

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Přírodovědecká fakulta**

**Struktura a dynamika společenstev stromových  
mravenců podél sukcesního gradientu v horském  
lese Nové Guineje**

Magisterská práce

**Bc. Ondřej Mottl**

**Školitel: RNDr. Petr Klimeš, Ph.D.**

**České Budějovice 2015**

## **Diplomová práce:**

Mottl O., 2015: Struktura a dynamika společenstev stromových mravenců podél sukcesního gradientu v horském lese Nové Guineje [Structure and dynamics of arboreal ant communities along successional gradient in a mountain tropical forest of New Guinea, Mgr. Thesis in Czech] – 59 pp, Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

## **Annotation:**

I analysed the structure and dynamics of a community of tropical arboreal mountain ants in Papua New Guinea over a succession gradient. There were 9 plots divided into 3 successional stages of forest (old (<50 years), middle-aged (20-30 years) and young (>13 years)). I found 24 species of arboreal ants in total. Gamma and alpha diversity differed over the successional gradient, and alpha diversity was correlated with tree size (DBH). Unexpectedly, beta diversity (number of ant species per tree) was low in middle-aged forest, i.e. it had the greatest ant species similarity between trees, probably due to forest structure (stem density and canopy connection). In contrast, the species composition of ant communities did not differ over a succession gradient, because most of the species were abundant in all forest stages. Similarly, there was also relatively little difference in composition of nest types between different successional stages.

Here I have shown that succession had little impact on the structure and dynamics of tropical arboreal ant communities in high elevation, probably as a result of ants' adaptation to lower temperatures and ecological change to trophic generalists. But other factors such as absence of invasive species, food supply, and forest structure may play a significant role. In summary, local logging and shifted agriculture have relatively little impact on ant communities in mountain tropical forests. This is in contrast to similar studies from lowland rainforests and my results hence have a positive implication for tropical forest conservation of ants in mountain regions.

## **Prohlášení:**

Prohlašuji, že svoji magisterskou 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 magisterské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích 22. dubna 2015.

## **Poděkování:**

Chtěl bych poděkovat New Guinea Binatang Resarch Center, zejména Malingu Rimandai a Frankovi Philipovi (za vedení terénních prací a vedení databáze vzorků), lidem a asistentům z vesnice Yawan (Oberthovi a Solo a dalším za sběr vzorků), školiteli Petrovi Kimešovi za cenné rady v průběhu analýz, komentáře při psaní práce a neskonalou trpělivost, Vojtovi Novotnému (za návrh a finanční podporu projektu), Nichole Plowman (za pomoc s preparací a určováním mravenců), Pavlu Fibichovi (za vytvoření mapky ploch v R), přítelkyni Lucii Poláčkové za podporu v čemkoliv co dělám a svým rodičům za to, že mi umožnili studovat a dělat cokoliv jsem v životě považoval za správné.

# Obsah

<b>1</b>	<b>Úvod</b> .....	<b>1</b>
1.1	<i>Obecný úvod k práci</i> .....	1
1.2	<i>Sukcese lesa s důrazem na tropické ekosystémy</i> .....	2
1.2.1	<i>Popis fází sukcese tropického lesa</i> .....	4
1.3	<i>Vztah tropické fauny a disturbance lesa</i> .....	6
1.4	<i>Vliv sukcese lesa na mravenčí společenstva</i> .....	7
1.5	<i>Metodiky výzkumu stromových mravenců</i> .....	8
1.6	<i>Vztah mravence a hostitelských stromů</i> .....	9
<b>2</b>	<b>Cíle práce a hypotézy</b> .....	<b>12</b>
<b>3</b>	<b>Materiál a metody</b> .....	<b>13</b>
3.1	<i>Místo experimentu</i> .....	13
3.2	<i>Charakteristika lesa</i> .....	13
3.3	<i>Design výzkumu</i> .....	15
3.4	<i>Technika sběru mravenců</i> .....	16
3.5	<i>Analýza dat</i> .....	17
3.5.1	<i>Druhá bohatost</i> .....	18
3.5.2	<i>Akumulační křivky</i> .....	18
3.5.3	<i>Druhá podobnost mravenců mezi jednotlivými stromy</i> .....	19
3.5.4	<i>Mnohorozměrné analýzy</i> .....	19
<b>4</b>	<b>Výsledky</b> .....	<b>21</b>
4.1	<i>Přehled analyzovaného souboru dat</i> .....	21
4.2	<i>Druhá bohatost sukcesních stádií</i> .....	21
4.3	<i>Variabilita druhové bohatosti mravenců na jednom stromě v sukcesním gradientu</i> .....	22
4.4	<i>Akumulační křivky druhové bohatosti</i> .....	24
4.5	<i>Vztah závislosti druhové bohatosti mravenců na DBH stromů v sukcesním gradientu</i> .....	26
4.6	<i>Podobnost druhové kompozice mravenců mezi jednotlivými stromy</i> .....	27

4.7	<i>Druhá kompozice mravenců v sukcesních stádiích tropického lesa.....</i>	28
4.8	<i>Hnízdní habitaty.....</i>	30
4.9	<i>Biotické podmínky ovlivňující druhovou kompozici mravenců tropického lesa.....</i>	32
4.10	<i>Biotické podmínky ovlivňující variabilitu druhovou variabilitu hnízd stromových mravenců .</i>	33
<b>5</b>	<b>Diskuze .....</b>	<b>36</b>
5.1	<i>Změny diversity mravenců podél sukcesního gradientu v horském lese Nové Guineje.....</i>	37
5.2	<i>Vliv sukcese lesa na druhovou kompozici stromových mravenců a jejich hnízdní habitaty....</i>	42
5.3	<i>Shrnutí rozdílů v mravenčích společenstvech mezi horským a nížinným tropickým lesem.....</i>	45
<b>6</b>	<b>Závěr.....</b>	<b>46</b>
<b>7</b>	<b>Citace.....</b>	<b>47</b>
<b>8</b>	<b>Přílohy .....</b>	<b>53</b>

# 1 Úvod

## 1.1 Obecný úvod k práci

Mravenci (Hymenoptera: Formicidae) patří mezi skupiny živočichů s největší abundancí, diversitou a ekologickým vlivem na terestriální ekosystémy na světě. Některé druhy jsou dokonce označovány za „ekologické inženýry“ z důvodu jejich vlivu na půdní procesy a šíření rostlin při predaci a roznosu semen (Hoelldobler and Wilson, 1990). V současné době je popsáno téměř 12 000 druhů mravenců (Bolton et al., 2007), přitom největší abundance a taxonomická diversita je situována do tropů, kde mravenci představují minimálně 15 % veškeré živočišné biomasy (Fittkau and Klinge, 1973; Breton et al., 2003).

Jednou z nejrozmanitějších tropických oblastí světa je Papua Nová Guinea (PNG), největší tropický ostrov obsahující sám o sobě asi 5 % světové biodiversity (Swartzendruber et al., 1993). Tamní rostlinná diversita patří k největším na světě (přibližně 20 000 druhů cévnatých rostlin). Zároveň patří mezi 5 posledních míst na planetě s označením „divočina s vysokou biodiversitou“ (high-biodiversity wilderness (Mittermeier et al., 2003)).

Biodiversita mravenců na Nové Guineji patří k jedné z nejvyšších, na ostrově je doloženo více než 900 druhů a na ploše 400m<sup>2</sup> lze nalézt až 120 druhů (Janda and Konecna, 2011). V kontrastu s velkou diversitou ovšem množství výzkumu pracujícím s mravenci roste až poslední dobou a 20 až 30 % mravenčí fauny zůstává stále nepopsáno (Mack, 1998). To je případ i Nové Guineje, kde některé oblasti, zejména v horách, jsou myrmekology zcela neprobádané.

Stromové patro je v každém tropickém lese velmi ekologicky důležité a druhy, které ho obývají, se mohou značně lišit od společenstva žijící na zemi. Koruny tropických stromů obsahují asi 40 % druhové diversity živočichů, z toho 10 % jsou přímo stromoví specialisté, žijící pouze v korunách, zastoupených převážně bezobratlými, zejména hmyzem (Hammond, 1992; Basset et al., 2003).

Abundance mravenců přítom ve stromovém patře může dosahovat 20-60 % živočišné biomasy a až 90 % všech jedinců (Floren and Linsenmair, 1997). Mravenci hnízdící v zemi jsou přítom obecně v tropech i u nás subjektem výzkumu mnohem častěji než druhy žijící na vegetaci, především na stromech (arboreální). Pokud už je výzkum stromových mravenců prováděn, pak často pouze kontroverzní metodou plynování, kde je testován velmi malý počet stromů, tzv. „canopy fogging“ (Floren et al., 2001; Schulz and Wagner, 2002).

Některé novější výzkumy jsou ale soustředěny na druhovou kompozici stromových mravenců pomocí metody přímého sběru z pokácených stromů a to v rámci celých ploch lesa (Klimes, 2011). Tato metoda je unikátní, jelikož kácení bylo používáno dříve jen pro kusá taxonomická a ekologická pozorování některých druhů, např. (Wilson, 1959), nikoliv pro moderní ekologický výzkum na úrovni celých společenstev.

Dosud probíhal podobný výzkum na pokácených stromech pouze v nížinné oblasti a detailnější informace o společenstvech horských stromových mravenců zcela chyběly. Na Nové Guineji byl výskyt stromových mravenců žijících ve vyšší nadmořské výšce doposud potvrzen pouze pomocí vizuálního průzkumu s výskytem mravenců max. do 2200 m nad mořem (Expedice Our Planet Reviewed Papua New Guinea 2012-2013, M.Leponce et al., nepublikováno). Případně se předchozí studie na PNG soustředily jen na rychlé odhady diversity v pozemním lesním patře některých pohoří (Lucky et al., 2011a; Lucky et al., 2011b). Detailnější pohled na společenství stromových mravenců, žijící v horském druhově bohatém tropickém lese, tedy doposud zcela na PNG chybí. Takový výzkum je rovněž unikátní v rámci celého světa (viz kapitola 1.5).

## **1.2 Sukcese lesa s důrazem na tropické ekosystémy**

Sukcese lesa je proces změny společenstev v nově zformovaném habitatu nebo reakce na narušení stávajícího (Chazdon, 2014). Lesní sukcese zahrnuje postupnou změnu společenstev od prvních začátečných fází (pionýrské druhy), po druhy charakteristické pro pozdější fáze (druhy starého lesa, někdy označovaného jako les primární). Proces sukcese lze tedy v lesním ekosystému chápat jako obměnu rostlin, živočichů i mikrobiálních druhů (Horn, 1974).

Novější literatura se přiklání k tomu, že proces sukcese je proces kontinuální, bez výraznějších jasně definovaných částí, který navíc nikdy nemusí dosáhnout pomyslného bodu klimaxu (navrácení do původní podoby primárního lesa). Nicméně, rozdělení sukcesního procesu do několika fází (stádií) je zatím jediná možnost pro vědecké porovnávání různých studií a zhodnocení změn v lesní struktuře a kompozici (Chazdon, 2008).

Proces sukcese tropického lesa je v mnoha ohledech velmi podobný sukcesi temperátního lesa (Oliver and Larson, 1990), s tím rozdílem, že v tropech, díky vlhčímu a teplejšímu klimatu a vzhledem k rychlejšímu růstu vegetace a větší míře dekompozice probíhá tento proces mnohem rychleji (Ewel, 1980). Studované parametry sukcese tropického lesa se mohou rozdělit do 3 základních kategorií: i) stáří lesa ii) součet nadzemní biomasy iii) druhové složení lesa (Chazdon, 2014). Přitom každý z nich se v průběhu sukcese mění jinak rychle a změny denzity kmenů stromů a struktury vegetace velmi často předcházejí změnám druhového složení lesa (Letcher and Chazdon, 2009).

Rychlost sukcese sice závisí na zvoleném biotopu, nadmořské výšce a vlhkosti, ovšem dělení do několika fází může podle různých autorů probíhat jinak i podle toho, jaký přístup si kdo zvolí. Přístupy rozdělování podle stáří lesa od doby narušení se přitom mohou lišit i v desítkách let (Tabulka I).



Tabulka I: Porovnání různých přístupů k rozdělení sukcesních stádií tropického lesa podle jeho stáří (Budowski, 1965; Gómez-Pompa and Vázquez-Yanes, 1985; Finegan, 1996).

<b>Počet let od narušení</b>	<b>Budovsky systém</b>	<b>Gómez-vazqueyz systém</b>	<b>Finegar systém</b>
<b>0-1</b>	<i>Pionýrské druhy</i>	<i>Bylinná fáze</i>	<i>Bylinná/keřová fáze</i>
<b>1-3</b>		<i>Keřová fáze</i>	
<b>3-15</b>	<i>Mladý sekundární les</i>	<i>Fáze pionýrských druhů</i>	<i>Fáze krátkodobě žijících pionýrských druhů</i>
<b>20-50</b>	<i>Starý sekundární les</i>	<i>Fáze sekundárního lesa</i>	<i>Fáze dlouhodobě žijících pionýrských druhů</i>
<b>30-80</b>		<i>Fáze dospělého lesa</i>	<i>Fáze stínu-tolerantních druhů</i>
<b>100-200</b>	<i>Klimax</i>		
<b>&gt;200</b>			<i>Fáze starého lesa</i>

### 1.2.1 Popis fází sukcese tropického lesa

První fáze, která je podle některých autorů označována jako před-fáze, je tzv. bylinná fáze, kde dominují zejména byliny a nízké keře. Tato fáze se objevuje jen v případě většího narušení lesa, často s těžším rozrušením půdy, jako je tomu u moderního zemědělství. V některých případech je ovšem tato fáze zcela přeskočena a objevují se rovnou malé stromky (Boucher et al., 1994).

V průběhu fáze následující, tzv. fáze mladého sekundárního lesa, vyrůstají první stromy do výšky 20 metrů a vytváří druhé patro lesa. Urychluje se tak nárůst pionýrských druhů, který má za následek zastínění spodních vrstev a úmrtí jak menších pionýrských druhů, nedosahující takové výšky tak rychle (Chazdon et al., 2005), tak mladých stromků, trav a keřů náročnějších na sluneční svit (Capers et al., 2005). Tím vzniká značné množství odumřelé organické hmoty, která je ale opět rychle zužitkována.

Během fáze staršího sekundárního lesa začnou pionýrské druhy mizet a jsou nahrazovány druhy stromů s delší životností. Jejich růst je opět velmi rychlý, ale koruny dosahují větších výšek. Některé jsou již mohutné stromy, které často vydrží až do pozdních fází sukcese (Chazdon, 2014). Druhově je to velmi bohatá skupina a jednou z mála společných vlastností pro toto stádium je častý roznos semen větrem, dovolující druhům stromů, typickým pro toto stádium, širokou geografickou distribuci a jejich velkou biologickou rozmanitost (Budowski, 1970).

Další fáze je označovaná jako pozdní sukcese, kde se více les strukturuje i vertikálně. V této fázi se objevuje více stínomilných druhů stromů (LaFrankie et al., 2006), snižuje se homogenita výšky stromů a les se vizuálně může podobat starému (primárnímu) lesu (Foody and Curran, 1994; Lucas et al., 2000).

Budowski (1965) označuje poslední fázi sukcese lesa jako klimax, tedy zcela poslední fázi lesa, která je již poměrně stabilní, ovšem rozhodně nezůstává statická a dochází k jejím stálým změnám (např. vlivem pádu stromů, růstu lián apod.). Objevuje se zde více popínavých rostlin (Clark, 1996) a zvyšuje se počet epifytů a jejich diversity (Martin et al., 2004). Stromy rostou pomaleji, ale vykazují větší tvrdost dřeva a objevuje se větší množství druhů, jejichž semena jsou roznášena ptáky a drobnými savci (Chazdon, 2014).

### 1.3 Vztah tropické fauny a disturbance lesa

Vztah lesa a fauny, v něm žijící, je velmi těsný. Změny ve struktuře vegetace a druhovém složení lesa přímo udávají kvalitu lesa jako habitatu pro zvířecí druhy, a proto je fauna a její krmení, množení a kolonizace území silně závislá na zdrojích jako je jídlo, hnízdní habitat, místa vhodná k rozmnožování a další (Gilbert et al., 1980). Zároveň jsou ovšem rostlinné druhy a jejich množení často závislé na zvířatech, např. opylovačích, myrmekochorech a predátorech herbivorů (Chazdon, 2014).

Narušení lesa například ovlivňuje množství odumřelého dřeva, což následně změní druhové složení obratlovců (Styring and Ickes, 2001) i bezobratlých (Seastedt and Cline, 1989). Druhy se snaží narušené části znovu kolonizovat a v některých případech jsou to i desítky let než se společenstva vrátí do původního stavu (Sáfíán et al., 2010). Stádium narušení lesa má tedy závažný vliv na druhové složení fauny lesa (Hamer et al., 1997; DeWalt et al., 2003), které může kaskádovitě ovlivňovat další druhy. Silnější zásah do lesa a jeho narušení, například zemědělstvím, má často velmi dobře patrný účinek na druhové bohatství jak živočichů (Dunn, 2004; Brühl and Eltz, 2009; Oliveira et al., 2009), tak i rostlin (Parrotta and Knowles, 2001; Sheil, 2001).

Druhy živočichů tedy reagují na změny lesa a různé druhy se často objevují jen ve specifické fázi lesa (Turner and Foster, 2008; Bobrowiec and Gribel, 2010; Klimes et al., 2015). Přitom rozdílné skupiny mohou na změnu složení lesa reagovat odlišně (Lawton et al., 1998). Například Barlow et al. (2007) ukázal, že narušení lesa má mnohem větší vliv na obojživelníky a ptáky než na druhy včel. U většiny skupin má ale disturbance porostu za následek snížení druhového bohatství (Eltz et al., 2003; Cayuela et al., 2006) nebo abundance jednotlivých druhů (Burghouts et al., 1992). Dunn (2004) ve své meta-analýze zabývající se druhovou bohatostí různých skupin živočichů v různých fázích sukcese tropického lesa prokázal, že druhová kompozice se mění nicméně pomaleji, než narůstá samotný počet druhů.

#### **1.4 Vliv sukcese lesa na mravenčí společenstva**

Zemní mravenci se jako silná ekologická skupina často využívají pro posouzení vlivu narušení lesa na druhové složení fauny (Ruiz-Jaén and Aide, 2005). Druhy mravenců jsou totiž často silně ovlivněny sukcesním stádiem lesa (Osorio-Perez, 2007; Staab et al., 2014), i když některé studie ukazují, že v určitých případech není vliv sukcese lesa pro druhovou bohatost zemních mravenců tak zásadní (Belshaw and Bolton, 1993; Nichols and Nichols, 2003; Delabie et al., 2007; Berry et al., 2010). Zejména druhová kompozice se zdá být vlivem degradace a selektivní těžby tropických lesů, a tedy pravděpodobně rovněž i sukcesí, u zemních mravenců ovlivněna relativně méně v porovnání např. s termity (Woodcock et al., 2011; Luke et al., 2014). Existují nicméně i studie, které našly velmi rozdílná společenstva v půdní hrabance mezi primárními a sekundárními lesy. To se týká i kompozice druhů mravenců, např. v druhově bohatých neotropických pralesích (Bihn et al., 2008; Wilkie et al., 2009).

Arboreální mravenci, jakožto skupina silně spjatá s korunami stromů a hnízdními habitaty, které stromy nabízejí, jsou jako indikátor stavu lesa citlivější. Jejich druhová společenstva silně reagují na stav lesa změnou jak druhové diversity, tak druhové kompozice, alespoň pokud je známo z nížinných lesů, kde je tato problematika již poměrně dobře prozkoumána (Floren and Linsenmair, 2005; Klimes et al., 2012; Klimes et al., 2015).

Diversita, distribuce a abundance stromových tropických mravenců může být ovlivněna mnoha faktory jako: i) přítomnost jiných druhů mravenců (Dejean et al., 2010) ii) diversita druhů stromů (Ribas et al., 2003) iii) potravní nabídka (Resende et al., 2013) iv) nabídka mikrohabitátů (Tanaka et al., 2009). Zásadní faktor ovlivňující druhové složení stromových mravenců je pak stupeň narušení lesa nebo jeho sukcesní stádium (Klimes, 2011; Klimes et al., 2012; Klimes et al., 2015), tedy vlastnosti lesa, které obvykle bývají s výše uvedenými faktory korelovány.

Celkově se ale mnozí autoři shodují, že mravenci, podobně jako např. motýli a ptáci, jsou vhodnou indikační skupinou stavu lesa a studia sukcesních gradientů (Dunn, 2004; Chazdon, 2014). Obecně lze shrnout, že druhová diversita i funkční role mravenců v průběhu sukcese lesa od mladého (narušeného) lesa ke starému stoupá (Bihn et al., 2010). Zásadní vliv může hrát také nabídka mikrohabitátů, která se mění se stářím lesa (Schulz and Wagner, 2002; Rizali et al., 2013).

### **1.5 Metodiky výzkumu stromových mravenců**

Druhová bohatost stromových mravenců se v jednotlivých výzkumech liší podle zkoumaného habitatu. Zatímco v suchém neotropickém lese může být nalezeno kolem 40 druhů (Neves et al., 2010), tak ve vlhkém nížinném lese na Borneu až 420 (Floren and Linsenmair, 2005). K dosud nejrozmanitějším lokálním společenstvům žijícím na stromech tropického lesa nalezeným vůbec patří deštné lesy v Ekvádoru (Ryder Wilkie et al., 2010), Bornea (Floren et al., 2014) a Nové Guineje (Klimes et al., 2015), které obsahují až stovky různých druhů.

Zásadní vliv hraje samozřejmě i metoda sběru mravenců, uvažovaná plocha lesa a s ní spojená velikost vzorku neboli množství sledovaných stromů. Přestože je nejzákladnější metoda přímého pozorování mravenců na stromech (např. šplhání a návnady) velmi časově náročná a lze ji uplatnit jen na malém množství stromů, bývá poměrně často používána. A to např. z důvodu vyhodnocení drobných změn, jako je postupná kolonizace jednotlivých stromů a studium dominance druhů mravenců v sukcesi lesa (Dejean et al., 2008) nebo výzkum vlivu nabídky lokálních mikrohabitátů v rámci jednotlivých stromů na druhové složení mravenců (Tanaka et al., 2009).

Zatímco dříve populární metoda plynování korun (fogging) může pomoci jak k odhadu celkové druhové bohatosti, tak abundance druhů (Floren and Linsenmair, 2001), jedná se vždy o malý vzorek zahrnující jednotky až maximálně desítky stromů (Floren and Linsenmair, 2005).

Současná metoda, která sice není schopná získat přesné abundance mravenců, ale lze ji provádět na větších celcích lesa a všech druzích mravenců, je selektivní vykácení lesa s postupným ručním sběrem. Tato metoda dává přesnější informaci o druhovém složení stromových mravenců v lese a jejich hnízdních nárocích (Klimes, 2011).

Práci věnujících se výzkumu celých společenstev tropických stromových mravenců je tedy v současné době spíše malé množství, a pokud zkoumají druhově bohaté deštné lesy, jsou to práce zabývající se převážně nížinnými společenstvy. Většina prací navíc nevyužívá metody zpracovávající celé plochy lesů s několika replikacemi. Práce věnující se výzkumu stromových mravenců v horských oblastech navíc v podstatě neexistují. Schonberg et al. (2004) sice provedl výzkum stromových mravenců v nadmořské výšce zhruba 1500 metrů nad mořem v Kostarice, ale jednalo se opět velmi malý vzorek stromů.

## **1.6 Vztah mravence a hostitelských stromů**

Mravenci často žijí v mutualistickém vztahu s jiným organismem, tedy vztahu s jiným hmyzem nebo rostlinami, který je výhodný pro oba (Bronstein, 1998). Tento systém soužití se u nich přitom vyskytl poprvé již před 50-60 miliony let (Poulsen and Currie, 2006).

Stromoví mravenci jsou často specializováni na život v symbióze se stromy, na kterých hnízdí. Jedná se o model, kdy mravenec poskytuje rostlině: i) obranu před herbivory (Chamberlain and Holland, 2009), ii) roznoš semen (Wolff and Debussche, 1999) nebo iii) opylování (Anderson et al., 1982). Kombinace těchto faktorů se však vyskytuje vzácně a nejčastější výhodou pro rostlinu je právě ochrana před herbivory. Za to jim rostlina poskytuje potravu (mimokvětní nektar, „masíčka“ atd.) (Heil and McKey, 2003) nebo příležitost k hnízdění (Bronstein et al., 2006). Takovým stromům se říká myrmekofyty.

Mezi nejznámějšími příklady vztahu myrmekofytů s mravenci patří vztah stromů rodu *Acacia* a mravence rodu *Pseudomyrmex* v Americe (Janzen, 1966), nebo vztah rodu *Macaranga* s mravencem rodu *Crematogaster* v jihovýchodní Asii (Feldhaar et al., 2003). Přitom se často jedná o velmi těsný vztah, vyžadující specializaci z obou stran. V již zmíněném příkladu produkují akacie mimokvětní nektar vysoce bohatý na proteiny místo na cukry, který odpovídá preferované potravě rodu *Pseudomyrmex*. Jiné myrmekofyty zase tvoří otvory do vnitřních prostor přesně odpovídající velikosti i tvarem mutualistickým mravencům (Brouat et al., 2001).

Zvláštní vztah poté mravenci tvoří s epifyty, tedy rostlinami neparaziticky rostoucími na stromě často v nahromaděné zemině v záhybech větších stromů. Zde mravenci využívají epifyty k hnízdění a poskytují jim opět ochranu před herbivory (Fayle et al., 2012). Hnízdění v epifytech je pro mravence výhodné pravděpodobně z důvodu udržení stabilního mikroklimatu. Fayle et al. (2010) například prokázal, že druhová bohatost v epifytech může zůstat velmi vysoká oproti okolním stromům i po přechodu lesa na palmovou plantáž. Nicméně vztah s epifyty je méně druhově specifický, než u myrmekofytických dřevin (Stuntz et al., 2003).

Vztah mravence a hostitelského stromu přitom nemusí být jen úzce specializován na konkrétní druhy stromů. Další vlastnosti stromů jako jeho velikost, průměr kmene (DBH) nebo množství dostupných habitatů k hnízdění také ovlivňuje množství druhů mravenců, které mohou koexistovat na jednom stromě, a jejich druhové složení. Gibb and Johansson (2010) pouhým pozorováním pohybujících se mravenců na kmenech stromů potvrdili, že se zvětšujícím se průměrem kmene stromu (DBH) se zvyšovala také frekvence (množství) pohybujících se mravenců. Klimes et al. (2012) ukázal, že se zvětšujícím se průměrem stromu (DBH) se zvyšuje počet druhů mravenců, kteří na stromě mohou koexistovat, i počet jejich hnízd a hnízdních typů, a to zcela bez ohledu na míru narušení (sukcesní stádium) lesa.

Nejen velikost, ale i stratifikace a rozdělení prostoru na různé mikrohabitaty, může hrát zásadní roli pro osidlování stromů mravenci. Turner and Foster (2008) potvrdili, že heterogenita mikrohabitátů silně ovlivňuje přítomnost různých druhů mravenců. Podobnou teorii potvrdil i Floren and Linsenmair (2005). Z výzkumů hnízd v celých plochách nížinného lesa (Klimes et al., 2012), stejně tak jako z opakované fumigace jednotlivých velkých stromů (Floren and Linsenmair, 1997) pak vyplývá, že specificita určitých druhů mravenců na druhy stromů v pralese je celkově velmi malá, než jak je tomu u specializovaných příkladů myrmekofytických rostlin.



## **2 Cíle práce a hypotézy**

Cílem mé práce bylo určit do druhů již nasbíraný materiál mravenců ze stromů horského lesa v oblasti Yawan (PNG) a zanalyzovat, jak se mění druhová diversita a dynamika studovaných společenstev mravenců v závislosti na sukcesním stáří tropického lesa. V práci jsem se snažil objasnit příčiny a faktory vedoucí k těmto změnám, a to s následujícími předpoklady:

1. Celková druhová bohatost stromových mravenců (gama) i diversita druhů na jednom stromě (alfa) se bude zvyšovat podél sukcesního gradientu horského tropického lesa (Floren and Linsenmair, 2005; Klimes et al., 2012).
2. Počet druhů mravenců na stromech bude korelovaný s velikostí stromů, ale tento vztah bude nezávislý na sukcesním stádiu (Klimes et al., 2012).
3. Druhová podobnost mezi stromy v rámci stádia se bude vlivem sukcese snižovat (Floren et al., 2001; Klimes et al., 2012).
4. Druhová kompozice stromových mravenců v jednotlivých stádiích sukcese horského tropického lesa bude odlišná: různé druhy budou preferovat různé stáří (strukturu) lesa (Klimes et al., 2015).
5. Hnízdní mikrohabitaty a kompozice druhů je využívající, se budou měnit v průběhu sukcese horského tropického lesa (Klimes, 2011).

### **3 Materiál a metody**

#### **3.1 Místo experimentu**

Celý výzkum probíhal v horském tropickém lese v pohoří Finisterre na poloostrově Huon, poblíž vesnice Yawan (PNG). Základní kemp se nacházel v nadmořské výšce 1726 metrů nad mořem a jeho GPS souřadnice jsou S6.16291 E146.83957 (Obrázek-příloha 1). Jedná se o oblast s převažujícím domorodým stěhovavým zemědělstvím, které používá metodu vykácení a vypálení lesa „slash-and-burn“ (Chazdon, 2014). Horský tropický les se vyznačuje pravidelným denním režimem s dopoledním slunným počasím a zpravidla odpoledním až večerním deštěm. Sezonalita je mírná, průměrné minimální teploty jsou 13,7°C a průměrné maximální 27,2°C, vlhkost je 95 %, srážky jsou kolem 3000 mm za rok a variabilita množství srážek průběhu roku je malá se sušším a teplejším obdobím od června do září (McAlpine et al., 1983).

#### **3.2 Charakteristika lesa**

Ke studii vlivu sukcese pralesa na společenstva hmyzu byla zvolena tři sukcesní stádia o stáří: i) do 13 let (**mladý les**), ii) 20-30 let (**středně starý les**) a iii) více než 50 let (**starý les**), tj. bez zásahu minimálně 50 let. Projekt byl součástí rozsáhlé studie kolektivu prof. Vojtěcha Novotného a Binatang Research Center o skladbě společenstev rostlin a hmyzu horského lesa, který probíhal v této lokalitě v letech 2010-2012 (NGBRC, 2015). Podrobnější charakteristiky jednotlivých sukcesních stádií jsou v Tabulce II (další informace pak viz Obrázek-příloha 2, Obrázek-příloha 3, Obrázek-příloha 4 a Obrázek-příloha 5). Databáze druhového určení stromů není v době finalizace magisterské práce ještě zcela hotová (G. Weiblen et al., nepublikováno) a u některých stromů je tak znám pouze rod nebo se jejich identifikace v současnosti zpracovávají (cca 20 % stromů). Nicméně je možno sukcesní stádia níže charakterizovat s ohledem na velikost stromů, počet kmenů na plochu a nejběžnější rody dřevin (zastoupení v % u určených stromů) typické pro dané stádium (Tabulka II).

Ve všech stádiích lesa mezi nejdominantnějšími rody stromů patřily *Ficus* (*Moraceae*), vyskytující se v přibližně 6 % stromů mladého lesa, 21 % středně starého lesa a 9 % starého lesa a rod *Saurauia* (*Actinidiaceae*), který zastupoval 13 % stromů v mladém lese, 15 % ve středně starém lese a 6 % ve starém lese.

Obecně se **mladý les** vyznačoval velkým množstvím menších stromů, koruny nebyly tolik propojeny liánami a jiným popínavými rostlinami a dominovala zde častá obměna stromů, díky které je v tomto stádiu lesa častější výskyt odumřelých částí stromů. Nejčastější rody typické pro mladý les jsou *Homalanthus* (*Euphorbiaceae*, 22 %), *Piper* (*Piperaceae*, 15 %) a *Cyathea* (*Cyatheaceae*, 10 %).

**Středně starý les** se vyznačoval větší průměrnou DBH („diameter at breast height“, obvod kmene v centimetrech naměřený ve výšce 1,3 metrů od země) a menším počtem stonků v porovnání s mladým lesem, ale ještě poměrně menším zastoupením vysokých stromů (DBH > 25 cm) v porovnání se starým lesem (Tabulka II). To bylo způsobeno ztrátou pionýrských druhů a pomalým nástupem druhů charakteristických pro starší tropický horský les. Jedná se tedy o jakousi přechodovou fázi mezi mladým a starým lesem. Nejběžnějšími rody stromů byly, kromě výše zmíněného rodu, také *Ficus*, *Piper* (*Piperaceae*, 12 %), *Solanum* (*Solanaceae*, 8 %) a *Pipturus* (*Urticaceae*, 8 %). Charakteristické druhy stromů byly *Ficus calopilina* a *Ficus iodotricha*, celkově se ale druhové složení blížilo starému lesu.

**Starý les** by se dal považovat za „primární tropický les“ horského pralesa s doloženým stářím minimálně 50 let. Jedná se o druhově nejbohatší les s poměrně vysokými stromy silně propletenými liánami a dalšími popínavými rostlinami. Nejběžnější rody stromů byly *Pandanus* (*Pandanaceae*, 12 %), *Elaeocarpus* (*Elaeocarpaceae*, 9 %) a *Sloanea* (*Elaeocarpaceae*, 6 %). Charakteristické unikátní druhy stromů pro toto stádium jsou *Elaeocarpus dolichostylus*, *Pandanus angiensis* a *Sloanea tieghemii*.

Tabulka II: *Stromová charakteristika vybraných částí sukcesních stádií tropického horského lesa na PNG (stromy s DBH  $\geq 5$  cm, data z ploch použité v této práci o velikosti 0,1 ha).*

<i>Sukcesní stádium</i>		<i>Starý les</i>	<i>Středně starý les</i>	<i>Mladý les</i>
<i>Stáří (roky)</i>		<i>&gt; 50</i>	<i>20-30</i>	<i>&lt;13</i>
<i>DBH</i>	<i>Průměr (cm)</i>	<i>14,1</i>	<i>14,1</i>	<i>9,7</i>
	<i>Medián (cm)</i>	<i>9,6</i>	<i>12,2</i>	<i>8,2</i>
	<i>Max (cm)</i>	<i>88,4</i>	<i>36</i>	<i>47</i>
<i>Výška stromu</i>	<i>Průměr (m)</i>	<i>14,1</i>	<i>11,3</i>	<i>11</i>
	<i>Medián (m)</i>	<i>11,8</i>	<i>10,9</i>	<i>10,4</i>
	<i>Min (m)</i>	<i>3,4</i>	<i>1,1</i>	<i>2,4</i>
	<i>Max (m)</i>	<i>40,1</i>	<i>33,2</i>	<i>29,8</i>
<i>Odhadovaný počet stonků / 1ha</i>		<i>1243</i>	<i>830</i>	<i>2515</i>
<i>Odhadovaná basální plocha / 1ha (m<sup>2</sup>)</i>		<i>32,5</i>	<i>16,9</i>	<i>24,3</i>

### 3.3 Design výzkumu

Pro výzkum lesa a hmyzu na dané lokalitě bylo zvoleno 10 experimentálních ploch, každá o rozloze 0,2 ha (cca 45 x 45 m), replikovaných ve 3 různých stádiích sukcese popsaných výše. Plocha mladého lesa byla replikována 2x, středně starého lesa 3x a starého lesa 5x (viz Tabulka III, Obrázek-příloha 1). Důvodem této zvolené replikace bylo získání srovnatelného souboru dat z primárního a sekundárního lesa k lesu nížinnému v předchozí práci školitele, celkem tedy 1-ha primárního a 1-ha sekundárního lesa (Klimes, 2011) a přístupnost daných ploch pro práci v těžko dostupném horském terénu. Tento design byl tak zvolen jako nejlepší možný z logistických a finančních možností. V každé ploše byly tedy vyznačeny a pokáceny všechny stromy s DBH  $\geq 5$  cm.

Ze stromů bylo sesbíráno několik skupin bezobratlých včetně mravenců, dle metodiky popsané ve Whitfeld et al. (2012). U každého stromu byla změřena DBH, výška kmene, výška koruny a odebrány vzorky pro botaniky potřebné pro určení jeho druhu. V této práci byla z časových důvodů vyhodnocena pro mravence pouze polovina každé plochy (obdélník 22,5 x 45 m), s výjimkou plochy E (starý les), která nebyla pro hmyz srovnatelně studována, a z tohoto výzkumu byla proto vyloučena. Celkem bylo v této práci studováno 9 ploch o velikosti 0,1 ha. Jako charakteristika velikosti z měřených hodnot stromů byla v práci zvolena DBH. Tento parametr nejlépe charakterizuje velikost stromů i její vliv na mravenčí společenstva (Klimes et al., 2012; Klimes et al., 2015). Proto bylo s touto proměnnou dále počítáno v celé práci jako s hlavním parametrem velikosti jednotlivých stromů.

*Tabulka III: Charakteristika ploch použitých v experimentu vykácení horského tropického lesa v Yawanu na PNG.*

<b>Sukcesní stádium</b>	<b>Počet replikovaných ploch</b>	<b>Celková rozloha (ha)</b>	<b>Celková rozloha použitá v této práci (ha)</b>	<b>Průměrná nadmořská výška (m. n. m.)</b>
<b>Starý les</b>	4	0,8	0,4	1772
<b>Středně starý les</b>	3	0,6	0,3	1818
<b>Mladý les</b>	2	0,4	0,2	1737

### **3.4 Technika sběru mravenců**

Každý strom byl prohlédán skupinou asistentů, byli sesbíráni zástupci všech nalezených druhů mravenců, včetně lezoucích i hnízdících druhů (viz podrobná metodika v Klimes et al. (2015)) a označena všechna nalezená hnízda. Liány nad 5 cm byly spojeny pro analýzy s jejich hostitelskými stromy. Z důvodu možnosti existence krypticky žijících druhů byly mechanicky rozlomeny a prozkoumány i jednotlivé větve, liány a epifyty (kořeny mechů, kapradin a orchidejí), a několik jedinců od všech nalezených kast a druhů v každém hnízdě a části stromu (kmen, koruna) sesbírány pinzetou do koncentrovaného molekulárního ethanolu pro pozdější identifikaci.

U hnízd byla zaznamenána **vertikální výška** hnízda od zemně v metrech, pozice hnízda (koruna/kmen), odhad počtu jedinců v hnízdě (ordinální škála **velikosti hnízda**: 1:  $\leq 100$  dělnic, 2: 100 – 500 dělnic, 3: 500 – 1000 dělnic, 4:  $> 1000$  dělnic), a **hnízdní kategorie** (10 kategorií „mikrohabitatů“: pod kořeny epifytů, v dutině kmenu, kartonové hnízdo na listě, v liáně, pod kůrou, v myrmekofytické hlíze epifytu r. *Hydnophytum*, v živé duté větvi, v živé duté větvičce, v mrtvé duté větvi a v mrtvé duté větvičce). Rozdíl mezi větví a větvičkou byl stanoven pomocí velikosti průměru větvičky do max. 5 cm. Vzorky byly sesbírány a základní data zaprotokolovány pracovníky Binatang Research Center (viz Poděkování). Každý mravenčí vzorek byl poté převezen do ČR, přebrán a roztříděn do druhu mravence autorem této práce s pomocí školitele a Nicholy Plowman z laboratoře Ekologie a evoluce sociálního hmyzu (Entomologický ústav BC AV ČR). K určení byl použit klíč Bolton et al. (2007), fotografie v online databázích (antweb.org, newguineants.org) a morfologické znaky. Část obtížných druhů (*Anonychomyrma spp.*) byla upřesněna za pomoci barkodingu (rozdílů v sekvencích genu COI). Od každého druhu byl vypreparován a vyfotografován reprezentativní jedinec z dostupných kast za použití digitální kamery Leica DFC450 a makroskopu Leica Z16 APO a fotografie seskládány a upraveny v programu Helicon Focus verze 5.3 X64. Referenční sbírka je uložena na Entomologickém ústavu BCAV ČR.

### 3.5 Analýza dat

Pro účely této práce byly uvažovány pouze „presence-absence“ daného druhu na každém stromě (binární matice: stromy x druhy mravenců) a to bez ohledu na to zda druh hnízdil nebo byl na stromě pouze pozorován. Výjimkou jsou pouze analýzy hnízdních typů, kde jsou uvažovány záznamy jen z hnízd (binární matice: hnízdní mikrohabitaty x druhy mravenců).

Všechny analýzy byly testovány na hladině průkaznosti alfa = 0.05. Jednorozměrné analýzy byly provedeny v programu STATISTIKA (StatSoft, 2011) a mnohorozměrné v programu CANOCO (Smilauer and Leps, 2014). Grafy byly vytvořeny pomocí těchto dvou programů, nebo v MS Excel 2013.

### 3.5.1 Druhová bohatost

K určení druhové bohatosti v jednotlivých sukcesních stádiích byl spočítán počet druhů mravenců (uložené v podobně datové matice přítomen-nepřítomen) nalezených na každé ploše. Rozdíly v průměrném počtu druhů na jednu plochu v každém sukcesním stádiu byly analyzovány pomocí jednocestné analýzy variance (ANOVA) v programu Statistika 10 (StatSoft, 2011), kde jako závislá proměnná byl zvolen počet druhů na plochu a sukcesní stádium jako proměnná kategoriální. K zobrazení rozdílů mezi každým stádiem navzájem byly počty druhů mravenců na plochu otestovány pomocí Tukey HSD neparametrického testu.

Alfa diversita (průměrný počet druhů mravenců na jeden strom) byla také analyzována pomocí analýzy variance obdobně jako výše, ale přes veškerá data za dané sukcesní stádium (nikoliv jako průměr na plochu, ale vzorkem byl strom). Jako závislá proměnná byl zvolen počet druhů mravenců na stromě, příslušnost k určité ploše jako „nested“ kategoriální faktor a sukcesní stádium jako fixní kategoriální faktor. K porovnání sukcesních stádií navzájem byl použit opět neparametrický Tukey HSD test.

Pro vizualizaci a otestování změn závislosti druhové bohatosti stromových mravenců na DHB jednotlivých stromů v sukcesních stádiích byl vytvořen graf, kde jako závislá proměnná byla zvolena hodnota DBH a počet druhů mravenců na strom jako vysvětlující pro jednotlivá stadia sukcese. Data byla analyzována GLM modelem a korelační křivky porovnány, zda se liší mezi jednotlivými sukcesními stádii („homogeneity of slopes model“, log-transformovaná data).

### 3.5.2 Akumulační křivky

Akumulační křivky počtu druhů mravenců na stromy k odhadu druhové bohatosti sukcesních stádií byly spočítány pomocí programu EstimateS 9.0.1 (Colwell, 2013) s počtem randomizací roven 100. Křivky byly spočítány pomocí funkce Mao-Tau (pozorovaná diversita ve vzorcích) a zvoleny dva soubory dat: i) akumulace v jednotlivých plochách ( $n = 9$ ), ii) akumulace v daném sukcesním stádiu bez ohledu na plochy a jejich počet (soubory akumulovaných dat odpovídající stádiu stáří lesa,  $n = 3$ ).

### **3.5.3 Druhov podobnost mravenc mezi jednotlivmi stromy**

Podobnost kompozice mravench druh mezi jednotlivmi stromy kad plochy byla stanovena pomoc Srensena indexu -  $S\delta$  (Srensen, 1948). Tento index pot podobnost druhovho sloen mezi vsemi pry jednotlivch strom v ploe lesa za pomoci programu EstimateS, kdy se vsledn hodnota pohybuje mezi hodnotami 0 (dva vzorky (stromy), kter nesdl adn shodn druh) a 1 (2 vzorky sdl toton druhy). Stromy bez mravenc nebyly uvaovny, jeliko index pro nulov hodnoty není definovn. Rozdl mezi jednotlivmi sukcesnmi stdii byl otestovn v programu Statistika 10, kdy se spoital nejdive prmer  $S\delta$  pes v všechny pry strom na jednu plochu a poslze byl testovn rozdl mezi plochami pomoc analzy variance (podobn jako v analze potu druh mravenc na plochu, viz ve). Jednotliv stromy nebyly jako opakovn využity, protoe index pot podobnost mezi vsemi stromy navajem (naruena neavislost pozorovn). K vzjemnmu porovnn stdii byl pouit neparametrick Tuckey HSD test.

### **3.5.4 Mnohorozmrn analzy**

Pro mnohorozmrn analzy byl zvolen program Canoco 5.04 (Smilauer and Leps, 2014). Vstupn data pro druhy byla pouita ve formtu „pitomen-nepitomen“ a vdy byly z dat vyazeny ty druhy, kter se vyskytovaly v mne ne tech ppadech (definovn zde jako vzcn druhy).

Pro validace efektivity jednotlivch os omezench ordinac byla pouita metoda porovnn omezen a neomezen ordinace. Jako vsledek se uke efektivita os v procentech, spotna jako pomer procent vysvtlen variability jednotlivch os v omezen versus neomezen ordinaci (Smilauer and Leps, 2014).

### **Vliv sukcese na sloen celch mravench spoleenstev**

Pro vpoet vlivu biotickch vlastnost strom lesa na druhov sloen stromovch mravenc byly pouity metody korespondenn analzy (CA; neomezen ordinace) a kanonick korespondenn analza (CCA; omezen ordinace). Do analzy vstoupilo celkem 652 strom a 19 druh mravenc ve formtu dat - druh na strom „pitomen-nepitomen“. Hodnoty DBH a sukcen stdium (star, strnne star a mlad les) byly pouity jako vysvtlujc promnn.



## **Vliv environmentálních proměnných na druhovou variabilitu hnízd stromových mravenců**

Pro zobrazení vlivu hnízdních typů (mikrohabitátů) a dalších měřených parametrů hnízd na druhy mravenců, které je obývaly, byly použity opět ordinační metody CA a CCA. Do analýzy vstupovalo celkem 693 hnízdních míst a 14 druhů mravenců. Jednotlivá hnízdní místa mravenčích druhů byla použita jako vzorky spolu s druhy mravenců v nich nalezených (ve formátu přítomen-nepřítomen). V jednom hnízdním mikohabitatu mohlo tak být více druhů mravenců (zpravidla ale jeden druh, max. 3). Jako vysvětlující proměnné byly vybrány proměnné pomocí postupného výběru („forward selection“) v CCA s využitím korekce p hodnot („false discovery rate“). Do výběru vstupovaly proměnné: hodnota DBH, výška umístění hnízda (vzdálenost hnízda od země v metrech), sukcesní stádium lesa (starý, středně starý a mladý les), velikost hnízda (1-4) a typ hnízda (kategorická proměnná, viz kapitola 3.4).

Pro zobrazení vlivu samotného sukcesního stádia byla spočítána rovněž i CCA pomocí metody „Constrained-partial“, kde bylo sukcesní stádium zvoleno jako vysvětlující proměnná a DBH, typ hnízda, výška hnízda a velikost hnízda jako kovariáty.

## **4 Výsledky**

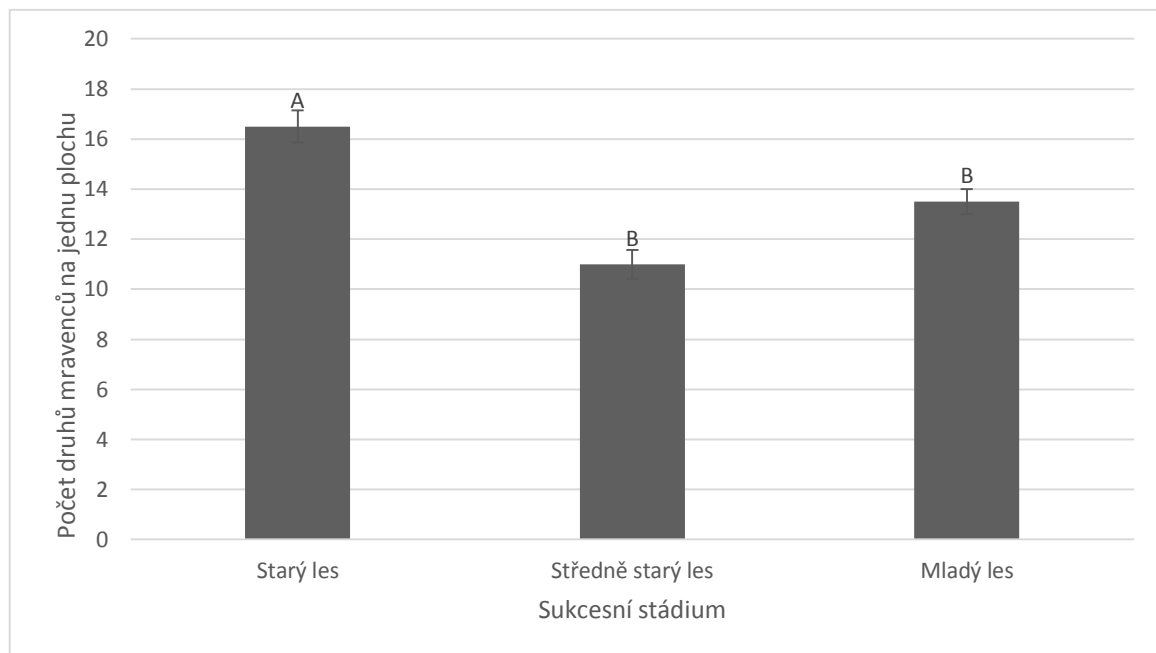
### **4.1 Přehled analyzovaného souboru dat**

Celkem bylo v práci analyzováno 1249 stromů z 9 vykácených ploch o velikosti 0,1 ha, ve 3 sukcesních stádiích horského tropického lesa. Z celkového počtu stromů bylo 595 stromů prázdných (u 48 % nebyl nalezen žádný mravenec, tento podíl byl obdobný ve všech stádiích lesa). Celkem bylo nalezeno 24 arboreálních druhů stromových mravenců ve 13 rodech (Tabulka-příloha 1). Pět dalších nalezených druhů nebylo pro analýzy uvažováno, jelikož šlo pouze o královny a/nebo ojedinělé jedince (singletony) striktně zemních druhů.

### **4.2 Druhová bohatost sukcesních stádií**

Mladý les obsahoval  $13,5 \pm 0,5$  druhů na jednu plochu, středně starý les  $11 \pm 0,6$  druhů na plochu, a starý les  $16,5 \pm 0,6$  druhů na plochu (průměr  $\pm$  SE, pro podrobnější výsledky viz Tabulka IV). Počet druhů mravenců na plochu se průkazně lišil v jednotlivých sukcesních stádiích ( $F_{2,6} = 21$ ,  $p = 0,002$ ). Nejvyšší počet druhů v ploše byl 18 (starý les) a nejnižší 10 (středně starý les).

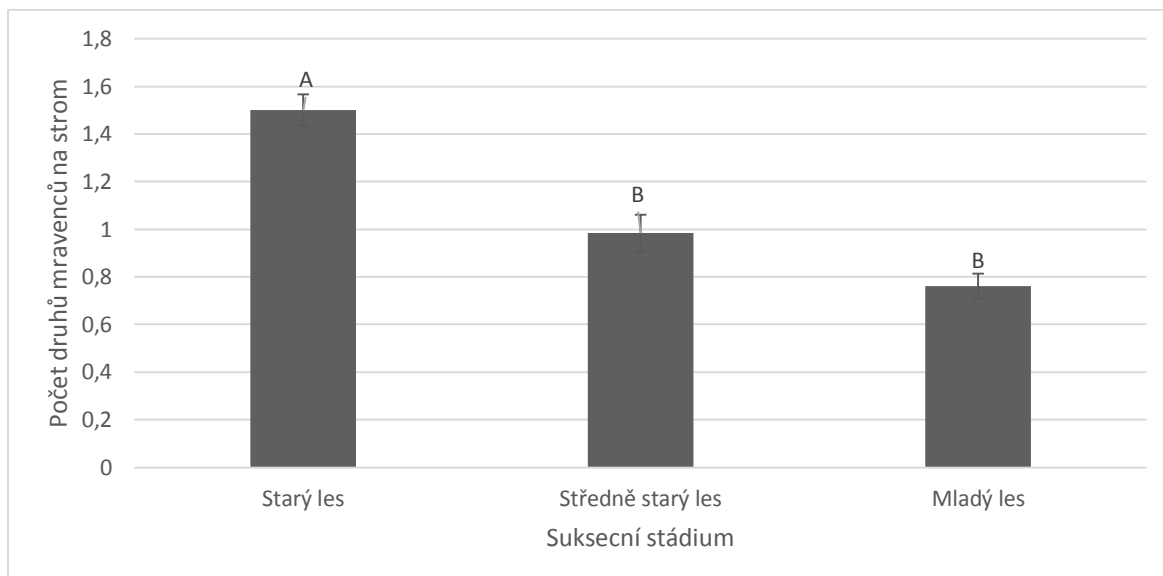
Průkazně se ukázal rozdíl ale jen mezi starým a středně starým lesem, a starým a mladým lesem v Tuckey HSD neparametrickém testu. Celkově lze tedy shrnout, že rozdíly byly spíš malé a počet druhů během sukcese v plochách lineárně nestoupal (Obrázek 1).



Obrázek 1: Druhová bohatost stromových mravenců v sukcesním stádiu horského deštného lesa. Sloupce zobrazují průměrný počet druhů mravenců na jednu plochu. Analýza variance rozdílů druhové bohatosti je průkazná ( $F_{2,6} = 21$ ,  $p = 0,002$ ) a neparametrický Tuckey HSD test ukázal odlišnost starého lesa od ostatních stádií ( $p < 0,05$ ).

#### 4.3 Variabilita druhové bohatosti mravenců na jednom stromě v sukcesním gradientu

Počet druhů mravenců na jeden individuální strom byl v rozmezí 0 – 9 druhů a vzrůstal postupně s přibývajícím stářím lesa (Obrázek 2). Průměrný počet druhů na jeden strom v mladém lese byl  $0,76 \pm 0,05$ , ve středně starém lese  $0,98 \pm 0,08$  a ve starém lese  $1,5 \pm 0,07$  druhu (průměr  $\pm$  SE, pro podrobnější výsledky viz Tabulka IV). Počet druhů na jeden strom se průkazně lišil v jednotlivých sukcesních stádiích ( $F_{2,1240} = 36,46$ ,  $p < 0,01$ ). Vliv plochy jako vnořené (nested) proměnné byl také signifikantní ( $F_{6,1240} = 8,21$ ,  $p < 0,01$ ). Po testu vzájemné podobnosti Tuckey HSD se od sebe středně starý a mladý les však průkazně nelišily ( $p = 0,11$ ).



Obrázek 2: Průměrný počet druhů mravenců na jeden strom v sukcesním gradientu tropického horského lesa na PNG. Analýza variance rozdílu je průkazná ( $F_{2,1240} = 36,46$ ,  $p < 0,01$ ), ale podle neparametrického testu Tuckey HSD se od sebe mladý a středně starý les neliší ( $p=0,11$ ).

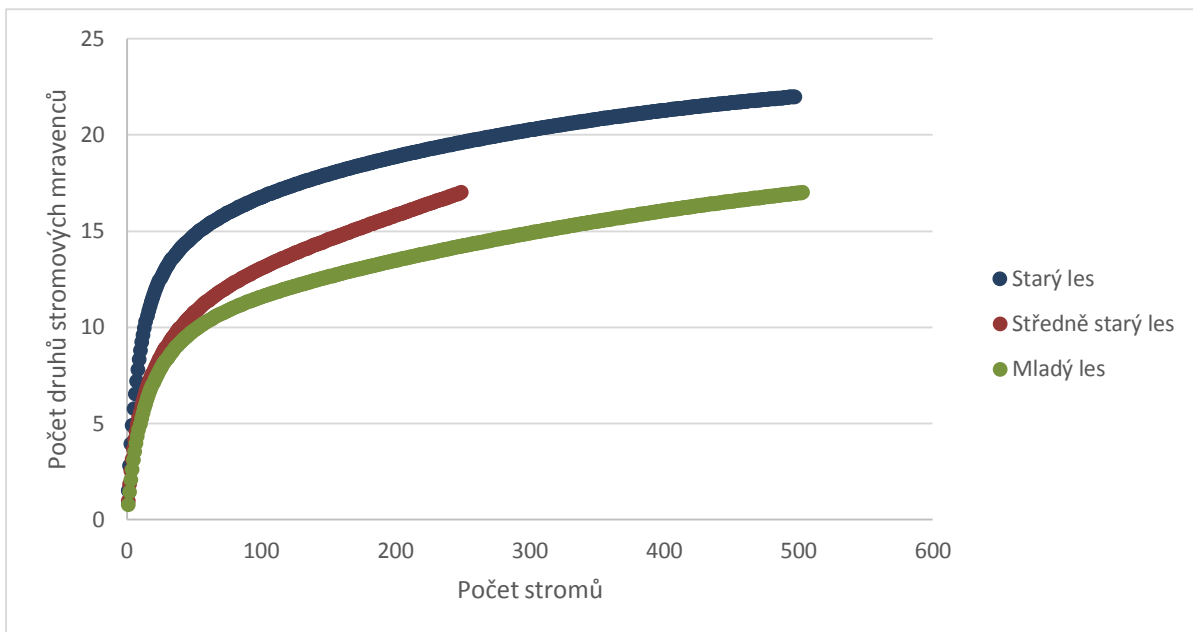
Tabulka IV: Druhová bohatost stromových mravenců v sukcesním stádiu tropického deštného lesa na PNG.

Sukcesní stádium	Průměrný počet druhů mravenců na plochu	Maximální počet druhů mravenců na ploše	Průměrný počet druhů mravenců na jeden strom	Druhová podobnost stromů ( $S\theta$ )
Starý les	$16,50 \pm 0,65$	18	$1,50 \pm 0,07$	$0,22 \pm 0,01$
Středně starý les	$11,00 \pm 0,57$	12	$0,98 \pm 0,07$	$0,40 \pm 0,01$
Mladý les	$13,50 \pm 0,50$	14	$0,76 \pm 0,05$	$0,24 \pm 0,00$

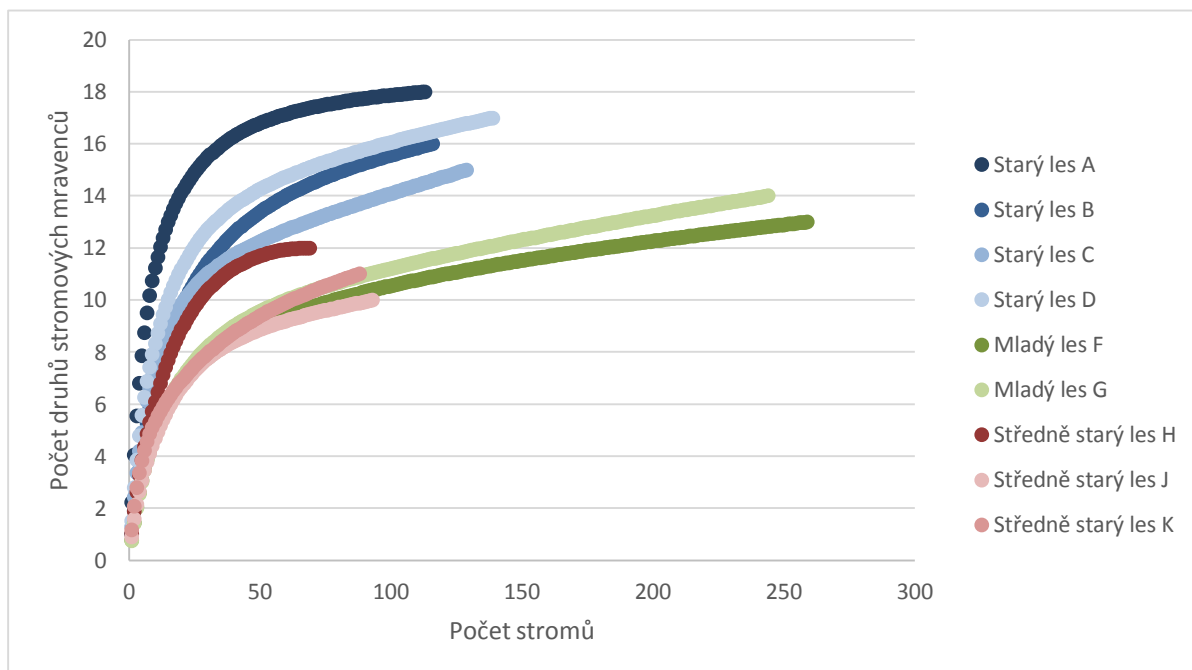
#### 4.4 Akumulační křivky druhové bohatosti

Akumulační křivky druhové bohatosti mravenců v sukcesních stádiích ukázaly, že s přibývajícím stářím lesa roste počet druhů mravenců závisle na příslušnosti ke stáří lesa, s očekávaným rychlejším nárůstem druhů ve starém lese a naopak nejpomalejším ve fázi mladého lesa (Obrázek 3). Akumulační křivky nejsou stejně dlouhé, protože data byla sečtena ze všech ploch daných sukcesních stádií, ale u každého stádia byl jiný počet ploch (replikací). To znamená, že mladý les má sice nejvyšší počet stromů na hektar, ale analyzována byla pouze data z 2 ploch oproti například starému lesu, kde byly plochy 4. Nicméně je možno z trendů křivek posoudit i rozdíly v akumulaci za podobného počtu stromů. Starý les ukázal velmi rychlý nástup počtu druhů mravenců na malém počtu stromů, zatímco středně starý a mladý les kopírují velmi podobný úhel vzestupu do počtu zhruba 50 stromů, kde začne mladý les stoupat již pod menším sklonem. Od počtu cca 100 stromů začne mladý i starý les stoupat již pod stejným úhlem, ovšem středně starý les vykazuje stále celkem vysoký sklon, což mohlo být zapříčiněno menší denzitou stromů a větším zastoupením vzácných druhů.

Při pohledu na akumulaci křivky pro jednotlivé plochy (vážené na stejnou plochu 0,1 ha, Obrázek 4), vidíme vzájemnou podobnost ploch v sukcesních stádiích s jedinou výjimkou u plochy H ve středně starém lese, který se začíná podobat spíše starému lesu a poukazuje tak na přechodovou povahu středně starého lesa. V Obrázku 4 je také mnohem lépe znatelný velmi rychlý nástup velkého množství druhů v druhově nejbohatší ploše A (starý les).



Obrázek 3: Akumulační křivka druhů stromových mravenců se vzrůstajícím počtem stromů v sukcesním gradientu horského tropického deštného lesa.



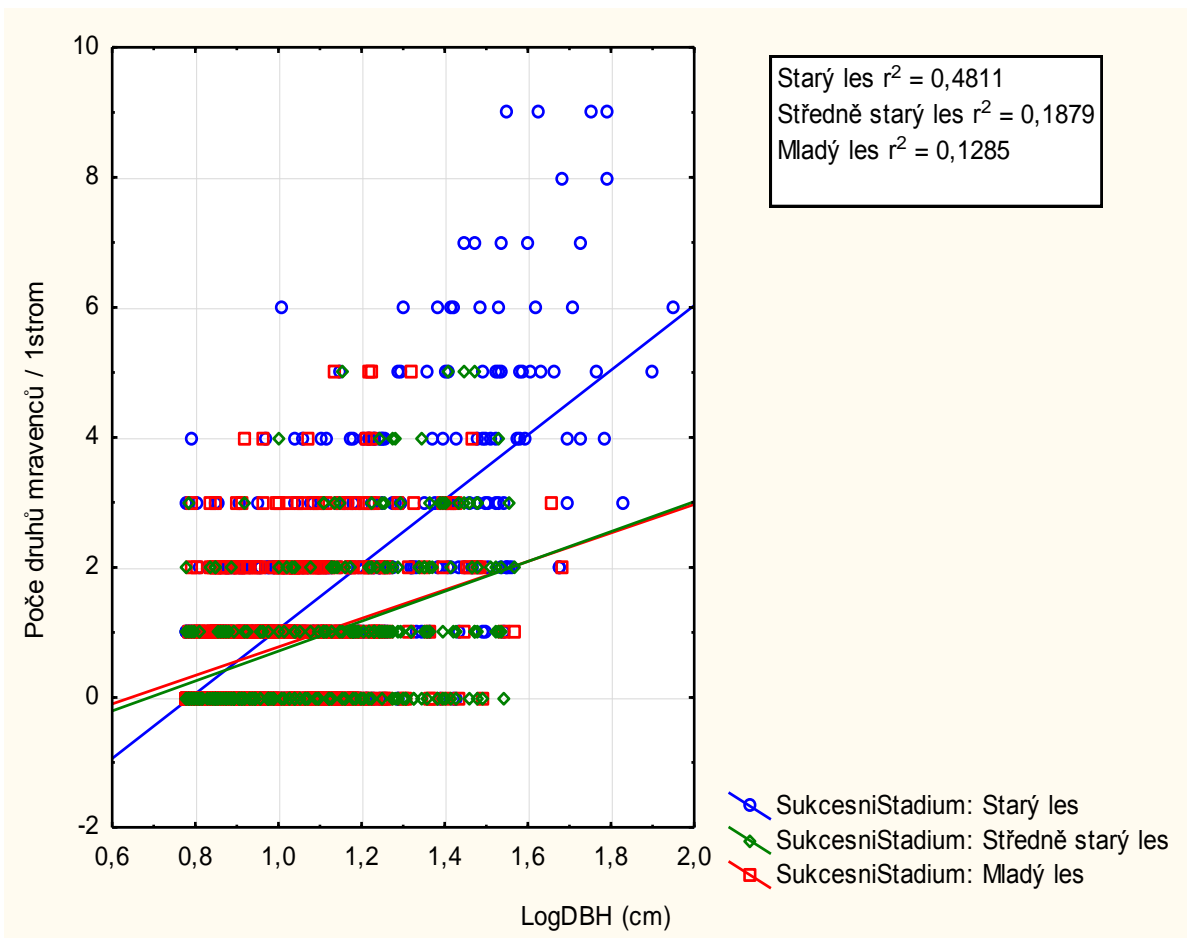
Obrázek 4: Akumulační křivky druhů stromových mravenců s rostoucím počtem stromů rozdělené podle jednotlivých ploch sukcesního stádia lesa (viz Obrázek-příloha 1).

#### 4.5 Vztah závislosti druhové bohatosti mravenců na DBH stromů v sukcesním gradientu

Počet druhů mravenců na stromech v závislosti na jejich DBH ukázal rozdílné sklony přímk v různých fázích sukcese, které se od sebe průkazně lišily (vliv stádia lesa;  $F_{2,1234} = 8,3$ ,  $p < 0,01$ ). Sklon závislosti se ve středně starém a mladém lese nelišil, ale naopak starý les měl druhů mravenců s rostoucí velikostí stromu poměrně více, zejména na větších stromech (Obrázek 5). Průkazně vyšel jak vliv DBH ( $F_{1,1234} = 354,2$ ,  $p < 0,01$ ), tak dokonce i jejich interakce ( $F_{2,1234} = 13,95$ ,  $p < 0,01$ ), podrobnější informace viz Tabulka V.

Tabulka V: Výsledek GLM testu homogenity sklonu přímky závislosti dekadického logaritmu počtu druhů mravenců na stromech na dekadickém logaritmu DBH stromů podle sukcesního stádia horského tropického lesa v PNG.

	<b>Suma</b> <b>čtverců</b>	<b>Stupně</b> <b>volnosti</b>	<b>Průměr</b> <b>čtverců</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
<b>Intercept</b>	5,64	1	5,64	126,40	<b>≤ 0.001</b>
<b>Sukcesní stádium</b>	0,74	2	0,37	8,30	<b>≤ 0.001</b>
<b>Log (DBH)</b>	15,81	1	15,81	354,20	<b>≤ 0.001</b>
<b>Sukcesní stádium * log (DBH)</b>	1,25	2	0,62	13,95	<b>≤ 0.001</b>
<b>Error</b>	55,49	1243	0,04		

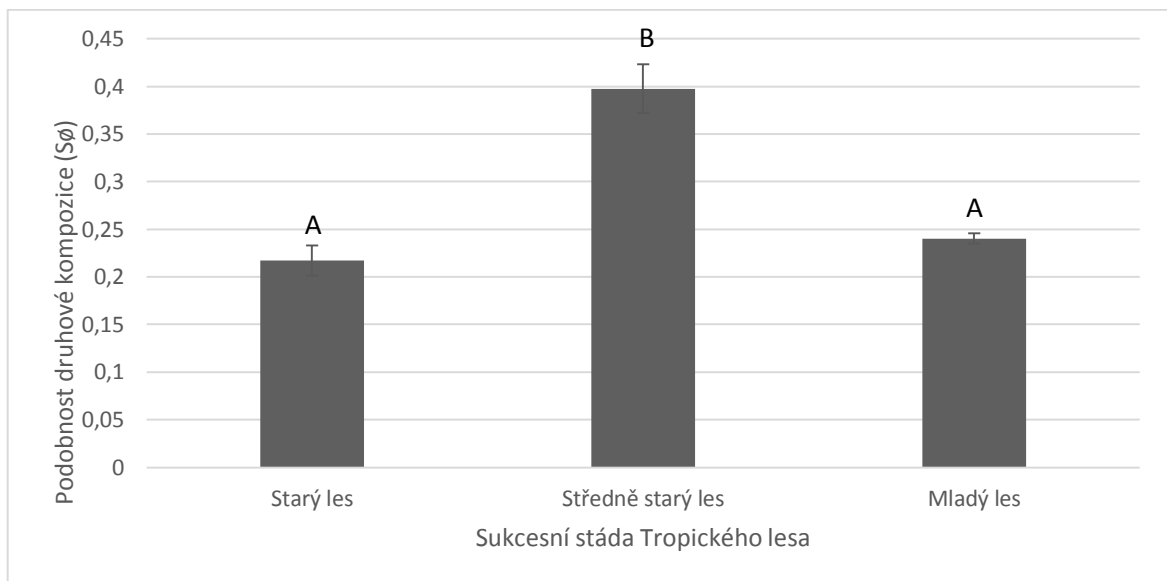


Obrázek 5: Závislost druhové bohatosti stromových mravenců na velikosti stromů ( $\log(DBH)$ ) a podle sukcesního stádia lesa.

#### 4.6 Podobnost druhové kompozice mravenců mezi jednotlivými stromy

Podobnost stromových mravenců mezi stromy v rámci stádia lesa, vyjádřená pomocí  $S\sigma$  indexu se se od sebe průkazně lišila v sukcením gradientu ( $F_{2,6} = 86,9$ ,  $p < 0,001$ ). Hlavním výsledkem je velká podobnost mezi stromy ve středně starém lese (Obrázek 6), dosahující hodnot  $0,40 \pm 0,01$  ( $S\sigma \pm SE$ ); což je skoro dvojnásobek podobnosti mezi mravenčími společenstvy na stromech v mladém ( $0,24 \pm 0,00$ ) a starém lese ( $0,22 \pm 0,01$ ), které se naopak od sebe neliší. Míra obměny druhů (beta diversity) byla tak poměrně mnohem nižší ve středním stádiu sukcese nežli v ostatních stádiích.



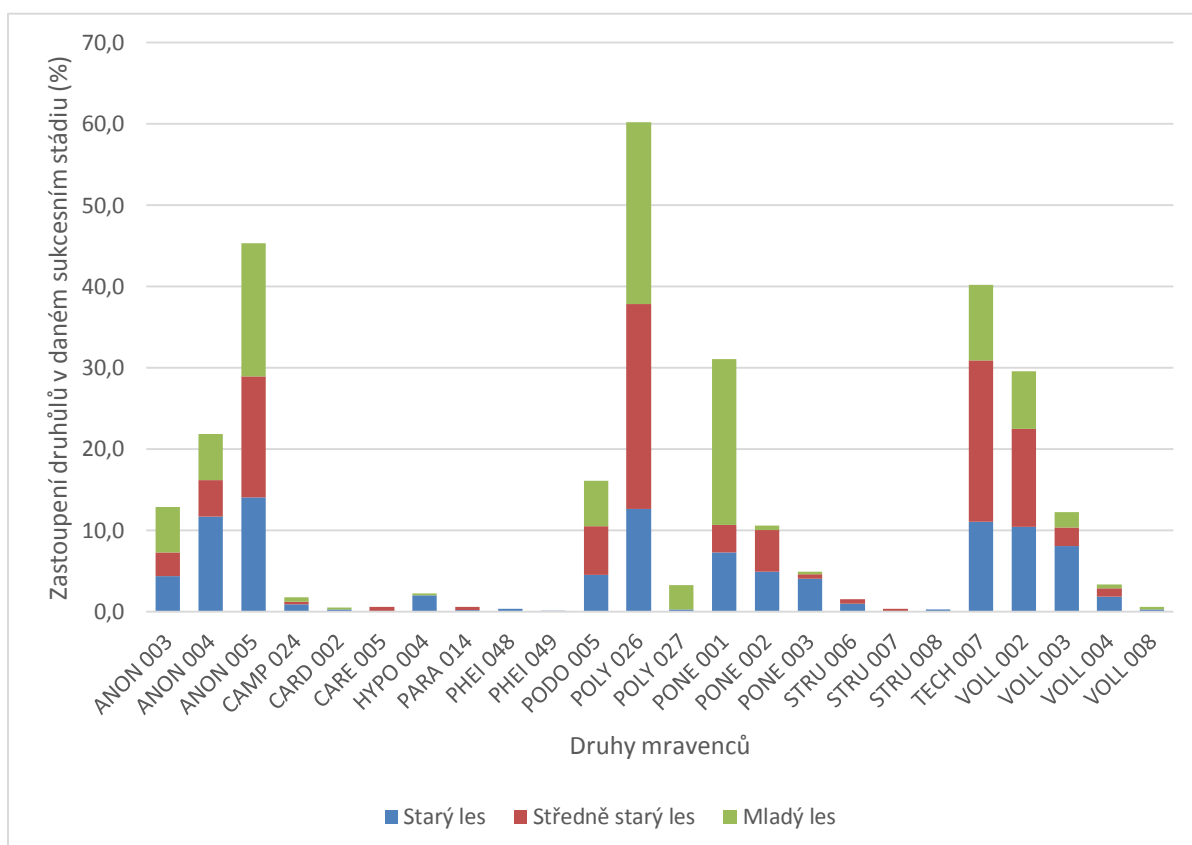


Obrázek 6: Podobnost druhové kompozice stromových mravenců mezi stromy v sukcesním gradientu lesa vyjádřena pomocí  $Sø$  indexu. Analýza variance rozdílu sukcesních stádií je průkazná ( $F_{2,6} = 86,9$ ,  $p < 0,001$ ). Podle neparametrického Tuckey HSD testu se od sebe mladý a starý les průkazně neliší ( $p=0,38$ ).

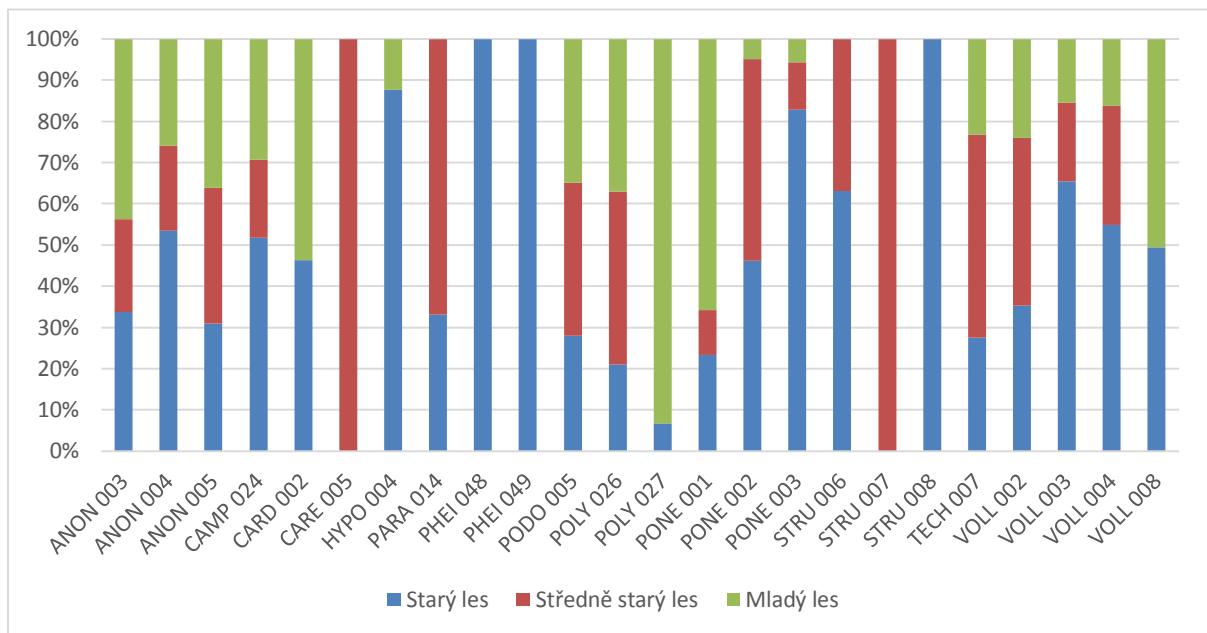
#### 4.7 Druhová kompozice mravenců v sukcesních stádiích tropického lesa

Druhové složení se v průběhu sukcesního stádia změnilo jen nepatrně z důvodu dominance několika stejných druhů ve všech stádiích sukcese. Starý les obsahoval nejvíce druhů, ale v celkovém zastoupení se to projevilo jen nepatrně s ohledem na jejich poměrnou velkou vzácnost, viz Obrázek 7. Jako indikační druhy pro jednotlivá stádia byly zvoleny druhy, které vysvětlily nejvíce variability v daném stádiu (Obrázek 11) anebo se vykytovaly v něm exkluzivně (Tabulka-příloha 1). Pro jednotlivá stádia: *Ponera sp. 03* (*Ponerinae*, PONE003) a *Vollenhovia sp. 03* (*Myrmicinae*, VOLL003) pro starý les a *Polyrhachis (Chariomyrma) sp. 27* (*Formicinae*, POLY027) a *Ponera sp. 01* (*Ponerinae*, PONE001) pro mladý les. Středně starý les nevykazoval žádné silné druhové preference, s výjimkou o něco většího zastoupení druhu z rodu *Technomyrmex* (TECH007), i když obsahoval i několik unikátních, ale velmi vzácných druhů (singletonů, Obrázek 8).

Překryv druhů byl značný, starý les měl pouze 3 unikátní durhy *Pheidole sp. 047* (*Myrmicinae*, PHEI047), *Pheidole sp. 048* (*Myrmicinae*, PHEI048) a *Strumigenys sp. 008 cf. szalayi* (*Myrmicinae*, STRU008). Středně starý les 2 unikátní druhy: *Carebara sp. 005 myrmicinae*, CARE005) a *Strumigenys tigris* (*Myrmicinae*, STRU007) a mladý les neměl ani jeden druh unikátní (Tabulka-příloha 1, Obrázek 8). Mladý les tedy obsahoval pouze podskupinu druhů jiných sukcesních stádií. Celkové počty nalezených druhů v sukcesních stádiích viz Tabulka-příloha 1.



Obrázek 7: Druhové složení stromových mravenců v sukcesních stádiích tropického horského lesa na PNG. Hodnoty jsou udány jako součty procentuálních zastoupení nálezu daného druhu v každém stádiu sukcese lesa. Druhy byly hodnoceny u každého stromu pouze jako „nalezen-nenalezen“. Celé názvy druhů viz Tabulka-příloha 1.

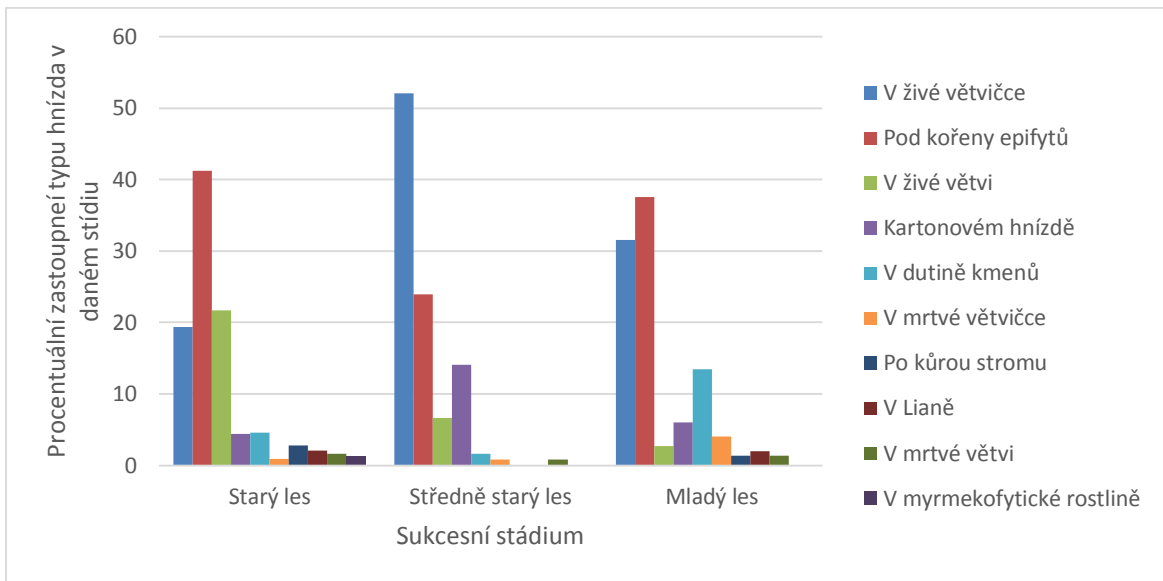


Obrázek 8: Druhová kompozice stromových mravenců zobrazená jako procentuální výskyt v daném sukčním stádiu tropické horského lesa PNG. Celé názvy viz Tabulka-příloha 1.

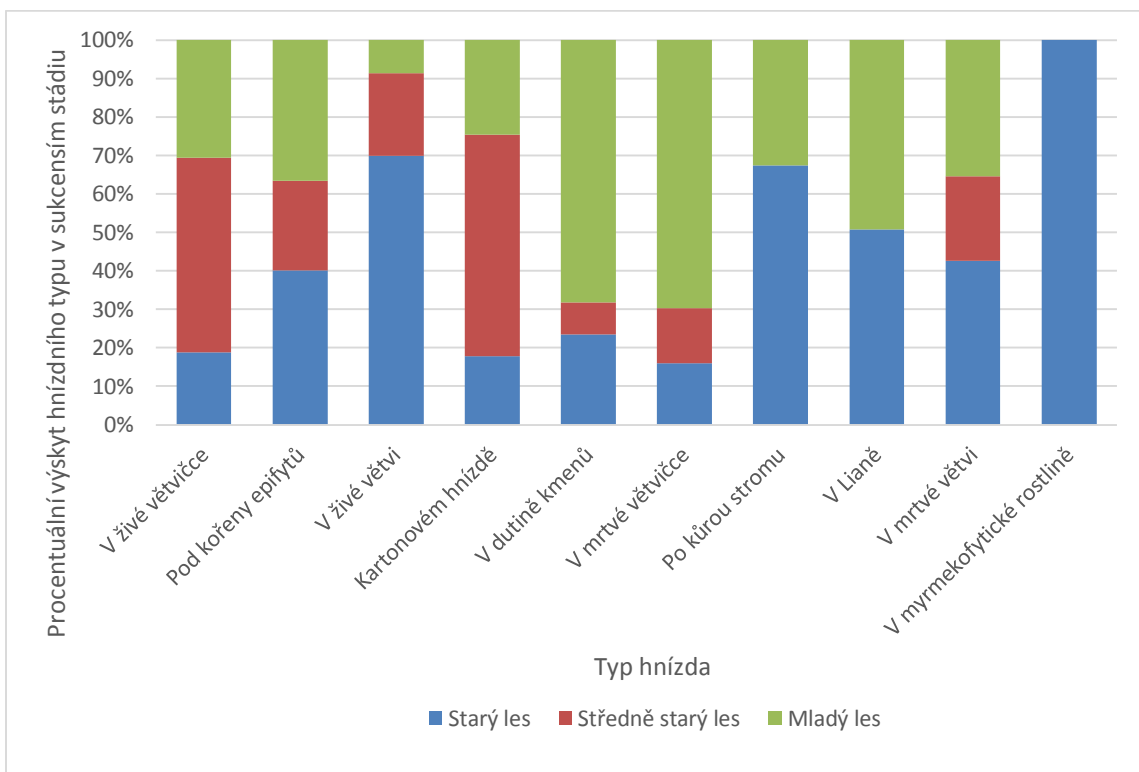
#### 4.8 Hnízdní habitaty

Nejčastější hnízdní habitaty byly pod kořeny epifytů a v duté větvičce (Obrázek 9). Starý les obsahoval hlavně hnízda pod kořeny epifytů a v živé větvi. Středně starému lesu dominovala hnízda v duté větvičce a vyznačuje se poměrně větším množstvím kartonových hnízd na listech tvořených převážně rodem *Polyrhachis*. Mladý les ukázal větší zastoupení hnízd v dutých kmenech a mrtvých větvičkách a větvích.

Starý les jako jediný obsahoval i typ hnízda v myrmekofytické epifytické rostlině (*Hydnophytum spp.*) a také většinu z nalezených hnízd pod kůrou stromů (Obrázek 10).



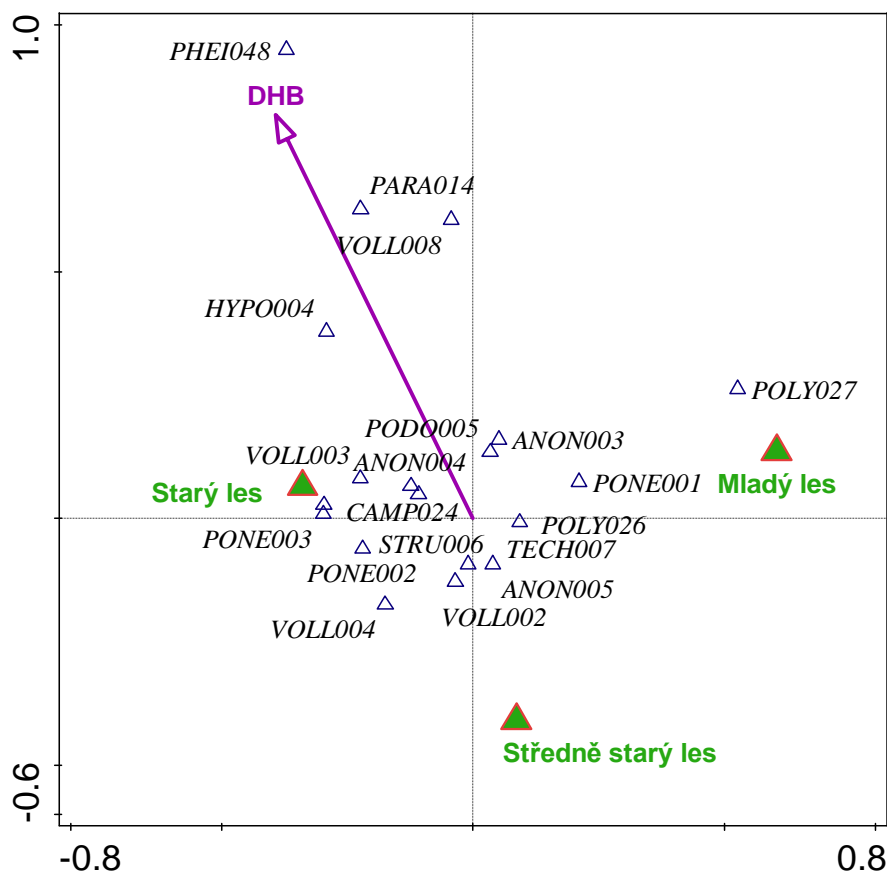
Obrázek 9: Zastoupení hnízdního typu stromových mravenců v sukcesních stádiích tropického lesa. Hodnoty jsou udány jako součty procentuálních zastoupení nálezu daného typu v každém stádiu sukcese lesa.



Obrázek 10: Četnost výskytu hnízdního typu stromových mravenců v sukcesních stádiích tropického lesa PNG.

#### 4.9 Biotické podmínky ovlivňující druhovou kompozici mravenců tropického lesa

Do CCA analýzy bylo započítáno 652 stromů a 19 druhů mravenců. Hodnoty DBH a sukcení stádium průkazně ovlivňují druhové složení mravenců podle analýzy CCA (pseudo-F=8,1; p=0,002) a vysvětlují dohromady 3,6 % variability (3,2 % adjusted explain. var.). První osa vysvětlila 1,79 % variability a odpovídá sukcesnímu stádiu lesa, druhá osa vysvětlila dalších 1,23 % variability a odpovídá gradientu DBH. Efektivita os omezené ordinace byla pouze 18,10 % a 15,41 %. Druhy, které nesly nejvíce variability, jsou: *Ponera sp. 03* a *Vollenhovia sp. 03* ve starém lese, a *Polyrhachis (Chariomyrma) sp. 27* a *Ponera sp. 01* v mladém lese, viz Obrázek 11.



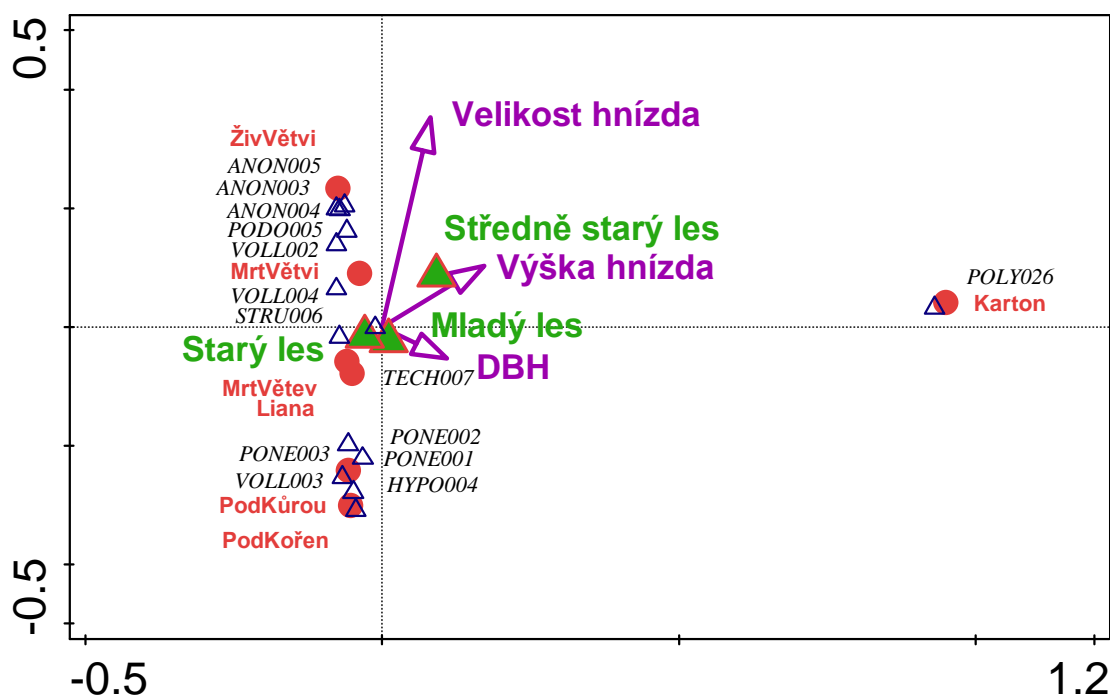
Obrázek 11: Ordinační diagram druhového složení stromových mravenců ( $n=19$ ) v horském deštném lese vytvořený podle kanonické korespondenční analýzy (CCA). Abundance druhů byla počítána pouze přítomen-nepřítomen na každý strom v závislosti na **sukcesním stádiu** (Starý, Středně starý a Mladý les) a **DBH**. Zelené trojúhelníky ukazují umístění hladin faktorů **sukcesního stádia**, prázdné trojúhelníky značí druhy mravenců a šipka gradient vzrůstající DBH. Celé názvy viz Tabulka-příloha 1.

#### **4.10 Biotické podmínky ovlivňující variabilitu druhovou variabilitu hnízd stromových mravenců**

V CCA analýze bylo počítáno s 693 hnízdy a 14 druhy mravenců. Pomocí postupné analýzy byly vybrány proměnné, které prokazatelně ovlivňují druhové složení hnízd stromových mravenců (pseudo-F=9,8, P=0,002; viz Tabulka VI). Vzniklý ordinační diagram je zobrazen v Obrázku 12. Pomocí zvolených proměnných bylo vysvětleno 16,4 % (15,0 adjusted explain var.) celkové variability (z toho první osa vysvětlila 6,97 % a druhá 4,72 % variability). Efektivita prvních dvou os byla oproti předchozí analýze velmi vysoká, 89,12 % a 60,92 %.

Při analýze postupného výběru proměnných vyšlo, že nejvíce variability vysvětlily: typ hnízda – kartonové hnízdo na listě (6,9 % variability), typ hnízda – pod kořeny epifytů (4,2 %), DBH (1,1 %) a sukcesní stádium - mladý les (0,9 %). Celkový rozpis v Tabulce VI.

Při zobrazení vlivu pouze sukcesního stádia využitím metody „constrained-partial“ ordinace s odfiltrováním proměnných DBH, typ hnízda, velikost hnízda a výška hnízda (zadány jako kovariáty) se ale ukázalo, že samotný sukcesní gradient vysvětlí jen 1,3% variability.



Obrázek 12: Ordinační diagram druhového složení hnízd stromových mravenců ( $n=14$ ) v sukcesním gradientu horského tropického lesa, vytvořeného pomocí kanonické korespondenční analýzy (CCA). Jako vysvětlující proměnné byly pomocí postupného výběru zvoleny hodnoty mající průkazný vliv na druhové složení mravenců v hnízdech (viz Tabulka VI). Sukcesní stádia jsou zobrazena jako zelené trojúhelníky, hnízdní typy jako červená kolečka a druhy mravenců jako prázdné trojúhelníky (pro jejich celé názvy viz Tabulka-příloha 1).

Tabulka VI: Výsledek postupného výběru permutačního testu kanonické korespondenční analýzy (CCA), při výběru proměnných v závislosti na druhovém složení hnízdících stromových mravenců.

<i>Proměnná</i>	<i>Vysvětlí variability (%)</i>	<i>Příspěvek (%)</i>	<i>Pseudo-F</i>	<i>p</i>
<i>Typ hnízda – kartonové hnízdo na listě</i>	6,9	41,2	51,5	0,003
<i>Typ hnízda – pod kořeny epifytů</i>	4,2	24,9	32,5	0,003
<i>DBH</i>	1,1	6,6	8,8	0,003
<i>Sukcesní stádium - mladý les</i>	0,9	5,6	7,5	0,005
<i>Typ hnízda – v mrtvě větvičce</i>	0,6	3,4	4,5	0,005
<i>Typ hnízda – pod kůrou stromu</i>	0,5	2,9	3,9	0,007
<i>Velikost hnízda</i>	0,5	2,7	3,7	0,006
<i>Výška hnízda</i>	0,4	2,6	3,6	0,005
<i>Typ hnízda – v mrtvě větvi</i>	0,4	2,3	3,1	0,02
<i>Typ hnízda – v liáně</i>	0,3	2,0	2,7	0,024
<i>Sukcesní stádium - středně starý les</i>	0,3	1,9	2,6	0,004
<i>Sukcesní stádium - starý les</i>	0,3	1,9	2,6	0,004
<i>Typ hnízda – v živé větvičce</i>	0,2	1,5	2,0	0,02
<i>Typ hnízda – v myrmekofytické rostlině</i>		Neprůkazné		
<i>Typ hnízda – v živé větvi</i>		Neprůkazné		
<i>Typ hnízda – v dutině kmene</i>		Neprůkazné		



## 5 Diskuze

V této práci se jedná doposud o jediný výzkum stromových mravenců v horském tropickém lese provedený na celých plochách lesa a v rozsahu přesahující 1200 stromů. Sukcesní stádium lesa bylo sice vyjádřeno jen třemi hladinami a jako gradient by mohlo být zajímavé mít více sukcesních stádií (například keřové stádium), ovšem větší výhoda je podle mého mínění mít u každého stádia opakování a vyhnoutí se tak pseudo-replikaci. Předchozí studie z nížinného lesa na PNG nebyly replikované přes více ploch a omezeny na primární a sekundární mladý les (Klimes et al., 2012; Klimes et al., 2015). Nicméně, zcela stejná metodika sběru dat a podobně velká plocha lesa jako v této práci umožňuje data porovnat i mezi horským lesem (tato práce) a nížinou (citace z výše), a to do větší míry, než by bylo jinak možné. Takto jsem získal dostatečně robustní výsledky pro zhodnocení struktury a dynamiky společenstev stromových mravenců podél sukcesního gradientu v horském lese. Navíc druhová bohatost stromových mravenců nebyla v mém výzkumu průkazně odlišná mezi stádii středně starého a mladého lesa. Díky tomu je možné porovnávat mé výsledky i se studiemi, které porovnávaly pouze primární a sekundární les (Schulz and Wagner, 2002; Schonberg et al., 2004; Klimes et al., 2012; Klimes et al., 2015). I přestože si jako autor uvědomuji některé nedostatky zvoleného designu výzkumu (menší počet replikovaných ploch v mladém lese), tak tím tento dataset neztrácí na své jedinečnosti.

## 5.1 Změny diversity mravenců podél sukcesního gradientu v horském lese Nové Guineje

Diversita (množství) druhů stromových mravenců nalezených v horském lese byla mnohem menší než ve výzkumu nížinného lesa. Klimes et al. (2015) našel na ploše 0,64 ha 126 druhů stromových mravenců, zatímco v mém výzkumu bylo nalezeno pouze 24 druhů, navzdory tomu, že celková plocha byla o něco vyšší (0,9 ha) a jednotlivá stadia sukcese replikována (Tabulka III). Tento výrazný pokles není překvapivý, jelikož ačkoliv se vztah diversity druhů s nadmořskou výškou může lišit mezi geografickými oblastmi a taxonomickými skupinami živočichů, směrem do hor diversity mravenců i jejich fylogenetická diversity zpravidla velmi výrazně klesá (Majer et al., 2001; Machac et al., 2011). Ačkoliv diversity klesala, poměrně velké množství stromů bylo stále překvapivě okupováno mravenci (cca 50 %, v nížině ale 95 % (Klimes et al., 2012)) a vzhledem k větší denzitě stromů v sekundárním mladém lese nebyl celkový počet nálezů mravenců na stromech o tolik příliš nižší. Toto zjištění je poměrně překvapivé, protože pozorování na návadách před samotným kácením naznačovalo mnohem menší hojnost mravenců ve studovaném ekosystému (Klimes P. and Novotny V. nepublikováno).

Nadmořská výška může tedy hrát zásadní vliv na druhovou bohatost. Jedna z mála prací, která se zabývá stromovými mravenci v tropickém pásu v podobné nadmořské výšce, je práce z Kostariky. Schonberg et al. (2004) v ní popisuje změny druhové bohatosti ve třech sukcesních stádiích: pastva, mladý les, starý les. Výzkum byl proveden jen na 14 stromech, ale výsledky ukázaly, že starý les a pastva mohou mít stejný počet druhů (20) oproti mladému lesu, kde byl značný pokles (9 druhů). Ačkoliv se jedná o výzkum z jiné geografické oblasti provedený na velmi malém vzorku, přesto ukazuje, stejně jako v mé práci, že společenstva mravenců v horách jsou mnohem chudší než v teplých nížinných lesích a mladý les hostí menší počet druhů.

Druhová bohatost na plochu (gama diversita) se v mém výzkumu lišila podle očekávání v různých fázích lesa. Nejvyšší byla ve starém lese, podobně jako ve studiích v podobné geografické oblasti (Floren and Linsenmair, 2005; Klimes et al., 2012), nicméně rozdíl mezi mladým a starším sekundárním lesem nebyl shledán průkazný. Oproti studiím z nížiny byly rovněž i rozdíly mezi sekundárními lesy a starým (primárním) lesem poměrně malé, i když statisticky průkazné.

Klimes et al. (2015) našel v nížinném primárním lese 102 druhů stromových mravenců a 50 druhů mravenců v lese sekundárním. Tady je zřejmé snížení množství druhů, i když mnohem markantnější než v mé práci, bez bližšího rozdělování sekundárních fází sukcese. Floren et al. (2001) ve svém výzkumu stromových mravenců v sukcesním gradientu (5, 15, 40 let a primární les) také ukázal, že gama diversita stoupala lineárně se stářím lesa. Celkově ve své práci identifikoval 273 druhů stromových mravenců, z toho 195 druhů (71,4 %) bylo v primárním lese a 78 druhů (28,6 %) bylo nalezeno exkluzivně v některém ze sekundárních lesů. Množství druhů ale stoupalo striktně lineárně (34, 67, 116 a 195 druhů stromových mravenců, viz Tabulka-příloha 2). Gama diversita v mém výzkumu oproti těmto výsledkům z nížin příliš nestoupala, a navíc nikoliv lineárně, jak jsem očekával. O něco nižší druhová bohatost středně starého lesa by v této práci mohla být vysvětlena menší denzitou stromů v tomto stádiu. Gove et al. (2009) ve svém výzkumu ukázal, že izolované stromy (les s malou denzitou kmenů) jsou okupovány menším množstvím druhů než shluky stromů (hustý les). Nicméně, tento fakt nebyl v mé práci prokázán, jelikož diversita mravenců přepočítána na jeden strom v mé práci lineárně stoupala dle očekávání (viz níže). Dalším faktorem, který by mohl vysvětlit pozorované rozdíly je menší propojení korun stromů u středně starého lesa, které nedovoluje druhům mravenců tolik cestovat ze stromu na strom, což doložil Klimes et al. (2015) při porovnávání druhové bohatosti primárního a sekundárního lesa v nížině. Tato teorie by mohla lépe vysvětlit pozorované rozdíly, jelikož druhová podobnost mezi stromy byla v mé práci rovněž překvapivě výrazně vyšší v rámci středně starého lesa, nežli v ostatních stádiích.

Rizali et al. (2013) poukázal, že i když má sukcese vliv na druhovou bohatost stromových mravenců, tak další faktory jako je prostorové rozmístění lesa mohou hrát také zásadní vliv. Pozoroval dva různé sukcesní gradienty tropického lesa v národním parku Lore Lindu v Indonésii, vzdálené od sebe asi 20 km. Zatímco v jednom sukcesním gradientu druhová bohatost rostla, ve druhém klesala. Hlavním faktorem, který tento rozdíl mohl způsobit, se jeví vzdálenost zkoumaných ploch od nenarušeného lesa. Tento faktor jsem ale v práci nevyhodnocoval a pravděpodobně nemohl mít v mé práci výrazný vliv, jelikož plochy byly velmi blízko sebe (viz Obrázek-příloha 1).

Alfa diversita stromových mravenců (počet druhů na jeden strom) v mém výzkumu ukázala lineární vzestup podél sukcesního gradientu lesa. Množství druhů mravenců na jeden strom se tedy lišilo v různých sukcesních stádiích, i když ve středně starém lese a mladém lese nevyšel rozdíl průkazně. Změny alfa diversity v sukcesním gradientu v nížinném lese ukázali Floren and Linsenmair (2005) a podobně jako v mém výzkumu měly jejich hodnoty zvyšující se trend v závislosti na stáří lesa, i přestože celková diversita mravenců tam byla mnohem vyšší. Množství druhů mravenců na jednotlivý strom nicméně tito autoři uvádí pouze jako medián v obrázcích: ~12 druhů na strom v 5ti letém lese, ~20 v 15ti letém lese ~28 v 40ti letém lese a ~35 druhů v primárním lese (viz Tabulka-příloha 2). Alfa diversita tedy stoupala lineárně dle očekávání, a to i přestože Klimes et al. (2012) ve výzkumu ukázal, že v nížinném lese na PNG se alfa diversita mezi primárním a sekundárním lesem téměř neliší ( $3,8 \pm 0,1$  druhů mravenců na strom v primárním lese a  $3,3 \pm 0,1$  v sekundárním lese, viz Tabulka-příloha 2).

Výsledky akumulačních křivek ukazují, že množství druhů v starém lese se akumuluje mnohem rychleji s počtem vzorků (stromů) již u jejich malého množství, a středně starý a mladý les se liší sklonem zvyšování počtu druhů mravenců hlavně na začátku křivky (menšího množství stromů). To je v rozporu s očekáváním, protože v nížinném lese Klimes et al. (2012) ukázali, že křivky primárního a sekundárního lesa má podobný sklon, ale primární les dosahuje vyšších hodnot množství druhů i stromů. Floren and Linsenmair (2001) studovali, jak se akumulační křivky mění v celém sukcesním gradientu. Ukázali ale také jiný výsledek a to, že křivky mají ve všech stádiích stejný sklon a mění se pouze počet druhů. Výzkum byl ovšem proveden na malém vzorku stromů (87) a není tedy příliš porovnatelný. Schonberg et al. (2004), který také pracoval s malým počtem stromů (14), naznačil, že sekundární les se může lišit nejen množstvím druhů ale i sklonem akumulační křivky podobně jaké v mé studii. Kromě těchto rozdílů, ale akumulační křivky v mé práci potvrdily očekávání nárůstu druhové diversity s přibývajícím stářím lesa, podobně jako v ostatních studiích. Středně starý les však ukázal odlišný sklon stoupání, způsobený zřejmě větší podobností druhů mezi stromy (viz kapitola 4.6).

Role struktury stromů (velikosti a denzity) se zdá v horském lese větší, jelikož oproti nížině přece jen počet druhů na stromě roste více a silněji v průběhu sukcese a zvětšování se stromů. To se ukázalo, jak ve výsledcích korelace diversity s DBH, tak i v gradientu denzity druhů na plochu a jednotlivé stromy se stářím lesa. Vztah alfa diversity s DBH stromů podle sukcesního stádia se v nížinném lese totiž vůbec nelišil (Klimes et al., 2012). To je v rozporu s mými výsledky, kde se sklon přímky starého lesa průkazně odlišuje a počet druhů mravenců na jednom stromě stoupá rychleji s přibývajícím DBH stromů oproti ostatním fázím lesa. Počet druhů mravenců na stromě je tedy korelovaný s DBH, ale tento vztah není nezávislý v horském lese na sukcesním stádiu. Tento jev by mohl být způsoben větší diversitou hnízdních míst ve starém lese (viz kapitola 4.8). Nicméně, navzdory průkazným výsledkům nebyly změny dramatické vzhledem k celkově nízkým hodnotám (např. 1,5 druhu na strom versus 0,8 druhu v průměru v sukcesním gradientu).

Předpokládaný výsledek podobnosti druhů stromových mravenců mezi stromy horského tropického lesa byl takový, že se podobnost druhů mezi stromy bude snižovat podél sukcesního gradientu, tedy s rostoucím stářím lesa (Klimes, 2011; Klimes et al., 2012; Klimes et al., 2015). V mém výzkumu se ale ukázal zajímavý fakt, že největší druhová podobnost mezi stromy se nacházela ve středně starém lese, který měl nejnižší počet druhů (Obrázek 1), nejmenší počet stromů na hektar (Tabulka II) a obsahoval pouze 2 unikátní druhy (Tabulka příloha 1, Obrázek 8). Na opak mladý les i starý les měly mnohem nižší a navzájem velmi podobnou hodnotu podobnosti (vyšší úroveň beta diversity). Tedy přesně opačný výsledek proti předpokladu nejvyšších hodnot podobnosti pro mladý les. Vysokou podobnost druhů ve středně starém lese objevil i Floren et al. (2001), který si tento jev vysvětluje poklesem struktury (heterogenity) stromů, možná částečně ovlivněnou druhovým složením stromů. V mé práci by se podobný výsledek také dal vysvětlit strukturou lesa. Ve středně starém lese rostly již velké stromy jako v lese starém (Tabulka II), ale chyběla zde ještě propojenost korun většími liánami a tím i komunikací mezi mravenci. Mladý les sice velké liány ještě neměl, ale byl velmi hustý s velkou denzitou stromů, kde se stromy navzájem dotýkaly. Ve starém lese již toto spojení tedy funguje, druhy mohou být více teritoriální a nedovolovat novým vstoupit do jejich teritoria (Dejean et al., 2007). U mladého lesa by mohlo zase jít o ještě mladý ekosystém s mladými hnízdy druhů z okolí, kde ještě nemuselo dojít ke snížení celkové diversity vlivem teritoriality a dominance (trade off mezi dominancí a dostupností hnízdních míst). Tyto faktory by byly potřeba ověřit na experimentálním pozorování v budoucnu a/nebo prostorovými analýzami ze získaných dat.

## 5.2 Vliv sukcese lesa na druhovou kompozici stromových mravenců a jejich hnízdní habitaty

Neves et al. (2010) ukázal, že v některých případech může být gama diversita stromových mravenců stejná ve všech fázích sukcese, zásadně se ale liší druhová kompozice. V mém výzkumu se ukázalo, že 13 z 24 druhů bylo nalezeno ve všech stádiích sukcese, z toho 12 druhů patří mezi nejčastěji nalezené (viz Tabulka-příloha 1). Změna druhové kompozice tedy nebyla patrná, protože dominantní druhy byly přítomny všude. Podobné výsledky přinesl i Schonberg et al. (2004) ve studii horských stromových mravenců, který ukázal, že v jeho výzkumu byly všechny druhy ze sekundárního lesa obsaženy i v lese primárním. Floren et al. (2001) ovšem v jeho výzkumu narazil na úplně opačné výsledky v nížinném lese na Borneu, kde pouze 5 % všech druhů se nacházelo ve všech sukcesních stádiích. Podobně pak našli velké rozdíly v kompozici dominantních druhů v nížinách i Schulz and Wagner (2002) v Africe a Klimes et al. (2012) na PNG. Ten našel dokonce pouze jeden druh mravence rodu *Crematogaster* podobně hojný v primárním a sekundárním lese, sekundární les navíc hostil z hlediska kompozice zcela jiné společenstvo, kde 50% překryv s primárním lesem byl způsoben druhy, které tvořily jen nepatrný podíl abundance sekundárního lesa.

Sukcese tedy má v horském lese na druhovou kompozici stromových mravenců malý vliv (Obrázek 7, Obrázek 11 a Tabulka VI) oproti nížinnému lesu, kde sukcesní stádium mělo zásadní vliv na druhovou kompozici a různé druhy preferovaly různá stadia (Floren and Linsenmair, 2001; Schulz and Wagner, 2002; Wilkie et al., 2010; Klimes et al., 2012). Zejména při pohledu na výsledek CCA analýzy sukcesní stádium, jako proměnná, nevysvětlilo výrazný podíl druhové variability stromových mravenců (kapitola 4.9, Obrázek 11) a většina variability vysvětlená pomocí sukcesních stádií byla silně ovlivněna vzácnými druhy (Obrázek 11, Tabulka-příloha 1). Přestože byly ze souboru vyřazeny druhy s počtem nálezů menší než 3, efektivně vysvětlená variabilita byla přesto velmi nízká. Jako proměnná vysvětlující druhové složení tak nebylo sukcesní stádium dostatečné oproti výzkumu v nížinném lese, i když i v mé práci bylo signifikantní (Klimes et al., 2012).

Ačkoli se druhová skladba mravenců neměnila skoro vůbec, struktura lesa (druhová kompozice, velikost, denzita stromů (Tabulka II, Obrázek-příloha 2, Obrázek-příloha 3, Obrázek-příloha 4, Obrázek-příloha 5)) i jejich nabídka různých hnízdních mikrohabitátů, alespoň částečně ano (Obrázek 10). Specificita druhů v horském lese na určitý strom je ale vysoce nepravděpodobná, i když jsem ji nemohl v této práci ještě přímo testovat. Určitá fakta však tuto myšlenku potvrzují, například myrmekofytické druhy jako *Anonychomyrma* a *Podomyrma* (hnízdící převážně v živých větvích) hnízdily v mnoha druzích stromů a myrmekofytycký epifyt *Hydnophytum* byl také okupován různými druhy, stejně jako v nížině (Klimes, 2011). Tudíž je výrazná role specifických vztahů mezi druhy mravenců a druhy stromů v mém výzkumu a na PNG obecně vysoce nepravděpodobná.

Při porovnání druhové skladby arboreálních mravenců horského lesa s mravenci nížinného lesa, lze vidět kromě obecného poklesu druhové bohatosti i posun v kompozici na úrovni podčeledí. V horském lese je znatelný úbytek druhů podčeledi *Formicinae* proti nárůstu množství podčeledi *Ponerinae* (Tabulka-příloha 1) oproti nížinnému lesu (Klimes et al., 2015). To může být způsobeno několika různými efekty. Machac et al. (2011) ve svém výzkumu ukázal, jak se zvyšující se nadmořskou u mravenců klesá míra fylogenetické disperze a společenstva jsou méně strukturována intradruhovou kompeticí. To znamená, že společenstva žijící ve vyšších nadmořských výškách jsou si více příbuzná, protože struktura je již odfiltrována nízkými teplotami. Peters et al. (2014) ve svém výzkumu zase ukázal vztah potravní preference mravenců a nadmořské výšky. Ukázal, že s přibývajícím nadmořskou výškou klesá celkový počet druhů, ale roste poměr generalistů proti specialistům z hlediska potravní ekologie. To vše naznačuje, že horské lesy obývá druhově chudší společenstvo mravenců, aklimatizované na nižší teploty s méně specializovaným vztahem na stádium lesa a potažmo potravu. Dalším faktorem může být množství invazivních druhů, protože tyto druhy často mohou zásadně měnit druhovou kompozici lesa, a to zejména narušeného lesa, kde může jít až o polovinu všech nalezených jedinců (Klimes et al., 2015). Nejsem si jistý, jestli nějaký z našich druhů není invazivní, ale pravděpodobné není, protože se jedná o vědu často o zcela nové druhy a společenství.



Výsledky mé práce navíc ukazují, že hnízdní habitaty se v průběhu sukcese mění rovněž velmi málo, což je v rozporu s předpokládaným výsledkem ze studie z nížinného lesa, kde se hnízdní habitaty výrazně měnily mezi sekundárním lesem a primárním lesem. Klimes (2011) ukázal, že v primárním nížinném lese dominovala hnízda na listech stromů, pod kořeny epifytů a v živých dutých větvích, ale v sekundárním lese dominovala hnízda v mrtvých větvičkách (větvích) a v liáně. Nárůst množství hnízd v mrtvých částech stromů byl v této práci taky zaznamenatelný, ale nejednalo se o dominantní typ hnízda. V mé práci byly silně dominující typy hnízd pod kořeny epifytů a v živých dutých větvičkách (a větvích), a to ve všech stádiích sukcese. Nejenže se dominantní typy hnízd v mém výzkumu neměnily v sukcesním stádiu, ale druhy využívající je, byly stejné ve všech stářích lesa (viz kapitola 4.7). Výsledky CCA analýzy hnízdních míst ukázaly, že kartonové hnízdo vysvětluje nejvíce variability při testu podmínek ovlivňující variabilitu hnízd (Obrázek 12, Tabulka VI). Sukcesní stádium vysvětlilo pouze 1,3 % variability a v ordinačním diagramu analýzy CCA byly hladiny Starý les a Mladý les umístěny velmi blízko sebe. To vše ukazuje, že sukcesní stádium nemá v horském lese na druhovou diversitu hnízd ani hnízdních typů velký vliv. Druhová diversita a kompozice musí být tedy ovlivněna jinými faktory, jako je právě složení mikrohabitátů, parametrů hnízd a struktury (velikosti) stromů. Ty se mění a ovlivňují to, kolik a kde mravenců hnízdí. Poměrně překvapivě ji ale ovlivňují stejně ve všech stádiích lesa (vysvětlí mnohem více variability než vlastní sukcese a to až 15x více). Tyto výsledky ukazují nečekaně velikou homogenitu a stabilitu mravenčích společenstev, a rovněž jejich malou specificitu na určité stádium lesa v horském lese, a jsou tak v kontrastu s nížinou, kde různá společenstva obsazovala různé fáze lesa (Klimes, 2011). Navíc přestože jsem našel větší změny mikrohabitátů v průběhu sukcese, než změny vlastní kompozice druhů, nebyly tyto změny příliš výrazné ve srovnání s nížinou, kde se hnízdní mikrohabitaty a kompozice druhů je využívající měnily mnohem výrazněji v průběhu v různých fázích tropického lesa. Bohužel srovnání s více podobnými studii není možné, jelikož pouze tato práce a práce Klimes (2011) získala podrobná data o hnízdních typech a habitátů z tropického lesa. I když srovnatelná data z druhově chudých plantáží a savan také ukázala velmi významný vliv hnízdních habitátů na arboreální mravence (Philpott and Foster, 2005; Powell et al., 2011).

### 5.3 Shrnutí rozdílů v mravencích společenstvech mezi horským a nížinným tropickým lesem

Horský tropický les byl okupován mnohem méně bohatým společenstvem stromových mravenců než les nížinný (Klimes et al., 2012) s nelineárně stoupající celkovou (gama) diversitou v sukcesním gradientu. Alfa diversita mravenců stoupala podle stáří lesa podle očekávání (Floren et al., 2001). Vztah alfa diversity a DBH se ale ukázal odlišný v různých fázích sukcese lesa oproti výzkumu z nížinného lesa, kde byl tento vztah u všech stádií lesa stejný (Klimes et al., 2012). Nejzajímavější výsledek přinesla změna beta diversity (druhové podobnosti mravenců mezi stromy) v sukcesním gradientu, která ukázala, že nejvyšší míru podobnosti má v horách středně starý les a hodnota podobnosti se ve starém (primárním) a mladém lese (ranně sukcesním) překvapivě neliší. Jediný Floren et al. (2001) našel podobný výsledek, ale jedná se o číselně nespecifická data (grafická matice, Fig. 2), která autor nikterak nekomentuje, nicméně naznačují, že středně starý sekundární les (15 let) obsahuje větší míru podobnosti než všechny ostatní fáze možná i v nížině (obecně). Příčina tohoto jevu zatím není známa. Mohlo by se jednat o vliv propojení korun, protože velikost stromů ve starém a středně starém lese je podobná, ale liší se právě intenzitou propojení korun (přítomností velkých lián) a počtem podrostových pozdně sukcesních stromů (Chazdon, 2014).

Změna druhové kompozice v sukcesním gradientu je v horském lese velmi malá oproti nížině. V horském lese se ve všech fázích sukcese objevovaly dominantní druhy stejně hojně, zatímco v nížině byly různé typy lesa obsazeny jiným společenstvem stromových mravenců (Klimes et al., 2015). Podobný výsledek přinesl i výsledek změn obsazení mikrohabitatů, kde v nížinném lese byl velký rozdíl hnízdních typů v různých fázích lesa (Klimes, 2011), zatímco má práce ukázala, že sukcesní stádium nemá na výskyt hnízdních typů, ani na složení mravenců, kteří je obsazují, výrazný vliv. Zdá se tedy, že v horském lese nemá stáří lesa takový vliv na stromové mravence jako v nížině. Společenstvo mravenců ale může být ovlivňováno dalšími faktory, jako je disperze stromů, propletenost korun, druhy stromů a kompetice (teritorialita) mezi druhy mravenců.

## 6 Závěr

V mé diplomové práci jsem shrnul výsledky studia společenstva stromových mravenců v horském lese na Papui Nové Guineje v sukcesním gradientu (mladý, středně starý, starý les). Společenstvo horských mravenců se ukázalo, dle očekávání, poměrně druhově chudé (24 druhů). Gama diversity vyšla signifikantně nejvyšší ve starém lese, ale vzrůst počtu druhů na plochu nevyšel lineárně v sukcesním gradientu, rozdíly byly malé. Alfa diversity (počet druhů na jeden strom) rostla dle předpokladů lineárně s věkem lesa. Rovněž vztah alfa diversity s DBH stromů se v průběhu sukcese měnil. Podobnost druhů mravenců mezi stromy se ukázala být překvapivě nejvyšší ve středně starém lese, což může být vysvětleno rozdílnou strukturou tohoto stádia lesa (denzita stromů, druhové složení, menší propojení korun).

Druhová kompozice stromových mravenců se v průběhu sukcese v horském lese měnila jen velmi nepatrně, protože dominantní druhy se vyskytovaly ve všech fázích lesa. Sukcesní gradient se tedy ukázal jako velmi slabá proměnná při vysvětlování druhové kompozice horského lesa. Podobný výsledek přinesly i analýzy hnízdních habitatů, které se v průběhu sukcese měnily jen málo. Nicméně tyto a další proměnné charakterizující hnízda a jejich umístění měly velký vliv na mravenčí společenstva oproti samotné sukcesi (15 % versus 1,3 % vysvětlené variability).

Má práce tedy ukázala, že sukcese lesa má celkově malý vliv na strukturu a dynamiku společenstev stromových mravenců ve vyšší nadmořské výšce, pravděpodobně z důvodu větší specializace druhů na nižší teploty a zvyšující se počet generalistů. Největší vliv má struktura lesa (denzita a velikost stromů, propojenost korun), zejména na druhovou denzitu na stromech. Dále mohou hrát roli pravděpodobně další faktory, které jsem ve své práci přímo nezkoumal, jako je absence invazivních druhů, nebo změna potravní nabídky v horách. Z hlediska ochrany přírody a stromových mravenců jako indikátorů stavu lesa není v horských oblastech kácení menších částí lesa tedy zásadní, což je v kontrastu s výsledky z nížinných pralesů, kde jsou mravenci významným indikátorem sukcese. Zajímavé by bylo v budoucnu srovnání těchto výsledků i s dalšími živočichy ekologicky důležitými v horském lese (např. motýly, ptáky).

## 7 Citace

- Anderson, D. L., M. Sedgley, J. R. T. Short, and A. J. Allwood. 1982. Insect pollination of mango in northern Australia. *Crop and Pasture Science* 33: 541-548.
- Barlow, J. et al. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 18555-18560.
- Basset, Y., V. Novotny, S. E. Miller, and R. L. Kitching. 2003. *Arthropods of tropical forests - spatio - Temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge University Press.
- Belshaw, R., and B. Bolton. 1993. The Effect of Forest Disturbance on the Leaf-Litter Ant Fauna in Ghana. *Biodiversity and Conservation* 2: 656-666.
- Berry, N. J. et al. 2010. The high value of logged tropical forests: lessons from northern Borneo. *Biodiversity and Conservation* 19: 985-997.
- Bihn, J., G. Gebauer, and R. Brandl. 2010. Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology* 91: 782-792.
- Bihn, J. H., M. Verhaagh, M. Brändle, and R. Brandl. 2008. Do secondary forests act as refuges for old growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. *Biological Conservation* 141: 733-743.
- Bobrowiec, P. E. D., and R. Gribel. 2010. Effects of different secondary vegetation types on bat community composition in Central Amazonia, Brazil. *Animal Conservation* 13: 204-216.
- Bolton, B., A. G., W. P. S., and N. P. 2007. *Bolton's Catalogue of the Ants of the World*, ed. 2. Harvard University Press.
- Boucher, D. H., J. H. Vandermeer, M. A. Mallona, N. Zamora, and I. Perfecto. 1994. Resistance and resilience in a directly regenerating rain-forest - Nicaraguan trees of the Vochysiaceae after hurricane-joan. *Forest Ecology and Management* 68: 127-136.
- Breton, J. L. E., J. Chazeau, and H. Jourdan. 2003. Immediate impacts of invasion by *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera : Formicidae) on native litter ant fauna in a New Caledonian rainforest. *Austral Ecology* 28: 204-209.
- Bronstein, J. L. 1998. The contribution of ant plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica* 30: 150-161.
- Bronstein, J. L., R. Alarcon, and M. Geber. 2006. The evolution of plant-insect mutualisms. *New Phytologist* 172: 412-428.
- Brouat, C., N. Garcia, C. Andary, and D. McKey. 2001. Plant lock and ant key: pairwise coevolution of an exclusion filter in an ant-plant mutualism. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* 268: 2131-2141.
- Brühl, C., and T. Eltz. 2009. Fuelling the biodiversity crisis: species loss of ground-dwelling forest ants in oil palm plantations in Sabah, Malaysia (Borneo). *Biodiversity and Conservation* 19: 519-529.
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *International Botanical Congress* 15: 40-&.
- Budowski, G. 1970. The distinction between old secondary and climax species in tropical Central American lowlands. *Tropical Ecology* 11: 44-48+ 41 tab.

- Burghouts, T., G. Ernsting, G. Korthals, and T. D. Vries. 1992. Litterfall, Leaf Litter Decomposition and Litter Invertebrates in Primary and Selectively Logged Dipterocarp Forest in Sabah, Malaysia. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 335: 407-416.
- Capers, R. S., R. L. Chazdon, A. R. Brenes, and B. V. Alvarado. 2005. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. *Journal of Ecology* 93: 1071-1084.
- Cayuela, L., D. J. Golicher, J. M. R. Benayas, M. González-Espinosa, and N. Ramírez-Marcial. 2006. Fragmentation, disturbance and tree diversity conservation in tropical montane forests. *Journal of Applied Ecology* 43: 1172-1181.
- Clark, D. B. 1996. Abolishing virginity. *Journal of Tropical Ecology* 12: 735-739.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, Version 9.
- Dejean, A., B. Corbara, J. Orivel, and M. Leponce. 2007. Rainforest Canopy Ants : The Implications of Territoriality and Predatory Behavior. *Functional Ecosystems and Communities* 1: 105-120.
- Dejean, A., C. Djiéto-Lordon, R. Céréghino, and M. Leponce. 2008. Ontogenetic succession and the ant mosaic: An empirical approach using pioneer trees. *Basic and Applied Ecology* 9: 316-323.
- Dejean, A. et al. 2010. Spatial distribution of dominant arboreal ants in a malagasy coastal rainforest: gaps and presence of an invasive species. *PloS One* 5: e9319-e9319.
- Delabie, J. H. C. et al. 2007. Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic Forest fauna of southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 16: 2359-2384.
- DeWalt, S. J., S. K. Maliakal, and J. S. Denslow. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management* 182: 139-151.
- Dunn, R. R. 2004. Managing the tropical landscape: A comparison of the effects of logging and forest conversion to agriculture on ants, birds, and lepidoptera. *Forest Ecology and Management* 191: 215-224.
- Eltz, T., K. E. Linsenmair, and C. A. Bruhl. 2003. Size does matter – effects of tropical rainforest fragmentation on the leaf litter ant community in Sabah , Malaysia. *Biodiversity and Conservation* 12: 1371-1389.
- Ewel, J. 1980. Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotropica*: 2-7.
- Fayle, T. M. et al. 2012. Public goods, public services and by-product mutualism in an ant-fern symbiosis. *Oikos* 121: 1279-1286.
- Fayle, T. M. et al. 2010. Oil palm expansion into rain forest greatly reduces ant biodiversity in canopy, epiphytes and leaf-litter. *Basic and Applied Ecology* 11: 337-345.
- Feldhaar, H., B. Fiala, R. B. Hashim, and U. Maschwitz. 2003. Patterns of the *Crematogaster-Macaranga* association: The ant partner makes the difference. *Insectes Sociaux* 50: 9-19.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: The first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 119-124.
- Fittkau, E. J., and H. Klinge. 1973. On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5 2-14.

- Floren, A., A. Freking, M. Biehl, and K. E. Linsenmair. 2001. Anthropogenic Disturbance Changes the Structure of Arboreal Tropical ant Communities. *Ecography* 24: 547-554.
- Floren, A., and K. E. Linsenmair. 1997. Diversity and recolonization dynamics of selected arthropod groups on different tree species in a lowland rainforest in Sabah, with special reference to Formicidae Canopy arthropods. p 344-381. Chapman & Hall.
- Floren, A., and K. E. Linsenmair. 2001. The Influence of Anthropogenic Disturbances on the Structure of Arboreal Arthropod Communities. *Plant Ecology* 153: 153-167.
- Floren, A., and K. E. Linsenmair. 2005. The Importance of Primary Tropical Rain Forest For Species Diversity: An Investigation Using Arboreal Ants as an example. *Ecosystems* 8: 559-567.
- Floren, A., W. Wetzel, and M. Staab. 2014. The contribution of canopy species to overall ant diversity (Hymenoptera: Formicidae) in temperate and tropical ecosystems. *Myrmecological News* 19: 65-74.
- Foody, G. M., and P. J. Curran. 1994. Estimation of tropical forest extent and regenerative stage using remotely sensed data. *Journal of Biogeography* 21: 223-244.
- Gibb, H., and T. Johansson. 2010. Forest Succession and Harvesting of Hemipteran Honeydew by Boreal Ants. *Annales Zoologici Fennici* 47: 99-110.
- Gilbert, L. E., M. E. Soule, and B. A. Wilcox. 1980. Food web organization and conservation of neotropical diversity. *Conservation biology*: 11-33.
- Gómez-Pompa, A., and C. Vázquez-Yanes. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. Compañía Editorial Continental.
- Gove, A. D., J. D. Majer, and V. Rico-Gray. 2009. Ant assemblages in isolated trees are more sensitive to species loss and replacement than their woodland counterparts. *Basic and Applied Ecology* 10: 187-195.
- Hamer, K. C., J. K. Hill, L. A. Lace, and A. M. Langan. 1997. Ecological and biogeographical effects of forest disturbance on tropical butterflies of Sumba, Indonesia. *Journal of Biogeography* 24: 67-75.
- Hammond, P. M. 1992. Species inventory Global biodiversity. p 17-39. Springer Netherlands.
- Heil, M., and D. McKey. 2003. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 425-453.
- Hoelldobler, B., and E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press
- Horn, H. S. 1974. The Ecology of Secondary Succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 25-37.
- Chamberlain, S. A., and J. N. Holland. 2009. Quantitative synthesis of context dependency in ant-plant protection mutualisms. *Ecology* 90: 2384-2392.
- Chazdon, R. L. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science (New York, N.Y.)* 320: 1458-1460.
- Chazdon, R. L. 2014. *Second Growth*. The University of Chicago Press.
- Chazdon, R. L., A. R. Brenes, and B. V. Alvarado. 2005. Effects of climate and stand age on annual tree dynamics in tropical second-growth rain forests. *Ecology* 86: 2252-2252.
- Janda, M., and M. Konecna. 2011. Canopy assemblages of ants in a New Guinea rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 27: 83-91.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: 249-&.

- Klimes, P. 2011. Diversity and ecology of arboreal ant communities in a tropical lowland forest. Ph.D. Thesis, in English, University of South Bohemia in České Budějovice, Faculty of Science, České Budějovice, Czech Republic.
- Klimes, P., P. Fibich, C. Idigel, and M. Rimandai. 2015. Disentangling the Diversity of Arboreal Ant Communities in Tropical Forest Trees. *PloS One* 10.
- Klimes, P. et al. 2012. Why are there more arboreal ant species in primary than in secondary tropical forests? *The Journal of Animal Ecology* 81: 1103-1112.
- LaFrankie, J. V. et al. 2006. Contrasting structure and composition of the understory in species-rich tropical rain forests. *Ecology* 87: 2298-2305.
- Lawton, J. H. et al. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature (London)* 391: 72-76.
- Letcher, S. G., and R. L. Chazdon. 2009. Rapid Recovery of Biomass, Species Richness, and Species Composition in a Forest Chronosequence in Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 41: 608-617.
- Lucas, R. M., M. Honzak, P. J. Curran, G. M. Foody, and D. T. Nguete. 2000. Characterizing tropical forest regeneration in Cameroon using NOAA AVHRR data. *Int. J. Remote Sens.* 21: 2831-2854.
- Lucky, A., E. M. Sarnat, and L. E. Alonso. 2011a. Survey of the ants of the Muller Range of Papua New Guinea. *RAP Bulletin of Biological Assessment* 60: 40-53.
- Lucky, A., E. M. Sarnat, and K. Sagata. 2011b. Survey of the ants of the Nakanai Mountains of East New Britain, Papua New Guinea. *RAP Bulletin of Biological Assessment* 60: 157-158.
- Luke, S. H., T. M. Fayle, P. Eggleton, E. C. Turner, and R. G. Davies. 2014. Functional structure of ant and termite assemblages in old growth forest, logged forest and oil palm plantation in Malaysian Borneo. *Biodiversity and Conservation* 23: 2817-2832.
- Mack, A. L. 1998. A Biological Assessment of the Lakekamu Basin, Papua New Guinea. *Rapid Assessment Program Working Papers*: 90-90.
- Machac, A., M. Janda, R. R. Dunn, and N. J. Sanders. 2011. Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. *Ecography* 34: 364-371.
- Majer, J. D., R. L. Kitching, B. E. Heterick, K. Hurley, and K. E. C. Brennan. 2001. North-south patterns within arboreal ant assemblages from rain forests in eastern Australia. *Biotropica* 33: 643-661.
- Martin, P. H., R. E. Sherman, and T. J. Fahey. 2004. Forty years of tropical forest recovery from agriculture: Structure and floristics of secondary and old-growth riparian forests in the Dominican Republic. *Biotropica* 36: 297-317.
- McAlpine, J. R., G. Keig, and R. Falls. 1983. *Climate of Papua New Guinea*. CSIRO.
- Mittermeier, R. A. et al. 2003. Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 10309-10313.
- Neves, F. S. et al. 2010. Diversity of arboreal ants in a Brazilian tropical dry forest: Effects of seasonality and successional stage. *Sociobiology* 56: 177-194.
- NGBRC. 2015. The New Guinea Binatang Research Center. <https://www.entu.cas.cz/png/research-plant-herbivore-food-webs.htm>.
- Nichols, O. G., and F. M. Nichols. 2003. Long-term trends in faunal recolonization after bauxite mining in the Jarrah forest of Southwestern Australia. *Restoration Ecology* 11: 261-272.

- Oliveira, M. A., T. M. C. Delia Lucia, C. G. S. Marinho, J. H. C. Delabie, and E. R. Morato. 2009. Ant diversity in an area of the Amazon Forest in Acre, Brazil. *Sociobiology* 54: 243-267.
- Oliver, C. D., and B. C. Larson. 1990. *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill Pub. Co.
- Osorio-Perez, K. 2007. Changes in ant species richness and composition during plant secondary succession in Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 43: 244-253.
- Parrotta, J. A., and O. H. Knowles. 2001. Restoring tropical forests on lands mined for bauxite: Examples from the Brazilian Amazon. *Ecological Engineering* 17: 219-239.
- Peters, M. K., A. Mayr, J. Röder, N. J. Sanders, and I. Steffan-Dewenter. 2014. Variation in nutrient use in ant assemblages along an extensive elevational gradient on Mt Kilimanjaro. *Journal of Biogeography* 41: 2245-2255.
- Philpott, S. M., and P. F. Foster. 2005. Nest-site limitation in coffee agroecosystems: artificial nests maintain diversity of arboreal ants. *Ecological Applications* 15: 1478-1485.
- Poulsen, M., and C. R. Currie. 2006. Complexity of insect–fungal associations: exploring the influence of microorganisms on attine ant–fungus symbiosis. *Insect Symbiosis* 2: 57-77.
- Powell, S., A. N. Costa, C. T. Lopes, and H. L. Vasconcelos. 2011. Canopy connectivity and the availability of diverse nesting resources affect species coexistence in arboreal ants. *The Journal of Animal Ecology* 80: 352-360.
- Resende, J. J., P. E. C. Peixoto, E. N. Silva, J. H. C. Delabie, and G. M. M. Santos. 2013. Arboreal Ant Assemblages Respond Differently to Food Source and Vegetation Physiognomies: a Study in the Brazilian Atlantic Rain Forest. *Sociobiology* 60: 174-182.
- Ribas, C. R., J. H. Schoereder, M. Pic, and S. M. Soares. 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology* 28: 305-314.
- Rizali, A. et al. 2013. Long-term change of ant community structure in cacao agroforestry landscapes in Indonesia. *Insect Conservation and Diversity* 6: 328-338.
- Ruiz-Jaén, M. C., and T. M. Aide. 2005. Vegetation structure, species diversity, and ecosystem processes as measures of restoration success. *Forest Ecology and Management* 218: 159-173.
- Ryder Wilkie, K. T., A. L. Mertl, and J. F. a. Traniello. 2010. Species diversity and distribution patterns of the ants of Amazonian Ecuador. *PloS one* 5.
- Sáfián, S., G. Csontos, and D. Winkler. 2010. Butterfly community recovery in degraded rainforest habitats in the Upper Guinean Forest Zone (Kakum forest, Ghana). *Journal of Insect Conservation* 15: 351-359.
- Seastedt, T. R., and P. Cline. 1989. Microarthropods in decaying wood from temperate coniferous and deciduous forests. *Pedobiologia* 33: 2.
- Sheil, D. 2001. Long-term observations of rain forest succession, tree diversity and responses to disturbance. *Plant Ecology* 155: 183-199.
- Schonberg, L. A., J. T. Longino, N. M. Nadkarni, S. P. Yanoviak, and J. C. Gering. 2004. Arboreal Ant Species Richness in Primary Forest, Secondary Forest, and Pasture Habitats of a Tropical Montane Landscape. *Biotropica* 36: 402-409.
- Schulz, A., and T. Wagner. 2002. Influence of forest type and tree species on canopy ants (Hymenoptera: Formicidae) in Budongo Forest, Uganda. *Oecologia* 133: 224-232.



- Smilauer, P., and J. Leps. 2014. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5*. Cambridge university press.
- Sørensen, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. I kommission hos E. Munksgaard.
- Staab, M., A. Schuldt, T. Assmann, H. Bruelheide, and A. M. Klein. 2014. Ant community structure during forest succession in a subtropical forest in South-East China. *Acta Oecologica* 61: 32-40.
- StatSoft. 2011. STATISTICA (data analysis software system), Version 10. p [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- Stuntz, S., C. Linder, K. E. Linsenmair, U. Simon, and G. Zotz. 2003. Do non-myrmecophilic epiphytes influence community structure of arboreal ants ? *Basic and Applied Ecology* 4: 363-373.
- Styring, A. R., and K. Ickes. 2001. Woodpecker abundance in a logged (40 years ago) vs. unlogged lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 17: 261-268.
- Swartzendruber, J., B. M. Beehler, and J. B. Alcorn. 1993. *Papua New Guinea Conservation Needs Assessment*. Washington, D.C. : Biodiversity Support Program.
- Tanaka, H. O., S. Yamane, and T. Itioka. 2009. Within-tree distribution of nest sites and foraging areas of ants on canopy trees in a tropical rainforest in Borneo. *Population Ecology* 52: 147-157.
- Turner, E. C., and W. A. Foster. 2008. The impact of forest conversion to oil palm on arthropod abundance and biomass in Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 25: 23-23.
- Whitfield, T. J. S. et al. 2012. Predicting tropical insect herbivore abundance from host plant traits and phylogeny. *Ecology* 93.
- Wilkie, K. T. R., A. L. Mertl, and J. F. A. Traniello. 2009. Diversity of ground-dwelling ants (Hymenoptera: Formicidae) in primary and secondary forests in amazonian ecuador. *Myrmecological News* 12: 139-147.
- Wilkie, K. T. R., A. L. Mertl, and J. F. A. Traniello. 2010. Species diversity and distribution patterns of the ants of Amazonian Ecuador. *PloS One* 5: e13146.
- Wilson, E. O. 1959. Some ecological characteristics of ants in New Guinea rain forests. *Ecology* 40: 437-447.
- Wolff, A., and M. Debussche. 1999. Ants as Seed Dispersers in a Mediterranean Old-Field Succession. *Oikos* 84: 443-452.
- Woodcock, P. et al. 2011. The conservation value of South East Asia's highly degraded forests: evidence from leaf-litter ants. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.* 366: 3256-3264.

## 8 Přílohy

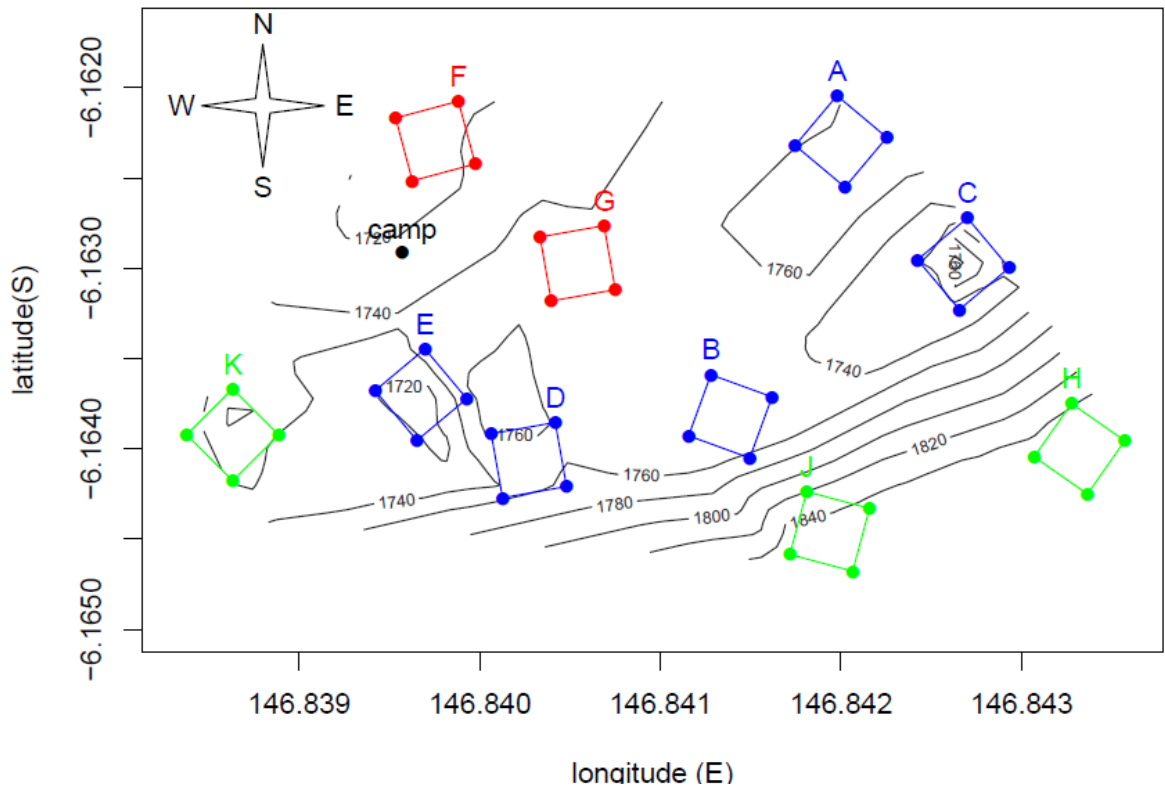
Tabulka-příloha 1: Druhy mravenců horského tropického deštného lesa na PNG.

<b>Kód</b>	<b>Druh</b>	<b>Podčeleď</b>	<b>Počet okupovaných stromů</b>	<b>Přítomen</b>		
				<i>Starý les</i>	<i>Středně starý les</i>	<i>Mladý les</i>
<b>ANON 003</b>	<i>Anonychomyrma sp. 003</i>	<i>Dolichoderinae</i>	59	x	x	x
<b>ANON 004</b>	<i>Anonychomyrma sp. 004 cf. minuta</i>	<i>Dolichoderinae</i>	115	x	x	x
<b>ANON 005</b>	<i>Anonychomyrma sp. 005</i>	<i>Dolichoderinae</i>	206	x	x	x
<b>CAMP 024</b>	<i>Camponotus sp.024 aff. aruensis</i>	<i>Formicinae</i>	10	x	x	x
<b>CARD 002</b>	<i>Cardiocondyla sp. 002</i>	<i>Myrmicinae</i>	2		x	x
<b>CARE 005</b>	<i>Carebara sp. 005</i>	<i>Myrmicinae</i>	1	x		
<b>HYPO 004</b>	<i>Hypoponera sp.4</i>	<i>Ponerinae</i>	16		x	x
<b>PARA 014</b>	<i>Paraparatrechina sp. 014</i>	<i>Formicinae</i>	3	x	x	
<b>PHEI 048</b>	<i>Pheidole sp. 048</i>	<i>Myrmicinae</i>	3		x	
<b>PHEI 049</b>	<i>Pheidole sp. 049</i>	<i>Myrmicinae</i>	1		x	
<b>PODO 005</b>	<i>Podomyrma keysseri Viehmeyer, 1914</i>	<i>Myrmicinae</i>	67	x	x	x

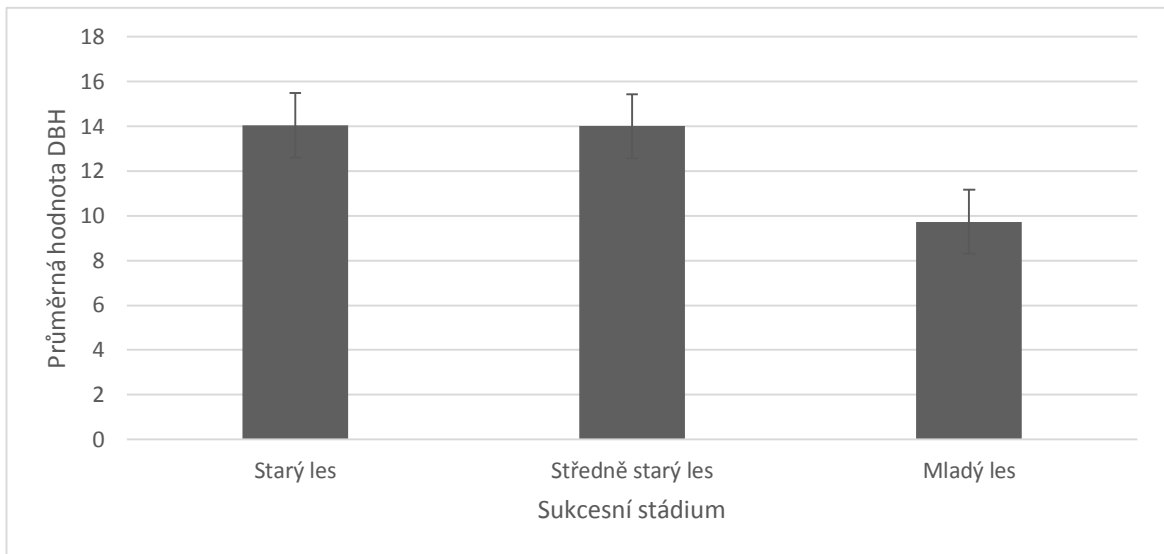
<b>POLY 026</b>	<i>Polyrhachis</i> ( <i>Cyrtomyrma</i> ) <i>mondoi</i> <i>donisthorpe, 1938</i>	<i>Formicinae</i>	252	x	x	x
<b>POLY 027</b>	<i>Polyrhachis</i> ( <i>Chariomyrma</i> ) <i>sp. 27 (sp.nov.)</i>	<i>Formicinae</i>	13		x	x
<b>PONE 001</b>	<i>Ponera sp. 001</i>	<i>Ponerinae</i>	140	x	x	x
<b>PONE 002</b>	<i>Ponera sp.002</i>	<i>Ponerinae</i>	52	x	x	x
<b>PONE 003</b>	<i>Ponera sp.003</i>	<i>Ponerinae</i>	35	x	x	x
<b>STRU 006</b>	<i>Strumigenys sp.</i> <i>006 cf. szalayi</i> Emery, 1897	<i>Myrmicinae</i>	10	x	x	
<b>STRU 007</b>	<i>Strumigenys tigris</i>	<i>Myrmicinae</i>	1	x		
<b>STRU 008</b>	<i>Strumigenys sp.</i> <i>008 cf. szalayi</i> Emery, 1897	<i>Myrmicinae</i>	2		x	
<b>TECH 007</b>	<i>Technomyrmex</i> <i>mixtus</i> Bolton, 2007	<i>Dolichoderinae</i>	158	x	x	x
<b>VOLL 002</b>	<i>Vollenhovia sp.</i> <i>002</i>	<i>Myrmicinae</i>	130	x	x	x
<b>VOLL 003</b>	<i>Vollenhovia sp.</i> <i>003</i>	<i>Myrmicinae</i>	75	x	x	x
<b>VOLL 004</b>	<i>Vollenhovia sp.</i> <i>004</i>	<i>Myrmicinae</i>	20	x	x	x
<b>VOLL 008</b>	<i>Vollenhovia sp.</i> <i>008</i>	<i>Myrmicinae</i>	3		x	x

Tabulka-příloha 2: Porovnání druhové bohatosti stromových mravenců v této práci a předchozích výzkumech. „~“ značí odhad z grafu (přesné údaje nepubl.).

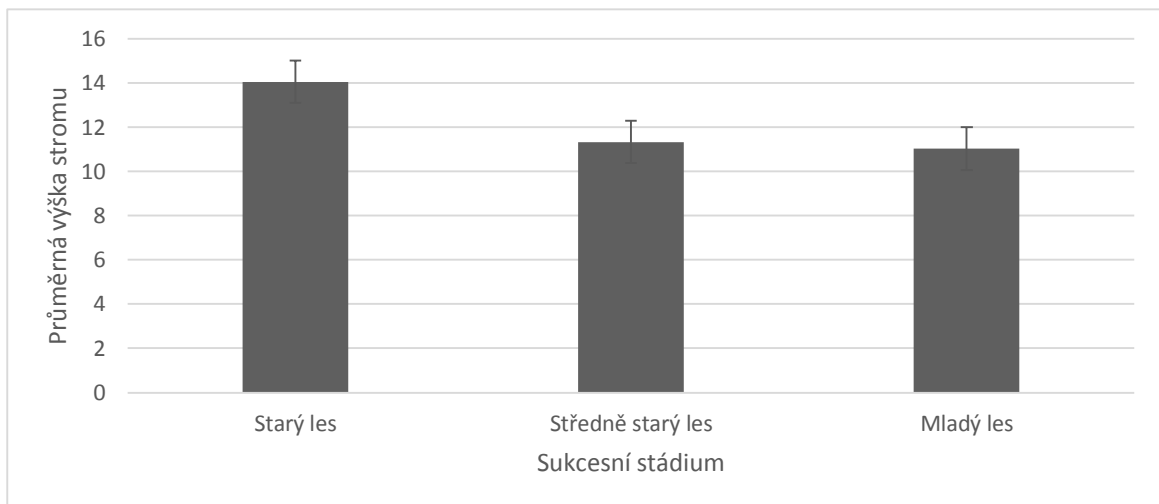
		<i>Stáří lesa (roky)</i>							
<i>Výzkum</i>	<i>Oblast</i>	<i>Celkový počet nalezených druhů stromových mravenců</i>				<i>Počet druhů mravenců na strom</i>			
		<i>&gt;13</i>	<i>20-30</i>	<i>&gt;50</i>		<i>&gt;13</i>	<i>20-30</i>	<i>&gt;50</i>	
<i>Mottl et al. (tato práce)</i>	<i>PNG</i>								
		17	17	22		0,8 ± 0,1	1 ± 0,1	1,5 ± 0,1	
<i>Klimes et al. (2015)</i>	<i>PNG</i>	<i>Sekundární les</i>	<i>Primární les</i>			<i>Sekundární les</i>	<i>Primární les</i>		
		50	102			3,3 ± 0,1	3,8 ± 0,1		
<i>Floren et al. (2001)</i>		5	15	40	>100	5	15	40	>100
<i>Floren and Linsenmair (2005)</i>	<i>Borneo</i>	34	67	116	195	~12	~20	~28	~35



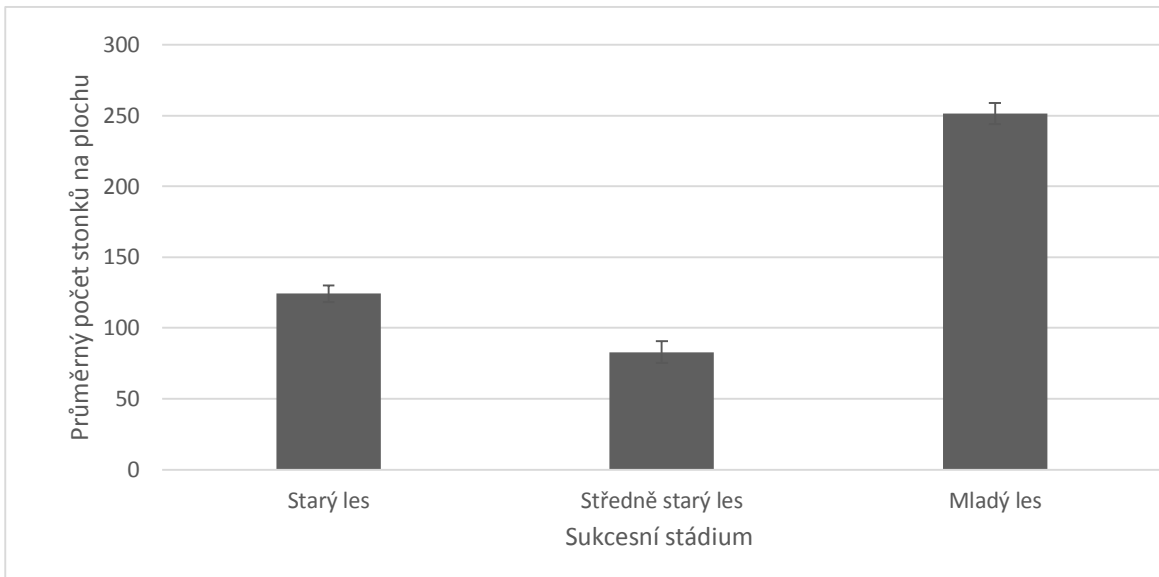
Obrázek-příloha 1: Mapa rozmístění výzkumných ploch v horském tropickém lese na PNG (0.2 ha, strana každé plochy = 45 m). Modře jsou označeny plochy starého lesa, zeleně plochy středně starého lesa a červeně plochy mladého lesa (viz Tabulka III). V této práci byly analyzovány náhodně vybrané poloviny těchto ploch (0.1 ha; kromě plochy E, která nebyla studována, viz metodika).



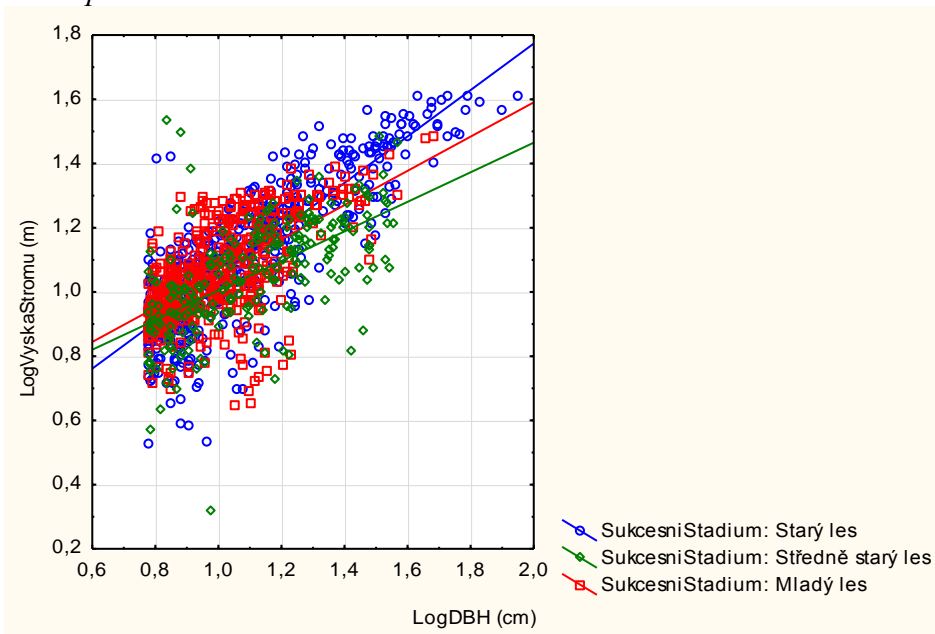
Obrázek-příloha 2: Graf průměrných DBH stromů v sukcesním gradientu horského tropického lesa na PNG.



Obrázek-příloha 3: Graf průměrné výšky stromů v sukcesním gradientu horského tropického lesa na PNG.



Obrázek-příloha 4: Průměrné počty stonků na plochu v sukcesním gradientu horského tropického lesa na PNG.



Obrázek-příloha 5: Závislost logaritmované výšky stromů na logaritmovaném průměru kmenů (logDBH) v sukcesním gradientu horského tropického lesa na PNG.



*Anonymomyrma* sp. 005



*Polyrhachis*  
(*Chariomyrma*) sp. 27



*Ponera* sp. 001



*Technomyrmex mixtus*  
Bolton, 2007



*Vollenhovia* sp. 002

Obrázek-příloha 6: Ukázka, pěti druhů stromových mravenců okupujících největší množství stromů v horském tropickém lese na PNG. Množství výskytů ostatních druhů viz Tabulka-příloha 1.