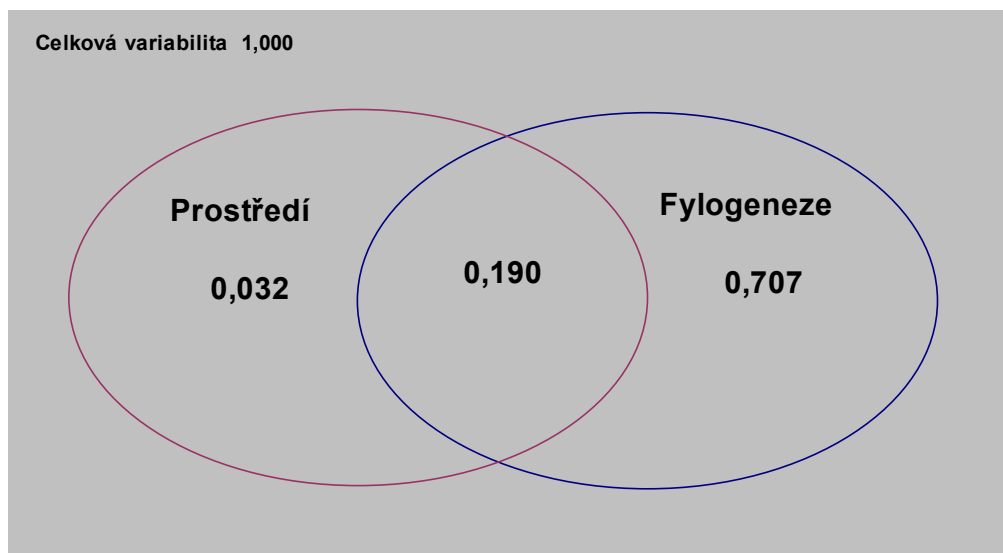
Variation Partitioning

Charakteristiky prostředí (28 proměnných) a charakteristiky fylogeneze (28 proměnných) dominantních druhů společně vysvětlují 52,7 % variability ve znacích spojených s dominancí. Pomocí Variation Partitioning nebyla odhalena žádná závislost mezi charakteristikami prostředí a znaky spojenými s dominancí (MCPT; $F = 1,13$, $p = 0,32$). Závislost mezi charakteristikami fylogeneze a charakteristikami dominance je naopak vysoce průkazná (MCPT; $F = 19,60$, $p = 0,001$) (Tab. 14).

Charakteristiky fylogeneze vysvětlují cca. 4x více variability ve znacích popisujících dominanci, než charakteristiky prostředí. Přičemž cca 80 % variability vysvětlené charakteristikami prostředí lze vysvětlit i charakteristikami fylogeneze, neboť obě skupiny znaků jsou korelované (Obr. 11)

Tab. 14 Variation Partitioning; výsledky analýzy pro charakteristiky prostředí a charakteristiky fylogeneze

Vysvětlující proměnné	Kovariáty	Trace	F value	p estimate
Fylogeneze (F)	Prostředí	0,707	19,595	0,001
Prostředí (P)	Fylogeneze	0,032	1,126	0,32
F + P	x	0,929	x	x
Fylogeneze (F)	x	0,897	24,013	0,001
Prostředí (P)	x	0,222	1,079	0,326
sum of all eigenvalues = 0,527				
total variance = 1,000				



Obr. 11 Variation Partitioning; grafické srovnání vlivu prostředí a fylogeneze na znaky popisující dominanci (Tab. 6). Číselné hodnoty odpovídají množství vysvětlené variability. Překryv polí fylogeneze a prostředí reprezentuje vzájemné korelace

4.2.2.2 Mnohorozměrné analýzy

Souhrnná analýza

Vztahy mezi dominancí, fylogenezí a ekologií byly analyzovány prostřednictvím RDA. Monte Carlo permutační testy (MCPT) prokázaly závislost mezi vysvětlovanými proměnnými (znaky popisující dominanci, Tab. 6) a vysvětlujícími proměnnými (ekologie a fylogeneze dominantních druhů mravenců, Tab. 7a) (MCPT; $F = 9,80$, $p = 0,001$).

Vysvětlující proměnné na prvních dvou kanonických osách vysvětlovaly 69,2 % variability ve znacích popisujících dominanci (Tab. 15).

Tab. 15 RDA, souhrnná analýza. Všechny vysvětlující proměnné vysvětlují na prvních dvou kanonických osách 69,2 % variability ve znacích popisujících dominanci. Test signifikance všech kanonických os prokázal závislost mezi vysvětlovanými a vysvětlujícími proměnnými (MCPT; $F = 9,80$, $p = 0,001$).

RDA Summary					
Axes	1	2	3	4	Total variance
Eigenvalues :	0.441	0.250	0.188	0.059	1.000
Species-environment correlations :	0.962	0.989	0.980	0.996	
Cumulative percentage variance					
of species data :	44.1	69.2	87.9	93.8	
of species-environment relation:	46.4	72.7	92.4	98.6	
Sum of all eigenvalues					1.000
Sum of all canonical eigenvalues					0.951
**** Summary of Monte Carlo test ****					
Test of significance of first canonical axis:	Eigenvalue		0.441		
	F - ratio		27.649		
	p - value		0.0010		
Test of significance of all canonical axes :	Trace		0.951		
	F - ratio		9.792		
	p - value		0.0010		
(999 permutations under reduced model)					

Vlivu bloků znaků na podobu dominance

Byl testován výhradní vliv jednotlivých bloků znaků na různých úrovních; počet znaků v blocích vstupujících do analýzy byl postupně snižován (Tab. 8). Vliv ostatních bloků znaků byl v každé analýze odečten jako kovariát.

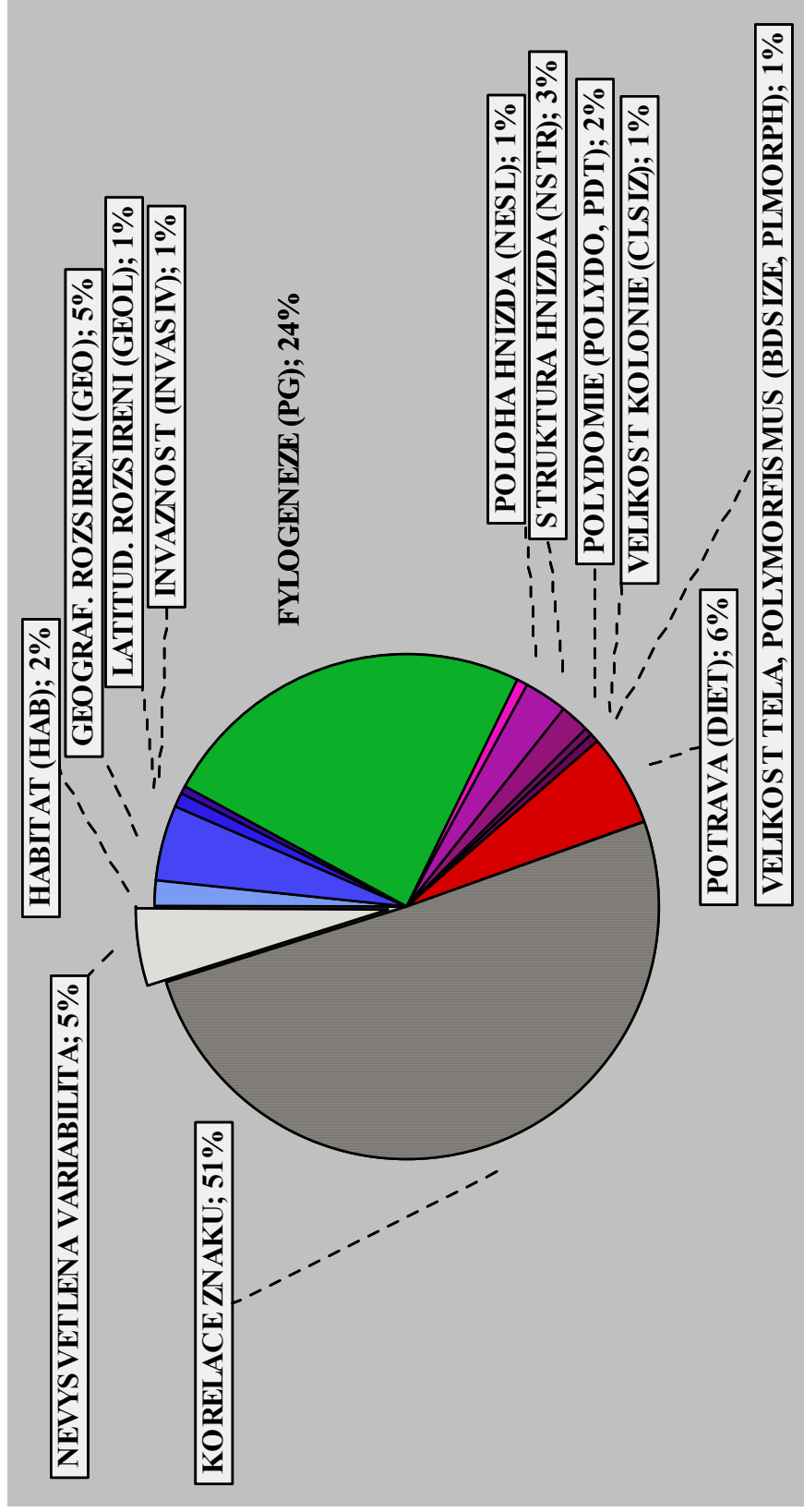
Celkové množství vysvětlené variability ve znacích popisujících dominanci dosáhlo 95 %. Vysvětlující proměnné byly korelované; jejich korelace vysvětlily 51 % variability. Blok charakteristik fylogeneze vysvětlil 24 % variability, tedy nejvíce ze všech bloků znaků (Obr. 12).

Vysoce průkazný byl vliv bloků popisujících biologii (MCPT; $F = 4,32$, $p = 0,001$) a fylogenezi (MCPT; $F = 6,33$, $p = 0,001$) dominantních druhů, neprůkazný byl vliv prostředí (MCPT; $F = 1,14$, $p = 0,272$).

Na nižších úrovních analýzy (tj. bloky vstupující do analýzy obsahovaly méně znaků) byl prokázán vliv potravy (MCPT; $F = 4,27$, $p = 0,001$), charakteristik hnízda (MCPT; $F = 2,71$, $p = 0,001$) a polydomie (MCPT; $F = 2,29$, $p = 0,025$). Průkazná závislost byla nalezena také mezi příslušností k fylogenetické linii a znaky popisujícími dominanci (MCPT; $F = 4,49$, $p = 0,001$) (Tab. 16)

Tab. 16 RDA po blocích znaků. Tabulka uvádí množství variability ve znacích popisujících dominanci vysvětlené jednotlivými bloky znaků na jednotlivých kanonických osách; průkaznost vlivu bloků atd. Bloky znaků, jejichž závislost s vysvětlovanými proměnnými je průkazná, jsou zvýrazněny šedě. Kurzívou jsou vyznačeny hodnoty variability vysvětlené neomezenými ordinačními osami

BLOK	Ax1	Ax2	Ax3	Ax4	F value	p estimate	Trace	Sum of all λ
BIGEOGRAFIE	19,20	27,80	31,70	32,60	1,143	0,272	0,069	0,21
FYLOGENEZE	44,00	53,60	59,20	62,40	6,332	0,001	0,244	0,384
BIOLOGIE	26,30	43,30	54,80	59,30	4,324	0,001	0,214	0,355
HABITAT	5,30	9,20	9,80	10,10	0,954	0,515	0,016	0,156
DISTRIBUCE	17,40	25,70	28,90	29,20	1,329	0,124	0,059	0,199
HNÍZDO 1	19,60	32,00	35,30	37,40	2,71	0,001	0,09	0,23
HNÍZDO 2	11,10	13,80	16,00	17,50	1,579	0,082	0,03	0,171
POTRAVA	12,80	22,60	27,00	29,50	4,274	0,001	0,059	0,199
PODČELEĎ	<i>neanalyzováno pro zanedbatelnou variabilitu</i>				x	x	x	x
FYLOGEN. LINIE	22,50	35,00	40,20	44,00	4,492	0,001	0,111	0,252
GEOGR. REGION	16,10	22,20	25,20	25,50	1,258	0,176	0,048	0,189
GEOGR. ŠÍŘKA	5,60	6,10	<i>50,60</i>	<i>81,90</i>	9	0,133	0,009	0,15
INVAZNOST	3,20	<i>49,10</i>	<i>81,30</i>	<i>90,20</i>	1,707	0,174	0,005	0,145
POLOHA HNÍZDA	4,70	4,80	<i>49,90</i>	<i>81,60</i>	1,284	0,247	0,007	0,147
STRUKTURA HNÍZDA	12,40	15,70	16,60	<i>56,10</i>	3,388	0,002	0,028	0,168
POL&STR HNÍZDA	16,70	19,90	20,80	20,90	2,712	0,002	0,037	0,178
POLYDOMIE	7,60	10,10	11,90	<i>53,60</i>	2,286	0,025	0,019	0,159
VELIKOST KOLONIE	2,90	3,10	<i>49,00</i>	<i>81,30</i>	0,824	0,509	0,005	0,145
MORFOLOGIE	2,80	4,00	<i>49,40</i>	<i>81,50</i>	1,051	0,378	0,006	0,146



Obr. 12 Množství variability vysvětlené jednotlivými bloky znaků. Zkratky v závorkách odpovídají jednotlivým blokům. Např. blok „HABITAT (HAB)“ zahrnuje všechny proměnné, jejichž zkratka začíná písmeny „HAB“; tedy všechny charakteristiky habitatu

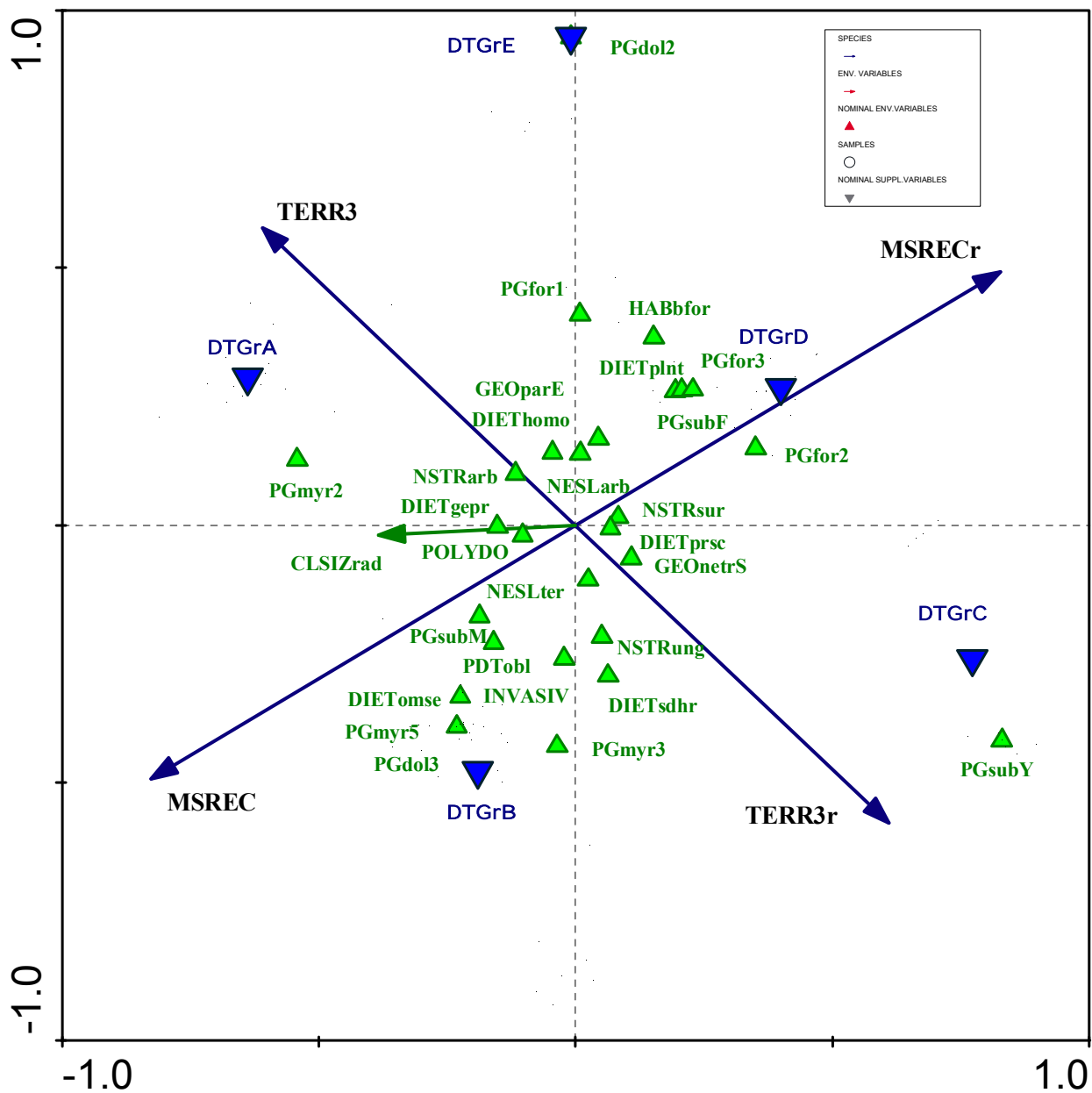
Vliv jednotlivých proměnných na typy dominance

Vysvětlovanými proměnnými byly tentokrát jednotlivé typy dominance, jak je rozlišila klastrová analýza (Obr. 9) Byla prokázána závislost mezi 42 vysvětlujícími proměnnými a jednotlivými typy dominance. Do těchto 42 proměnných spadaly především charakteristiky fylogeneze (PG*), potravy (DIET*) a hnízda (NESL*, NSTR*) (Tab. 17)

Ordinační diagram (Obr. 13), podobně jako korelační matice (Tab. 18) poukazují na vysoce průkazné závislosti o nízkých korelačních koeficientech.

Tab. 17 Testování vlivu jednotlivých proměnných Monte Carlo permutačními testy (999 permutací). Vysvětlovanými proměnnými jsou typy dominance, jak je rozlišila klastrová analýza (Obr. 9). Kurzívou jsou uvedeny proměnné bez průkazného vlivu. Význam zkratk je uveden v Tab. 7a

Trait	F value	p estimate	Trait	F value	p estimate
DIETHomo	14,213	0,001	PDTobIR	2,525	0,048
DIETomne	7,685	0,001	PDTobl	2,525	0,049
DIETomse	7,685	0,001	<i>HABhumn</i>	2,484	0,053
DIETplnt	7,839	0,001	<i>HABhumnR</i>	2,484	0,054
NESLarbR	5,599	0,001	<i>GEOleval</i>	2,501	0,062
NSTRung	17,382	0,001	<i>GEOafrM</i>	2,447	0,063
NSTRungR	17,382	0,001	<i>GEOparM</i>	2,267	0,063
PGfor2	11,032	0,001	<i>PGect1</i>	2,082	0,075
PGmyr2	13,318	0,001	<i>GEOnearW</i>	2,222	0,076
PGmyr3	5,281	0,001	<i>PGsubE</i>	2,082	0,078
PGmyr5	6,972	0,001	<i>PLMORPH</i>	2,197	0,08
PGsubF	15,771	0,001	<i>PLMORPHr</i>	2,197	0,088
PGsubM	11,256	0,001	<i>PGdol4</i>	2,385	0,095
POLYDO	17,081	0,001	<i>PGsubD</i>	1,83	0,123
POLYDOr	17,081	0,001	<i>GEOaustr</i>	1,918	0,125
NESLarb	5,599	0,002	<i>GEOafrS</i>	1,798	0,128
NESLterR	4,978	0,002	<i>GEOnetrN</i>	1,405	0,222
NSTRarb	5,989	0,002	<i>GEOoriE</i>	1,348	0,255
DIETgepr	4,946	0,003	<i>PGmyr1</i>	1,562	0,265
NSTRarbR	5,989	0,003	<i>GEOlsou</i>	1,23	0,301
HABbforR	4,376	0,004	<i>PGdol1</i>	1,179	0,346
PGdol2	3,227	0,004	<i>BDSIZE</i>	1,067	0,381
NESLter	4,978	0,005	<i>PGmyr4</i>	1,052	0,385
HABbfor	4,376	0,007	<i>HABrforR</i>	0,915	0,425
INVASIV	3,97	0,007	<i>HABrfor</i>	0,915	0,427
INVASIVr	3,97	0,007	<i>HABmedfR</i>	0,892	0,473
CLSIZrad	4,084	0,009	<i>GEOoriW</i>	0,912	0,474
DIETsdhr	4,453	0,009	<i>HABmedf</i>	0,892	0,478
PGfor1	4,226	0,01	<i>GEOlnor</i>	0,711	0,565
PGsubY	3,009	0,01	<i>CLSIZmax</i>	0,684	0,58
PGfor3	3,665	0,016	<i>GEOafrME</i>	0,702	0,683
PGpse1	3,009	0,018	<i>GEOparN</i>	0,529	0,691
PGdol3	3,237	0,026	<i>HABoparR</i>	0,503	0,706
NSTRsurR	2,867	0,03	<i>GEOparS</i>	0,453	0,751
NSTRsur	2,867	0,031	<i>GEOnearE</i>	0,416	0,792
GEOparE	2,969	0,033	<i>HABopar</i>	0,312	0,846
PDTfac	2,809	0,037	<i>GEOafrN</i>	0,183	0,961
PDTfacR	2,809	0,037	<i>PGpon1</i>	0,309	1
GEOnetrS	2,737	0,047	<i>PGsubP</i>	0,309	1
DIETprsc	2,709	0,048			



Obr. 13 RDA, ordinační diagram zachycující vztahy mezi proměnnými s průkazným vlivem na typ dominance (zelené trojúhelníky) a jednotlivými typy dominance (modré trojúhelníky vynesené jako doplňkové proměnné). Modré šipky vyznačují znaky spojené s dominancí (absolutní teritorialitu a hromadné verbování). Černé body v diagramu odpovídají jednotlivým dominantním druhům. Význam zkratek je uveden v Tab. 6, Tab. 7a,b

Tab. 18 Korelační matice jednotlivých typů dominance a vysvětlujících proměnných s průkazným vlivem (průkaznost převzata z RDA). Tučně jsou vyznačeny korelační koeficienty v intervalu $(-1; -0,2) \cup (0,2; 1)$; použit Pearsonův korelační koeficient. Význam zkratk je uveden v Tab. 7a

Correlations N=106 (Casewise deletion of missing data)						Monte Carlo Tests	
Trait	DTGrA	DTGrB	DTGrC	DTGrD	DTGrE	F value	p estimate
DIETHomo	0,37	-0,52	0,21	0,07	0,05	14,213	0,001
DIETomne	-0,05	0,39	-0,08	-0,26	-0,1	7,685	0,001
DIETomse	-0,05	0,39	-0,08	-0,26	-0,1	7,685	0,001
DIETplnt	-0,21	-0,23	-0,13	0,36	0,29	7,839	0,001
NESLarbR	-0,27	0,3	0,09	-0,16	0,05	5,599	0,001
NSTRung	-0,44	0,55	0,05	-0,08	-0,29	17,382	0,001
NSTRungR	0,44	-0,55	-0,05	0,08	0,29	17,382	0,001
PGfor2	-0,22	-0,21	-0,05	0,5	-0,11	11,032	0,001
PGmyr2	0,62	-0,1	-0,14	-0,29	-0,11	13,318	0,001
PGmyr3	-0,17	0,33	0	-0,16	-0,08	5,281	0,001
PGmyr5	-0,14	0,39	-0,09	-0,19	-0,07	6,972	0,001
PGsubF	-0,11	-0,44	-0,03	0,48	0,17	15,771	0,001
PGsubM	0,18	0,38	-0,09	-0,38	-0,22	11,256	0,001
POLYDO	0,31	0,29	-0,13	-0,56	0,15	17,081	0,001
POLYDOr	-0,31	-0,29	0,13	0,56	-0,15	17,081	0,001
NESLarb	0,27	-0,3	-0,09	0,16	-0,05	5,599	0,002
NESLterR	0,23	-0,28	-0,09	0,17	-0,05	4,978	0,002
NSTRarb	0,4	-0,23	0	-0,1	-0,02	5,989	0,002
DIETgepr	0,39	-0,08	0,02	-0,17	-0,19	4,946	0,003
NSTRarbR	-0,4	0,23	0	0,1	0,02	5,989	0,003
HABbforR	0	0,3	-0,05	-0,16	-0,25	4,376	0,004
PGdol2	-0,07	-0,1	-0,04	-0,09	0,57	3,227	0,004
NESLter	-0,23	0,28	0,09	-0,17	0,05	4,978	0,005
HABbfor	0	-0,3	0,05	0,16	0,25	4,376	0,007
INVASIV	-0,16	0,3	-0,06	-0,08	-0,11	3,97	0,007
INVASIVr	0,16	-0,3	0,06	0,08	0,11	3,97	0,007
CLSIzrad	0,25	0,13	-0,24	-0,21	0,04	4,084	0,009
DIETsdhr	-0,24	0,3	-0,06	0	-0,12	4,453	0,009
PGfor1	0,1	-0,27	0,08	-0,06	0,41	4,226	0,01
PGsubY	-0,07	-0,1	0,43	-0,09	-0,03	3,009	0,01
PGfor3	-0,02	-0,18	-0,08	0,28	-0,06	3,665	0,016
PGpse1	-0,07	-0,1	0,43	-0,09	-0,03	3,009	0,018
PGdol3	-0,1	0,27	-0,06	-0,13	-0,05	3,237	0,026
NSTRsurR	0,26	0	0,02	-0,2	-0,08	2,867	0,03
NSTRsur	-0,26	0	-0,02	0,2	0,08	2,867	0,031
GEOparE	-0,05	-0,04	0,17	-0,21	0,38	2,969	0,033
PDTfac	0,15	0,06	-0,05	-0,25	0,19	2,809	0,037
PDTfacR	-0,15	-0,06	0,05	0,25	-0,19	2,809	0,037
GEOnetrS	-0,2	0,11	-0,12	0,19	-0,1	2,737	0,047
DIETprsc	-0,29	0,13	0,01	0,05	0,14	2,709	0,048
PDTobIR	-0,05	-0,22	0,13	0,13	0,11	2,525	0,048
PDTobl	0,05	0,22	-0,13	-0,13	-0,11	2,525	0,049

4.3 Doplnkové analýzy

Srovnání klasifikací dominantních mravenců

Andersenova funkční klasifikace se průkazně překrývá (MCPT; $F = 5,66$, $p = 0,002$) s klasifikací mravenců navrhovanou touto studií (tedy 5 typů dominance, jak je rozlišila klastrová analýza; Obr. 9). Naopak překryv podoby dominance uváděné v literatuře (Tab. 7b) s Andersenovou klasifikací nebyl prokázán (MCPT; $F = 0,001$, $p = 0,432$) (Tab. 19)

Tab. 19 RDA; porovnání klasifikací dominantních mravenců. Srovnána je klasifikace navrhovaná touto studií, klasifikace dominance uváděná literatuře a Andersenova funkční klasifikace

BLOK	ZNAKY	AX1	AX2	AX3	AX4	F value	p estimate	Sum of all λ
Dominance (literatura)	DREF*	1,70	3,00	3,7	3,8	0,001	0,432	0,038
Dominance (tato studie)	DTGr*	10,70	15,50	17,8	18,3	5,663	0,002	0,183

* symbol zastupuje všechny koncovky

Pozn. vysvětlovanými proměnnými byla příslušnost druhů k Andersenově funkční skupině

5. Diskuze

5.1 Klasifikace dominantních druhů

Tato studie navrhuje rigorózní rozlišení jednotlivých forem dominance podle charakteru kompetice o prostor a potravu. Kompetiční strategie daného druhu o prostor je charakterizována jeho mezi- a vnitro- druhovou agresivitou a teritorialitou. Kompetiční strategie druhu o potravu je charakterizována podobou jeho verbování (Holldobler & Wilson 1990).

Ordinační analýzy ukázaly, že největší míra variability mezi dominantními druhy je soustředěna v absolutní teritorialitě (teritorialita typu III podle Wilsona) a v hromadném verbování. Tyto dva znaky jsou na sobě současně nezávislé, kombinace těchto znaků je u dominantních druhů volná. To znamená, že se objevují druhy silně teritoriální s hromadným verbováním, stejně jako silně teritoriální bez hromadného verbování atd. (Obr. 8).

Naopak v ostatních typech teritoriality a v charakteru agresivity jsou dominantní druhy poměrně homogenní skupinou. Tyto znaky jsou do značné míry korelované. Není například překvapivé, že agresivita se často váže s teritorialitou.

Ordinace 106 dominantních taxonů, převážně druhů, rozlišila 12 skupin mravenců s identickou strategií kompetice o prostor a potravu. Pro usnadnění interpretace lze na základě vzájemné podobnosti těchto 12 skupin spojit do pěti „shluků“ (Obr. 9, Příloha 2). Ztráta informace o podobě kompetiční strategie jednotlivých druhů vzniklá tímto zjednodušením je zanedbatelná.

Těchto pět shluků bude dále v textu označováno jako pět typů dominance (DTGrA až DTGrE) (Tab. 20). Jednotlivé typy dominance se liší povahou kompetiční strategie o prostor a potravu. Rozdíly mezi těmito skupinami jsou určeny především přítomností absolutní teritoriality a(nebo) hromadného verbování.

5.1.1 Typy dominance rozlišené touto studií

Nejvyhraněnější dominantními druhy jsou mravenci s typem dominance DTGrA. Tyto druhy mravenců jsou agresivní a absolutně teritoriální; tj. jejich teritoria zahrnují hnízdo, potravní zdroje, značené cesty vedoucí k potravě a okolní území. Teritoria jsou neměnná v čase a prostoru. Jejich komunikace je velmi efektivní, založená na feromonálních podnětech. Takováto odvozená komunikace je podmínkou vysokého verbovacího potenciálu. Tyto druhy dominantních mravenců využívají hromadného verbování.

Druhy mravenců s typem dominance DTGrB jsou méně teritoriální. Jejich teritoria obklopují hnízdo, potravní zdroje a značené cesty, které k nim vedou. Jejich teritoria jsou větvené topologie, proměnlivá v čase a prostoru. Tato proměnlivost teritorií reflektuje okamžitou distribuci potravních zdrojů. Lze předpokládat, že tato strategie se stane úspěšnou, tedy dominantní, v prostředí s neprediktabilní distribucí zdrojů.

Dominance typu DTGrE je příznačná pro druhy absolutně teritoriální, avšak bez efektivní komunikace a hromadného verbování. Při stále prediktabilní distribuci zdrojů je výhodné investovat spíše do obrany těchto zdrojů, než do explorační a jejich vyhledávání (McGlynn 2000). Tato strategie bude dominantní pravděpodobně v prediktabilním prostředí se stálou distribucí zdrojů.

Dominance typu DTGrD zahrnuje druhy spíše subdominantního statutu. Teritorialita se omezuje na hnízdo, potravní zdroje a značené cesty spojující hnízdo se zdroji. Teritoria jsou proměnlivá v čase a prostoru. Verbování je u těchto druhů méně efektivní. Nicméně také tyto druhy se mohou stát dominantními ve smyslu abundance i kompetiční zdatnosti na lokalitách bez přítomnosti dominant typu DTGrA, DTGrB nebo DTGrE.

Mravence s dominancí typu DTGrC nelze označit za dominantní ve smyslu kompetiční zdatnosti. Tyto druhy mají velmi nízký kompetiční potenciál v soupeření o prostor i potravu. Teritorialita těchto druhů je nízká. Teritoria obklopují pouze hnízdo a jeho bezprostřední okolí. Navádění k potravě často není založeno výhradně na feromonální komunikaci, ale bývá doplněno vizuálními podněty, nebo taktickým kontaktem mezi dělnicemi (tandem running) (Sudd & Franks 1987). Dělnice transportují potravu nezávisle, nebo ve skupinách několika jedinců (skupinové verbování). Tyto druhy se stávají vysoce abundantními v extrémních habitatech s vysokou mírou stresu (a)nebo disturbancí. Takovéto podmínky nejsou příznivé pro většinu druhů mravenců; druhová diverzita mravenců je v podobných habitatech nízká a kompetičně zdatné druhy v nich často zcela chybí. V takovýchto případech se pak i mravenci skupiny DTGrC mohou stát dominantními ve smyslu abundance, lze tedy hovořit o numerické dominanci sensu stricto. V zásadě se však jedná o nedominantní druhy, které jsou pouze početné v jinak druhově chudých, extrémních habitatech.

Tab. 20 Rozdělení dominantních druhů podle typu dominance

DTGrA		DTGrB		DTGrC		DTGrD		DTGrE	
Crematogaster	ashmeadi	Dolichoderus	bispinosus	Acropyga	paramaribensis	Anonychomyrma	gilberti	Azteca	chartifex
Crematogaster	carinata	Dolichoderus	decollatus	Aphaenogaster	perplexus	Anonychomyrma	scrutator	Azteca	instabilis
Crematogaster	clariventris	Dolichoderus	thoracicus	Aphaenogaster	rudis	Atopomyrmex	mocquerisi	Formica	aquilonia
Crematogaster	depressa	Linepithema	humile	Cataglyphis	aeneascens	Camponotus	arrogans	Formica	pratensis
Crematogaster	gabonensis	Messor	aciculatus	Leptothorax	-	Camponotus	blandus	Formica	rufa
Crematogaster	laeviuscula	Messor	andrei	Proformica	-	Camponotus	borelli	Formica	sanguinea
Crematogaster	magnifica	Messor	barbarus	Rhytidoponera	aurata	Camponotus	crassus		
Crematogaster	melanogaster	Monomorium	destructor	Rhytidoponera	rufithorax	Camponotus	ferrugineus		
Crematogaster	mimosae	Monomorium	pharaonis	Tetraponera	anthracina	Camponotus	macilentus		
Crematogaster	modiglianii	Monomorium	rothsteini	Tetraponera	nitida	Camponotus	maculatus		
Crematogaster	peringueyi	Myrmica	-			Camponotus	melanoticus		
Crematogaster	scutellaris	Paraponera	clavata			Camponotus	mus		
Crematogaster	striatula	Pheidole	californica			Camponotus	punctulatus		
Formica	exsecta	Pheidole	fervens			Camponotus	punctatus		
Formica	polyctena	Pheidole	megacephala			Camponotus	quercicola		
Iridomyrmex	purpureus	Pheidole	oceanica			Camponotus	rufipes		
Iridomyrmex	rufoniger	Pheidole	pallidula			Camponotus	senex		
Iridomyrmex	sanguineus	Pheidole	radoszkowskii			Ectatomma	ruidum		
Lasius	niger	Pheidole	simonsi			Ectatomma	tuberculatum		
Oecophylla	longinoda	Pheidole	subarmata			Formica	cinerea		
Oecophylla	smaragdina	Polyrhachis	laboriosa			Formica	neoclara		
		Polyrhachis	militaris			Formica	transcaucasica		
		Solenopsis	electra			Lasius	brunneus		
		Solenopsis	geminata			Lasius	flavus		
		Solenopsis	invicta			Lasius	grandis		
		Solenopsis	richteri			Lasius	paralienus		
		Solenopsis	saevissima			Odontomachus	-		
		Solenopsis	xyloni			Pogonomymex	barbatus		
		Tapinoma	indicum			Pogonomymex	desertorum		
		Tapinoma	melanocephalum			Pogonomymex	occidentalis		
		Tapinoma	nigerrimum			Pogonomymex	rugosus		
		Tapinoma	sessile			Prenolepis	imparis		
		Tetramorium	aculeatum						
		Tetramorium	hispanicum						
		Tetramorium	laparum						
		Tetramorium	semilaeve						
		Wasmannia	auropunctata						

5.1.2 Srovnání klasifikací dominantních druhů mravenců

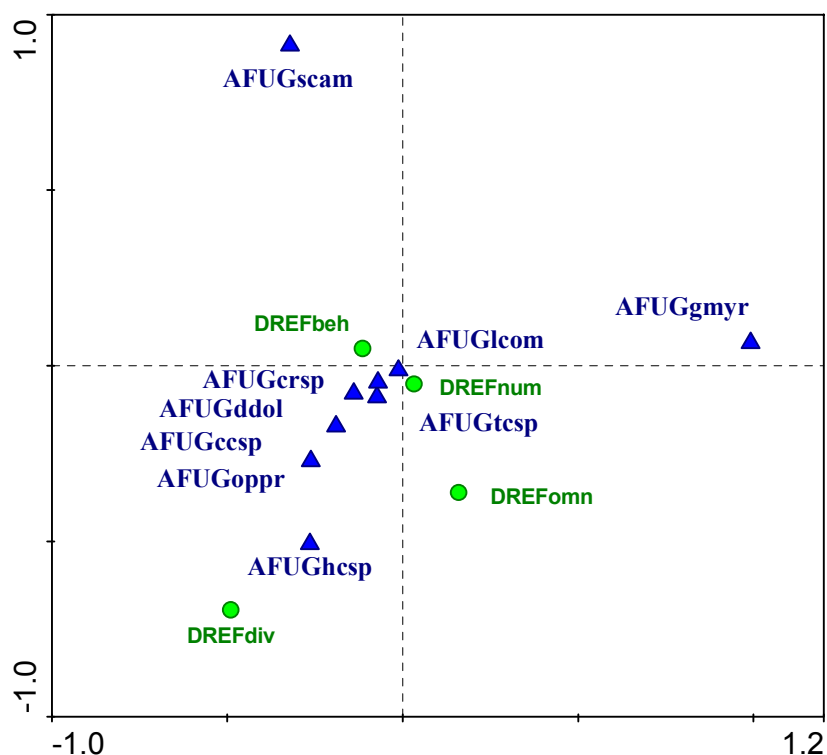
Rozdělení do funkčních skupin navržených Andersenem je založeno na odezvě druhů mravenců na stres, disturbance a kompetici. Jedná se o komplexní klasifikaci zahrnující ekologické charakteristiky a strategie druhů ve spojení s jejich evolučními vztahy (Andersen 1997). Zastoupení jednotlivých Andersenem navržených funkčních skupin mravenců na lokalitě je do značné míry prediktabilní s ohledem na abiotické podmínky (Andersen 1995). Tato klasifikace byla však primárně vytvořena pro australskou faunu a později rozšířena o severoamerické druhy. Následkem toho některé z životních strategií mravenců nebyly do charakteristiky funkčních skupin zahrnuty.

Klasifikace mravenců v této studii je založena na rozlišení typů dominance; tedy na rozlišení mravenců podle různých strategií kompetice o prostor a potravu. Každá z analyzovaných strategií se ve vhodném abiotickém a biotickém kontextu může stát výrazně úspěšnou ve smyslu vysoké abundance na lokalitě (a)nebo monopolizace zdrojů.

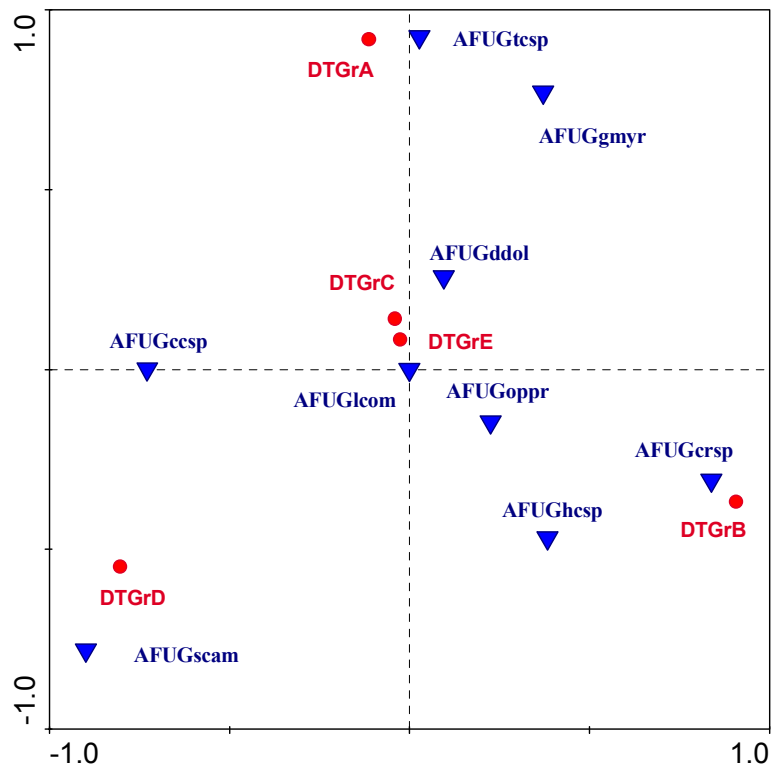
Klasifikace dominantních druhů uváděná literaturou je velmi nejednotná a jednomu druhu bývá přiřazeno v různých publikacích několik odlišných typů dominance. Literatura hovoří především o numerické dominanci, behaviorální dominanci, ekologické dominanci, schopnosti druhů snižovat diverzitu mravenců na lokalitě a o všudypřítomnosti daného druhu na lokalitě (Carpintero et al. 2008, Pfeiffer et al. 2008, Ellison et al. 2007, Boulton et al. 2005, Aesch & Cherix 2005).

Všechny tři klasifikace odrážejí životní strategie mravenců a jejich ekologické charakteristiky. Srovnání těchto klasifikací ukázalo (Tab. 19), že klasifikace dominantních druhů navrhovaná touto studií je v dobré shodě s Andersenovou širší ekologickou klasifikací mravenců. Překryv některých skupin je u obou klasifikací dobře patrný. Naopak klasifikace mravenců podle podoby dominance uváděná literaturou se výrazně rozchází s Andersenovou klasifikací (Obr. 14, Obr. 15).

Rozdělení mravenců podle podoby dominance předložené touto studií dobře odráží životní strategie dominantních mravenců a jejich ekologické charakteristiky. Současně je tato klasifikace konzistentnější s širším konceptem ekologie společenstev mravenců, než předchozí klasifikace dominantních mravenců.



Obr. 14 PCA; ordinace dominantních druhů podle jejich příslušnosti k Andersenově funkční skupině (AFUG*). Příslušnost k typu dominance uváděnému literaturou (DREF*) byla vynesena jako doplňková proměnná. Význam použitých zkratek je uveden v Tab. 7b



Obr. 15 PCA; ordinace druhů podle jejich příslušnosti k Andersenově funkční skupině (AFUG*). Příslušnost druhů k typům dominance rozlišeným touto studií (DTGr*) byla vynesena jako doplňková proměnná. Význam použitých zkratek je uveden v Tab. 7b

5.1.3 Nedominantní druhy mravenců

Vztahy mezi dominantními a nedominantními druhy se zabývá hypotéza mravenčích mozaik. S ohledem na tuto hypotézu je rozdělení mravenců na dominantní a nedominantní (submisivní) velmi zřetelné (Majer 1993, Leston 1973, Majer 1972). Ovšem v některých případech není snadné odlišit nedominantní druhy od dominantních, jak naznačuje dominance typu DTGrC.

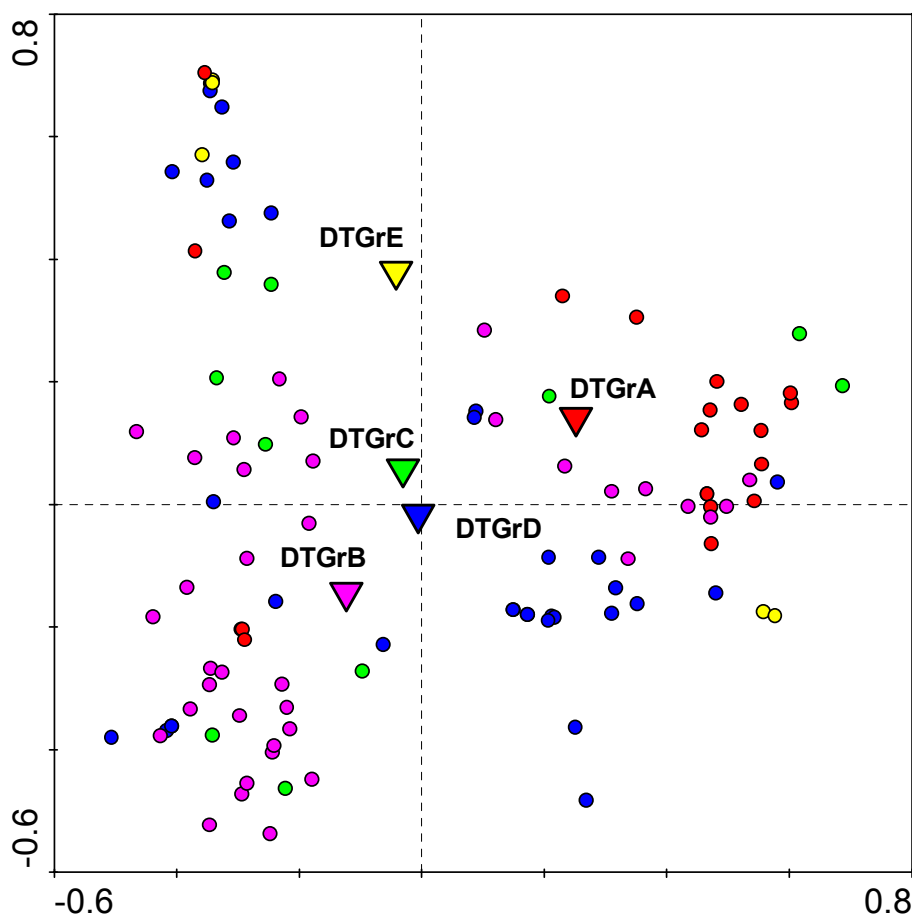
Do této studie byly zařazeny druhy, které byly opakovaně označeny za dominantní ve smyslu nejméně jednoho ze tří uvedených kritérií dominance. Druhy, jejichž dominantní status je sporný, byly vyřazeny; a to nejen pro jejich diskutabilní dominanci, ale především pro nedostatek údajů o jejich biologii a ekologii.

Pro plné porozumění fenoménu dominance u mravenců by bylo vhodné zařadit do této studie i nedominantní druhy a srovnávat jejich životní strategie se strategiemi dominantních druhů. Nedominantní druhy však do této studie nebyly zařazeny hned z několika důvodů. Dominantních druhů je méně, než 150, avšak nedominantních druhů je více, než 11 500. Pro studium fenoménu dominance v plné šíři by bylo třeba zabývat se biologií, ekologií a evolucí všech druhů mravenců, tedy přibližně 12 000 druhů (Bolton et al. 2007). Studie v takovémto rozsahu je nerealizovatelná nejen na úrovni bakalářské diplomové práce. Nabízelo by se například zařadit do studie pouze některé nedominantní druhy. Bylo by vhodné, aby byl počet zvolených nedominantních druhů srovnatelný s počtem dominantních druhů. Nejlépe by tedy bylo zařadit nedominantní sesterské druhy dominantních druhů; nebo dominantní a nedominantní druhy ze stejné oblasti. Následně by byla srovnávána biologie dominantních a zvolených nedominantních druhů.

Nicméně údaje o biologii, ekologii a evoluci mravenců jsou velmi neúplné. Řada významných údajů o biologii mravenců je neznámá (Debout et al. 2007). Například počet královen v kolonii je neznámý i u řady střeoevropských druhů (Seifert 1996). Zdaleka fragmentárnější jsou údaje o druzích s rozšířením v Asii a tropických oblastech. Údaje o biologii mravenců se omezují převážně na dominantní druhy. Dominantní druhy jsou už z definice nápadné, významné a jejich studium může být méně náročné (např. r. *Oecophylla*) (Holldobler & Wilson 1990). Naopak nedominantní druhy nejsou předmětem (intenzivního) výzkumu a jejich studium se často omezuje na morfologické popisy několika muzejních exemplářů.

Dominancí se tedy lze, alespoň v současné době, zabývat pouze v rámci dominantních druhů mravenců. Jak bylo ukázáno, dominance zahrnuje několik životních strategií a dominantní mravenci jsou heterogenní skupinou. Objevují se mezi nimi druhy téměř ze všech kontinentů a z několika podčeledí. Jednotlivé typy dominance jsou nestejně vyhraněné, přičemž druhy s dominancí typu DTGrC lze vnímat jako nedominantní.

Pokud předpokládáme, že nedominantní druhy nejsou teritoriální a nevyužívají hromadné verbování (takové chování by pravděpodobně bylo dostatečně patrné, aby bylo u druhů popsáno), spadaly by nedominantní druhy do skupiny DTGrC. Druhy s dominancí typu DTGrC lze tedy považovat za výběr nedominantních mravenců zařazený do této studie. Zda je tento výběr náhodný, nebo nikoliv, naznačuje ordinace dominantních druhů mravenců (Obr. 16) podle jejich ekologických, biologických znaků a fylogeneze. Tato ordinace ukazuje, že druhy s dominancí DTGrC nespojují žádné biologické, ekologické nebo evoluční charakteristiky. Do značné míry se tedy jedná o náhodný výběr nedominantních druhů. Nelze ale opomenout, že tyto druhy se stávají numericky dominantními v extrémních habitatech; jsou tedy stres-tolerantní. Ordinace ovšem nenaznačuje, že by se tato skutečnost nějak jednotně odrážela v jejich biologii, ekologii nebo evolučních vztazích.



Obr. 16 PCA; centrováno se standardizací. Ordinance dominantních druhů podle jejich biologických, ekologických znaků a evolučních vztahů (Tab. 7a). Znaky popisující dominanci (Tab. 6) nebyly zahrnuty. Příslušnost druhů k typu dominance (DTGr*) byla vynesena jako doplňková proměnná

2. Ekologie a evoluce dominantních mravenců

O úspěšnosti té které životní strategie je třeba vždy hovořit v kontextu abiotického a biotického prostředí. S odlišností prostředí se mění míra úspěšnosti téže strategie. Některé strategie se projeví jako dominantní v určitém prostředí, zatímco v odlišném prostředí se jako dominantní projeví strategie jiná (Gunawardene & Majer 2005, Perfecto & Snelling 1995, Perfecto et al. 1994). Lze tedy předpokládat, že jednotlivé typy dominance jsou vázány na odlišný habitat, zeměpisnou šířku nebo bioregion. Totéž platí i o vlivu složení lokální fauny na projev dominance některých druhů. Míra dominance daného druhu totiž může v mnoha případech záviset na kompetičních schopnostech ostatních druhů společenstva (Rowles & O'Dowd 2007).

Objevují se však i studie, které upozorňují, že v některých podčeledích (zejména *Dolichoderinae*) se dominantní druhy vyskytují neúměrně častěji, než v jiných, druhově srovnatelných nebo dokonce bohatších podčeledích (Davidson 1998). Některé fylogenetické linie mravenců obsahují druhy, které jsou dominantními v široké škále habitatů. Tento jev je dobře patrný u invazních druhů mravenců (Vasconcelos et al. 2008). Tatáž strategie, tentýž typ dominance je úspěšný v rozmanitém prostředí (McGlynn 1999).

Tato stanoviska jsou v kontradikci. První stanovisko předpokládá, že se jednotlivé úspěšné strategie (tedy typy dominance) liší v odlišném prostředí. V určitém habitatu, bioregionu apod. může převládnout jen životní strategie příhodná pro toto prostředí.

Druhé stanovisko uvažuje, že variabilita v typech dominance neodpovídá prostředí, v němž druhy dominují, ale je spíše fylogeneticky konzervativní. Některé fylogenetické linie jsou náchylné ke vzniku určité životní strategie, která se projeví jako dominantní nezávisle na prostředí, v němž druh žije.

Rozhodnout mezi těmito dvěma stanovisky a porovnat míru jejich platnosti umožnily testy Random Tree-length Distribution, Mantelův test a Variation Partitioning.

5.2.1 Distribuce dominance v rámci fylogenetických linií

Metodou Random Tree-length Distribution bylo testováno, zda lze na základě příslušnosti rodu k určité podčeleďi, nebo fylogenetické linii predikovat, že daný rod se projeví jako dominantní.

Výsledky Random Tree-length Distribution (Tab. 12) ukázaly, že výskyt dominantních rodů v rámci všech fylogenetických linií mravenců je nenáhodný (nejsou-li rozlišeny jednotlivé podoby dominance). Tento závěr je v souladu s některými hypotézami, které hovoří o skutečnosti, že v rámci některých podčeleďí se dominantní druhy objevují relativně častěji (Agosti et al. 2000, Andersen 1995). Tyto studie ovšem zanedbávají různorodost dominantních druhů.

Tato studie ukazuje, že dominance je spíše kompilační termín, který zahrnuje několik odlišných a nehomologizovatelných životních strategií. Dominance jako taková je nehomologický znak, který nelze vynášet na kladogram.

Je třeba rozlišit jednotlivé typy dominance a následně separátně testovat náhodnost jejich distribuce v rámci fylogenetických linií. Tyto analýzy ukazují (Tab. 12), že ani jeden z typů dominance není spojen s fylogenezí, alespoň na úrovni rodů. Tento závěr je nadto posílen skutečností, že pro účely Random Tree-length Distribution bylo uvažováno, že všechny druhy daného rodu jsou dominantní. Ve skutečnosti však rody uvedené v této metodě jako dominantní obsahují i nedominantní druhy. Zda je dominance evolučně fixována na nižší, než rodové úrovni, nelze rozhodnout, protože evoluční vztahy druhů v rámci jednotlivých rodů mravenců nejsou dosud rozřešeny.

Nelze tedy hovořit o fylogenetické determinaci dominance. Skutečnost, že se daný rod projeví jako dominantní, nelze predikovat z jeho příslušnosti k podčeleďi nebo nižším taxonomickým skupinám, až po úroveň rodů. Vzájemná příbuznost rodů o stejném typu dominance je menší, než jejich příbuznost s nedominantními rody. Zároveň však nelze vyloučit, že některé typy dominance mohou být fylogeneticky fixované na nižších úrovních, tj. v rámci rodů.

5.2.2 Srovnání vlivu prostředí a fylogeneze

Otázkou, zda jsou jednotlivé typy dominance vázány spíše na prostředí, v němž druhy dominují, nebo na fylogenezi, se zabýval Mantelův test a Variation Partitioning. Tyto metody jsou postaveny na odlišném výpočetním principu (McGarigal et al. 2000) a vstupní data měla u každé metody odlišnou podobu. Přesto jsou výsledky obou metod v dobré shodě a vzájemně se podporují (Tab. 13, Tab. 14).

Fylogeneze byla v obou testech velmi přesně charakterizována; a to patristickými distancemi (molekulárních vzdáleností) mezi druhy s korekcemi autokorelací (Weiblen et al. 2006, Desdevides et al. 2003). Počet proměnných charakterizujících prostředí byl shodný s počtem

proměnných charakterizujících fylogenezi, což je významnou podmínkou věrohodnosti výsledků metody Variation Partitioning (Leps & Smilauer 2003).

5.2.2.1 Typy dominance a fylogeneze

Výsledky Random Tree-length Distribution poukazují, že na základě příslušnosti k fylogenetické linii nelze predikovat, zda se daný rod projeví jako dominantní. Bylo ale prokázáno, že jednotlivé typy dominance odpovídají fylogenetické vzdálenosti dominantních druhů.

Variation Partitioning a Mantelův test prokázaly, že určité typy dominance se preferenčně objevují v určitých fylogenetických liniích (Tab. 13, Tab. 14, Tab. 17). Některé linie jsou náchylné ke vzniku určitého typu dominance. Které biologické znaky pravděpodobně podmiňují tuto náchylnost, tzn. jsou výhradně spojeny s určitým typem dominance, bude diskutováno dále.

Jak ukázaly další analýzy (Tab. 17), predispozice k projevům určitého typu dominance se objevují zejména v podčeledích *Formicinae* a *Myrmicinae*. Naopak u podčeledi *Dolichoderinae*, která je často označována jako nápadně dominantní (Dejean & Corbara 2003, Andersen 1997), se žádná afinita ke vzniku určitého typu dominance neprojevila.

Do podčeledi *Dolichoderinae* opravdu spadá disproporčně mnoho druhů, které se projevují jako dominantní (Parr et al. 2005). Tato skutečnost je zmiňována v literatuře současně s hypotézou, že *Dolichoderinae* mohou mít genetické přepoklady (apomorfie), které podmiňují jejich dominantní status v rámci společenstva mravenců (Davidson 1998).

Dominance jednotlivých druhů podčeledě *Dolichoderinae* má však velmi odlišné podoby. *Dolichoderinae* jsou nejméně s ohledem na kompetiční strategie a behaviorální ekologii velmi různorodou skupinou. Objevují se zde druhy silně dominantní s absolutní teritorialitou a hromadným verbováním (r. *Iridomyrmex*), stejně jako druhy s teritorií proměnlivými v čase a prostoru (r. *Dolichoderus*), invazní druhy (r. *Tapinoma*), nebo arboreální kompetičně zdatné druhy bez efektivní komunikace (r. *Azteca*).

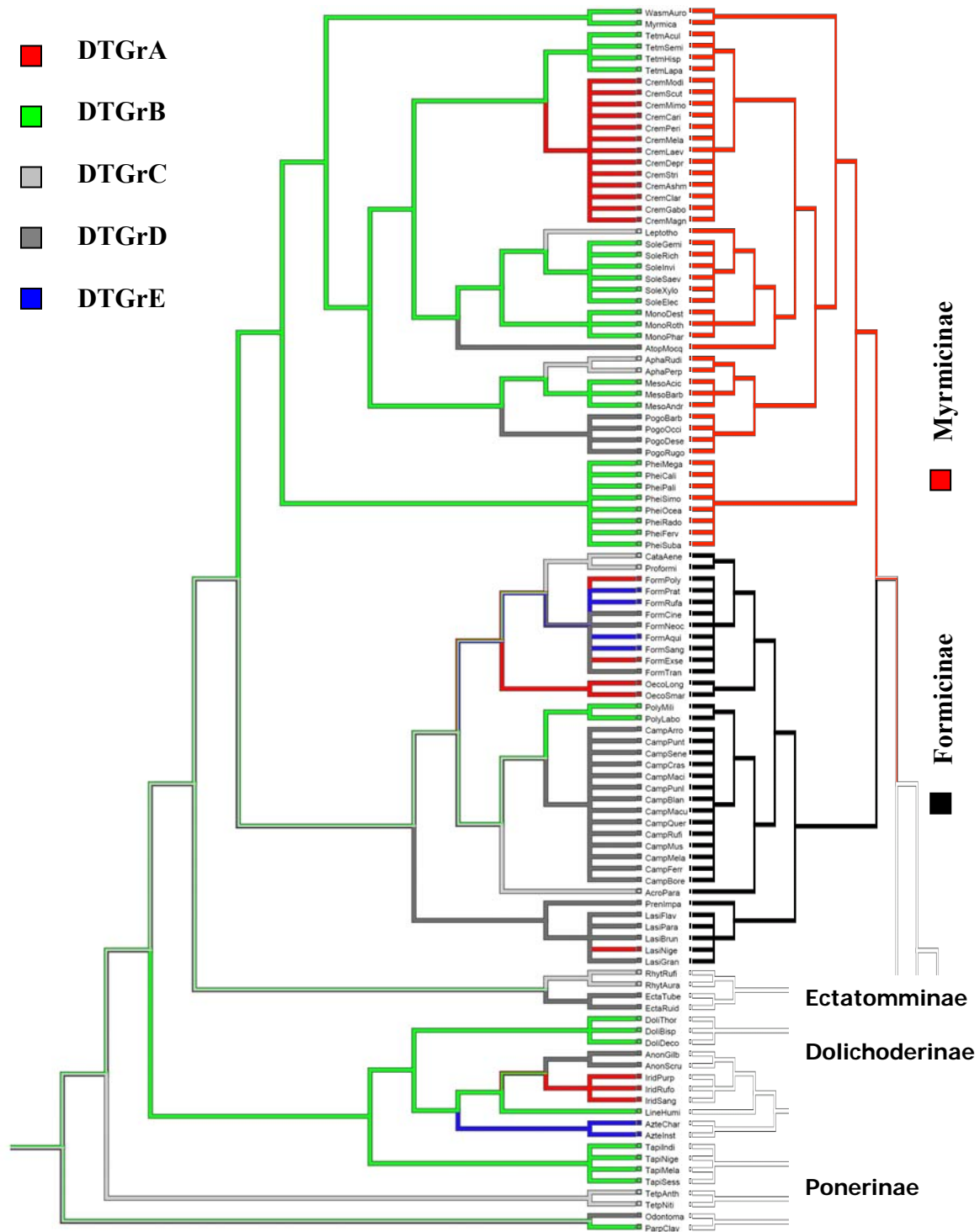
Nelze tedy hovořit o fixaci dominance v rámci této podčeledě, a dokonce ani o predispozicích *Dolichoderinae* k určité kompetiční strategii (typu dominance). Například Andersenův koncept „Dominant Dolichoderinae“ (Andersen 1995) sice dobře odráží důsledky jednotlivých kompetičních strategií objevujících se v této podčeledi, ale nevystihuje podstatu a rozmanitost těchto kompetičních strategií.

Při hodnocení náchylnosti podčeledí *Myrmicinae* a *Formicinae* ke vzniku určitého typu dominance je nezbytné zohlednit nízké korelační koeficienty mezi daným typem dominance a danou podčeledí (Tab. 18). Závislost typu dominance a podčeledě je sice vysoce průkazná, objevují se však i druhy, které z této závislosti vybočují (Obr. 17).

Myrmicinae zahrnují druhy méně teritoriální se sníženou agresivitou, velmi efektivní komunikací a hromadným verbováním; mají predispozice k dominanci typu DTGrB. Z hlediska kompetičních strategií a behaviorální ekologie jsou *Myrmicinae* jednotnou skupinou.

V rámci podčeledě *Formicinae* se objevuje ve dvou liniích náchylnost ke vzniku dvou typů dominance.

Linie s rody *Camponotus*, *Acropyga*, *Polyrhachis*, *Lasius* a *Prenolepis* mají predispozice k dominanci typu DTGrD, tzn. jsou méně teritoriální a jejich verbování je méně efektivní. Tento typ dominance v rámci podčeledě převažuje. Linie rodů *Formica*, *Cataglyphis*, *Proformica* je náchylná ke vzniku dominance typu DTGrE (silná teritorialita bez efektivního verbování). Mezi *Formicinae* spadá také velmi vyhraněně dominantní rod *Oecophylla*.



Obr. 17 Distribuce jednotlivých typů dominance na kladogramu dominantních druhů mravenců. Na kladogramu vpravo jsou barevně znázorněny linie průkazně náchylné ke vzniku určitého typu dominance (*Formicinae*, *Myrmicinae*)

5.2.2.2 Typy dominance a prostředí

Výsledky dokládají, že mezi jednotlivými kompetičními strategiemi a prostředím, v němž se daná strategie projevuje jako úspěšná (dominantní), není žádná souvislost (Tab. 13, Tab. 14). Tatáž kompetiční strategie je úspěšná napříč odlišnými bioregiony, zeměpisnými šířkami i habitaty. Jednotlivé typy dominance nejsou vázány na žádný typ prostředí (Obr. 18).

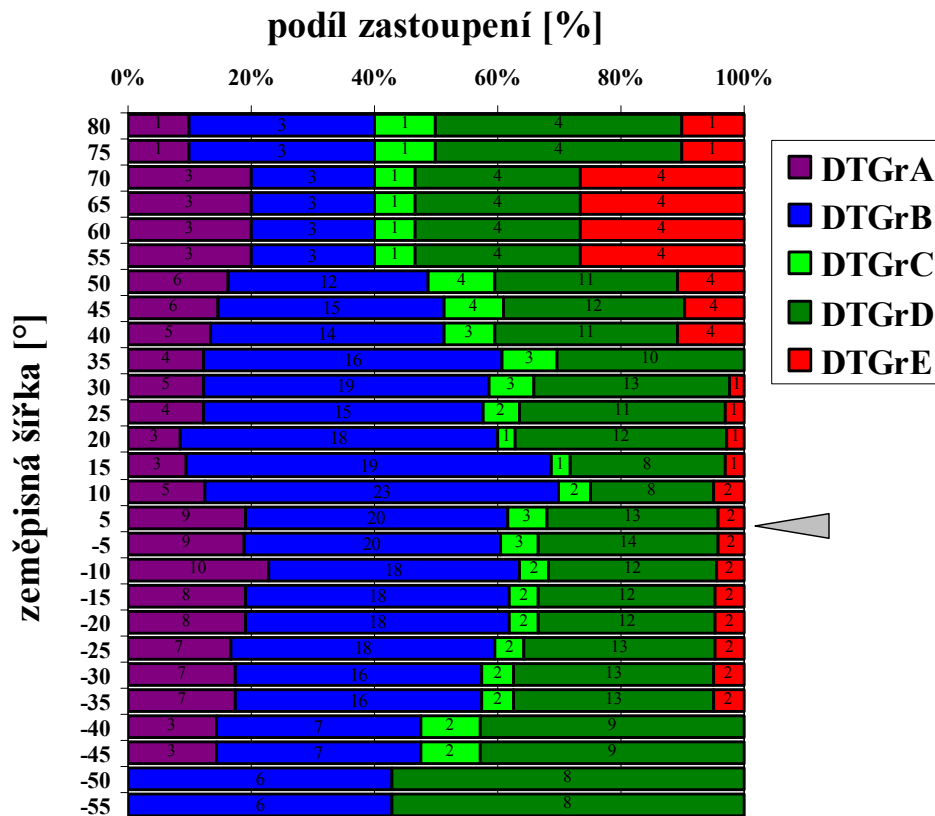
Výjimkou jsou boreální lesy, kterým dominují druhy s vysokou teritorialitou bez hromadného verbování (DTGrE). Tato strategie současně není zastoupena v jiných habitatech, nebo je v odlišných habitatech výrazně minoritní. Mravenčí fauna boreálních lesů je však chudá; druhy mravenců s dominancí DTGrE jsou si blízce příbuzné a jejich rozšíření je současně omezeno na boreální lesy. Po odečtení vlivu fylogeneze se přednostní výskyt dominance typu DTGrE v boreálních lesích stává neprůkazným. Tato skutečnost poukazuje na korelaci fylogeneze a distribuce dominantních druhů.

Při intepretaci nezávislosti úspěšnosti jednotlivých typů dominance na prostředí je třeba zohlednit, jak bylo prostředí v rámci analýz charakterizováno. V rámci Variation Partitioning a Mantelova testu bylo prostředí charakterizováno jako jednotlivé bioregiony, habitaty, v nichž druhy dominují, a deskriptory zeměpisné šířky. Tyto charakteristiky odrážejí dlouhodobé teplotní podmínky, úhrnné srážky, aktuální evapotranspiraci, složení vegetace a druhovou diverzitu (Gaston & Blackburn 2000). Prostředí bylo tedy popsáno makroekologickými charakteristikami. Bylo prokázáno, že kompetiční strategie na makroekologické škále nevykazují žádné zákonitosti.

Uvažujeme-li však o prostředí, v němž druhy dominují, na jemnější škále, vyvstávají vysoce průkazné závislosti. Tyto závislosti prokázala RDA po blocích znaků. Byla prokázána závislost mezi typem dominance, polohou hnízda a potravou (Tab. 16).

Odlišné kompetiční strategie (o prostor a potravu) jsou průkazně různě úspěšné v korunách stromů, v nízké vegetaci a v hrabance. Některé dominantní strategie jsou průkazně vázané na arboreální patra (např. DTGrA), zatímco jiné na nízkou vegetaci (např. DTGrB) (Tab. 18). Potravní ekologie v rámci jednotlivých typů dominance se také liší. Některé dominantní strategie jsou vázané na určitý typ potravy, zatímco jiné průkazně na jiný. Druhy s kompetiční strategií efektivní v získávání potravy, která je na dané lokalitě dostupná, se stávají dominantními. Různé dominantní strategie jsou různě úspěšné v čerpání odlišných potravních zdrojů.

Mantelův test ve spojení s Variation Partitioning prokázaly, že podoba kompetice mezi mravenci není ovlivňována makroekologickými charakteristikami prostředí. RDA po blocích znaků dokládá, že podoba kompetice mezi mravenci souvisí především s charakteristikami prostředí na jemnější škále; zejména s polohou hnízda a potravní nabídkou.



Obr. 18 Podíly zastoupení jednotlivých typů dominance v různých zeměpisných šířkách. Podíly byly počítány z celkového počtu dominantních druhů. Čísla v diagramu odpovídají počtu dominantních druhů s daným typem dominance v dané zeměpisné šířce. Šedá šipka vyznačuje rovník; zeměpisná šířka na jižní polokouli je vynesena v záporných hodnotách.

5.2.3 Životní strategie dominantních druhů

Ordinace dominantních druhů mravenců podle jejich ekologických, biologických znaků a fylogeneze ukazuje, že druhy se stejným typem dominance (stejnou kompetiční strategií) jsou veskrze homogenními skupinami (Obr. 16). Do této ordinace nebyly zahrnuty behaviorální znaky popisující dominanci (agresivita, teritorialita a verbování). Klasifikace dominantních mravenců podle kompetiční strategie o potravu a prostor, jak ji navrhuje tato studie, je ve shodě s některými rysy biologie, ekologie i evoluce klasifikovaných druhů.

Ukazuje se, že druhy v rámci jednoho typu dominance nespojuje pouze podobná kompetiční strategie o prostor a potravu, ale také další biologické, ekologické charakteristiky a jejich fylogeneze. Monte Carlo permutační testy prokázaly statistickou závislost mezi některými biologickými, ekologickými znaky, fylogenezí a určitými kompetičními strategiemi (typy dominance). Korelační koeficienty jsou však povětšinou nízké (Obr. 13, Tab. 18).

S podporou literatury je možné pokusit se interpretovat závislosti mezi těmito znaky. Je však nezbytné zdůraznit, že interpretace zejména kauzálních závislostí je sporná a spekulativní, neboť na základě dat vstupujících do této studie nelze o kauzalitě rozhodnout.

Výhradní výskyt jednotlivých znaků u jednotlivých typů dominance byl testován proti výskytu těchto znaků u jiných typů dominance. Do studie nebyly z uvedených důvodů zařazeny všechny nedominantní druhy mravenců. Některé znaky s výhradním výskytem v rámci jednoho typu dominance se vyskytují i u nedominantních druhů. Proto je třeba vnímat přítomnost daného znaku pouze jako předpoklad projevu daného typu dominance. Zda se druh s tímto znakem projevuje jako dominantní, je ovlivněno mnoha dalšími faktory.

Dominance typu DTGrA

Kompetiční strategie DTGrA se projevuje u velmi silně dominantních mravenců jako jsou r. *Oecophylla*, r. *Crematogaster*, r. *Iridomyrmex*, *Lasius niger*, *Formica polyctena* nebo *Formica rufa*.

Tito mravenci hájí absolutní teritoria, vyznačují se velmi efektivní komunikací a hromadným verbováním. Tento typ dominance je charakteristický vysokou efektivitou ve vyhledávání zdrojů, stejně jako při obraně zdrojů (Obr. 9).

Druhy s dominancí DTGrA jsou po ekologické a evoluční stránce relativně jednotnou skupinou (Obr. 16). Jedná se převážně o arboreální druhy tropických oblastí všech bioregionů. Druhy *Formica polyctena*, *Formica rufa* a *Lasius niger* jsou spíše výjimkami, jejich rozšíření je palearktické.

Druhy s tímto typem dominance (s abstrakcí od výjimek) se průkazně liší od druhů s jinými typy dominance arboreálním způsobem života, mutualismem s *Homoptera*, vysokou početností kolonií a polydomním charakterem kolonií (Tab. 18).

Druhy dominance typu DTGrA spadají do podčeledí *Formicinae*, *Dolichoderinae* a *Myrmicinae* (Obr. 17). V rámci těchto podčeledí vznikl zřejmě několikrát nezávisle mutualismus s *Homoptera* (Webber et al. 2007). Mutualistické vztahy s *Homoptera* pravděpodobně do značné míry souvisí s behaviorální ekologií mravenců (Savolainen & Vepsäläinen 1988). Exudáty *Homoptera* jsou bohaté na sacharidy. Energie tedy pro druhy mravenců v mutualismu s *Homoptera* není limitující, což zřejmě umožňuje vysokou míru jejich aktivity a podporuje efektivitu verbování (Davidson & Patrell-Kim 1996). *Homoptera* jsou současně stálým zdrojem s agregovanou prostorovou distribucí. Zdroje podobného charakteru je snadné monopolizovat (Bluthgen et al. 2000). Monopolizace kolonií *Homoptera* se odráží ve vysoké míře teritoriality a současně v neměnné podobě teritorií. Udržení rozsáhlých teritorií si vyžaduje velmi početné polydomní kolonie.

Druhy s dominancí typu DTGrA jsou převážně arboreální. V arboreálních patrech je limitujícím prvkem dusík. Zdrojem dusíku pro arboreální druhy jsou exudáty *Homoptera*. Exudáty jsou obohaceny o dusík prostřednictvím bakteriálních symbiontů *Homoptera* (Bluthgen et al. 2006). Je možné, že právě druhy, které se vyvíjely z limitace dusíkem díky mutualismu s *Homoptera*, se stávají dominantními.

Dominance typu DTGrB

Ke vzniku dominance typu DTGrB jsou náchylné především druhy podčeledě *Myrmicinae* (Obr. 17, Tab. 18). Dominancí typu DTGrB se vyznačují r. *Pheidole*, r. *Solenopsis*, r. *Tetramorium*, r. *Monomorium*, r. *Messor* a další. Po ekologické i evoluční stránce jsou druhy skupiny DTGrB homogenní skupinou.

Kompetiční strategie DTGrB spočívá v nízké teritorialitě, vysoké explorační aktivitě, efektivní komunikaci a hromadném verbování (Obr. 9). Lze předpokládat, že podobné vlastnosti se projeví jako dominantní v proměnlivém neprediktabilním prostředí.

Druhy s tímto typem dominance se od druhů s jinými kompetičními strategiemi průkazně liší terrikolní polohou hnízda, polydomií, omnivorním a granivorním potravním zaměřením, invazností (Tab. 18, Obr. 13).

Kompetiční strategie typu DTGrB je pravděpodobně exaptací pro úspěšné invaze. Invazní druhy nemají vyhraněné nároky na prostředí, jsou omnivorní, jejich teritoria jsou proměnlivá v čase i prostoru a odpovídají okamžité distribuci zdrojů (McGlynn 1999). Proměnlivost teritorií zřejmě může být podpořena polydomním charakterem kolonií. Takováto strategie není úspěšná v korunách stromů, které jsou dominovány druhy se strategií DTGrA (které jsou sice rovněž často polydomní, ale jejich ekologická valence je užší). Převážná část dominantních druhů se strategií DTGrB spadá do Andersenovy funkční skupiny *Cryptic species*.

Je pozoruhodné, že omnivorní vysoce invazní druhy (v rámci rodů *Monomorium*, *Pheidole*) jsou často blízké příbuzné granivorním druhům (Eow & Lee 2007). Druhy úspěšné při čerpání potravy v podobě semen rostlin mají pravděpodobně invazní potenciál.

Dominance typu DTGrC

Strategie typu DTGrC se objevuje u rodů *Acropyga*, *Cataglyphis*, *Rhytidoponera*, *Tetraponera*, *Proformica* a dalších.

Teritorialita těchto druhů se omezuje na hnízdo a jeho bezprostřední okolí, efektivita verbování je nízká (Obr. 9). Z hlediska kompetičního potenciálu se jedná o druhy spíše nedominantní, ale na některých lokalitách značně početné.

Tyto druhy jsou po ekologické, biologické i evoluční stránce rozmanité (Obr. 16); jedná se tedy o do značné míry náhodný výběr nedominantních druhů. Avšak současně je třeba upozornit, že u těchto druhů se často vyskytuje mutualismus s *Homoptera* (Tab. 18); a že se jedná spíše o stres-tolerantní druhy.

Pravděpodobnost, že tyto druhy spojují další znaky, které nebyly zahrnuty v analýzách je nízká, protože zahrnuty byly všechny znaky označované literaturou jako relevantní z hlediska životních strategií mravenců (kromě počtu královen v kolonii, který však není u většiny druhů znám) (Holldobler & Wilson 1990).

Dominance typu DTGrD

Strategií typu DTGrD se projevují rody *Camponotus*, *Pogonomyrmex*, *Lasius*, *Anonychomyrma*, *Odontomachus* a další.

Tyto druhy se vyznačují teritorialitou typu II a méně efektivním verbováním (Obr. 9). V přítomnosti druhů s dominancí typu DTGrA, DTGrB nebo DTGrE se projevují jako submisivní, avšak v jejich nepřítomnosti (např. v Amazonii) se stávají dominantními.

Druhy s dominancí typu DTGrD se oproti ostatním dominantním strategiím vyznačují monodomními koloniemi, mutualismem s rostlinami; průkazně často se tato strategie objevuje v podčeledi *Formicinae* (Tab. 18).

Tyto druhy využívají extraflorální nektaria rostlin (EFN). EFN jsou roztroušena po vegetaci a jejich monopolizace by byla energeticky náročná. Nadto jsou EFN ve srovnání s exudáty *Homoptera* energeticky chudším zdrojem s nízkým obsahem dusíku (Bluthgen et al. 2000). Je možné, že monodomní charakter kolonií neumožňuje obranu a udržení rozsáhlejších teritorií.

Dominance typu DTGrE

Kompetiční strategie typu DTGrE se projevuje u rodu *Azteca* a některých druhů r. *Formica* (*F. pratensis*, *F. rufa*, *F. sanguinea*, *F. aquilonia*).

Jedná se o druhy absolutně teritoriální bez hromadného verbování (Obr. 9). Tyto druhy se (s abstrakcí od výjimek) oproti druhům s odlišným typem dominance průkazně vyznačují mutualismem s rostlinami, palearktickým rozšířením a preferenčním výskytem v boreálních lesích (Tab. 18). Druhy s tímto typem dominance náleží k podčeledím *Dolichoderinae* a *Formicinae* (Obr. 17).

Tento typ dominance se preferenčně vyskytuje v boreálních lesích palearktu (Obr. 18). Mravenčí fauna boreálních lesů je ochuzená (Gotelli & Ellison 2002). Druhy dominující tomuto habitatu jsou si blízce příbuzné a po odečtení tohoto vlivu se preferenční výskyt dominance v boreálních lesích stává neprůkazným, jak bylo uvedeno výše. Nelze předpokládat, že druhy se strategií typu DTGrE jsou v boreálních lesích zvýhodněny před jinými strategiemi, neboť mravenci s odlišnými kompetičními strategiemi se zde nevyskytují.

6. Závěr

Mravenci jsou významnou součástí bezmála všech terestrických ekosystémů (Holldobler & Wilson 1990). Společenstva mravenců jsou často dominována jen několika málo druhy. Dominantní druhy mají zásadní vliv na formování společenstev mravenců, bezobratlých a v důsledku i na funkci ekosystému (Bluthgen & Stork 2007).

1. Jako dominantní bývají zpravidla označovány druhy (a) vysoce abundantní na lokalitě, (b) druhy se schopností monopolizace zdrojů, (c) druhy snižující diverzitu mravenců na lokalitě.
Asi 130 taxonů, převážně druhů, je označováno jako dominantní ve smyslu nejméně jednoho z uvedených kritérií dominance.
2. Podle podoby kompetice o prostor a potravu lze rozlišit pět typů dominance. Odlišnost jednotlivých typů dominance spočívá zejména v projevech absolutní teritoriality a hromadného verbování.
Tato klasifikace dominantních druhů je ve shodě s širší Andersenovou funkční klasifikací mravenců.
3. Výskyt dominantních strategií v rámci fylogeneze mravenců je náhodný na úrovni podčeledí i nižších taxonomických skupin, až po úroveň rodů. Současně nelze vyloučit, že dominance je fixovaná na nižší, než rodové úrovni.
4. Jednotlivé kompetiční strategie o prostor a potravu se projevují jako dominantní nezávisle na makroekologických charakteristikách prostředí.
Jednotlivé typy dominance odpovídají fylogenetické vzdálenosti dominantních druhů. Některé fylogenetické linie jsou náchylné k projevům určitého typu dominance.
5. Odlišné kompetiční strategie o prostor a potravu (typy dominance) se projevují jako dominantní v arboreálním patře a v nízké vegetaci.
Při čerpání odlišných zdrojů potravy jsou jednotlivé dominantní strategie různě úspěšné.
6. Některé behaviorální, ekologické znaky jsou výhradně spojeny s určitými typy dominance. Především se jedná o charakteristiky hnízda, potravní zaměření a polydomii.

7. Literatura

Adams ES (1994) Territory defense by the ant *Azteca trigona*: maintenance of an arboreal ant mosaic. *Oecologia* 97, 203–8

Aesch, L, Cherix D (2005) Introduced ant species and mechanisms of competition on Floreana Island (Galapagos, Ecuador) (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 45(2): 463-481

Agosti D, Majer J, et al. (2000) *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Biological Diversity Handbook Series. Smithsonian Institution Press. Washington D.C., 280pp

Andersen A (1997) Ants as indicators of ecosystem restoration following mining: a functional group approach. *Conservation Outside Nature Reserves*. P. Hale, Lamb, D. 61: 319-325

Andersen AN (1992) Regulation of momentary diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *Am. Nat.* 140: 401-420

Andersen AN (1995) A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *J. Biogeogr.* 22: 15-29

Andersen AN (1997) Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *J. Biogeography* 24: 433-460

Andersen AN, Clay RE (1996) The ant fauna of Danggali Conservation Park in semi-arid South Australia: a comparison with Wyperfeld (Vic.) and Cape Arid (W.A.) National Parks. *Austral. J. Entomol.* 35: 289-295

Andersen AN, Clay RE (1996) The ant fauna of Danggali Conservation Park in semi-arid South Australia: a comparison with Wyperfeld (Vic.) and Cape Arid (W.A.) National Parks. *Austral. J. Entomol.* 35: 289-295

Azcarate FM, Peco B (2003) Spatial patterns of seed predation by harvester ants (*Messor Forel*) in Mediterranean grassland and scrubland. *Insectes Sociaux* 50(2): 120-126

Baroni Urbani C (1989) Phylogeny and behavioural evolution in ants, with a discussion of the role of behaviour in evolutionary processes. *Ethol. Ecol. Evol.* 1: 137-168

Bernstein RA, Gobbel M (1979) Partitioning of space in communities of ants. *Journal of Animal Ecology* 48: 931–942

Bestelmeyer BT (2000) The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology* 69(6): 998-1009

Bluthgen N, Mezger D, et al. (2006) Ant-hemipteran trophobioses in a Bornean - rainforest diversity, specificity and monopolisation. *Insectes Sociaux* 53(2): 194-203

- Bluthgen N, Stork NE (2007) Ant mosaics in a tropical rainforest in Australia and elsewhere: A critical review. *Austral Ecology* 32(1): 93-104
- Bluthgen N, Verhaagh M, et al. (2000) How plants shape the and community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia* 125: 229-240
- Bolton B, Alpert G, et al. (2007) *Bolton's Catalogue of the Ants of the World, 1758-2005*. Harvard University Press
- Borgesen LW (2000) Nutritional function of replete workers in the pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.). *Insectes Sociaux* 47(2): 141-146
- Boulton AM, Davies KF, et al. (2005) Species richness, abundance, and composition of ground-dwelling ants in northern California grasslands: Role of plants, soil, and grazing. *Environmental Entomology* 34(1): 96-104
- Braak CJK ter, Smilauer P (2002) *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination*. Ithaka, New York, 500 pp
- Carpintero S, Reyes-Lopez J (2008) The role of competitive dominance in the invasive ability of the Argentine ant (*Linepithema humile*). *Biological Invasions* 10(1): 25-35
- Cubo J, Ponton F, et al. (2005) Phylogenetic signal in bone microstructure of sauropsids. *Systematic Biology* 54(4): 562-574
- Davidson DW (2005) Ecological stoichiometry of ants in a New World rain forest. *Oecologia* 142(2): 221-231
- Davidson DW, Cook SC, et al. (2003) Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300: 969-972
- Davidson DW, Patrell-Kim L (1996) Tropical arboreal ants: Why so abundant? Neotropical biodiversity and conservation. A. C. Gibson. Los Angeles, University of California: 127-140
- Davidson, DW (1998) Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecol. Entomol.* 23: 484-490
- Debout G, Schatz B, et al. (2007) Polydomy in ants: what we know, what we think we know, and what remains to be done. *Biological Journal Of The Linnean Society* 90(2): 319-348
- Dejean A, Corbara B (2003) A review of mosaics of dominant ants in rainforests and plantations. *The arthropods of tropical forests*. N. e. al.: 341-347
- Dejean A, McKey D, et al. (2000) The arboreal ant mosaic in a Cameroonian rainforest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 35: 403-423
- Desdevises Y, Legendre P, et al. (2003) Quantifying phylogenetically structured environmental variation. *Evolution* 57(11): 2647-2652

Djipto-Lordon C, Dejean A (1999) Tropical arboreal ant mosaics: innate attraction and imprinting determine nest site selection in dominant ants. *Behavioral Ecology And Sociobiology* 45(3-4): 219-225

Dunn RR, et al. (22 co-authors) (2007) Global Ant (Hymenoptera: Formicidae) Biodiversity and Biogeography—A New Database and its Possibilities. *Myrmecological News* 11: 000-000

Ellison AM, Record S, et al. (2007) Rapid inventory of the ant assemblage in a temperate hardwood forest: Species composition and assessment of sampling methods. *Environmental Entomology* 36(4): 766-775

Eow AGH, Lee CY (2007) Comparative nutritional preferences of tropical pest ants, *Monomorium pharaonis*, *Monomorium floricola* and *Monomorium destructor* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 49(3): 165-186

Fellers, JH (1987) Interference And Exploitation In A Guild Of Woodland Ants. *Ecology* 68(5): 1466-1478

Floren A, Linsenmair KE (2000) Do ant mosaics exist in pristine lowland rain forests? *Oecologia* 123: 129-137

Floren A, Linsenmair KE (2005) The importance of primary tropical rain forest for species diversity: an investigation using arboreal ants as an example. *Ecosystems* 8, 559–67

Folgarait PJ (1998) Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiver. Conser.* 7: 1221-1244

Galle L (1991) Structure and succession of ant assemblages in a north European sand dune area. *Holarctic Ecology* 14: 31-37

Gaston KJ, Blackburn TM (2000) Pattern and process in macroecology. Blackwell Science, Oxford, 377 pp

Global Invasive Species Database (2006) GISP, IUCN - the World Conservation Union: <http://www.issg.org/database>

Gotelli NJ, Ellison AM (2002) Biogeography at a regional scale: Determinants of ant species density in New England bogs and forests. *Ecology* 83(6): 1604–1609

Grime JP (1977) Evidence For Existence Of 3 Primary Strategies In Plants And Its Relevance To Ecological And Evolutionary Theory. *American Naturalist* 111(982): 1169-1194

Gunawardene NR, Majer JD (2005) The effect of fire on ant assemblages in the Gibson Desert Nature Reserve, Western Australia. *Journal Of Arid Environments* 63(4): 725-739

Herz H, Beyschlag W, et al. (2007) Assessing herbivory rates of leaf-cutting ant (*Atta colombica*) colonies through short-term refuse deposition counts. *Biotropica* 39(4): 476-481

Holldobler B, Lumsden CJ (1980) Territorial Strategies In Ants. *Science* 210(4471): 732-739

Holldobler B, Wilson EO (1994) *Journey to the Ants: A Story of Scientific Exploration*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 240 pp

Holldobler B, Wilson, EO (1990) *The Ants*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 732 pp

Johnson RA (2001) Biogeography and community structure of North American seed-harvester ants. *Annual Review of Entomology* 46: 1-29

Kaspari M, Alonso L, et al. (2000) Three energy variables predict ant abundance at a geographical scale. *Proceedings Of The Royal Society Of London Series B-Biological Sciences* 267(1442): 485-489

Keller L (1998) Queen lifespan and colony characteristics in ants and termites. *Insectes Sociaux* 45(3): 235-246

King JR, Porter SD (2005) Evaluation of sampling methods and species richness estimators for ants in upland ecosystems in Florida. *Environmental Entomology* 34(6): 1566-1578

Krebs JR, Davies NB, et al. (1984): *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Oxford: Blackwell Scientific; 169 pp

Lebrun EG, Feener DH (2007) When trade-offs interact: balance of terror enforces dominance discovery trade-off in a local ant assemblage. *Journal Of Animal Ecology* 76(1): 58-64

Leps J, Smilauer P (2003) *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge University Press, 269 pp

Leston D (1973) The ant mosaic - tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *PANS*, 19, 311-341.

Levings SC, Franks NR (1982) Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology*, 63: 338-344

Levings SC, Traniello JFA (1981) Territoriality, nest dispersion, and community structure in ants. *Psyche*, 88: 265-319

Longino JT, Colwell RK (1997) Biodiversity assessment using structured inventory: capturing the ant fauna of a tropical rain forest. *Ecol. Appl.* 7(4): 1263-1277

Lopez F, Serrano JM, Acosta, FJ (1994) Parallels between the foraging strategies of ants and plants. *TREE* 9: 150-153

Majer JD, Delabie JHC (1994) Comparison Of The Ant Communities Of Annually Inundated And Terra-Firme Forests At Trombetas In The Brazilian Amazon. *Insectes Sociaux* 41(4): 343-359

McGarigal K, Cushman S, et al. (2000) *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. Springer-Verlag, New York, 283 pp

- McGlynn TP (1999) The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. *J. Biogeogr.* 26: 535-548
- McGlynn TP (2000) Do Lanchester's laws of combat describe competition in ants? *Behav. Ecol.* 11: 686-690
- Moreau CS, Bell CD, et al. (2006) Phylogeny of the ants: Diversification in the age of angiosperms. *Science* 312(5770): 101-104
- Morin, P (1999) *Community Ecology*. Blackwell Publishing, NYC, 432 pp
- Morley, DW (1946) The interspecific relations of ants. *Journal of Animal Ecology* 15: 150-154
- Offenberg J (2007) The distribution of weaver ant pheromones on host trees. *Insectes Sociaux* 54(3): 248-250
- Olson DM (1991) Rates of predation by ants (Hymenoptera: Formicidae) in the canopy, understory, leaf litter, and edge habitats of a lowland rainforest in Southwestern Cameroon. *Biologie d'une canopée de. II. Rapport de. F. Halle, Pascal, O.*: 101-109
- Orr MR, Dahlsten DL, et al. (2003) Ecological interactions among ants in the genus *Linepithema*, their phorid parasitoids, and ant competitors. *Ecological Entomology* 28(2): 203-210
- Parr CL, Sinclair BJ, et al. (2005) Constraint and competition in assemblages: A cross-continental and modeling approach for ants. *American Naturalist* 165(4): 481-494
- Perfecto I, Snelling RR (1995) Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem: ants in coffee plantations. *Ecol. Appl.* 5: 1084-1097
- Petal J (1978) The role of ants in ecosystems. *Production ecology of ants and termites (International Biology Programme, no. 13)*. M. V. Brian. New York, Cambridge University Press. 13: 293-325
- Pfeiffer M, Tuck HC, et al. (2008) Exploring arboreal ant community composition and co-occurrence patterns in plantations of oil palm *Elaeis guineensis* in Borneo and Peninsular Malaysia. *Ecography* 31(1): 21-32
- Philpott SM, Armbrrecht I (2006) Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology* 31(4): 369-377
- Rayner ADM, Franks NR (1987) Evolutionary and ecological parallels between ants and fungi. *Trends Ecol. Evol.* 2: 127-133
- Room PM (1971) The relative distributions of ant species in Ghana's cocoa farms. *J. Anim. Ecol.* 40, 735-51

- Roth DS, Perfecto I, et al. (1994) The effects of management systems on ground-foraging ant diversity in Costa Rica. *Ecol. Appl.* 4: 423-436
- Rowles AD, O'Dowd DJ (2007) Interference competition by Argentine ants displaces native ants: implications for biotic resistance to invasion. *Biological Invasions* 9(1): 73-85
- Sanders NJ, Crutsinger GM, et al. (2007) An ant mosaic revisited: Dominant ant species disassemble arboreal ant communities but co-occur randomly. *Biotropica* 39(3): 422-427
- Sanders NJ, Gotelli NJ, et al. (2007) Assembly rules of ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale. *Journal Of Biogeography* 34(9): 1632-1641.
- Savolainen R, Vepsäläinen K (1988) A Competition Hierarchy Among Boreal Ants - Impact On Resource Partitioning And Community Structure. *Oikos* 51(2): 135-155
- Seal JN, Tschinkel WR (2007) Co-evolution and the superorganism: switching cultivars does not alter the performance of fungus-gardening ant colonies. *Functional Ecology* 21(5): 988-997
- Seifert, B (1996) Ameisen: beobachten, bestimmen. Naturbuch-Verlag, Augsburg, 351 pp
Seznam literatury
- Stoeffler MT, Maier S, et al. (2007) Foreign-language skills in rove-beetles? Evidence for chemical mimicry of ant alarm pheromones in myrmecophilous Pella beetles (Coleoptera: Staphylinidae). *Journal Of Chemical Ecology* 33(7): 1382-1392
- Strauss SY, Webb CO, et al. (2006) Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* 103(15): 5841-5845
- Sudd JH, Franks NR (1987) The behavioural ecology of ants. Chapman and Hall, New York, 188pp
- Sumpter DJT, Pratt SC (2003) A modelling framework for understanding social insect foraging. *Behavioral Ecology And Sociobiology* 53(3): 131-144
- Tillberg, CV, McCarthy DP, et al. (2006) Measuring the trophic ecology of ants using stable isotopes. *Insectes Sociaux* 53(1): 65-69
- Tobin JE (1991) A Neotropical rainforest canopy ant community: some ecological considerations. In: Huxley CR, Cutler DF (eds) *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford, pp 536-538
- Tobin, JE (1995) Ecology and diversity of tropical forest canopy ants, pp 129-147. In Lowman, M. D., Nadkarni, N. M. (eds.), *Forest canopies*. Academic Press, New York
- Vanderwoude C, Andersen AN, et al. (1997) Ant communities as bio-indicators in relation to fire management of spotted gum (*Eucalyptus maculata* Hook.) forests in south-east Queensland. *Mem. Mus. Vic.* 56: 671-675

Vanderwoude C, Andersen AN, et al. (1997) Community organisation, biogeography and seasonality of ants in an open forest of south-eastern Queensland. *Aust. J. Zool.* 45: 523-537

Vasconcelos HL, Leite MF, et al. (2008) Ant diversity in an Amazonian savanna: Relationship with vegetation structure, disturbance by fire, and dominant ants. *Austral Ecology* 33(2): 221-231

Vepsäläinen K, Pisarski B (1982) Assembly Of Island Ant Communities. *Annales Zoologici Fennici* 19(4): 327-335

Webber BL, Moog J, et al. (2007) The diversity of ant-plant interactions in the rainforest understory tree, *Ryparosa* (Achariaceae): food bodies, domatia, prostomata, and hemipteran trophobionts. *Botanical Journal Of The Linnean Society* 154(3): 353-371

Weiblen GD, Webb CO, et al. (2006) Phylogenetic dispersion of host use in a tropical insect herbivore community. *Ecology* 87(7): S62-S75

Wilson EO (1987) Causes of ecological success: the case of the ants. The Sixth Tansley Lecture. *J. Anim. Ecol.* 56: 1-9

Příloha 1b

Literatura, z níž vychází matice znaků (uvedeno v abecedním pořadí)

- Adams ES (1990) Territory size and shape in fire ants: A model based on neighborhood interactions. *Ecology* 79(4): 1125-1143
- Addison P, Samways MJ (2000) A survey of ants (Hymenoptera: Formicidae) that forage in vineyards in the Western Cape Province, South Africa. *African Entomology* 8(2): 251-260
- Agosti D, Johnson NF (2006) Antbase. IUSI: <http://antbase.org>
- Akino T, Yamaoka R (1999) Trunk trail network of *Lasius fuliginosus* Latreille (Hymenoptera: Formicidae): Distribution between conspecific neighboring colonies. *Entomological Science* 2(3): 341-346
- Akino T, Yamaoka R (2000) Evidence for volatile and contact signals of nestmate recognition in the black shining ant *Lasius fuliginosus* Latreille (Hymenoptera: Formicidae). *Entomological Science* 3(1): 1-10
- Akino T, Nakamura K, et al. (2004) Diet-induced chemical phytomimesis by twig-like caterpillars of *Biston robustum* Butler (Lepidoptera: Geometridae). *Chemoecology* 14(3-4): 165-174
- Andersen AN (1991) Responses Of Ground-Foraging Ant Communities To 3 Experimental Fire Regimes In A Savanna Forest Of Tropical Australia. *Biotropica* 23(4): 575-585
- Andersen AN (1992) Regulation of momentary diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *The American Naturalist* 140: 401-420
- Andersen AN (1994) Meat ants as dominant members of Australian ant communities: an experimental test of their influence on foraging success and forager abundance of other species. *Oecologia* 98: 15-24
- Andersen AN (1997) Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal Of Biogeography* 24(4): 433-460
- Andersen AN, Patel AD (1994) Meat Ants As Dominant Members Of Australian Ant Communities - An Experimental Test Of Their Influence On The Foraging Success And Forager Abundance Of Other Species. *Oecologia* 98(1): 15-24
- Andersen AN, Azcárate FM, et al. (2000) Seed selection by an exceptionally rich community of harvester ants in the Australian seasonal tropics. *Journal of Animal Ecology* 69: 975-984
- Andersen AN, Blum MS, et al. (1991) Venom Alkaloids In *Monomorium-Rothsteini* Forel Repel Other Ants - Is This The Secret To Success By *Monomorium* In Australian Ant Communities. *Oecologia* 88(2): 157-160
- Andersen AN (1993) Ant Communities In The Gulf Region Of Australia Semiarid Tropics - Species Composition, Patterns Of Organization, And Biogeography. *Australian Journal Of Zoology* 41(4): 399-414
- Armbrecht I, Ulloa-Chacon P (2003) The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) as a diversity indicator of ants in tropical dry forest fragments of Colombia. *Environmental Ecology* 32(3): 542-547
- Armbrecht I, Jimenez E, et al. (2001) An ant mosaic in the Colombian rain forest of Choco (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 37(3B): 491-509
- Banschbach VS, Brunelle A, et al. (2006) Tool use by the forest ant *Aphaenogaster rudis*: Ecology and task allocation. *Insectes Sociaux* 53(4): 463-471

- Barton K, Sanders NJ, et al. (2002) The effects of proximity and colony age on interspecific interference competition between the desert ants *Pogonomyrmex barbatus* and *Aphaenogaster cockerelli*. *American Midland Naturalist* 148(2): 376-382
- Basu P (1997) Competition hierarchy in the ground foraging ant community in a wet evergreen forest (Western Ghats, India): Role of interference behaviour. *Current Science* 73(2): 173-179
- Battirola LD, Marques MI, et al. (2005) Composition of Formicidae community (Insecta, Hymenoptera) in the canopy of *Attalea phalerata* Mart. (Arecaceae), in the Pantanal of Pocone, Mato Grosso, Brazil. *Revista Brasileira De Entomologia* 49(1): 107-117
- Bestelmeyer BT (2000) The trade off between thermal tolerance and behaviour dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology* 69: 998-1009
- Bestelmeyer BT (2005) Does desertification diminish biodiversity? Enhancement of ant diversity by shrub invasion in south-western USA. *Diversity And Distributions* 11(1): 45-55
- Bluthgen N, Fiedler K (2002) Interactions between weaver ants *Oecophylla smaragdina*, homopterans, trees and lianas in an Australian rain forest canopy. *Journal Of Animal Ecology* 71(5): 793-801
- Bluthgen N, Verhaagh M, et al. (2000) How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia* 125(2): 229-240
- Bluthgen N, Mezger D, et al. (2006) Ant-hemipteran trophobioses in a Bornean rainforest - diversity, specificity and monopolisation. *Insectes Sociaux* 53: 194-203
- Bluthgen N, Stork NE, et al. (2004) Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. *Oikos* 106(2): 344-358
- Boulton AM, Davies KF, et al. (2005) Species richness, abundance, and composition of ground-dwelling ants in northern California grasslands: Role of plants, soil, and grazing. *Environmental Entomology* 34(1): 96-104
- Braschler B, Baur B (2005) Experimental small-scale grassland fragmentation alters competitive interactions among ant species. *Oecologia* 143(2): 291-300
- Breed MD, Bennett B (1985) Mass recruitment to nectar sources in *Paraponera clavata*: a field study. *Social Insects* 32(2): 198-209
- Breed MD, Stiller TM, et al. (1991) Intercolonial Interactions And Nestmate Discrimination In The Giant Tropical Ant, *Paraponera-Clavata*. *Biotropica* 23(3): 301-306
- Briese DT, Macauley BJ (1981) Food collection within an ant community in semi-arid Australia, with special reference to seed harvesters. *Aust. J. Ecol.* 6:1-19
- Brightsmith DJ (2000) Use of arboreal termitaria by nesting birds in the Peruvian Amazon. *Condor* 102(3): 529-538
- Brown BV, Feener DH (1991): Behavior and host location cues of *Apocephalus paraponerae* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of the giant tropical ant *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica* 23(2): 182-187
- Buczowski G, Bennett GW (2006) Dispersed central-place foraging in the polydomous odorous house ant, *Tapinoma sessile* as revealed by a protein marker. *Insectes Sociaux* 53(3): 282-290
- Burscinger A, Klein RW, et al. (1994) Colony structure of a bamboo-dwelling *Tetraponera* sp. (Hymenoptera: Formicidae: Pseudomyrmecinae) from Malaysia. *Insectes Sociaux* 41(1): 29-41
- Buschinger A, Klein RW, et al. (1994) Colony structure of a bamboo-dwelling *Tetraponera* sp. (Hymenoptera: Formicidae: Pseudomyrmecinae) from Malaysia. *Insectes Sociaux* 41(1): 29-41

- Cammaerts MC, Cammaerts R (1999) Marking of nest entrances and their vicinities in the ant *Myrmica rubra*. *Biologia* 54(5): 553-566
- Cammell ME, Way MJ, et al. (1996) Diversity and structure of ant communities associated with oak, pine, eucalyptus and arable habitats in Portugal. *Insectes Sociaux* 43(1): 37-46
- Carpintero S, Reyes-Lopez J, et al. (2005) Impact of Argentine ants (*Linepithema humile*) on an arboreal ant community in Donana National Park, Spain. *Biodiversity And Conservation* 14(1): 151-163
- Carvalho AS, Vasconcelos H (2002) Community of ants that nest in dead twigs on the ground of Central Amazonian forest, Brazil. *Revista-Brasileira-de-Entomologia* 46(2): 115-121
- Cerda X, Retana J, et al. (1989) Exploitation of food resources by ant *Tapinoma nigerrimum* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Oecologica Oecologia Generalis* 10(4): 419-430
- Cerda X, Retana J, et al. (1998) Prey size reverses the outcome of interference interactions of scavenger ants. *Oikos* 82(1): 99-110
- Craig DJ (2004) Trapping intensities for sampling ants in Australian rangelands. *Austral Ecology* 29: 78-86
- Cutter AD (1998) Ants as bioindicators of habitat disturbance: validation of the functional group model for Australia's humid tropics. *Biodiversity and Conservation* 7: 1627-1638
- Czechowski W (2005) Nest competition between *Camponotus vagus* (Scopoli, 1763) and *Camponotus herculeanus* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Formicidae) in the Bialowieza Forest (Poland). *Myrmecologische Nachrichten* 7: 43-45
- Czechowski W, Marko B (2006) Uncomfortable protection: *Formica polyctena* Forst. shelters *Formica fusca* L. from *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Annales Zoologici* 56(3): 539-548
- deSouza ALB, Delabie JHC, et al. (1998) *Wasmannia* spp. (Hym., Formicidae) and insect damages to cocoa in Brazilian farms. *Journal Of Applied Entomology* 122(6): 339-341
- De-Biseau JC, Quinet Y, et al. (1997) Explosive food recruitment as a competitive strategy in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 44(1): 59-73
- Debout G, Schatz B, et al. (2007) Polydomy in ants: what we know, what we think we know, and what remains to be done. *Biological Journal Of The Linnean Society* 90(2): 319-348
- Dejean A (1991) Adaptation of *Oecophylla longinoda* to spatio-temporal variations in prey density. *Entomophaga* 36(1): 29-54
- Dejean A, Gibernau M (2000) A rainforest ant mosaic: The edge effect (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 35(3): 385-401
- Dejean A, Akoa A, et al. (1994) Mosaic Ant Territories In An African Secondary Rain-Forest (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology* 23(3): 275-292
- Dejean A, Nkongmeneck B, et al. (1991) Impact Of Arboricolous Ants On Populations Of *Achaea-Catocaloides* (Lepidoptera, Noctuidae) In Cacao Trees Of Cameroon And Associated Homoptera. *Acta Oecologica-International Journal Of Ecology* 12(4): 471-488
- Dejean A, Bourgoin T, et al. (1997) Ant species that protect figs against other ants: Result of territoriality induced by a mutualistic homopteran. *Ecoscience* 4(4): 446-453
- Dejean A, DjietoLordon C, et al. (1997) Ant mosaic in oil palm plantations of the southwest province of Cameroon: Impact on leaf miner beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal Of Economic Entomology* 90(5): 1092-1096

- Dejean A, Corbara B (2003) A review of mosaics of dominant ants in rainforests and plantations. The arthropods of tropical forests. N. e. al.: 341-347
- Dejean A, Bourgoin T, et al. (1997) Ant species that protect figs against other ants: Result of territoriality induced by a mutualistic homopteran. *Ecoscience* 4(4): 446-453
- Delabie JHC, Fowler HG (1993) Physical And Biotic Correlates Of Population Fluctuations Of Dominant Soil And Litter Ant Species (Hymenoptera, Formicidae) In Brazilian Cocoa Plantations. *Journal Of The New York Entomological Society* 101(1): 135-140
- Demedeiros MA, Fowler HG, et al. (1995) Ant (Hym, Formicidae) Mosaic Stability In Bahian Cocoa Plantations - Implications For Management. *Journal Of Applied Entomology-Zeitschrift Fur Angewandte Entomologie* 119(6): 411-414
- Dill M, Williams DJ, et al. (2002) Herdsmen ants and their mealybug partners. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* (557): i-iii, 1-373
- Dillier FX, Wehner R (2004) Spatio-temporal patterns of colony distribution in monodomous and polydomous species of North African desert ants, genus *Cataglyphis*. *Insectes Sociaux* 51(2): 186-196
- Djieto-Lordon C, Dejean A, et al. (2005) Ecology of an improbable association: The pseudomyrmecine plant-ant *Tetraoponera tessmanni* and the myrmecophytic liana *Vitex thyrsoiflora* (Lamiaceae) in Cameroon. *Biotropica* 37(3): 421-430
- Djieto-Lordon C, Dejean A (1999) Tropical arboreal ant mosaics: innate attraction and imprinting determine nest site selection in dominant ants. *Behav Ecol Sociobiol* 45: 219-225
- Dussutour A, Nicolis SC, et al. (2006) Collective decisions in ants when foraging under crowded conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61(1): 17-30
- Eow AGH, Chong ASC, et al. (2005) Effects of nutritional starvation and satiation on feeding responses of tropical pest ants, *Monomorium* spp. (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 45(1): 15-29
- Faragalla ARA, Al-Ghamdi KM (2001) Major species of the indigenous ant fauna (Hymenoptera: formicidae) in three habitats in western Saudi Arabia. *Sociobiology* 37(1): 95-109
- Fellers JH (1987) Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology*, 68, 1466-1478
- Feneron R (1996) A new ethological test to study nestmate recognition in adult ants. *Insectes Sociaux* 43(2): 131-135
- Fernandes N, Rust MK (2003) Site fidelity in foraging Argentine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 41(3): 625-632
- Fernandez-Escudero I, Tinaut A (1998) Foraging strategies and dietary preferences of a high mountain ant. (Hymenoptera: Formicidae). *Polish Journal of Ecology* 46(1): 23-32
- Floren A, Linsenmair KE (2000) Do ant mosaics exist in pristine lowland rainforests? *Oecologia* 123: 129-137
- Folgarait PJ, D'Adamo P, et al. (2004) A grassland ant community in Argentina: The case of *Solenopsis richteri* and *Camponotus punctatus* (Hymenoptera: Formicidae) attaining high densities in their native ranges. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 97 (3): 450-457
- Fonck C, Jaffe K (1996) On the energetic cost of sociality. *Physiology & Behavior* 59(4-5): 713-719
- Fowler HG, Bueno OC (1996) Congruent spatial and temporal foraging by a dominant ant (Hymenoptera: Formicidae) and its replacement in an assemblage in a large urban structure in southeastern Brazil. *Journal Of Applied Entomology-Zeitschrift Fur Angewandte Entomologie* 120(1): 29-32

- Fowler HG, Filho FA, et al. (1993) Seasonal Space Usage By The Introduced Pharaohs Ant, *Monomorium-Pharaonis* (L) (Hym, Formicidae), In Institutional Settings In Brazil And Its Relation To Other Structural Ant Species. *Journal Of Applied Entomology-Zeitschrift Fur Angewandte Entomologie* 115(4): 416-419
- Fowler HG, Delabie JHC, et al. (2002) Exotic and native tramp ants (Hymenoptera: Formicidae) in Bahian cocoa farms. *Cientifica* 30(1-2): 25-37
- Gadau J, Brady SG, et al. (1999) Systematics, distribution, and ecology of an endemic California *Camponotus quercicola* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals Of The Entomological Society Of America* 92(4): 514-522
- Ganeshaiah KN, Veena T (1991) Topology of the foraging trails of *Leptogenys processionalis*. Why are they branched? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29(4): 263-270
- Gibb H, Hochuli DF (2004) Removal experiment reveals limited effects of a behaviorally dominant species on ant assemblages. *Ecology* 85(3): 648-657
- Gibb H, Hochuli DF (2003) Colonisation by a dominant ant facilitated by anthropogenic disturbance: effects on an ant assemblage composition, biomass and resource use. *Oikos* 103: 469-478
- Global Invasive Species Database (2006) GISP, IUCN - the World Conservation Union: <http://www.issg.org/database>
- Gobin B, Peeters C, et al. (1998) Interspecific trail following and commensalism between the ponerine ant *Gnamptogenys menadensis* and the formicine ant *Polyrhachis rufipes*. *Journal of Insect Behavior* 11(3): 361-369
- Gomez C, Espadaler X (1996) Foraging distances, foraging areas and nest distribution in *Aphaenogaster senilis*. *Miscellanea Zoologica Barcelona* 19[2]: 19-25
- Groden E, Drummond FA, et al. (2005) Distribution of an invasive ant, *Myrmica rubra* (Hymenoptera : Formicidae), in Maine. *Journal of Economic Entomology* 98(6): 1774-1784
- Hahn DA, Tschinkel WR (1997) Settlement and distribution of colony-founding queens of the arboreal ant, *Crematogaster ashmeadi*, in a longleaf pine forest. *Insectes Sociaux* 44(4): 323-336
- Hahn M, Maschwitz U (1985) Foraging strategies and recruitment behaviour in the European harvester ant *Messor rufitarsis* (F.). *Oecologia* 68(1): 45-51
- Heinze J, Foitzik S, et al. (1996) Apparent dear-enemy phenomenon and environment-based recognition cues in the ant *Leptothorax nylanderii*. *Ethology* 102(6): 510-522
- Holec M, Frouz J, et al. (2006) The influence of different vegetation patches on the spatial distribution of nests and the epigeic activity of ants (*Lasius niger*) on a spoil dump after brown coal mining (Czech Republic). *European Journal of Soil Biology* 42(3): 158-165
- Holldobler B, Wilson, EO (1990): *The ants*. Harvard University Press, 732pp
- Hora RR, Vilela E, et al. (2005) Facultative polygyny in *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae, Ectatomminae). *Insectes Sociaux* 52(2): 194-201
- Hossaert-McKey M, Orivel J, et al. (2001) Differential associations with ants of three co-occurring extrafloral nectary-bearing plants. *Ecoscience* 8(3): 325-335
- Hossaert-McKey M, Orivel J, et al. (2001) Differential associations with ants of three co-occurring extrafloral nectary-bearing plants. *Ecoscience* 8(3): 325-335
- Cherry RH, Nuessly GS (1992) Distribution And Abundance Of Imported Fire Ants (Hymenoptera, Formicidae) In Florida Sugarcane Fields. *Environmental Entomology* 21(4): 767-770
- Jaffe K, Marcuse M (1983) Nestmate recognition and territorial behaviour in the ant *Odontomachus bauri* Emery (Formicidae: Ponerinae). *Social Insects* 30(4): 466-481

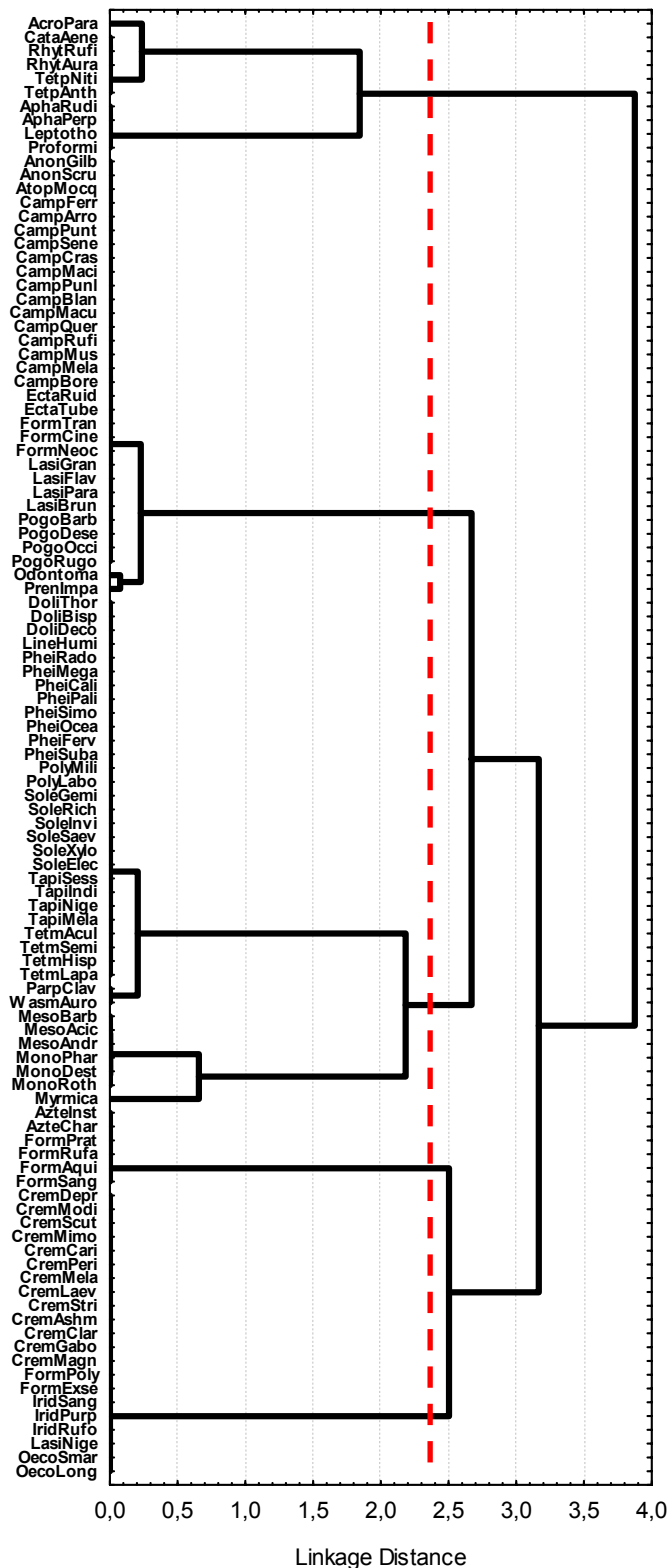
- Kabashima JN, Greenberg L, et al. (2007) Aggressive interactions between *Solenopsis invicta* and *Linepithema humile* (Hymenoptera : Formicidae) under laboratory conditions. *Journal of Economic Entomology* 100(1): 148-154
- Kenne M, Schatz B, et al. (2000) Hunting strategy of a generalist ant species proposed as a biological control agent against termites. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 94(1): 31-40
- King J, Andersen AN, et al. (1998) Ants as bioindicators of habitat disturbance: validation of the functional group model for Australia's humid tropics. *Biodiversity and Conservation* 7: 1627-1638
- Kishimoto-Yamada K, Itioka T., et al. (2005) Biological characterization of the obligate symbiosis between *Acropyga sauteri* Forel (Hymenoptera: Formicidae) and *Eumyrmococcus smithii* Silvestri (Hemiptera: Pseudococcidae: Rhizoecinae) on Okinawa Island, Southern Japan. *Journal Of Natural History* 39(40): 3501-3524
- Knaden M, Wehner R (2003) Nest defense and conspecific enemy recognition in the desert ant *Cataglyphis fortis*. *Journal Of Insect Behavior* 16(5): 717-730
- Kravitz EA, Huber R (2003) Aggression in invertebrates. *Current opinion in neurobiology* 13: 736-743
- Lach L (2003) Invasive ants: Unwanted partners in ant-plant interactions? *Annals Of The Missouri Botanical Garden* 90(1): 91-108
- Lenoir A, Nowbahari E, et al. (1990) Habitat exploitation and intercolonial relationships in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Oecologica* 11(1): 3-18
- Lester PJ, Tavite A et al. (2004) Long-legged ants, *Anoplolepis gracilipes* (Hymenoptera: Formicidae), have invaded Tokelau, changing composition and dynamics of ant and invertebrate communities. *Pacific Science* 58(3): 391-401
- Liefke C, et al. (1998) Nesting and food resources of syntopic species of the ant genus *Polyrhachis* (Hymenoptera, Formicidae) in West-Malaysia. *Insectes Sociaux* 45 (4): 411-427
- Maeyama T, Matsumoto T (2000) Genetic relationship of myrmecophyte (*Anthorrhiza caerulea*) individuals within and among territories of the arboreal ant (*Dolichoderus* sp.) detected using random amplified polymorphic DNA markers. *Austral Ecology* 25(3): 273-282
- Majer JD, Camer-Pesci P (1991) Ant species in tropical Australian tree crops and native ecosystems. Is there a mosaic? *Biotropica* 23(2): 173-181
- Marlier JF, Quinet Y, et al. (2004) Defensive behaviour and biological activities of the abdominal secretion in the ant *Crematogaster scutellaris* (Hymenoptera: Myrmicinae). *Behavioural Processes* 67(3): 427-440
- Maschwitz U, Fiala B, et al. (2004) An unusual myrmecophytic *Macaranga* association, occurring in a disjunct area in the monsoon zone of South-East Asia: Phenology and the description of a new ant species. *Ecotropica* 10(1): 33-49
- McGlynn T, Kirksey SE (2000) The effects of food presentation and microhabitat upon resource monopoly in a ground foraging ant community. *Rev. Biol. Trop.* 48: 629-642
- Mercier JL, Dejean A, et al. (1998) Limited aggressiveness among African arboreal ants (Hymenoptera : Formicidae) sharing the same territories: The result of a co-evolutionary process. *Sociobiology* 32: 139-150
- Michelangeli FA (2003) Ant protection against herbivory in three species of *Tococa* (Melastomataceae) occupying different environments. *Biotropica* 35(2): 181-188
- Morrison LW (1996) Community organization in a recently assembled fauna: the case of Polynesian ants. *Oecologia* 107: 243-256

- Morrison LW (1996) The ants (Hymenoptera: Formicidae) of Polynesia revisited: species numbers and the importance of sampling intensity. *Ecography* 19: 73-84
- Morrison LW, Kawazoe EA, et al. (2000) Ecological interactions of Pseudacteon parasitoids and Solenopsis ant hosts: environmental correlates of activity and effects on competitive hierarchies. *Ecological Entomology* 25(4): 433-444
- Morrison LW (2002) Interspecific competition and coexistence between ants and land hermit crabs on small Bahamian islands. *Acta Oecologica* 23(4): 223-229
- Morrison LW (2006) Mechanisms of coexistence and competition between ants and land hermit crabs in a Bahamian archipelago. *Acta Oecologica* 29(1): 1-10
- Nash MS, Whitford WG, et al. (2000) Ant (Hymenoptera: Formicidae) responses to environmental stressors in the northern Chihuahuan Desert. *Environmental Entomology* 29(2): 200-206
- Ness JH (2006) A mutualism's indirect costs: the most aggressive plant bodyguards also deter pollinators. *Oikos* 113(3): 506-514
- Nielsen MG (2001) Energetic cost of foraging in the ant *Rhytidoponera aurata* in tropical Australia. *Physiological Entomology* 26(3): 248-253
- Nielsen MG (2003) Mass occurrence of the yellow meadow ant (*Lasius flavus* F.) on Danish islands - an indicator of cultural impact and increased biodiversity. *Flora-og-Fauna* 109 (3-4): 139-144
- Oliveras J, Bas JM, et al. (2005) Numerical dominance of the Argentine ant vs native ants and consequences on soil resource searching in Mediterranean cork-oak forests (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology* 45: 643-658
- Orivel J, Dejean A (2002) Ant activity rhythms in a pioneer vegetal formation of French Guiana (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 39(1): 65-76
- Orivel J, Errard C, et al. (1997) Ant gardens: Interspecific recognition in parabiotic ant species. *Behavioral Ecology And Sociobiology* 40(2): 87-93
- Palmer TM, Young TP, et al. (2002) Burning bridges: priority effects and the persistence of a competitively subordinate acacia-ant in Laikipia, Kenya. *Oecologia* 133(3): 372-379
- Passos L, Oliveira PS (2003) Interactions between ants, fruits and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil. *Journal Of Tropical Ecology* 19: 261-270
- Paulson GS, Akre RD (1991) Behavioral Interactions Among Formicid Species In The Ant Mosaic Of An Organic Pear Orchard. *Pan-Pacific Entomologist* 67(4): 288-297
- Perfecto I (1994) Foraging behavior as a determinant of asymmetric competitive interaction between two ant species in a tropical agroecosystem. *Oecologia* 98: 184-192
- Perfecto I, Snelling R (1995) Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem: ants in coffee plantations. *Ecological Applications* 5 (4): 1084-1097
- Pfeiffer M, Ulykpan K, et al.(2003) Community organization and species richness of ants (Hymenoptera/Formicidae) in Mongolia along an ecological gradient from steppe to Gobi desert. *Journal of Biogeography* 30: 1921-1935
- Philpott MS, Greenberg R, et al. (2004) Impacts of major predators on tropical agroforest arthropods: comparisons within and across taxa. *Oecologia* 140: 140-149
- Philpott SM (2006) Ant patchiness: a spatially quantitative test in coffee agroecosystems. *Naturwissenschaften* 93(8): 386-392

- Philpott SM, Greenberg R, et al. (2004) Impacts of major predators on tropical agroforest arthropods: comparisons within and across taxa. *Oecologia* 140(1): 140-149
- Pirk GI, deCasenave JL (2006) Diet and seed removal rates by the harvester ants *Pogonomyrmex rastratus* and *Pogonomyrmex pronotalis* in the central Monte desert, Argentina. *Insectes Sociaux* 53(1): 119-125
- Quinet Y, Tekule N, et al. (2005) Behavioural interactions between *Crematogaster brevispinosa rochai* Forel (Hymenoptera:Formicidae) and two *Nasutitermes* species (Isoptera:Termitidae). *Journal of Insect Behavior* 18(1): 1-17
- Reichel H, Andersen AN (1996) The rainforest ant fauna of Australia's Northern Territory. *Australian Journal of Zoology* 44: 81-95
- Ribas CR, Schroeder JH (2002) Are all ant mosaics caused by competition? *Oecologia* 131: 606-611
- Richard FJ, Fabre A, et al. (2001) Predatory behavior in dominant arboreal ant species: The case of *Crematogaster* sp (Hymenoptera: Formicidae). *Journal Of Insect Behavior* 14(2): 271-282
- Rios-Casanova L, Valiente-Banuet A, et al. (2006) Ant diversity and its relationship with vegetation and soil factors in an alluvial fan of the Tehuacan Valley, Mexico. *Acta Oecologica-International Journal Of Ecology* 29(3): 316-323
- Room PM (1975) Diversity and organization of the ground foraging ant faunas of forest, grassland and tree crops in Papua New Guinea. *Australian Journal of Zoology* 23: 71-91
- Roth DS, Perfecto I (1994) The effects of management system on ground-foraging ant diversity in Costa Rica. *Ecological Applications* 4 (3): 423-436
- Sagers CL, Ginger SM, et al. (2000) Carbon and nitrogen isotopes trace nutrient exchange in an ant-plant mutualism. *Oecologia* 123(4): 582-586
- Satoh T, Hirota T (2005) Factors affecting internest variation in the aggressiveness of a polygynous ant, *Camponotus yamaokai*. *Entomological Science* 8(3): 277-296
- Savolainen R, Vepsalainen K, et al. (1989) Ant Assemblages In The Taiga Biome - Testing The Role Of Territorial Wood Ants. *Oecologia* 81(4): 481-486
- Sekamatte BM, Ogenga-Latigo M, et al. (2003) Effects of maize-legume intercrops on termite damage to maize, activity of predatory ants and maize yields in Uganda. *Crop Protection* 22(1): 87-93
- Shattuck SO, Barnett NJ (2006) Australian Ants Online. CSIRO, Australia: <http://www.ento.csiro.au/science/ants/>
- Schilder K, Holldobler B, et al. (2004) Foraging biology of the seed-harvesting ant, *Pogonomyrmex (Ephebomyrmex) imberbiculus* (Hymenoptera: formicidae). *Sociobiology* 43(2): 367-375
- Schulz A, Wagner T (2002) Influence of forest type and tree species on canopy ants (Hymenoptera: Formicidae) in Budongo Forest, Uganda. *Oecologia* 133(2): 224-232
- Stevens MM, James DG, et al. (1998) Seasonal variations in foraging by ants (Hymenoptera: Formicidae) in two New South Wales citrus orchards. *Australian Journal Of Experimental Agriculture* 38(8): 889-896
- Tartally A (2006) Long term expansion of a supercolony of the invasive garden ant, *Lasius neglectus* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecologische Nachrichten* Dezember; 9: 21-25
- Thomas ML, Framenau VW (2005) Foraging decisions of individual workers vary with colony size in the greenhead ant *Rhytidoponera metallica* (Formicidae, Ectatomminae). *Insectes Sociaux* 52(1): 26-30
- Thomas ML, Payne-Makrisa CM, et al. (2006) When supercolonies collide: territorial aggression in an invasive and unicolonial social insect. *Molecular Ecology* 15(14): 4303-4315

- Tobin JE (1997) Competition and coexistence of ants in a small patch of rainforest canopy in Peruvian Amazonia. *Journal Of The New York Entomological Society* 105(1-2): 105-112
- Tschinkel WR, Hess CA (1999) Arboreal ant community of a pine forest in northern Florida. *Annals Of The Entomological Society Of America* 92(1): 63-70
- vanBorm S, Buschinger A, et al. (2002) Tetraponera ants have gut symbionts related to nitrogen-fixing root-nodule bacteria. *Proceedings Of The Royal Society Of London Series B-Biological Sciences* 269(1504): 2023-2027
- Vanderwoude C, deBruyn LAL, et al. (2000) Response of an open-forest ant community to invasion by the introduced ant, *Pheidole megacephala*. *Austral Ecology* 25(3): 253-259
- Vepsalainen K, Savolainen R, et al. (2000) Successional changes of ant assemblages: from virgin and ditched bogs to forests. *Annales Zoologici Fennici* 37(3): 135-149
- vonAesch L, Cherix D (2005) Introduced ant species and mechanisms of competition on Floreana Island (Galapagos, Ecuador) (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 45(2): 463-481
- Watt AD, Stork NE, et al. (2002) The diversity and abundance of ants in relation to forest disturbance and plantation establishment in southern Cameroon. *Journal Of Applied Ecology* 39(1): 18-30
- Way MJ, Islam Z, et al. (1998) Ants in tropical irrigated rice: distribution and abundance, especially of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin Of Entomological Research* 88(4): 467-476
- Wetterer JK, Miller SE, et al. (1999) Ecological dominance by *Paratrechina longicornis* (Hymenoptera: Formicidae), an invasive tramp ant, in biosphere 2. *Florida Entomologist* 82(3): 381-388
- Wetterer JK, Wetterer AL (2004) Ants (Hymenoptera: Formicidae) of Bermuda. *Florida Entomologist* 87 (2)
- Wetterer JK, Espadaler X, et al. (2006) Long-term impact of exotic ants on the native ants of Madeira. *Ecological Entomology* 31(4): 358-368
- Whitford WG (1999) Seasonal and diurnal activity patterns in ant communities in a vegetation transition region of southeastern New Mexico (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 34(3): 477-491
- Yamaguchi T (1995) Intraspecific competition through food robbing in the harvester ant, *Messor aciculatus* (Fr. Smith), and its consequences on colony survival. *Insectes Sociaux* 42 (1): 89-101
- Yamauchi K, Furukawa T, et al. (1991) Secondary Polygyny By Inbred Wingless Sexuals In The Dolichoderine Ant *Technomyrmex-Albipes*. *Behavioral Ecology And Sociobiology* 29(5): 313-319
- Yanoviak SP, Kaspari M (2000) Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos* 89(2): 259-266

Příloha 2



Klastrová analýza, do níž vstupovala skóre jednotlivých taxonů mravenců na prvních třech ordinačních osách PCA. Jednotlivé kanonické osy byly váženy množstvím vysvětlené variability. Použitý algoritmus unweighted pair-group average, Euklidovské distance. Rozlišeno bylo 5 typů dominance při Euklidovské distanci 2,3.