

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



**Návrh výzkumného projektu „Stavba hnízd mravenci
Lasius niger a její vliv na bioturbaci.“**

Bakalářská práce

Jiří Tůma

Školitel: Doc. Ing. Mgr. Jan Frouz, CSc.

České Budějovice 2012

Tůma J., 2012: Návrh výzkumného projektu „Stavba hnízd mravenci *Lasius niger* a její vliv na bioturbaci.“ [A research project ”Nest building activity of the ant *Lasius niger* and its influence on bioturbation.“ Bc. Thesis, in Czech.] 34 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

Ant bioturbation and nest building process cause many changes in soil properties and environment development. This project is trying to clarify which factors are important in choosing different materials by ants for nest construction and which properties influence this process.

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské 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.

České Budějovice, 23. 4. 2012.

Jiří Tůma

Poděkování

Rád bych vyjádřil vděk mému školiteli Janu Frouzovi, za podmínky pro vypracování této bakalářské práce. Za dialogickou formu, jíž mi sděloval své připomínky a za lidský přístup, kterého si při vytíženosti jeho osoby vážím. Druhé díky patří Veronice Jílkové pro její ochotu mi poradit a pomoci při mých začátcích v laboratoři.

Obsah:

1. Literární přehled.....	1
1.1 Úvod.....	1
1.2 Bioturbace obecně.....	1
1.3 Významné skupiny bioturbátorů.....	3
1.3.1 Žížaly.....	4
1.3.2 Termiti.....	6
1.3.3 Obratlovci.....	7
1.4 Mravenci, jako významná skupina bioturbátorů.....	8
1.4.1 Bioturbace mravenců.....	8
1.4.2 Mravenci jako ekoinženýři.....	8
1.5 Stavba hnízda.....	9
1.6 Specifika, hodnoty mravenčí bioturbace a její vliv na prostředí.....	12
1.6.1 Vliv bioturbace na obsah a koloběh živin.....	13
1.6.2 Vliv mravenců na vegetaci.....	15
1.6.3 Vliv bioturbace mravenců na vodní režim.....	16
1.7 Shrnutí.....	16
2. Cíle práce.....	17
3. Hypotézy.....	17
4. Metodika.....	18
4.1 Materiál.....	18
4.2 Design pokusu.....	19
4.3 Aktivity.....	20
4.4 Rozpočet projektu.....	22
4.5 Časový harmonogram práce.....	23
5. Závěr.....	23
6. Literatura.....	24
7. Příloha.....	34

Název projektu:

Návrh výzkumného projektu „Stavba hnízd mravenci *Lasius niger* a její vliv na bioturbaci.“

1. Literární přehled

1.1 Úvod

Bioturbace je proces přemístování a promíchávání půdních částic vlivem činností různých organismů - žížaly, mravenci, termiti a někteří obratlovci. Jejich podíl je zřejmý i v tvorbě nejsvrchnější části půdy vytvořené bioturbací - biomantlu. Mravence označujeme jako ekosystémové inženýry (Jones a kol. 1994) i proto, že představují celosvětově významnou skupinu bioturbujících organismů. Při stavění hnízd přenesou značné množství materiálu. V hnízdě pak zaznamenáváme jiné vlastnosti půdy, než mimo něj. Aktivity mravenců jsou přímo spojeny s jejich životem v hnízdě. Shromažďování potravy, péče o plod, či vztahy s jinými organismy se podílejí na ovlivnění vlastností půdy v hnízdě. Mravenci jsou sociální hmyz s různými vzorci chování, které je samo-organizované. Pokud se chceme dozvědět, co a jak ovlivňuje vzorce pro stavbu hnízda, musíme se podrobně zabývat jeho konstrukcí.

V současné době celosvětově ubývá úrodných půd, proto jsou jakékoli implikace pro ovlivnění tohoto stavu žádoucí. Zaměřuji se zde tedy na význam bioturbace mravenců pro vegetaci, vodní režim a obsah živin.

V projektové části pak pokusem zjistím, jaké faktory jsou důležité pro výběr materiálu na konstrukci hnízda, jaké podmínky ovlivňují hloubení podzemních prostor a jakých hodnot dosahuje bioturbace mravenců při znalosti nových poznatků v tomto oboru.

Informace, které tímto pokusem získám mohou být platným podkladem pro budoucí zemědělské aplikace, výzkum ekologie mravenců a fungování ekosystémů.

1.2 Bioturbace obecně

Bioturbací rozumíme proces přemístování, narušování struktury půdy a promíchávání půdních částic vlivem, hrabání, konzumace, stavění úkrytů a hnízd, či růstu rostlin a živočichů. Bioturbace vodních (zejména mořských) organismů a její vliv na koloběh živin je často zmiňována (Meysman a kol. 2010). V této práci se však věnuji suchozemským ekosystémům.

Již Darwin (1881) ve své poslední knize *On the Formation of Vegetable Mounds through the Action of Worms with Observations on their Habits*, vyzdvihuje význam bioturbační činnosti žížal pro promíchávání půdního profilu, tvorbu humusu a pedogenezi vůbec. Pozdější studie ukazují, že bioturbační je v půdě velmi důležitým a efektivním procesem, jehož se účastní mnoho skupin organismů. Jeho dopady se týkají biochemických, geologických, hydrologických a pedologických pochodů, ale i ekologických vztahů a problematiky archeologie. Právě díky tomuto významnému vlivu na prostředí řadíme dnes bioturbační procesy tzv. „ekosystémového inženýrství“ (Meysman a kol. 2006). Většina bioturbačních jsou typičtí alogenní ekosystémoví inženýři, což znamená, že svými životními projevy nepřímo ovlivňují ostatní druhy, např. vytváří nová stanoviště, zpřístupňují živiny, mění charakter prostředí. Na rozdíl od „klíčových druhů“, jejichž úloha zpravidla nepřekračuje rámec potravního řetězce (Jones a kol. 1994).

Koncept „biopláště“ = biomantlu („biomantle“ v anglické literatuře) je fenoménem objevující se v kontextu k holistickému pojetí pedogeneze a geologických pochodů. Jestliže půdu vnímáme jako rozhraní atmosféry, hydrosféry, pedosféry a biosféry, biomantl tvoří „pokožku“ tohoto rozhraní. Johnson (2003) jednoduše definuje biomantl jako: „Nejsvrchnější část půdy vytvořená převážně bioturbační.“ V reorganizaci a přemísťování půdních částic v rámci biomantlu hrají největší roli na jedné straně rostliny (zejména vývraty), živočichové (vliv mravenců na tvorbu biomantlu bude blíže popsán níže), houby, bakterie, prvoci a na straně druhé fyzikální procesy – mrazové pohyby, bobtnání jílu apod. (Johnson 2002).

Tvorba biomantlu podléhá sezonalitě daného regionu – v mírném pásmu bioturbační sílí spolu s oteplováním půdy. Zde je také tloušťka biomantlu 1-2m, avšak např. v tropickém a subtropickém pásmu je klima celoročně příznivé mnoha skupinám bioturbačních, je jich zde také relativně více a dostávají se do větších hloubek. Proto zde biomantl dosahuje tloušťky 5-6 i více metrů (Breeman a Buurman 2002). Biomantl je tvořen typicky dvěma vrstvami – spodní kamenitou s obecně hrubšími částicemi a svrchní – jemnozrnnou kde probíhá velice aktivní bioturbační proces (Peacock 2002; Johnson 2003).

K dalším významům bioturbační přispíváme – redistribuci organické hmoty a půdních koloidů, tvorbu biopórů, stimulace mikrobiální aktivity, míšení organických a anorganických částic, podpora zvětrávání, zvýšení infiltrace půdy vodou, zvýšení aerace, porušení vrchních horizontů půdy, zvýšení, či snížení odolnosti půdy vůči zasolení (Yair 1995; Lobry de Bruyn

1997; Meysman a kol. 2006; Wilkinson a kol. 2009) Přítomnost bioturbátorů (mravenci, žížaly) v daném prostředí může do jisté míry indikovat i kvalitu, či úrodnost půdy (Wilkinson a kol. 2009). Ale v některých případech také zvýšenou svahovou erozi zejména v sušších oblastech (Yair 1995; Heimsath a kol. 2002), která může být i mnohonásobně vyšší než geologické svahové sesuny (Lehre 1987). Díky činnosti mravenců, termitů, či žížal mohou být k povrchu vynášeny radionuklidy ze znečištěných oblastí, či skládek nebezpečného odpadu (Smallwood a kol. 1998). Známé jsou také úniky PCB, těžkých kovů a jiných polutantů skrze ochranné bariéry vlivem bioturbace (Bowerman a Redente 1998; Armitage a kol. 2006).

1.3 Významné skupiny bioturbátorů

Na promíchávání půdní matrice se podílí mnoho taxonomicky a ekologicky odlišných druhů organismů. Stejně tak různě efektivní je i jejich bioturbační činnost. Některé významné skupiny bioturbátorů jsou zcela vázány na půdu (žížaly, roupice). Jiné mohou žít jak na povrchu půdy, tak v půdě (mravenci, termiti). Další skupiny vstupují do půdy jen částí svého vývojového cyklu (např. cikády, larvy dvoukřídlých). Ptáci (včelojed), savci (krtek, psoun, medvěd) i někteří plazi (leguán) pak rozrušují půdu při lovu, nebo při stavění hnízd a nor (Wilkinson a kol. 2009). Úloha mravenců v bioturbaci bude důkladně popsána dále.

Rozrušování půdy kořeny rostlin je také zmiňováno jako výrazné ovlivnění půdního profilu – nejen jejich prorůstáním do půdy, ale zejména vývraty, které mohou mít na půdu, a následně na krajinu, stejně velký vliv jako ledovcové disturbance (Lutz 1960).

Celosvětově jsou hlavními suchozemskými organismy konající bioturbaci žížaly, termiti a mravenci, drobní savci (sysel, krtek). V tabulce č.1 je srovnán význam hlavních skupin bioturbátorů pro různé klimatické oblasti.

Tab.I : Vliv hlavních skupin bioturbujících živočichů pro různé klimatické oblasti podle své účinnosti.

Klimatická oblast	Pořadí podle významu jednotlivých skupin bioturbátorů
Polární / horská	1. Obratlovci 2. ?
Mírný pás / kontinentální	1. Žížaly 2. Obratlovci 3. Mravenci 4. Jiní bezobratlí
Mírný pás / mořská	1. Žížaly 2. Mravenci 3. Obratlovci
Mediterránní	1. Žížaly 2. Obratlovci 3. Termiti 4. Mravenci
Semi-aridní	1. Obratlovci 2. Termiti 3. Mravenci
Vlhká subtropická	1. Mravenci = Žížaly = Obratlovci 2. Termiti
Tropická vlhká i suchá	1. Žížaly 2. Termiti = Mravenci
Vlhká tropická	1. Žížaly 2. Termiti
Aridní	1. Obratlovci 2. Bezobratlí

- Upraveno podle Wilkinson a kol. (2009). Klimatické oblasti převzaty z Young a Saunders (1986).

Na uvedených příkladech se pokusím demonstrovat domněnku, že význam jednotlivých organismů pro bioturbaci je závislý na počtu jedinců a jejich biomase na jednotku objemu půdy, na hloubce ve které žijí, na typu a účinnosti jejich činností a v neposlední řadě na typu půdy a klimatických podmínkách.

1.3.1 Žížaly

Žížaly (Annelida: *Oligochaeta*) představují významnou skupinu široce rozšířených půdních bezobratlých. Celosvětově je známo asi 10 000 druhů ve 32 čeledích. V ČR žije jen čeleď *Lumbricidae* (Pižl 2002). Najdeme je hlavně ve vlhčích půdách s neutrálním, či mírně vyšším pH a dostatkem organické hmoty. Žížaly řadíme k půdní makrofauně (větší než 2mm). Tvoří tři ekologické skupiny – 1. epigeické žijící v listovém opadu, 2. endogeické žijící ve svrchní vrstvě půdy tvořící větvené chodbičky s mnoha povrchovými otvory, 3. anetické více jak 10cm velké, hloubící vertikální hluboké (1-2 m) komůrky a živící se jak půdou, tak opadem (Host a Hale 2005). Právě jejich velikost činí z žížal skupinu půdních bezobratlých s možná největší biomasou a tím i největším vlivem na bioturbaci (Edwards 2004). Nejen že vytvářejí mnoho nových makropórů, ale také požírají půdu a opad, který zanášejí do půdního profilu.

Žížaly vytváří válcovité chodbičky, jejichž stěny jsou mírně stlačeny a zevnitř pokryty (alespoň z části) mukopolysacharidy ve vrstvě 10 až 15 μm (Kretzschmar 1987). Lze předpokládat, že právě tento povlak zabraňuje zaplavení chodeb. Takže i když chodbičky žížal

mohou představovat jen 1-2% celkové pórovitosti dané půdy, při zvýšeném obsahu vody v půdě zaujímají až 20% všech pórů vyplněných vzduchem (Kretzschmar 1987).

Celkově se nedá určit, zda jsou koprolity strukturně stabilnější než půda před pozřením (Schrader a Zhang, 1997), záleží totiž na vlastnostech půdy, stáří koprolitu (mladší jsou méně stabilní oproti starším) a druhu žížal. Blanchart a kol. (1992) uvádí, že koprolity vykazují také větší obsah vody než půda před pozřením a změříme u nich také větší objemovou hmotnost díky menšímu obsahu makropórů.

Žížaly konzumují jen jemný materiál, který pak přemístí směrem k povrchu, nejsou schopny požít větší půdní částice, které se tak pomalu zanořují do větší hloubky v půdním profilu, čímž vytváří vrstvu hrubých částic a kamenů, vymezující dolní hranici působení žížal v dané půdě (Johnson 2002). Ovšem některé druhy žížal jsou schopny fragmentovat větší půdní agregáty (>0,5mm), které poté pozřou (Derouard a kol. 1997).

Můžeme rozlišit dvě skupiny žížal podle stlačování svých koprolitů – jedna své koprolity (s větším obsahem jílových částic) stlačí tak, že se uvnitř vytvoří velmi málo aerované prostředí a mikrobiální aktivita je omezena na týdny až měsíce (viz níže). Druhy nestlačující své koprolity je tvoří z drobných částecek půdy, jejich struktura je více granulární a mají nižší objemovou hmotnost. Tyto dvě skupiny se vyskytují často společně a udržují tak rovnováhu v kompakci půdy, ale i v dostupnosti organické hmoty, či mikrobiální aktivitě (Blanchart a kol. 1992; Derouard a kol. 1997)

Žížaly ovlivňují mikrobiální aktivitu několika způsoby. Vytvářením chodbiček podporují výměnu plynů, promícháváním půdního profilu a vylučováním na mikroorganismy bohatých koprolitů napomáhají šíření mikrobioty půdou. Koprolity mají zvýšenou vlhkost, obsahují více organické hmoty a živin, než okolní půda (Lee 1985).

Žížaly si totiž přednostně vybírají substráty z rostlinných zbytků, či exkrementů edafonu (Mariani a kol. 2007). Tím vším žížaly přispívají k rozvoji mikrobiální aktivity v půdě a tak i ke zvýšené mineralizaci. Antagonistickým procesem je stabilizace (i dlouhodobá) organické hmoty v některých typech koprolitů. Zpočátku (po vyloučení) je koprolit vlhký a vykazuje vyšší mineralizaci oproti okolní půdě (zjm. jeho svrchní vrstva), celkově je však většina organické hmoty konzervována v makro a mikroagregátech – pro půdní mikroorganismy

nedostupná. Její rozklad může nastat až při rozpadu, či rozbití těchto agregátů (Bossuyt a kol. 2005; Mariani a kol. 2007).

1.3.2 Termiti

Termiti (Isoptera) jsou skupinou sociálního hmyzu plnící funkci ekosystémových inženýrů. Celosvětově je známo 2650 druhů termitů v sedmi čeledích (Kambhampati a kol. 2000), přičemž nejvíce druhů i největší abundance nalézáme v tropických deštných pralesích (Bignell a kol. 1998), kde termiti představují kolem 10% celkové biomasy živočichů (Wilson 1993). Jsou herbivorní, fungivorní, xylofágní, geofágní a saprofágní. Celulózu tráví pomocí symbiotických prvoků a bakterií žijících v jejich střevech. Jones (1990) uvádí, že termiti jsou zodpovědní za rozklad 17 až 90% dřevnatého opadu v aridních a semiaridních oblastech.

Dělíme je na čtyři ekologické skupiny 1. Ve dřevě hnízdící, 2. Hnízdící pod zemí, 3. Stavějící nadzemní hnízda, 4. Stromoví termiti. Význam pro půdu a bioturbaci představují skupiny 2 a 3. Na rozdíl od mravenců, existují skupiny termitů, které se přímo živí půdou. Sleaford a kol. (1996) například uvádí, že mnoho skupin termitů požírá horní minerální vrstvu půdy s velkým podílem organické hmoty, při čemž pozoruje i určitou selekci částic jílu a siltu. Jak uvádí Susumu a kol. (2011), stěny termitiště obsahují prokazatelně relativně více jílu, který termiti přemísťují ze spodních vrstev půdy do povrchových a méně písku než okolní půda. Termiti tak působí antagonicky proti procesu promývání jílových částic do spodních vrstev půdního profilu. Množství přenášeného materiálu závisí na četnosti dešťových srážek v daném území. Pokud je totiž úhrn srážek velký – například v tropických oblastech, termiti nestaví (nebo staví jen málo) ochranné kryty nad potravními cestami (Bagine 1984).

Úspěch termitů v aridních a semi-aridních oblastech spočívá především v jejich schopnosti stavět hnízda s termoregulačními systémy a udržovat dostatečnou vlhkost pro pěstování symbiotických hub. Jouquet a kol. (2011) ve své studii uvádí, že termiti obecně preferují jemnější částice ke stavění hnízda. Avšak při jeho stavbě selektují částice z horní vrstvy půdy pro stavbu běžných chodbiček a komůrek, ale ke stavbě komůrek pro houby upřednostňují materiál z větších hloubek půdy, jelikož má lepší schopnost zadržovat vodu.

Podle Mando a kol. (1996) termiti svou činností pozitivně ovlivňují infiltraci vody skrz povrch půdy, zvyšují její porositu a obsah vody v půdě.

Termiti ovlivňují, obsah mikro a makroprvků (Semhi 2008), pH, jílových minerálů, vody i obsah organické hmoty v půdě. A to – přenášením a tříděním půdních částic, přenosem a rozkladem organické hmoty, budováním chodbiček i stavěním nadzemních hnízd s použitím výměšků jejich slinných žláz s “cementujícím“ účinkem a výkalů (Donovan 2001). Podle Bagine (1984) ve slinách a výkalech také najedeme významná množství vápníku a sodíku pocházející z pozřených rostlinných zbytků, čímž se tyto prvky koncentrují v dostupnější formě blízko povrchu půdy. Termití střeva navíc hostí dusík-fixující bakterie, čímž přispívají (skrze výkaly a sliny) k dotacím půdy dusíkem. Přítomnost termitů takto fixující vzdušný dusík může nahrazovat 22-32% z běžného množství močovinnových hnojiv používaných v zemědělství (Evans a kol. 2011). Jak však uvádí Joquet a kol. (2011), je složité je přímo využít pro zúrodnění zemědělských půd – nelze je téměř přenést do cílového prostředí, navíc jsou poté obzvláště zranitelní predací mravenců.

1.3.3 Obratlovci

Mezi bioturbující obratlovce se řadí poměrně široké spektrum druhů a ekologických skupin. Obecně se však obratlovci ve spojení s jejich bioturbační činností, zabývá málo studií (Lavelle a Spain 2001; Wilkinson a kol. 2009). Útvary, vznikající bioturbační obratlovců můžeme rozdělit do dvou skupin, podle jejich účelu a tvaru Scott a Pain (2009). 1. Útočiště - nory, doupata, brlohy. Slouží jejich tvůrcům jako ochrana před predátory, místo pro vývoj mláďat, jako sklad potravy, či úkryt v době hibernace. Tyto poměrně stabilní struktury najdeme u surikat, psounů prériových, některých medvědů, vombatů a dalších. 2. Struktury vytvořené při hledání, či schovávání potravy - tunely, vyškrábané jamky. Typické jsou pro krtky, povrchové rozrývání najdeme například u divokých prasat. Lokálně významné může být i bioturbační činnost velkých savců. Sloni a hroši například pokrývají svou kůži vydolovaným bahnem.

Množství bioturbovaného materiálu obratlovci se obecně může blížit hodnotám známým u mravenců a termitů (1-5 t/ha/rok). U krtků a sýslů se však průměrné hodnoty pohybují kolem 10-20t/ha/rok (Wilkinson a kol. 2009).

1.4 Mravenci, jako významná skupina bioturbátorů

1.4.1 Bioturbace mravenců

Mravenci

Mravenci tvoří skupinu eusociálního hmyzu patřící do řádu blanokřídlých (*Hymenoptera*) a čeledi mravencovitých (*Formicidae*). Zatím bylo popsáno kolem 12649 druhů mravenců (Agosti a Johnson 2007). V České republice najdeme kolem 105 druhů (Werner a Weizik 2007). V této části popisují vliv bioturbace mravenců na své okolí a další fungování ekosystémů.

1.4.2 Mravenci jako ekoinženýři

Bioturbace mravenců může působit opačně vůči vyplavování živin a ztrátě jílových částic ze svrchní části půdního profilu, což jsou obecně procesy degradace písčitéch půd ve vlhkém klimatu (Wang a kol. 1995). Pokus v extrémně suché oblasti Austrálie (284mm ročních srážek) ukázal, jak cenné ekosystémové služby mohou mravenci poskytovat. Zde za dva roky spolu s termity zvýšili výnos pšenice o 36%. Díky tvorbě chodbiček se zvýšila infiltrace vody do hlubších vrstev půdy, zpomalila se tak její evaporace a mohla být více využita plodinou (Evans a kol. 2011). Bioturbace a mikroklimatické podmínky v hnízdě také mohou podporovat šíření a vývoj mykorhizních hub, které zvyšují schopnost rostlin přijímat živiny a vodu. Mravenčí bioturbace navíc nenarušuje vývoj těchto hub, jako například orba (Dauber a kol. 2008). Známa je také úloha mravenčí bioturbace v konceptu tvorby biomantlu. Například to, zda dojde vlivem stavby hnízda k homogenizaci či k vytvoření přechodu mezi svrchní a spodní vrstvou půdy závisí na velikosti půdních částic, na hloubce hnízda a na síle i četnosti dešťových splachů (Humphreys a Mitchell 1983; Mitchell 1988).

Cox a kol. (1992), či podobně Nkem a kol. (2000) uvádějí, že mravenci bioturbací a shromažďováním potravy snižují hodnoty koncentrací solí v jimi dotčených půdách – což je předpoklad k trvalému hospodaření v krajině. Zvláště když si uvědomíme, že zasolení je jeden z hlavních degradačních procesů půdy.

1.5 Stavba hnízda

Pokud chceme popsat bioturbaci mravenců a vlivy na tento proces působící, je nutné se podrobně zabývat stavbou mravenčího hnízda a jejími specifiky.

Stavba hnízda, péče o plod, shánění potravy a obrana hnízda jsou důležitými životními činnostmi kolonie mravenců. Mikheyev a Tschinkel (2004) uvádějí, že například *Formica pallidefulva* spotřebuje za sezónu asi 20% z celkového příjmu energie kolonie na stavbu hnízda a dělníci na stavbě stráví asi 6% svého aktivního času. Tato aktivita tedy vyžaduje vstupy energie – měla by být pro kolonii výhodná.

Hnízdo je pro život společenstva mravenců zásadní. Představuje bariérovou a strategickou ochranu před predátory, umožňuje teplotní a vlhkostní regulace pro správný vývin potomstva. Stavba hnízda je více, či méně spjata s půdou. Mravenci jej většinou hloubí v půdě a část materiálu vynáší na povrch. Některé druhy vytváří kupovitá hnízda za účelem udržení konstantní teploty hlavně v horních partiích hnízda, kde se vyvíjí plod. Proto ke stavbě hnízda nepožívají jen vynesenu půdu, ale i organický materiál – rostlinný opad, který absorbuje více slunečního záření a ohřeje více své okolí. Hnízdo si také mohou vytvářet ve kmenech stromů, v pařezech, pod kamenem či v mrtvém dřevě (Persson a kol. 2007; Frouz a Jílková 2008).

Podle Tschinkel (2005), mravenci při stavbě hnízda používají základní plán o dvou strukturách - komůrky a chodbičky, kde horizontální komůrky jsou propojeny vertikálními chodbičkami. Díky různým teplotám v podzemí i díky akumulaci tepla v nadzemní části hnízda mohou mravenci dobře regulovat teplotu vajíček, larev a kukel. Teplota je pro rychlost jejich vývinu zásadní. Mravenci ji tak mohou ovlivňovat přenášením vývojových stádií do různých částí mraveniště (Wang a kol. 1995; Penick a Tschinkel 2008). Podle Bollazzi a kol. (2008), je u mravence *Acromyrmex lundii* pro zahájení hloubení podzemních prostor důležitá teplota půdy – rozhoduje, kde začít kopat. Pokud se teplota během hloubení snižuje, mravenci již nepostupují do spodnějších částí půdního profilu. To potvrzuje i Porter a Tschinkel (1993). Nacházíme zde tedy dva způsoby regulace teploty a plánování hnízd – vystavení prostor hnízda v místech s požadovanou teplotou a systém vertikálního přenosu plodu do teplotně vhodných prostor. Obecně platí, že objem vyhloubených podzemních prostor hnízda klesá spolu s hloubkou (Mikheyev a Tschinkel 2004; Tschinkel 2005).

Je nutno si uvědomit, že činnosti spojené se stavbou a hloubením hnízda vyžadují vysoké energetické i časové vstupy od kolonie, ač z tohoto úsilí neplynou přímé energetické zisky (McGinley 1984). Mravenci proto využívají strategie a vzorce, plynoucí ze samotného života sociálního hmyzu. U mravenců a termitů byl poprvé popsán jev zvaný stigmergie, což je druh kolektivní inteligence, vytvářené na základě feromonové komunikace mezi jednotlivci v kolonii. Jednoduché “programové“ chování individua spolu s přesnými informačními kanály a možností zapojení ostatních jedinců do úkolu, vytváří jakousi externí paměť kolonie - např. feromonová síť potravních cest (Marsh a Onof 2008).

Samotná stavba začíná při založení nového hnízda královnou. Jako první tedy vzniká komůrka královny, od které se odvíjí zbytek stavby (Hölldobler a Wilson 1990). Královnina komůrka, komůrky plodu a většina dělníků se zpravidla nachází ve střední až dolní části mraveniště, přičemž horní prostory jsou často prázdné, obsahují odpadní materiál, nebo složí jako sklady semen (Tschinkel 1998). V hnízdě pozorujeme i věkové rozložení podle jeho hloubky – mladší jedince nalézáme ve spodních částech hnízda, zatímco starší mravenci obývají jeho horní partie (MacKay 1983; Tschinkel 1998).

Pro hloubení hnízda je podstatná také optimální vlhkost půdy. Espinoza a Santamarina (2010) pokusem ukázali, že ve velmi suché půdě mravenci hnízdo budou tvořit jen s obtížemi a naopak, ve vodou saturované půdě jejich chodbičky neudrží stabilitu. Mikheyev a Tschinkel (2004) také potvrdili, že množství vneseného materiálu stoupalo s teplotou a vlhkostí půdy.

Někteří autoři (Rasse a Deneubourg 2001; Mikheyev a Tschinkel 2004; Buhl a kol. 2005) uvádějí, že velikost hnízda, a tudíž i množství přemístěného materiálu závisí přímo na velikosti samotné kolonie. V průběhu růstu kolonie mravenci přizpůsobují i velikost hnízda. Hloubení konkrétního prostoru je udržováno a posilováno feromony, které vylučují mravenci a které působí jako agregační faktor pro ostatní jedince. Jestliže je tedy v kolonii málo dělníků, feromon není na místě udržován v dostatečné koncentraci a hloubení se zde zastaví (Buhl a kol. 2005).

Podle Deneubourg a Franks (1995) se hloubení v daném místě zastaví, pokud je zde příliš velká hustota jedinců. To je však z pohledu kolonie významná autoregulace v efektivitě hloubení, vůči rekrutnímu vlivu feromonů. Deneubourg (1983) navrhuje, že účinnost

nacházení nových zdrojů a využívání svého prostředí může být u mravenců výsledkem strategie náhodných odchylek chování jednotlivců oproti chování většinovému.

Například: v okolí hnízda byl nalezen uhynulý živočich = zdroj potravy. Feromonová cesta k němu vedoucí, je s časem s nově přichozími posilována. Najdou se ale jedinci, kteří ze silné feromonové cesty přesto sejdou. Mohou tak však najít nový, případně i výživnější zdroj. Nahodilost chyb tak může být přizpůsobením se různorodému prostředí. Aleksiev a kol. (2007a; 2007b) naproti tomu našel určité preference při výběru stavebního materiálu pro konstrukci stěn chodeb a komůrek pro různé velikosti půdních zrn. Je také známo, že jedinci výběr zrněk rozhodují podle jeho velikosti – ve vztahu k rozpětí kusadel (Hooper-Bui a kol. 2002; Espinoza a Santamarina 2010). I když bylo zjištěno, že mravenci upřednostňují pro stavbu stěn velká zrnka písku, při pokusu se zrnky v různých vzdálenostech od hnízda byl přesto zaznamenán významný podíl malých zrněk ve výběru mravenců. Tento výběr i méně výhodných malých zrn, by mohl být interpretován jako nahodilá chyba. Víme však, že stěny chodbiček a komůrek jsou stabilnější, jestliže jsou tvořeny ze dvou druhů velikostně odlišných částic, než když je tvoří pouze jedna velikostní frakce (Aleksiev a kol. 2007a). Je tedy otázkou, zda se stále jedná o nahodilou, i když výhodnou chybu, nebo zde nacházíme adaptivní vzorec chování. Například Emerson (1938) postuloval, že při velkém množství jedinců v kolonii se odlišné chování (chyba) smazává.

Wang a kol. (1995) uvádí, že zrnka písku - převážně tvořící stěny uvnitř hnízda, jsou spojena jemnějším materiálem, přičemž se taková struktura nenalézá jinde v mraveništi. Z toho usuzuje, že mravenci inklinují ke stabilizování stěn svého hnízda. Stěny chodbiček byly u *Lasius neoniger* 1mm silné a tvořil je z 95% písek, z 5% silt a jílu. Jemná výplň mezi zrnky písku však značně přesahovala množství, které by bylo možné získat jen při hloubení dané chodbičky. Autor tedy předkládá, že mravenci musí tento žádaný materiál získávat i na jiném místě. Jsou také pozorovány (Hölldobler a Wilson 1990) různé činnosti mravenců vedoucí ke zpevnování hnízda. Využívají například vosk pokrývající jejich těla k potírání stěn hnízda.

1.6 Specifika, hodnoty mravenčí bioturbace a její vliv na prostředí

Mravenci představují v celosvětovém měřítku významnou skupinu bioturbujících živočichů. Podle Mitchell (1983), *Aphaenogaster longiceps* je zodpovědný za více než 80% materiálu vneseného na povrch půdní mezofaunou. Jones a kol. (1994) uvádí, že v sušších a teplejších oblastech nahrazují žížaly jako hlavní skupinu bioturbujících bezobratlých. Wilkinson a kol. (2009) dodává, že mravenci konají bioturbaci jak ve vlhkých, tak v suchých podmínkách, ale její účinnost je znatelně menší než u žížal. Podle autora se její hodnota pohybuje kolem 1-5 až 5-10 t/ha/rok.

K bioturbaci mravenců nepřispívá jen hloubení komůrek a tunelů s následným vynášením půdních částic k povrchu, ale i přemísťování materiálů v rámci hnízda (Wang a kol. 1995). Promíchávání půdy pod jejím povrchem, následkem hroucení chodeb a komůrek, má větší význam, než přímý přenos materiálu mravenci a jeho přemísťování na povrch (Richards 2009). To podporuje i Wilkinson a kol. (2009) tvrzením, že vynášení materiálu na povrch půdy je sice zjevným důsledkem bioturbace, ale míšení půdních částic pod povrchem může být až o řád vyšší. Halfen a Hasiotis (2010) například uvádí, že mravenec *Pogonomyrmex occidentalis* v laboratorních podmínkách vynesl k povrchu 28.55 kg/rok, pokud ale připočteme i přenos materiálu uvnitř samotného hnízda, celkové množství přemístěného materiálu vzroste na 58.64 kg/rok. Podle Johnson a Johnson (2010), dva druhy mravenců v písčité a teplé oblasti USA vytvoří stavěním hnízd za 1000 let, 90cm vrstvu – jimi přeneseného materiálu. Ovšem i tyto autoři uvádějí, že při měření množství bioturbovaného materiálu byl brán v potaz jen materiál vnesený k povrchu. Navíc, tvorba podzemních prostor – jejich tvar a parametry mohou být v laboratorních podmínkách odlišné od reálných struktur v neomezeném a přirozeném prostoru. V umělých podmínkách například nalézáme více komůrek sloučených v jeden velký prostor (Buhl a kol. 2005).

U jednotlivých druhů a v daných klimatických podmínkách jen těžko určíme nějaký poměr materiálu přeneseného v podzemí a vneseného nad zem. Nemůžeme tak vyčíslit skutečné hodnoty mravenci bioturbované půdy. Výstupy z takových studií však slouží pro porovnání hodnot přenášené půdy mezi jednotlivými bioturbujícími organismy.

Chceme-li určit skutečné hodnoty bioturbace mravenců, musíme brát v potaz několik důležitých faktorů. Například stěhování kolonie a s tím spojené vytváření nových hnízd během sezóny.

Kolonie mravenců dle druhu, obývají svá hnízda po různě dlouhá období. Například lesní druh *Formica rufa* využívá jedno hnízdo po dobu asi 30 let. Zatímco menší travní mravenec *Myrmica ssp.* obývá hnízdo jen po dobu asi dvou letních měsíců (Persson a kol. 2007), k tomu Backus a kol. (2006) doplňuje, že v létě se jedna kolonie rozdělí a buduje více hnízd, aby se opět před zimou spojila do jediného - jev známý jako "polydomie".

Hnízda *Lasius niger* jsou obývána asi 20 let v laboratorních podmínkách, ale Persson a kol. (2007) předpokládají, že spolu s různými disturbancemi, konkurencí a parasitismem je běžný „věk“ hnízda jen 5-10 let. Podle Gösswald (1989) může být důvodem k opuštění hnízda kolonií úmrtí královny, úbytek potravních zdrojů, či změna mikroklimatických podmínek.

Takovou změnou může být i zastínění mraveniště. Vlasáková a kol. (2006) k tomu uvádí, že relativní počet obývaných hnízd mravence *Lasius flavus* klesá s rostoucí pokryvností luční vegetace.

Časté stěhování mravenčích kolonií můžeme tedy chápat jako faktor násobící většinu známých efektů, jimiž mravenci působí na své prostředí, včetně hodnot bioturbace.

1.6.1 Vliv bioturbace na obsah a koloběh živin

Mnoho autorů uvádí zvýšené hodnoty živin v hnízdě oproti okolní půdě dané lokality. Měření jsou obvykle makroprvky N, P, K, Mg, Ca (Mandel a Sorenson 1982; Carlson a Whitford 1991; Dostál a kol. 2005; Nkem a kol 2000; Frouz a kol 2005; Cammeraat a Risch 2008). Tento jev je pravděpodobně způsoben shromažďováním potravy z okolí do hnízda, produkcí odpadních látek mravenců, či rozkladem organické hmoty ze stavebního materiálu hnízda (Wagner a kol. 1997; Frouz a kol. 2003). Domněnka, že by si oplodněná královna pro založení hnízda vybírala místo s větší koncentrací živin vyvrátil Dostál a kol. (2005) dlouhodobými pozorováními u travních mravenců. Davis-Carter a Sheppard (1993) uvádějí, že zvýšené koncentrace například K a Mg mohou být způsobeny vynášením jílových částic ze spodnějších vrstev půdního profilu k povrchu, na které se tyto živiny navazují. Podobný způsob obohacení hnízda o Ca, tedy vynášení na vápník bohatých substrátů z větších hloubek půdy, nalézá i Levan a Stone (1983). Jelikož je známo, že mravenci v hnízdě posouvají hodnoty pH k neutrálním, ovlivňují tak i dostupnost živin, například fosforu (Frouz a kol. 2003). Wagner a kol. (1997) zjistil v hnízdech mravence *Formica perpilosa* rychlejší obrat

některých živin, především vyšší mineralizaci dusíku, než v okolní půdě. Stejně tak Cammeraat a Risch (2008) – v hnízdě je celkově zvýšený obrat dusíku a koncentrace fosforu.

Podle Holec a Frouz (2006) může tento fenomén způsobovat různá vlhkost v mravenišťích, na které jsou přímo závislá i mikrobiální společenstva v něm žijící. Přičemž Dauber a Wolters (2000) potvrzují zvýšené počty mikrobiálních společenstev v hnízdech. V této studii se navíc vlhkost v hnízdech nelišila od okolní půdy. Petal a kol. (1977) dokázal, že v hnízdech převažují bakterie amonifikační činící mineralizaci, oproti aktinomycetám podporujícím humifikační procesy.

Ačkoli můžeme v hnízdě nalézat i vyšší koncentrace uhlíku, než v okolní půdě odpovídající hloubky (Dostál a kol. 2005), celkové množství uhlíku může být naopak významně sníženo vynášením minerálních vrstev půdy do úrovně hnízda (Frouz a Jílková 2008). Tak se koncentrace uhlíku v objemu mraveniště “naředí“ minerální složkou, což může způsobit relativní snížení obsahu uhlíku až o 50% (Levan a Stone 1983).

Zásoba živin v hnízdě je po dobu obývání mravenci částečně nedostupná pro rostliny a větší rozkladače. O dostupnosti živin pro rostliny i během obývání hnízda mravenci píše například Frouz a kol. (2008). To, že i v okolí hnízd nacházíme vyšší koncentrace živin, je pravděpodobně způsobeno svahovou erozí povrchu samotného hnízda, při čemž se materiál spolu s živinami rozptýlí do prostředí (Eldridge a Meyers 1998). Druhou možnost představují potravní cesty – trasy, po kterých dělníci transportují potravu do hnízda a na kterých nacházíme její zbytky i výkaly mravenců (Billen a Gobin 1996; Nkem a kol. 2000).

Po opuštění hnízda se živiny dále postupně uvolňují do okolí (Nkem a kol. 2000), ale již nedochází k opravám a dalšímu tvoření svahu hnízda. Wang a kol. (1995) pak uvádí, že opuštěná hnízda mravence *Lasius neoniger* odolávají rozkladu po dobu méně než jednoho roku. Tím mravenci ovlivňují heterogenitu rostlinného pokryvu a rozložení živin dané lokality. Vytvářením chodbiček a komůrek mravenci také zvyšují makropozitu, aeraci a snižují objemovou hmotnost půdy. Dostál a kol. (2005) potvrzuje, že objemová hmotnost půdy v hnízdě nestoupala spolu s hloubkou půdy, jako tomu bylo mimo hnízdo.

1.6.2 Vliv mravenců na vegetaci

U mravenců pozorujeme mnoho interakcí s různými druhy organismů. Známa je například myrmekochorie semen některých rostlin, které na povrchu svých semen vytvářejí na tuk bohaté přívěsky - elaiosomy, díky nimž si rostlina s pomocí mravenců zajistí šíření svých semen a výhodnější místo pro klíčení (Gomez a kol. 2005). Stavba hnízda a s ní spojené činnosti však otevírají prostor i pro vztahy a omezení, díky nimž se přítomnost mravenců stává faktorem ovlivňující vývoj jednotlivých druhů i celého rostlinného společenstva.

Horní část hnízda – 0-10cm u mravence *Iridiomyrmex greensladei*, vykazuje vysokou kompakci půdy tvořící “krustu“ na vrcholu hnízda (Nkem a kol. 2000). Autor předpokládá, že tato krusta může sloužit jako ochrana před pronikáním kořenů rostlin a klíčením jejich semen. Naopak je však známo mnoho případů, kdy činnost mravenců pozitivně ovlivnila sukcesi stanoviště, uchycení semenáčků a samotný růst rostlin (Vlasáková a kol. 2006). Následující příklady naznačují, že klíčové pro růst a distribuci rostlin jsou dvě činnosti mravenců: stavění hnízda a soustředování potravy.

Například Sosa a Brazeiro (2010) v solné savaně v Uruguaji prokázali, že mravenec *Atta vollenweideri* stavěním hnízd usnadňuje šíření vegetace. V jiné studii (Farji-Brener a Illes 2000) bylo zjištěno, že *Atta sp.* může v tropickém deštném pralesu podporovat obnovu pralesa. Opuštěná hnízda zde působí jako živinově bohatá, osluněná a vegetace prostá místa pro růst semenáčků. V Patagonii umožňují hnízda *Atta lobicornis* rozvoj vegetace i v suchých obdobích (Farji-Brener a Ghermandi 2004). Podle Vlasáková a kol. (2006), hnízda mravence *Lasius flavus* v horských trávnících Slovenska představují živinově bohatá místa s menší konkurencí lučních rostlin, ideální pro vývoj semenáčků smrku ztepilého. Přítomnost tohoto mravence zde urychluje sukcesí horského lesa, ačkoli mravenec sám vymizí, díky jeho netoleranci vůči zastínění vysokými stromy. V lese pak může jiný druh mravence – *Formica polyctena* omezovat růst okolních stromů díky svým vztahům se mšicemi, živícími se na jehlicích smrku ztepilého (Frouz a kol. 2008). Podle Vlasákové a kol. (2006), travní druhy mravenců s rostoucím zastíněním aktivně rekonstruují hnízda, aby udrželi správnou teplotu pro vývin plodu. Staví tedy vyšší, štíhlá hnízda.

1.6.3 Vliv bioturbace mravenců na vodní režim

Vliv stavby hnízda a bioturbace mravenců na vodní režim dotčené půdy není obecně jednotný. Podle níže uvedených informací, můžeme vyzdvihnout dva aspekty ovlivňující tento jev.

- 1) Přítomnost materiálů tvořících hnízdo – především jeho povrch, které různě absorbují vodu a jsou různě náchylné k vodní erozi.
- 2) Tvorba vchodů chodbiček a komůrek, působící jako makropóry pro vsakování a vedení vody.

U mravence *Aphaenogaster barbigula* bylo spočteno, že opakované vytváření nových vchodů se současným opouštěním starých znamená, že za rok bude pokryto vchody do mravenišť 2,5% povrchu půdy. To odpovídá 92% povrchu daného stanoviště za 100 let (Eldridge 1993). Horní část hnízda – 0-10cm u mravence *Iridomyrmex greensladei*, vykazuje vysokou kompakci půdy tvořící “krustu“ na vrcholu hnízda (Nkem a kol. 2000). Autor navrhuje, že tato krusta může sloužit jako ochrana před pronikáním kořenů rostlin, klíčením jejich semen a právě - jako dočasná bariéra vodní erozi. Cerdá a Doerr (2010) tvrdí, že mravenci vynášejí k povrchu lehce erodovatelný materiál, na druhou stranu však vytváří množství vchodů do hnízda, kterými se může voda dostávat do hlubší půdy (Lobry de Bruyn 1999).

Tento jev je pak významný pro vodu tekoucí po půdě s vodoodpudivým povrchem. Wang a kol. (1996) však poznamenává, že vchody u *Lasius neoniger* se i při menších srážkách měli tendenci uzavírat, a tak se jejich vliv na infiltraci vody uplatnil jen částečně a krátkodobě. Podle Lobry de Bruyn (1999) je vliv mravenců na vsakování srážek významný především v podmínkách, kdy se voda hromadí na povrchu půdy.

1.7 Shrnutí

Stavba hnízda mravenců a její dopad na ekosystém je komplexní problém. K jeho pochopení je nutné podrobně analyzovat jak vliv na jednotlivé složky prostředí – půdu, živiny, vodu, vegetaci aj., tak na interakce mezi těmito složkami. Různé studie ukazují, že mravenci jsou významní v bioturbaci celé řady ekosystémů. Bioturbace mravenců pozměňuje vlastnosti půdy a tím podobu i vývoj svého prostředí. Většina literatury zabývající se mravenčí bioturbací pojednává právě o dopadech na tyto složky. Chceme-li však zjistit příčiny takových změn, musíme se zabývat samotným procesem stavby hnízda.

Určit, jaké vlastnosti materiálu jsou pro mravence důležité při stavbě hnízda, jaký vliv má jejich výběr na architekturu podzemních prostor a celého hnízda.

Pro vyčíslení hodnot bioturbovaného materiálu nestačí brát v úvahu jen množství vneseného materiálu na povrch (Halfen a Hasiotis 2010). Je nutné sledovat i pohyby materiálu uvnitř hnízda. To znamená - započítat zabudovávání částic z různých vrstev půdního profilu do vnitřních prostor hnízda včetně hroucení a oprav chodeb a komůrek.

Při stavbě hnízda a přenosu materiálu dochází často k velikostní separaci materiálu, tento proces, ač může významně ovlivnit půdní vlastnosti, také není dostatečně studován. Také není známo, zda mravenci separují materiál i na základě hmotnosti jednotlivých částic. Důležitá je i mikrostruktura stěn podzemních prostor vytvořených mravenci. Díky ní se můžeme dozvědět více o konkrétním využití jednotlivých frakcí. V rešerši je diskutováno vynášení jílových částic mravenci do vyšších partií půdního profilu – jako protiklad k procesu degradace půdy tj. vymývání těchto částic z půdy. Proto se v projektu hodlám zajímat o pohyb jílu v hnízdě a jeho osud.

2. Cíle práce

1. Kvantifikovat bioturbační činnost mravence *Lasius niger* při stavbě hnízda.
2. Zjistit, jaké faktory ovlivňují separaci půdních částic mravenci a jak jsou přemísťovány v rámci hnízda.
3. Analyzovat strukturu a částicové složení stěn hnízdních chodeb a komůrek.

3. Hypotézy

1. S rostoucí hloubkou půdy klesá objem vydolovaných prostor mravenci.
2. Vyhloubený materiál je přemísťován jak na povrch, tak do samotného profilu hnízda.
3. Hloubení podzemních prostor je závislé na zrnitostním složení půdní matrice a rozložení jednotlivých velikostních frakcí.
4. Mravenci využívají jíl jako pojivo mezi částicemi tvořící stěny chodbiček a komůrek.
5. Stěny podzemních prostor mají jinou strukturu, než okolní půda.
6. Při stavbě stěn chodbiček a komůrek mravenci vybírají půdní zrna podle jejich hmotnosti.

4. Metodika

4.1 Materiál

Mravenci

Pro pokusný záměr jsem vybral travní druh mravence – mravence obecného (*Lasius niger L.*).

Tento druh je v ČR velmi běžný a nenáročný na chov v laboratorních podmínkách. Vytváří si podzemní hnízda a v otevřených travnatých stanovištích staví i nadzemní část hnízda. Navíc již byla provedena řada experimentálních prací, proto známe charakteristiky jeho chovu i předpokládané vzorce chování (Rasse a Deneubourg 2001).

Odběr dvaceti mravenišť provedu v měsíci květnu, kdy již budou kolonie plně aktivní a budou obsahovat nový plod. A to na lokalitě bývalého tankodromu na okraji Českých Budějovic (Jihočeský kraj – Česká republika; GPS: 48°59'41.373"N, 14°26'31.897"E). Odeberu celé hnízdo i s většinou podzemní části do silných polyethylenových pytlů.

Samotnou extrakci mravenců a jejich vývojových stadií z půdy provedu pomocí Tulgrenových extraktorů pro edafon. Po třech dnech extrakce do každého formikária přemístím přibližně sto jedinců a přiměřený počet vajíček, larev a kukel. Mravenci budou krmeni každý týden jedním cvrčkem domácím (*Acheta domestica*) o velikosti 1-2cm. Bude jim podávána voda na vatový tampón.

Formikária

Pro pokus sestrojím dvacet skleněných formikárií. Tloušťka skla bude 0,3cm. Rozměry každého formikária tedy budou 28,7 x 1,2 x 18,7cm. Jestliže je naplním materiálem pro tvorbu hnízda 7cm pod okraj formikária, bude objem stavebního materiálu v každém formikáriu 243,5cm³. Vnitřní okraje formikárií je nutno natřít látkou Fluon (Polytetrafluoroethylen), znemožňující útěk mravenců přes okraj skla. Obě strany formikária zatemním černou čtvrtkou, pro imitaci tmy v podzemí.

4.2 Design pokusu

Pro experiment vytvořím tři různé verze náplní formikárií. Materiály volím přirozeně různobarevné materiály, tak, aby jejich barva nebyla chemicky připravována, či uměle nanášena. Není totiž příliš jasné, jaké jsou reakce mravenců na různá chemická barviva.

U každé verze pokusu stanovím 6-7 opakování. Minulý rok jsem již provedl zkoušku metodiky, fotografie formikárií jednotlivých verzí přikládám pro lepší představu.

1. Verze - tři vrstvy materiálů o stejné zrnitosti (250 μ m – 1mm), ale jiné barvě.

Vrstvy budou objemově rovnocenné. Díky tomuto uspořádání zjistím, jak je dolování závislé na hloubce a jak je vyhloubený materiál vynášen, či zabudováván do prostor do různých vrstev formikária. Na půdním výbrusu pak vyhodnotím rozložení a zastoupení jednotlivých materiálů ve stěně chodbičky. 7 opakování. **Viz Příloha – Obrázek č. 1.**

- černý čedičový písek
- bílý akvarijní písek
- červený písek stavební

2. Verze - směs čtyř materiálů o různých zrnitostech a barvách. Zde zjistím, jak je hloubení mravenců ovlivněno zrnitostí, hmotností a rozložením výchozích materiálů. Vytvořím i mapu distribuce částic po vytvoření chodbiček a komůrek, v porovnání s výchozím stavem. Na půdním výbrusu vyhodnotím rozložení a zastoupení jednotlivých materiálů ve stěně chodbičky. V této verzi budu sledovat i rozložení jílu v mikrostruktuře chodbičky. 7 opakování. **Viz Příloha – Obrázek č.2.**

- červený stavební písek o zrnitosti 125-250 μ m = 40% z objemu všech materiálů.
- bílý akvarijní písek o zrnitosti 250 μ m – 1mm = 40% z objemu všech materiálů.
- černý štěrk o zrnitosti < 2mm = 10% z objemu všech materiálů.
- jíl ze Sokolovska, který při dvojnásobné dekantaci zůstává stále rozpuštěn ve vodě = 10% z objemu všech materiálů

3. Verze - směs dvou materiálů o stejné zrnitosti (250 μ m – 1mm), jiné barvě a hmotnosti.

Objem obou materiálů je rovnocenný. Díky tomuto rozložení zjistím, jaký význam má hmotnost jednotlivých zrn pro dolování mravenců a je-li pro ně určujícím faktorem i při tvorbě stěn chodbiček a komůrek. Opět mohu určit i poměr vneseného ku zabudovanému materiálu v rámci formikária. Na půdním výbrusu vyhodnotím rozložení a zastoupení jednotlivých materiálů ve stěně chodbičky. 6 opakování. **Viz Příloha – Obrázek č. 3.**

- červený stavební písek

- perlit - bílý porézní materiál, zhruba dvacetkrát hmotnější než červený stavební písek.

4.3 Aktivity

Pokus

Přemístěním mravenců do jednotlivých formikárií začíná pokus. Každý týden budou formikária fotografována z obou stran. Zaznamenám tak průběh vytváření hnízda po dobu asi 13 týdnů - což jsem vysledoval jako aktivní tvoření chodeb a komůrek při zkoušce metodiky. Teoreticky tak získám 520 fotografií.

Získání a zpracování dat:

Bioturbovaný materiál, jeho množství a pohyb i případnou separaci v rámci každého formikária vysleduji pomocí analýzy obrazu v programu Image Analyzer (program zpracovává barevná pole v různých stupních jejich odstínu, je tak schopen určit relativní plochu, kterou zaujímá daná barva vůči celku). Po každou vrstvu nejprve vyznačím prázdné prostory, případně vykopané prostory zaplněné jiným materiálem. Po vykontrastování barev bude možno vyznačit plochu pro každou sledovanou barvu typickou pro daný materiál.

U vrstev stejné zrnitosti s různými barvami v různé hloubce budu porovnávat objem vykopaných prostor a objem materiálu přeneseného z jiných hloubek.

U materiálu o různé zrnitosti a hustotě bude vytvořena mapa distribuce částic na začátku pokusu. Tu pak porovná s dalším rozvojem chodeb. Tento postup odpoví na otázku, zda je dolování mravenců ovlivněno zrnitostním a hmotnostním složením dolovaného materiálu.

Průměrné zastoupení jednotlivých sledovaných barev ve vydolovaném prostoru (zjištěném jako průnik chodeb s původní situací před vypuštěním mravenců) a v celém formikáriu, bude porovnán se zastoupením barev v deponiích vydolovaného materiálu nad zemí i pod zemí.

Zároveň budu sledovat, zda došlo ke změně v zastoupení barev na rozhraní stěn hnízdních chodeb a komůrek a okolní půdy. To budu sledovat jednak pomocí fotografií, jednak pomocí půdních výbrusů. Pro zhotovení půdních výbrusů vyberu tři opakování z každé varianty. Formikária pevně oblepím lepící páskou a opatrně vysuším na vzduchu, případně pomocí alkoholové řady odvodněním, a poté nasytím epoxidovou pryskyřicí - zředěnou acetonem. Po vytvrnutí materiál nařeži diamantovým kotoučem a připravím půdní výbrusy standardním způsobem (Frouz a kol. 2007). Stěny komor a chodeb a okolní matrix budu pozorovat pod mikroskopem, fotit a poté zpracuji pomocí analýzy obrazu stejným způsobem, jaký je popsán výše.

4.4 Rozpočet projektu

Věcné náklady	sklo na výrobu formikárií + práce	1050	4116,-
	sklářský tmel	80	
	pistole na tmel	175	
	Fluon (polytetrafluoroethylen) - 100ml	1134	
	štětec	17	
	kancelářské svorky 80ks	480	
	černé čtvrtky 60ks	147	
	box na formikária	120	
	cvrčci - dvě balení	80	
	entomologická pinzeta	55	
	kádinka umělohmotná	18	
	materiály vyplňující formikária (písky)	340	
	maz na spojení stěn formikária	80	
	rýč	230	
polyethylenové pytle 25ks	110		
Režijní náklady	20% Věcných nákladů	823	823,-
Investiční náklady	fotoaparát + objektiv	10500	10500,-
Osobní náklady	mzda jednoho pracovníka za 233 hodin (200 Kč/hod.)	46600	63376,-
	sociální a zdravotní pojištění (36% platu)	16776	

Celková částka: 78815 Kč

4.5 Časový harmonogram práce

Aktivity / Měsíce roku 2013	Duben	Květen	Červen	Červenec	Srpen	Září	Říjen	Listopad
Konstrukce a příprava formikárií	■							
Odběr mravenišť a extrakce mravenců		■						
Pořizování fotosnímků			■	■	■			
Vyhodnocení pokusu a statistická analýza						■	■	
Sepsání studie pro publikaci výsledků						■	■	■

5. Závěr

Mravenci jsou díky svému vlivu na různé složky prostředí označováni jako ekosystémoví inženýři. Bioturbace a stavba jejich hnízd ovlivňuje půdní vlastnosti i vývoj dotčených společenstev.

Celosvětově roste zájem o netechnické cesty ke zlepšování kvality zemědělské půdy. Mnoho studií se však tímto fenoménem nezabývá. Přitom potenciál bioturbátorů se v této oblasti sám nabízí. Pokud by se uvažovalo o využití bioturbujících organismů v zemědělství, nebo obnově poničených ekosystémů, je nutné podrobně znát jejich specifika.

Tato práce umožní rozpoznat faktory, které bioturbaci ovlivňují. Poskytne bližší náhled na proces stavby hnízda a přemísťování půdy. Pokud totiž rozpoznáme pravidla, kterými se bioturbace řídí na úrovni zrněk půdy, budeme se lépe orientovat v této problematice i na úrovni změn v celých ekosystémech.

6. Literatura

Agosti D. a Johnson N. F., 2005: Antbase. World Wide Web electronic publication. antbase.org, version (05/2005). Poslední shlédnutí: 23.4.2012.

Aleksiev A. S., Sendova-Franks A. B., Franks N., 2007a: The selection of building material for wall construction by ants. *Animal Behaviour*. 73, 779-788.

Aleksiev A.S., Longdon B., Christmas M. J., Sendova-Franks A. B., Franks N., 2007b: Individual choice of building material for nest construction by worker ants and the collective outcome for their colony. *Animal Behaviour*. 74, 559-566.

Armitage J. M., Hanson M., Axelman J., Cousins I. T., 2006: Levels and vertical distribution of PCBs in agricultural and natural soils from Sweden. *Science of The Total Environment*. 371, 1–3; 344–352.

Backus V. L., DeHeer C., Herbers J. M., 2006: Change in movement and subdivision of *Myrmica punctiventris* (Hymenoptera, Formicidae) colonies in north temperate forests is related to a long-term shift in social organization. *Insectes Sociaux*. 53, 156–160.

Bagine R. K. N., 1984: Soil translocation by termites of the genus *Odontotermes* (Holmgren) (Isoptera: Macrotermitinae) in an arid area of northern Kenya. *Oecologia*. 64, 263–266.

Bignell D. E. a Eggleton P., 1998: Termites. In: Calow, P. (ed) *Encyclopedia of ecology and environmental management*. Blackwell scientific, Oxford: 744-746.

Billen J. a Gobin B., 1995: Trail Following in Army Ants (Hymenoptera, Formicidae). *Netherlands Journal of Zoology*. 46, 3-4; 272-280.

Blanchart E, 1992: Restoration by earthworms (Megascolecidae) of the macroaggregate structure of a destructured savanna soil under field conditions. *Soil Biology & Biochemistry*. 24, 1587–1594.

- Bollazzi M., Kronenbitter J., Roces F., 2008: Soil temperature, digging behaviour, and the adaptive value of nest depth in South American species of *Acromyrmex* leaf-cutting ants. *Oecologia*. 158(1), 165–175.
- Bossuyt H., Six J., Hendrix P. F., 2005: Protection of soil carbon by microaggregates within earthworm casts. *Soil Biology & Biochemistry* 37, 251–258.
- Bowerman A.G., Redente E. F., 1998: Biointrusion of protective barriers at hazardous waste sites. *Journal of Environmental Quality*. 27, 625–32.
- Breeman (van) N. a P. Buurman, 2002: *Soil Formation* (2nd ed.). Dordrecht-Boston - London: Springer-Kluwer Academic Publishers.
- Buhl J., Deneubourg J. L., Grimal A., Theraulaz G., 2005: Self-organized digging activity in antcolonies *Behavioral Ecology Sociobiology*. 58, 9–17.
- Cammeraat E. L. H. a Risch A. C., 2008: The impact of ants on mineral soil properties and processes at different spatial scales. *Journal of Applied Entomology*. 132, 285–294.
- Carlson R.S. a Whitford G.W., 1991: Ant Mound Influence on Vegetation and Soils in a Semiarid Mountain Ecosystem. *American Midland Naturalist*. 126, 1; 125-139.
- Cerdá A. a Doerr S. H., 2010: The effect of ant mounds on overland flow and soil erodibility following a wildfire in eastern Spain. *Ecohydrology*. 3, 392–401.
- Cox G. W., Mills J. M. a Ellis B. A., 1992: Fire ants (Hymenoptera, Formicidae) as major agents of landscape development. *Environmental Entomology*. 21, 281-286.
- Darwin, C., 1881: *The Formation of Vegetable Mould Through the Action of Worms With Observation of Their Habits*. John Murray.
- Dauber J. a Wolters V., 2000: Microbial activity and functional diversity in the mounds of threedifferent ant species. *Soil Biology & Biochemistry*. 32, 93-99.

Dauber J., Niechoj R., Baltruschat H. a Wolters V., 2008: Soil engineering ants increase grass root arbuscular mycorrhizal colonization. *Biology and Fertility of Soils*. 44, 791–796.

Davis-Carter J. G. a Sheppard D. C., 1993: Redistribution of metals and nutrients by fire ants in a flue dust contaminated pasture. *Soil Biology and Biochemistry*. 25, 6; 747–750.

Deneubourgh J.L., 1983: Probabilistic Behaviour in Ants: A Strategy of Errors? *Journal of Theoretical Biology*. 105, 259-271.

Deneubourg J. L., Franks N. R., 1995: Collective control without explicit coding: the case of communal nest excavation. *Journal of Insect Behaviour*. 4, 417–432.

Derouard L., Tondoh J., Vilcosqui and P. Lavelle, 1997: Effects of earthworm introduction on soil processes and plant growth. Short-scale experiments at Lamto (Côte d'Ivoire). *Soil Biology and Biochemistry*. 29(3-4), 541-545.

Donovan S. E., Eggleton P., Dubbin W. E., Batchelder M., Dibog L., 2001: The effect of a soil feeding termite, *Cubitermes fungifaber* (Isoptera: Termitidae) on soil properties: Termites may be an important source of soil microhabitat heterogeneity in tropical forests. *Pedobiologia*. 45 (1), 1-11.

Dostál P., Březnová M., Kozlíčková V., Herben T., Kovář P., 2005: Ant-induced soil modification and its effect on plant below-ground biomass. *Pedobiologia*. 49, 127 - 137.

Edwards C. A., 2004: The importance of earthworms as key representatives of the soil fauna. In *Earthworm Ecology*. Second edition. 3-7.

Eldridge D. J., 1993: Effect of ants on sandy soils in semi-arid Eastern Australia: Local distribution of nest entrances and effect on infiltration of water. *Australian Journal of Soil Research*. 31, 509–518.

Eldridge D. J., Myers C. A., 1998: Enhancement of soil nutrients around nest entrances of the funnel ant *Aphaenogaster barbigula* (Myrmecinae) in semi-arid eastern Australia. *Australian Journal of Soil Research*. 36, 1009–1017.

Emerson A. E., 1938: Termite nests – a study of the phylogeny of behavior. *Ecological Monographs*. 8, 247–284.

Espinoza N. D. a Santamarina J. C., 2010: Ant tunneling - a granular media perspective. *Granular Matter*. 12, 607–616.

Evans Theodore A., Dawes Tracy Z., Ward Philip R. a Lo Nathan, 2011: Ants and termites increase crop yield in a dry climate. *Nature Communications*. 2, 262.

Farji-Brener A. a Ghermandi L., 2004: Seedling recruitment in a semi-arid Patagonian steppe: facilitative effects of refuse dumps of leaf-cutting ants. *Journal of Vegetation Science* 15, 823–830.

Farji-Brener A. a Illes A., 2000: “Do leaf-cutting ant nests make “bottom-up” gaps in neotropical rain forest?: A critical review of the evidence. *Ecology Letters*. 3, 219–227.

Frouz J., Holec M., Kalčík J., 2003: The effect of *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae) ant nest on selected soil chemical properties, *Pedobiologia (Jena)*. 47, 205–212.

Frouz J., Pižl V., Tajovský K., 2007: The effect of earthworms and other saprophagous macrofauna on soil microstructure in reclaimed and un-reclaimed post-mining sites in Central Europe Conference Information: 8th International Symposium on Earthworm Ecology Cracow, Poland. *European Journal of Soil Biology*. 43, 184-189.

Frouz J., Rybníček M., Cudlín P., Chmelíková E., 2008: Influence of the wood ant, *Formica polyctena*, on soil nutrient and the spruce tree growth. *Journal of Applied Entomology*. 132, 281–284.

Frouz J. a Jílková V., 2008: The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*. 11, 191-199.

Gomez C., Espadaler X., Bas J. M., 2005: Ant behaviour and seed morphology: A missing link of myrmecochory. *Oecologia*. 146(2), 244–246.

Gösswald K., 1989: Die Waldameise. Band 1: Biologische Grundlagen. Ökologie und Verhalten. 660stran. In: Deutsche Entomologische Zeitschrift, 1990. 37, 1-3; 70.

Hale C. M., Host G. E., 2005b: Assessing the impacts of European earthworm invasions in beech-maple hardwood and aspen-fir boreal forests of the western Great Lakes region. National Park Service Great Lakes Inventory and Monitoring Network Report GLKN/2005/11.

Halfen A. F., Hasiotis T. S., 2010: Downward Thinking: Rethinking the “Up” in Soil Bioturbation. 19th World Congress of Soil Science, Soil Solutions for a Changing World 1-6, August 2010, Brisbane, Australia. Published on DVD.

Heimsath A. M., Chappell J., Spooner N.A., Questiaux D.G., 2002: Creeping soil. *Geology*. 30, 111–114.

Holec M. a Frouz J., 2006: The effect of two ant species *Lasius niger* and *Lasius flavus* on soil properties in two contrasting habitats. *European Journal of Soil Biology*. 42, 213–217.

Hölldobler B., a Wilson E. O., 1990: The ants. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

Hooper-Bui L. M., Appel A. G., Rust M.K., 2002: Preference of food particle size among several urban ant species. *Journal of Economic Entomology*. 95(6), 1222–1228.

Humphreys G. S., Mitchell P. B., 1983: A preliminary assessment of the role of bioturbation and rainwash on sandstone hillslopes in the Sydney Basin. In: Young, R.W., Nanson, G.C. (Eds.), *Aspects of Australian Sandstone Landscapes*. Australian and New Zealand Geomorphology Group. Strany 66–80.

Johnson D. L., 2002: Darwin Would Be Proud: Bioturbation, Dynamic Denudation, and the Power of Theory in Science, *Geoarchaeology: An International Journal*. 17, 1; 7–40.

Johnson D. L., Domier J. E. J. a Johnson D. N., 2003: Reflections on the Nature of Soil and Its Biomantle. *Annals of the Association of American Geographers*. 95(1), 11–31.

Johnson L. D. a Johnson D. N., 2010: The role of ants in forming biomantles. 19th World Congress of Soil Science, Soil Solutions for a Changing World. 1 – 6 August 2010, Brisbane, Australia. Published on DVD.

Jones C. G., Lawton J. H. a Shachak M., 1994: Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373–386.

Jones J. A., 1990: Termites, soil fertility and carbon cycling in dry tropical Africa: a hypothesis. *Journal of Tropical Ecology*. 6, 291–30.

Jouquet P., Lepage M. a Velde B., 2002: Termite soil preferences and particle selections: strategies related to ecological requirements. *Insectes Sociaux*. 49, 1–7.

Jouquet P., Traoré S., Choosai Ch., Hartmann Ch., Bignell D., 2011: Influence of termites on ecosystem functioning. *Ecosystem services provided by termites. European Journal of Soil Biology*. 47, 215 – 222.

Kambhampati S. a Eggleton, P., 2000: Phylogenetics and Taxonomy. In: Abe, T., Bignell, D. E. & Higashi, M. (eds.). *Termites: Evolution, Sociality, Symbiosis, Ecology*. Kluwer Academic Publishers. 1-23.

Kretzschmar A., 1987: Soil partitioning effect of an earthworm burrow system. *Biology and Fertility of Soils*. 3, 121-5.

Lavelle P. a Spain A.V., 2001: *Soil ecology*. Kluwer Academics Publishers, Dordrecht, Netherlands, 654 stran.

Lee K. E., 1985: *Earthworms: Their Ecology and Relationships with Soils and Land Use*, Academic Press, Sydney, 654 stran.

Lehre A. K., 1987: Rates of soil creep on colluvium-mantled hillslopes in north-central California, *Erosion and Sedimentation in the Pacific Rim (Proceedings of the Corvallis Symposium, August, 1987)*.

Levan M. A. a Stone E. L., 1983: Soil modification by colonies of black meadow ants in a New York old field. *Soil Science Society America Journal*. 47, 1192–1195.

Lobry de Bruyn, L. A., 1997: The status of soil macrofauna as indicators of soil health to monitor the sustainability of Australian agricultural soils. *Ecological Economics*. 23, 167- 178.

Lutz H. J., 1960: Movement of rocks by uprooting of forest trees. *American Journal of Science*. 258, 752–756.

MacKay W. P., 1983: Stratification of Workers in Harvester Ant Nests (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 56(4), 538-542.

Mandel R. D. a Sorenson C. J., 1982: The Role of the Western Harvester Ant (*Pogonomyrmex occidentalis*) in Soil Formation. *Soil Science Society of America Journal*. 46. 785–788.

Mando A., Stroosnijder L., Brussaard L., 1996: Effects of termites on infiltration into crusted soil. *Geoderma*. 74, 107-113.

Marsh L. a Onof Ch., 2008: Stigmergic epistemology, stigmergic cognition. *Cognitive Systems Research*. 9, 1-2; 136-149.

Mariani L., Juan J. Jiménez, Neuza Asakawa, Richard J. Thomas, Thibaud Decaëns, 2007: What happens to earthworm casts in the soil? A field study of carbon and nitrogen dynamics in Neotropical savannahs, *Soil Biology & Biochemistry*. 39, 757–767.

McGinley M. A., 1984: Central place foraging for nonfood items: Determination of the stick size-value relationship of house building materials collected by eastern woodrats. 123, 6; 841-853.

Meysman Filip J. R.. Middelburg J. J. a Heip Carlo H.R., 2006: Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea. *Trends in Ecology and Evolution*. 21, 12.

Meysman J. R. Filip, Boudreau Bernard P. a Middelburg Jack J., 2010: When and why does bioturbation lead to diffusive mixing? *Journal of Marine Research*. 68, 881–920.

Mikheyev A., Tschinkel W., 2004: Nest architecture of the ant *Formica pallidefulva*: structure, costs and rules of excavation. *Insectes Sociaux*. 51(1), 6.

Mitchell P. B., 1988: The influences of vegetation, animals and micro-organisms on soil processes. In: Viles, H. A. (Ed.), *Biogeomorphology*. Basil Blackwell, Oxford. 43–82.

Nkem J. N., Lobry de Bruyn L. A., Grant C. D. a Hulugalle N. R., 2000: The impact of ant bioturbation and foraging activities on surrounding soil properties. *Pedobiologia*. 44, 609-621.

Peacock E. a Fant David W., 2002: Biomantle Formation and Artifact Translocation in Upland Sandy Soils: An Example from the Holly Springs National Forest, North-Central Mississippi, U.S.A., *Geoarchaeology: An International Journal*. 17, (1); 91–114.

Penick C. A. a Rschinkel W. R., 2008: Thermoregulatory brood transport in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Insectes Sociaux*. 55, 2; 176-182.

Petal J., 1977: The role of ants in ecosystems. 293-325. In: M. V. Brian (ed.). *Production ecology of ants and termites*. University Press, Cambridge.

Persson T., Lenoir L. a Taylor A. 2007: Bioturbation in Different Ecosystems at Forsmark and Oskarshamn. Report SKB R-06-123, Swedish Nuclear Fuel and Waste Management Co., Stockholm.

Pižl V., 2002: *Žížaly České republiky*. Uherské hradiště (Přírodovědný klub). 154 stran.

Porter S. D., Tschinkel W. R., 1993: Fire ant thermal preferences: behavioral control of growth and metabolism. *Behavioral Ecology Sociobiology*. 32, 321–329.

Rasse P., Deneubourg J. L., 2001: Dynamics of nest excavation and nest size regulation of *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behaviour*. 14, 433–449.

Richards P. J., 2009: Aphaenogaster ants as bioturbators: Impacts on soil and slope processes. *Earth-Science Reviews*. 96, 92–106.

Scott K. M. a Pain F. C., 2009 : *Regolith Science*, 1st Edition. CSIRO.Collingwood, Australia. 461 p.

Semhi K., Chaudhuri S., Clauer N., Boeglin J. L., 2008: Impact of termite activity on soil environment: A perspective from their soluble chemical components. *Internet Journal of Environmental Science Technology*. 5 (4), 431-444.

Susumu S. Abe, Takashi Kotegawa, Taisuke Onishi, Yoshinori Watanabe and Toshiyuki Wakatsuki, 2011: Soil particle accumulation in termite (*Macrotermes bellicosus*) mounds and the implications for soil particle dynamics in a tropical savanna ultisol. *Ecological Research*. 27, 1; 219-22.

Schrader S., Zhang H., 1997: Earthworm casting: Stabilization or destabilization of soil structure? *Soil Biology and Biochemistry*. 29. 3–4; 469–475.

Sleaford F., Bignell D. E. a Eggleton P., 1996: A pilot analysis of gut contents in termites from the Mbalmayo forest reserve, Cameroon. *Ecological Entomology*. 21, 57-73.

Smallwood K. S., Morrison M. L., Beyea J., 1998: Animal burrowing attributes affecting hazardous waste management. *Environmental Management*. 22(6), 831-841.

Sosa B. a Brazeiro A., 2010: Positive ecosystem engineering effects of the ant *Atta vollenweideri* on the shrub *Grabowskia duplicata*. *Journal of Vegetation Science*. 21, 597–605.

Tschinkel W. R., 1998: Sociometry and sociogenesis of colonies of the harvester ant, *Pogonomyrmex badius*: distribution of workers, brood and seeds within the nest in relation to colony size and season. *Ecological Entomology*. 24, 222–237.

Tschinkel W. R., 2005: The nest architecture of the ant, *Camponotus socius*. *Journal of Insect Science*. 5, 9; 18.

Vlasáková B., Raabová J., Kyncl T., Dostál P., Kovářová M., Kovář P., Herben T., 2006: Ants accelerate succession from mountain grassland towards spruce forest. *Journal of Vegetation Science*. 20, 577–587.

Wagner D., Brown J. F. M., Gordon D. M., 1997: Harvester ant nests, soil biota and soil chemistry. *Oecologia*. 112, 232-236.

Wang D., McSweeney K., Lowery B., Norman J.M., 1995: Nest structure of ant *Lasius neoniger* Emery and its implications to soil modification. *Geoderma*. 66, 259-272.

Werner P. a Weizik M., 2007: Vespoidea: Formicidae (mravencovití). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. Supplementum* 11, 133-164.

Wilkinson T. Marshall, Richards Paul J., Humphreys Geoff S., 2009: Breaking ground: Pedological, geological, and ecological implications of soil bioturbation. *Earth-Science Reviews*. 97, 257–272.

Wilson, E. O., 1993: *The diversity of life*. Harvard University Press, Harvard.

Yair A., 1995: Short and long term effects of bioturbation on soil erosion, water resources and soil development in an arid environment. *Geomorphology*. 13, 87-99.

Young A., Saunders I., 1986: Rates of surface processes and denudation. In: Abrahams, A.D. (Ed.), *Hillslope processes*. Allen & Unwin, Boston. 3–27.

7. Příloha



Obr. 1 : Verze formikária číslo 1.



Obr. 2 : Verze formikária číslo 2.



Obr. 3 : Verze formikária číslo 3.