



# Vliv lesních mravenců druhu *Formica polyctena* na pH půdy

Veronika Jílková



Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích

Bakalářská práce

Školitel Doc. Ing. Mgr. Jan Frouz CSc.

České Budějovice  
2008

Jílková V. (2008): Vliv lesních mravenců druhu *Formica polyctena* na pH půdy [The influence of the wood ants *Formica polyctena* on pH of the soil. Bc. Thesis, in Czech]. - pp. 47, Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

*Anotace:* Cílem této práce bylo zjistit rozsah a velikost vlivu lesních mravenců druhu *Formica polyctena* na pH půdy. Byly analyzovány půdní vzorky ze dvou lokalit (jedna poblíž Liberce, druhá poblíž Mladé Vožice) odebrané použitím tří metod. Součástí práce byl také manipulativní pokus, jehož cílem bylo prokázat, že změny pH způsobují mravenci svými aktivitami.

*Annotation:* The task of this study was to specify the range and the extent of influence of the wood ants *Formica polyctena* on soil pH. Three methods of sampling were used on two localities (the one near Liberec, the other near Mladá Vožice). A manipulation experiment to prove that all the changes are caused by ants due to their activities was also included.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala 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.

V Českých Budějovicích 28.4.2008

Veronika Jílková

Pro práci s chráněným druhem byla udělena výjimka podle platných předpisů.

Poděkování

Chtěla bych poděkovat především svému školiteli, Janu Frouzovi, za cenné rady a návrhy, své mamince za pomoc s překlady z ruštiny a celé své rodině a přátelům za podporu.

# Obsah

<b>1. Úvod</b> .....	<b>1</b>
<b>2. Literární přehled</b> .....	<b>2</b>
2.1 Lesní mravenci (skupina <i>Formica s.str.</i> ) .....	2
2.1.1 Výskyt a význam .....	2
2.1.2 Potrava .....	2
2.1.3 Hnízda .....	3
2.2 Mikroklima v hnízdech mravenců .....	4
2.2.1 Vlhkost .....	5
2.2.2 Teplota .....	5
2.3 Vliv mravenců na půdu .....	6
2.3.1 Fyzikální vlastnosti .....	7
2.3.2 Chemické vlastnosti .....	7
2.3.3 Biologické vlastnosti .....	8
2.3.3.1 Rostliny .....	8
2.3.3.2 Půdní organismy .....	9
2.4 Výběr stanoviště vs. ovlivnění půdních vlastností mravenci .....	11
2.5 Význam pH pro půdu a hlavní faktory určující půdní pH .....	12
2.5.1 Význam a hodnoty pH .....	12
2.5.2 Vlivy na pH .....	12
<b>3. Materiál a metodika</b> .....	<b>14</b>
3.1 <i>Formica polyctena</i> .....	14
3.2 Charakteristika lokalit .....	14
3.2.1 Lokalita Pod Orionkou .....	14
3.2.2 Lokalita Polánka .....	15
3.3 Odběr vzorků půdy .....	16
3.4 Manipulativní pokus .....	18
3.5 Měření pH .....	19
3.6 Stanovení množství organické hmoty .....	19
3.7 Stanovení obsahu kationtů .....	19
3.8 Statistické zpracování .....	20
<b>4. Výsledky</b> .....	<b>21</b>
4.1 Velké síť .....	21

---

4.1.1 Lokalita Pod Orionkou - síť s mraveništěm a bez mraveniště .....	21
4.1.2 Lokalita Polánka - síť s vlhkým a suchým mraveništěm .....	21
4.2 Malé sítě .....	24
4.3 Závislost pH na vzdálenosti od mraveniště, množství organické hmoty a výměnných kationtů .....	27
4.4 pH na gradientu vzdáleností od mraveniště .....	33
4.5 Výsledky manipulativního pokusu .....	34
<b>5. Diskuze .....</b>	<b>35</b>
<b>6. Závěr .....</b>	<b>40</b>
<b>7. Reference .....</b>	<b>41</b>

# 1. Úvod

Lesní mravenci (*Formica s. str.*, Hymenoptera, Formicidae) jsou jedním z dominantních druhů v severských lesích. Jsou známí díky svým obrovským koloniím čítajícím několik milionů jedinců a velkým trvalým hnízdům. Přestože materiál použitý ke stavbě mravenčího hnízda pochází z okolní půdy a opadanky, fyzikální, chemické a biologické vlastnosti hnízda se od okolí liší. Tyto odlišnosti pravděpodobně způsobují mravenci svými aktivitami při stavbě a opravách hnízda a při shánění potravy.

Jednou z chemických vlastností, která se liší mezi hnízdem a okolní půdou je hodnota pH. pH je velmi významnou vlastností půdy, ovlivňující mimo jiné dostupnost živin rostlinám, erozi půdy nebo mikrobiální aktivitu. Mnoho prací se okrajově zabývá změnami pH, ale podrobnější údaje vesměs chybí. Proto je cílem mé práce zhodnotit vliv mravenců na pH půdy ve větším rozsahu, především chci zodpovědět tyto otázky:

1. Je pH v okolí mraveniště odlišné od okolní půdy? Jakým směrem?
2. Do jaké vzdálenosti od mraveniště je pH pozměněno?
3. Existují rozdíly v pH mezi vlhkým a suchým mraveništěm?
4. Způsobují změny pH mravenci svými aktivitami nebo královna při zakládání hnízda vybere místo s výhodnějšími podmínkami?
5. Jaké vlivy na pH působí (množství organické hmoty, výměnných kationtů)?

## 2. Literární přehled

### 2.1 Lesní mravenci (skupina *Formica s. str.* )

#### 2.1.1 Výskyt a význam

Lesní mravenci jsou významnou složkou ekosystémů. Vyskytují se od severských a subarktických oblastí Skandinávie až po mírný pás Evropy a Asie (Czechowski *et al.* 2002, Seifert 1996). Nachází se jak v jehličnatých, tak ve smíšených lesích. Svým vlivem na strukturu potravní sítě, tok energie, transport živin a modifikaci půdních vlastností ovlivňují procesy v ekosystému (Dlusskij 1967). Svoji činností ovlivňují rozsáhlá území a jsou považováni za ekosystémové inženýry (Jones *et al.* 1994, Jouquet *et al.* 2006).

#### 2.1.2 Potrava

Lesní mravenci jsou omnivoři, živí se jak živočišnou potravou (různé druhy hmyzu, Myriapoda, Arachnida, Oligochaeta), tak i medovicí mšic nebo rostlinným materiálem a šťávami (Horstmann 1974, Petal 1978, Stradling 1978). Složení jídelníčku může být mimo jiné odrazem relativní dostupnosti jednotlivých složek potravy, například objem medovice ve volatech mravenců je nejvyšší brzy na jaře a v pozdním létě, což souvisí s produkcí mšic (*Lachnus roboris*) (Horstmann 1972).

Potrava je sbírána z prostoru mnohem většího, než který zabírá hnízdo. Velikost potravního teritoria závisí na druhu mravenců, velikosti populace a dělnic, hojnosti jídla a povaze terénu (Petal 1978, Petal 1980). Například u druhu *Formica rufa* Whittaker (1991) uvádí délku potravních cest cca 60 m, kdežto Stradling (1978) uvádí pro stejný druh více jak 100 m. Počet potravních cest vycházejících z hnízda je průměrně 6 a často vedou poblíž

stromů se mšicemi (Laine a Niemelä 1989). Potravní teritoria jsou tvarově nepravidelná (Stradling 1978).

Průměrně velká kolonie *F. polyctena*, která obývá teritorium o velikosti 0,27 ha, posbírání za rok průměrně 6,1 milionu kusů kořisti (objem 28 l, obsah energie  $6,2 \cdot 10^4$  kcal) a 155 l medovice (obsah energie  $16,4 \cdot 10^4$  kcal) (Horstmann 1974). I když mravenci potřebují velké množství energie pro vlastní metabolismus, pro udržování mraveniště a mikroklimatu v něm, tato ohromná množství potravy nemohou být spotřebována. Mravenci si tak vytváří zásoby potravy pro nepříznivá období (Petal 1978). Díky potravním aktivitám mravenců se tedy v hnízdě kumulují velké množství organické hmoty, které je posléze zpřístupněno mikroorganismům.

### 2.1.3 Hnízda

Lesní mravenci vytvářejí trvalá mraveniště, která jsou obývána často po desetiletí. Jsou tvořena z nadzemní a podzemní části.

Nadzemní část je kupovitá a je tvořena z rostlinného materiálu (jehličí, větvičky, smůla, listí) a minerálních částic, to vše je spojeno výměšky mandibulárních žláz mravenců (Laine a Niemelä 1989, Petal 1978, Pokarzhevskij 1981). Množství jehličí přineseného ročně do hnízda *F. polyctena* představuje 12-37% rostlinného materiálu hnízda (350 kg/ha) (Pokarzhevskij 1981). Nadzemní část se skládá z centrální zóny a zemitého valu (Dlusskij 1967, Frouz *et al.* 2005, Zacharov *et al.* 1981). Centrální zóna je nejstarší částí mraveniště. Tvoří ji především tzv. vnitřní konus, který je tvořen většími kusy rostlinného materiálu, často se uprostřed této části nachází pařez nebo kus dřeva. V průběhu 5-6 měsíců v roce je v něm udržován stabilní hydrotermický režim. Povrch kupy je překryt pečlivě uhlazenou vrstvou jemného rostlinného materiálu a písku, která pomáhá udržovat stálé mikroklima. Na obvodu centrální části se nachází zemitý val, který bývá velmi vyvinut u hnízd *F. polyctena*.

Slouží jako místo pro odkládání půdy vyhloubené při exkavaci chodeb a komor v podzemní části mraveniště. Tato zóna je obohacována o produkty rozpadu rostlinného materiálu a je zde také odkládán odpad a produkty metabolismu mravenců.

Podzemní část mraveniště sestává ze systému chodeb a komor vyhloubených mravenci. Tato část může dosahovat hloubky více jak 50 cm (*F. polyctena*) (Kristiansen a Amelung 2001). Vyhloubená země je odkládána na povrch ve 20-40 cm vysokých kruhových valech. Země je tedy vynesena z hlubších horizontů na povrch a je promíchávána se zemí z povrchu (Amador a Görres 2007).

Kolonie lesních mravenců mohou mít buď jednu královnu, jsou tedy monogynní, to je časté např. u druhu *F. rufa*. Často však jsou polygynní, mají více královen v jednom hnízdě (např. u *F. polyctena* i více jak 5000 královen) a mívají také velký počet dělnic (u *F. polyctena* více jak 5 milionů) (Seifert 1996). Monogynní hnízda jsou zpravidla zakládána samotnou královnou, polygynní hnízda vznikají většinou pomocí oddělků. Při tomto způsobu vzniku hnízda se část dělnic a královen již existujícího hnízda odsune zpravidla ve směru potravní cesty a založí nové hnízdo. Vznikají tak polykalické kolonie, tvořené větším počtem hnízd ( $10^1$ - $10^3$  hnízd), které pokrývají velkou plochu lesa (Zacharov *et al.* 1981). Obrovské kolonie a trvalá hnízda těchto mravenců byla předpokladem pro výraznou změnu půdních vlastností.

## 2.2 Mikroklima v hnízdech mravenců

V hnízdech mohou být regulovány mikroklimatické podmínky, které jsou přibližovány optimu mravenců. Jsou relativně málo závislé na typu prostředí a geografické poloze (Petal 1980). Lesní mravenci jsou díky svým mraveništím rozšířeni hlavně v boreálu (Seifert 1996). Ačkoli teplotní optimum většiny středoevropských druhů mravenců leží mezi 22-32°C, jejich mraveniště s udržovaným mikroklimatem jim umožňují žít i v chladných oblastech.



### 2.2.1 Vlhkost

Mnoho autorů uvádí, že hnízda mravenců jsou sušší než okolní půda (Boulton *et al.* 2003, Laakso a Setälä 1997, Lafleur *et al.* 2002). To je způsobeno několika faktory. Kónický tvar kupy snižuje infiltraci vody při dešti. Tomu napomáhá i uhlazená povrchová vrstva, po které voda steče (Seifert 1996). Protože je podzemní část mraveniště protkána sítí chodeb a komor, je tato část porézní, což umožňuje rychlejší průtok vody mraveništěm a snadnější provzdušnění a tedy i odpaření vody (Boulton *et al.* 2003, Cammeraat *et al.* 2002, Dean a Yeaton 1993, Lafleur *et al.* 2002, Petal 1978).

Vlhkost mraveniště pozitivně koreluje s velikostí hnízda, stupněm zastínění a aktivitou mravenců (Frouz 1996, Frouz a Finer 2007). Rozdíly mezi obývaným a opuštěným mraveništěm, stejně jako stabilní vlhkost během doby aktivity mravenců poukazují na to, že vlhkost je mravenci regulována. Nejvyšší vlhkost byla zjištěna ve vrchní části mraveniště (Frouz 1996).

Hnízda lesních mravenců se rozdělují na suchá a vlhká (Frouz 1996, 2000). Suchá hnízda jsou ta s  $\leq 20\%$  vlhkostí, vlhká hnízda s  $\geq 35\%$  vlhkostí. Suchá hnízda jsou častější než vlhká, nacházejí se většinou na okrajích lesů nebo pasek, kde je vysoké sluneční záření. Tato hnízda jsou spíše menších rozměrů. Naproti tomu hnízda vlhká se nacházejí hlouběji v lese, jsou větší a více zastíněná.

### 2.2.2 Teplota

Teplota mraveniště je regulována od dubna do listopadu, tedy po dobu aktivity mravenců (Rosengren *et al.* 1987). Ale i v zimě je teplota v mraveništi udržována mezi 1-2°C. Letní teploty jsou o 7-12°C vyšší než teplota vzduchu (Frouz a Finer 2007). Nejteplejší místo v mraveništi se nachází 50 cm od povrchu hnízda, v centru mraveniště je dvakrát tepleji než na povrchu (Coenen-Staß 1980).

Existuje několik zdrojů tepla v mraveništi. Především je to metabolické teplo mravenců a mikroorganismů, teplo produkované materiálem mraveniště a teplo získané ze slunečního záření, které ohřívá jak povrch mraveniště, tak i černá tělíčka mravenců (Coenen-Staß 1980, Rosengren *et al.* 1987).

Teplota v hnízdech závisí na klimatických podmínkách (sluneční záření, vítr, teplota, vlhkost vzduchu a půdy), na hustotě populace mravenců a velikosti mraveniště (Coenen-Staß 1980, Frouz a Finer 2007). Čím je populace větší, tím lépe je teplota v mraveništi udržována díky metabolickému teplu mravenců (Petal 1978). Povrchová vrstva mraveniště zvyšuje účinnost kopečku jako slunečního kolektoru (Seifert 1996).

Suchá a vlhká hnízda se liší také teplotním režimem a tepelnou kapacitou (Frouz 1996, 2000). Povrchová teplota vlhkých hnízd je vyšší než u suchých. Vlhká hnízda mají vyšší tepelnou kapacitu, což se projevuje 15krát vyššími tepelnými ztrátami oproti suchému mraveništi. Tyto ztráty musí být kompenzovány větší produkcí tepla mravenci a oproti suchým hnízdům i produkcí tepla mikroorganismy.

## **2.3 Vliv mravenců na půdu**

Mravenci svými aktivitami při stavbě hnízda a shánění potravy ovlivňují fyzikální, chemické i biologické vlastnosti půdy (Jouquet *et al.* 2006). Jsou důležití hlavně kvůli přemísťování, promíchávání a provzdušnění půdy (Seifert 1996). Navíc si mravenci do svých mravenišť nosí velká množství potravy, což má vliv jak na chemické, tak na biologické vlastnosti půdy.

Působení mravenců na půdu se mění v závislosti na typu půdy, geografické poloze, stáří a velikosti mraveniště a druhu mravenců (Jakubczyk *et al.* 1972, Petal *et al.* 2003, Wagner *et al.* 2004, Whitford a DiMarco 1995). Rozdíly v závislosti na druhu mravenců jsou spojeny

s rozdíly ve způsobu života, stavbě a materiálu hnízda a skladbě potravy (Czerwiński *et al.* 1971, Dauber a Wolters 2000, Jakubczyk *et al.* 1972).

### 2.3.1 Fyzikální vlastnosti

Při stavbě hnízda mravenci hloubí chodby a komory v podzemní části mraveniště. Malé částice jsou tak vynášeny z hlubších vrstev na povrch, kdežto pohyb organické hmoty probíhá opačným směrem (Petal 1980). Dochází tak k promíchávání půdního profilu a začleňování org. hmoty do hlubších vrstev půdy (Dostál *et al.* 2005, Kristiansen a Amelung 2001). Je zvyšována porosita, což zvyšuje provzdušnění půdy a infiltraci vody (Dlusskij 1967, Kristiansen a Amelung 2001, Petal a Kusińska 1994). V mraveništích byl také zjištěn vyšší obsah písku a nižší obsah hlíny oproti okolní půdě (Hulugalle 1995, Lafleur *et al.* 2002, Nkem *et al.* 2000).

### 2.3.2 Chemické vlastnosti

Mravenci mění chemické vlastnosti půdy především promícháváním půdy a transportem potravy a stavebního materiálu do hnízda (Frouz *et al.* 2003). Mnoho autorů uvádí zvýšené množství org. hmoty a minerálních produktů dekompozice org. hmoty - dusíku a dusíkatých sloučenin ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ), uhlíku, fosforu a kationtů ( $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ) v hnízdech mravenců oproti okolní půdě (Boulton *et al.* 2003, Czerwiński *et al.* 1971, Jakubczyk *et al.* 1972, Lenoir *et al.* 2001, Wagner 1997). Přičemž rozdíly mezi mraveništěm a okolní půdou jsou nejvíce patrné v nadzemní části mraveniště (Frouz *et al.* 2003). Tyto živiny a minerální prvky jsou uvolňovány z organické hmoty rozkladem mikroorganismy a jinou půdní faunou. Pomocí koncentrací živin v podzemních částech mraveniště bylo dokázáno promíchávání půdních vrstev – pod mraveništěm nebyl patrný žádný gradient koncentrací (Dostál *et al.* 2005).

Jednou z nejdůležitějších vlastností půdy, která je ovlivňována aktivitami mravenců, je pH. Obecně je pH v hnízdech mravenců přibližováno k neutrálním hodnotám, tedy zvyšováno v kyselých půdách a snižováno v zásaditých (Dlusskij 1967, Frouz *et al.* 2003, Petal 1980). Ke zvyšování pH patrně dochází zvýšením koncentrací výměnných kationtů sorpčního komplexu (především  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ) v půdním roztoku, kdežto ke snižování dochází zvýšením množství organické hmoty (Frouz *et al.* 2003, Petal 1978). Na změny pH mají zřejmě vliv i různé skupiny mikroorganismů (Petal 1980).

Mravenci jsou patrně schopni ovlivňovat i širší okolí svých hnízd. Při cestách za potravou se pohybují po potravních cestách a jejich časté používání může vyústit ve změnu půdních vlastností (Nkem *et al.* 2000). Ke změnám patrně dochází promícháváním půdy v okolí potravních cest. Půdní vlastnosti tak mohou být měněny teoreticky v celém rozsahu teritoria mravenců.

### 2.3.3 Biologické vlastnosti

Chemické a fyzikální změny ovlivňují jednak rostliny rostoucí v okolí mraveniště, a jednak organismy žijící v mraveništi.

#### 2.3.3.1 Rostliny

Ovlivňován je jednak obsah živin v mraveništi a okolní půdě, jednak jejich dostupnost rostlinám (Frouz *et al.* 2005, Lafleur *et al.* 2002). Dostupnost živin je zvýšena především urychlením rozkladu organické hmoty, ale také změnami pH (Frouz *et al.* 2003). Minerální formy dusíku jsou považovány za limitující živiny pro růst rostlin v severských lesích (Lafleur *et al.* 2002, 2005). Protože v hnízdě je díky činnosti mikroorganismů poměrně velké množství dusíku a pH blízké neutrálním hodnotám, je v okolí hnízda podpořen růst a plodnost rostlin (Dean *et al.* 1997, Dlusskij 1967, Wagner 1997, Wagner a Jones 2006, Zacharov *et al.*

1981). Na mraveništích obvykle nerostou žádné rostliny. Povrch hnízd je suchý, což je nepříznivé pro růst rostlin, rostliny jsou navíc eliminovány mravenci, kteří koušou jejich kořeny nebo odnášejí mladé rostlinky z okolí mraveniště (Woodell a King 1991). Rostlinné druhy spojené s hnízdy mravenců se obvykle liší od druhů rostoucích v okolních půdách (Culver a Beattie 1983, Dean *et al.* 1997, Woodell a King 1991). Druhy rostlin spojené s mraveništi jsou například *Chenopodium berlandieri*, *Bromus polyanthus* nebo *Achillea millefolium* (Culver a Beattie 1983). Tyto druhy musí být schopné odolat negativním vlivům mraveniště.

### 2.3.3.2 Půdní organismy

V mraveništích je obvyklá větší hojnost a funkční rozmanitost půdních organismů oproti okolní půdě. Vyskytuje se zde větší množství organismů skupin Nematoda, Tardigrada, Oligochaeta, Protozoa a Arthropoda (Acari, Collembola, Insecta) (Boulton *et al.* 2003, Laakso a Setälä 1998, Santos a Whitford 1981, Wagner *et al.* 1997, Zaragoza *et al.* 2007) a samozřejmě mikroorganismů. Půdní organismy jsou zodpovědné za transformaci organické hmoty v půdě (Pavel *et al.* 1984). Mraveniště jsou tedy „hot spots“ pro rozkladače (Laakso a Setälä 1998).

Nejdůležitějšími půdními organismy jsou bezpochyby mikroorganismy (bakterie, Actinomycety, houby). Množství biomasy bakterií a hub je v mraveništích obvykle vyšší oproti okolní půdě, kdežto množství Actinomycet bývá nižší (Czerwiński *et al.* 1971, Jakubczyk *et al.* 1972, Laakso a Setälä 1997, Petal 1980, Petal *et al.* 2003). Bakterie a houby jsou totiž dominantní skupiny, které zužitkovávají organickou hmotu a jsou zodpovědné za její mineralizaci (Laakso a Setälä 1998, Petal 1978). Největší množství a rozmanitost těchto rozkladačů se nachází ve vrchní vrstvě mraveniště, kde byla také zjištěna nejvyšší vlhkost a teplota (Frouz *et al.* 2003, Laakso a Setälä 1998).

Výběr potravy, stavebního materiálu a regulace mikroklimatu v hnízdech může ovlivnit strukturu a funkci organismů. Nejdůležitějšími faktory ovlivňujícími organismy jsou množství živin, vlhkost a teplota (Amador a Görres 2007, Laakso a Setälä 1998, Zaragoza *et al.* 2007). Při vyšší vlhkosti je stimulována mikrobiální aktivita a mineralizace probíhá rychleji (Lenoir *et al.* 2001). Také obsah výměnných kationtů s rostoucí vlhkostí stoupá (Petal 1998). Dekompozici ovlivňuje také kvalita organické hmoty (Petal 1980). Determinuje aktivitu různých skupin mikroorganismů a tím pádem i množství uvolněných výměnných kationtů a následně pH. Rozvoj bakterií se objevuje v kyselých půdách a má za následek zvyšování pH. Zvyšuje se tak výměna kationtů v sorpčním komplexu. Naproti tomu rozvoj hub má za následek snížení pH a je tedy zvýšeno uvolňování výměnných kationtů ze sorpčního komplexu.

Půdy jehličnatých lesů jsou vesměs nepříznivé pro mineralizaci (Lafleur *et al.* 2002). Mikroorganismy a následná mineralizace je totiž limitována dusíkem, kterého je v lesních půdách nedostatek (Park 1976). Mraveniště však pro mineralizaci organické hmoty poskytují příhodné podmínky a je zde také dostatek organické hmoty, která mineralizaci urychluje (Frouz *et al.* 2005, Petal 1978, Petal a Kusińska 1994), proto je zde mineralizace vyšší a uvolňuje se zde tedy více živin a minerálních prvků (Dauber a Wolters 2000, Frouz *et al.* 1997, Petal *et al.* 2003, Wagner 1997, Wagner a Jones 2006).

Ve vlhkých mraveništích jsou výrazně lepší podmínky pro mineralizaci (vyšší vlhkost a teplota). Také zde byl prokázán větší výskyt bakterií a vyšší koncentrace výměnných kationtů (Petal *et al.* 2003). Vzhledem k těmto faktům by zde mohla být výraznější i změna pH oproti suchým mraveništím.

Co vlastně brání tomu, aby byl materiál hnízda rozložen také? Teplota je sice příznivá pro dekompozici, ale malá vlhkost udržovaná v hnízdě (především v centrální části mraveniště) a

neustálé promíchávání materiálu jeho dekompozici brání (Domisch *et al.* 2004, Pokarzhevskij 1981).

## 2.4 Výběr stanoviště vs. ovlivnění půdních vlastností mravenci

Opravdu mravenci způsobují všechny výše uvedené změny nebo si královna při zakládání hnízda vybere místo s výhodnějšími podmínkami? Touto otázkou se ve svých pracích zabývá řada autorů.

Názor, že založení hnízda je závislé na vlastnostech půdy zastává Johnson (1998). Testoval vliv typu půdy a vlhkosti na založení mraveniště a dospěl k závěru, že založení mraveniště je oběma těmito faktory ovlivněno.

Většina autorů však zastává názor, že mravenci jsou za všechny změny zodpovědní. Zvýšení koncentrací živin a kationtů je více patrné u druhů, které obývají svá mraveniště po delší dobu. V těchto hnízdech dochází k větší kumulaci organické hmoty, která roste s věkem mraveniště (Wagner *et al.* 1997). Když jsou mraveniště opuštěna, dochází v průběhu času ke klesání koncentrací všech prvků až na hladinu koncentrace rovnou okolní půdě (Czerwiński *et al.* 1971, Dostál *et al.* 2005, Jakubczyk *et al.* 1972, Wagner *et al.* 1997). K takovému vyrovnání může dojít po 2 letech po opuštění hnízda (Jakubczyk *et al.* 1972). Wagner *et al.* (2004) extrapolací lineární závislosti chemických vlastností půdy na věku mraveniště prokázali, že změna těchto vlastností je zcela vysvětlena věkem mraveniště, a ne počátečními podmínkami při jeho zakládání. Vliv mravenců na změnu půdních vlastností byl prokázán i manipulativním experimentem (Lafleur *et al.* 2005). Při experimentu prováděném ve skleníku došlo během 5 měsíců vlivem mravenců ke změně pH a obsahu fosforu a draslíku.

## 2.5 Význam pH pro půdu a hlavní faktory určující půdní pH

Půdní reakce je velmi významnou vlastností půdy. Je dána koncentrací vodíkových iontů. Rozlišujeme reakci aktivní, která je dána koncentrací  $H^+$  iontů v půdním roztoku, a reakci výměnnou, ionty  $H^+$  které jsou adsorbovány sorpčním komplexem půdy mohou být iontovou výměnnou (především za kationty  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$  a  $K^+$ ) uvolněny do půdního roztoku (Pavel *et al.* 1984, Šimek 2005).

### 2.5.1 Význam a hodnoty pH

Půdy lesních porostů jsou obecně kyselé (Pavel *et al.* 1984). Jsou to půdy sorpčně nenasycené, na dobře propustných substrátech. Silné vyluhování prosakující srážkovou vodou za součinnosti organických kyselin vede ke ztrátě výměnných kationtů a zvýšené adsorpci  $H^+$ . Vzniká tak kyselý sorpčně nenasycený humus. Lesní porosty jsou vůči kyselosti poměrně tolerantní. Optimální reakce pro jehličnaté stromy je 5-5,5, pro listnaté 5,7-6,5.

Na pH závisí rozpustnost různých sloučenin, síla vazby výměnných iontů sorpčního komplexu, dostupnost živin rostlinám nebo aktivita různých mikroorganismů (Pavel *et al.* 1984, Rajchard *et al.* 2002, Valla *et al.* 1980). Mikroorganismům se daří nejlépe v půdě s neutrální reakcí (Pavel *et al.* 1984). Při kyselé reakci jsou půdní bakterie i jejich biochemické pochody (mineralizace) potlačovány. Optimální reakce pro rostliny je  $9 > pH > 3,5$  (Pavel *et al.* 1984). pH ovlivňuje adsorpci a desorpci kationtů rostlinných živin nebo rozpustnost sloučenin biogenních a stopových prvků (Rajchard *et al.* 2002). Při pH 6-7 jsou živiny maximálně přístupné rostlinám (Brady a Weil 1999).

### 2.5.2 Vlivy na pH

Hlavní výměnné kationty v lesních půdách jsou  $H^+$  a  $Al^{3+}$ ,  $Ca^{2+}$  je méně (Pavel *et al.* 1984). Vápenatý kationt je přitom hlavním výměnným kationtem sorpčního komplexu.



V lesních půdách je ho sice nedostatek, ale díky aktivitám v mraveništi je jeho množství zvýšeno a to může napomáhat zvýšení pH.

pH snižují humusové a jiné organické kyseliny hromadící se na povrchu půdy (Pavel *et al.* 1984, Šimek 2005). Tvoří se činností mikroorganismů nebo mohou být do půdy vylučované kořínky rostlin jako kořenové exudáty (především tříslivé kyseliny). Při snížené mineralizaci se v lesních půdách tvoří vrstva surového nadložního humusu z opadu stromů, který obsahuje mnoho značně disociovaných organických kyselin (Pavel *et al.* 1984, Šimek 2005). Ty jsou rozpouštěny v dešťové vodě a vsakují se do půdy. Ke snižování pH přispívá i CO<sub>2</sub> vylučovaný kořeny rostlin a mikroorganismy (Rajchard *et al.* 2002, Šimek 2005). CO<sub>2</sub> reaguje s vodou na H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>, která hydrolyzuje a přispívá ionty H<sup>+</sup> do půdního prostředí. Kořeny rostlin odčerpávají z půdy kationty Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> a K<sup>+</sup>, které jsou vyměňovány za H<sup>+</sup> v sorpčním komplexu půdy a tím také dochází ke snižování pH (Rajchard *et al.* 2002).

### 3. Materiál a metodika

#### 3.1 *Formica polyctena*

Výzkum byl prováděn na druhu *Formica polyctena* ze skupiny *Formica s.str.* (Obr. 1). Tento druh obývá jehličnaté i smíšené lesy a na území střední Evropy je z lesních mravenců nejhojnější (Czechowski *et al.* 2002). Vyhledává spíše sušší stanoviště od podhůří až po středně vysoké horské polohy. Je menších rozměrů, tvoří však velké kupy a rozsáhlé komunikující kolonie. Jeho mraveniště se nacházejí na okrajích i v hloubi lesů. Mraveniště může dosahovat průměru více jak 3 metry a vycházejí z něj potravní cesty do vzdálenosti až 100 m (Frouz, osobní sdělení).

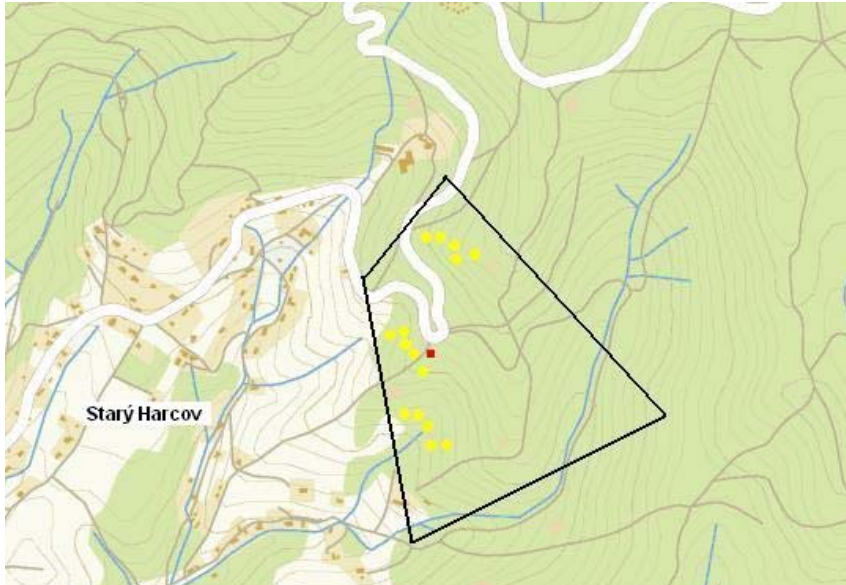


Obr. 1: *Formica polyctena*

#### 3.2 Charakteristika lokalit

##### 3.2.1 Lokalita Pod Orionkou

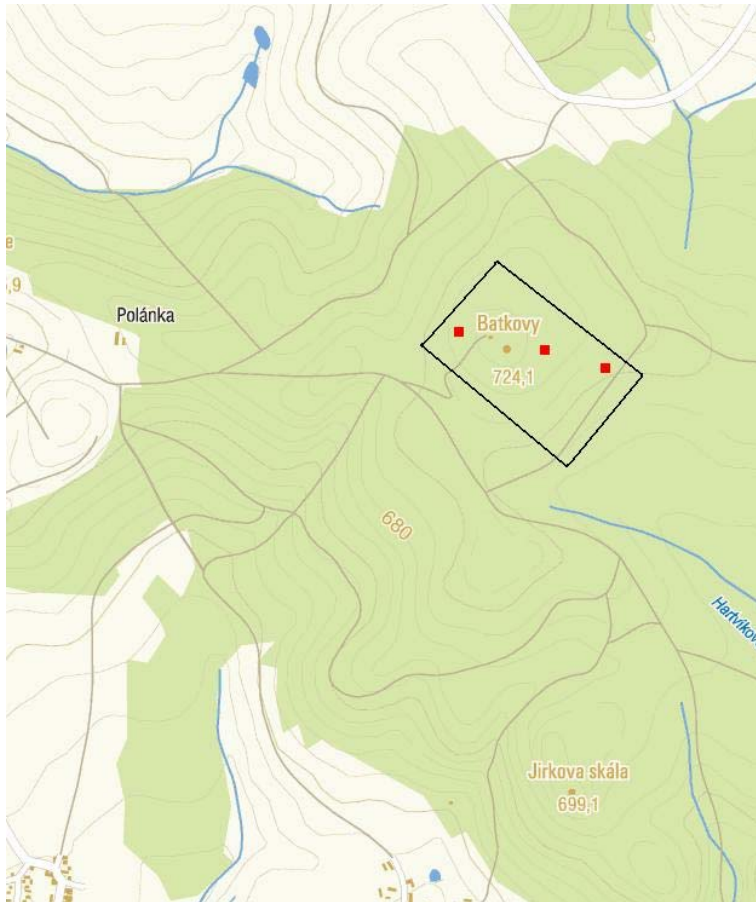
Lokalita leží na okraji Liberecké kotliny v předhůří Jizerských hor, severně od Starého Harcova směrem na Rudolfov, na hranici CHKO Jizerské hory (N 50°46'41'', E 15°6'45'') (Obr. 2). Je to lesnaté území zčásti porostlé kulturní smrčínou a zčásti smíšenými listnatými porosty s vtroušenými buky (*Fagus sylvatica*), borovicemi (*Pinus sylvestris*), modříný (*Larix decidua*), javory (*Acer sp.*), duby (*Quercus sp.*), břízami (*Betula sp.*) a osikami (*Populus tremula*). Na jižním okraji zkoumané lesnaté plochy jsou luční enklávy mezofilních luk. Zdejší klima je charakterizováno poměrně vysokými srážkami (roční úhrn v průměru 918 mm) a průměrnou roční teplotou 7,1°C. Celá tato zkoumaná plocha je hustě pokryta kupami druhu *Formica polyctena* - na několika málo hektarech je tu koncentrováno přes 30 hnízd tohoto druhu.



Obr. 2: Mapa lokality Pod Orionkou. Zájmové území přibližně ohraničeno černými čarami, přibližná poloha zkoumaných mravenišť označena červenými a žlutými značkami.

### 3.2.2 Lokalita Polánka

Lokalita se nachází severovýchodně od Tábora, poblíž Mladé Vožice (N 49°27'53'', E 14°49'43'') (Obr. 3) v převážně smrkovém porostu s vtroušenými duby (*Quercus sp.*), buky (*Fagus sylvatica*), břízami (*Betula sp.*) a borovicemi (*Pinus sp.*) a s občas vtroušenými pasekami. Průměrná teplota je 7,1°C, roční úhrn srážek 586 mm (Frouz a Finner 2007). Na lokalitě bylo při evidenci mravenců r. *Formica* v 80. letech minulého století zaznamenáno více jak 200 hnízd druhu *F. polycтена*.



Obr. 3: Mapa lokality Polánka. Zájmové území přibližně ohraničeno černými čarami, přibližná poloha zkoumaných mravenišť označena červenými čtverci.

Půdní profil na obou lokalitách odpovídá lesní hnědé půdě (půda kyselá - pH 3-4) (Frouz, osobní sdělení).

### 3.3 Odběr vzorků půdy

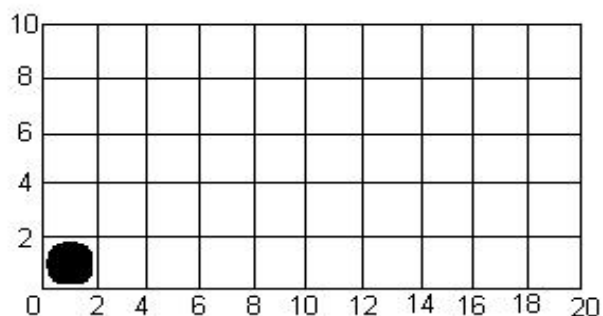
Vzorky půdy byly odebírány z hloubky 0-5 cm několika způsoby.

**1. velká obdélníková síť** (Obr. 4): velikost 10 x 20 m, rozdělená na čtverce o straně 2 m.

V každém bodě sítě byl odebrán vzorek půdy. Síť buď obsahovala mraveniště (umístěno v rohu) nebo byla bez mraveniště, pak byla od nejbližšího mraveniště vzdálena nejméně 100

m (vzdálenost, do které se již mravenci při cestách za potravou nedostanou; Frouz, osobní sdělení).

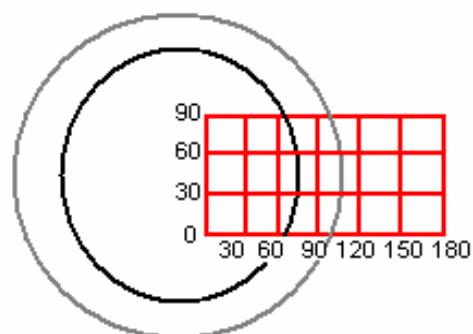
*Cíl: zjistit, jak se pH mění na ploše obklopující mraveniště.*



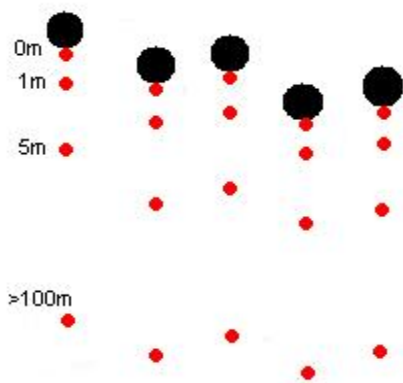
Obr. 4: Velká síť s mraveništěm (mraveniště zobrazeno černým kruhem).

**2. malá obdélníková síť** (Obr. 5): velikost 30 x 180 cm, umístěna na okraji mraveniště, rozdělená na čtverce o straně 30 cm. Opět v každém bodě sítě odebrán vzorek půdy.

*Cíl: zjistit, jakým změnám pH dochází na okraji mraveniště.*



Obr. 5: Malá obdélníková síť na okraji mraveniště. Černá čára - okraj centrální části mraveniště, šedivá čára - okraj zemitého valu mraveniště.



Obr. 6: Skupinka pěti mravenišť (mraveniště zobrazena černými kruhy) s naznačenými místy odběru vzorků půdy (červené tečky) ve vzdálenosti 0, 1, 5 a >100 m od mraveniště.

**3. gradienty vzdáleností od hnízda** (Obr. 6): byly vybrány 3 skupinky mravenišť, v každé skupince 5 mravenišť (celkem 15 mravenišť). U každého mraveniště byly odebrány vzorky ve vzdálenosti 0, 1, 5 a více jak 100 m od mraveniště.

*Cíl: zjistit, do jaké vzdálenosti od hnízda dochází ke změnám pH.*

Odběr vzorků ve velké síti s mraveništěm a bez mraveniště a odběr na gradientu vzdáleností od hnízda byl proveden na lokalitě Pod Orinkou v roce 2006, odběr vzorků ve velké a malé obdélníkové síti byl proveden u vlhkého a suchého mraveniště na lokalitě Polánka v roce 2007.

Vzorky půdy byly usušeny, přesety na 2mm sítu a ručně zhomogenizovány. Ve vzorcích bylo změřeno pH, obsah kationtů ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$ ) a bylo určeno množství organické hmoty (ve velkých sítích jen v polovině sítě).

### **3.4 Manipulativní pokus**

Do pytlíků ze síťoviny bylo nasypáno jehličí a půda ze smrkového lesa poblíž Českých Budějovic, ve kterém nebyla zjištěna přítomnost mravenců - neovlivněn aktivitami mravenců (celkem 24 pytlíků s jehličím a 24 pytlíků s půdou (Obr. 7)). Poté bylo 6 pytlíků s jehličím vloženo do vlhkého mraveniště a 6 do suchého mraveniště, po 6 pytlících bylo uloženo do opadu na místa vzdálená nejméně 3 m od každého z mravenišť (kontrola). To samé bylo provedeno s pytlíky s půdou s tím rozdílem, že pytlíky byly umístěny do zemitého valu mraveniště a v kontrole byly ukryty pod povrch.

Doba trvání pokusu květen-listopad 2007 (celkem 6 měsíců), což víceméně odpovídá době aktivity mravenců (Frouz *et al.* 1997, Horstmann 1972). Po vyjmutí pytlíků bylo ve vzorcích jehličí a půdy změřeno pH a porovnáno s pH jehličí a půdy neovlivněné mravenci.

*Cíl: prokázat, že mravenci jsou schopni svými aktivitami měnit pH.*



Obr. 7: Pytlíky ze síťoviny s jehličím a hlinou.

### 3.5 Měření pH

pH bylo měřeno potenciometricky pomocí skleněné elektrody a referenční kalomelové elektrody jako aktivní pH ve vodním výluhu ( $\text{pH}/\text{H}_2\text{O}$ ) (Javorský *et al.* 1987, Kubíková 1970). Poměr půdy a vody byl 1:5, poměr půdy a jehličí 1:10. Půda/jehličí bylo promícháno s příslušným množstvím destilované vody a suspenze se nechala stát do druhého dne. Poté byla zfiltrována a bylo změřeno pH.

### 3.6 Stanovení množství organické hmoty

Množství organické hmoty bylo stanoveno jako „loss of igniton“ (LOI), tedy žiháním vzorků půdy při teplotě  $600^\circ\text{C}$  po dobu 5 hodin.

### 3.7 Stanovení obsahu kationtů

Množství kationtů bylo stanoveno v roztoku Mehlich-1 ( $0,05 \text{ N HCl} + 0,025 \text{ N H}_2\text{SO}_4$ ) (Mehlich 1953). Poměr půdy a roztoku 1:4. Suspenze byla promíchána na třepačce po dobu 5

minut, poté byla zfiltrována. Obsah kationtů byl stanoven atomovou absorpční spektrofotometrií, plamenovou technikou v plameni acetylen-oxid dusný (vlnová délka 420,7 nm) na přístroji SpectrAA 640 (výrobce Varian Techtron, Austrálie). Vzorby byly ředěny destilovanou vodou 1:1.

### **3.8 Statistické zpracování**

Ke stanovení závislosti mezi pH, obsahem výměnných kationtů, množstvím org. hmoty a vzdáleností od mraveniště byla použita lineární regrese, ke stanovení závislosti množství organické hmoty na vzdálenosti od mraveniště v jednotlivých sítích byla použita polynomická regrese 2.řádu. K vyhodnocení hodnot pH na gradientu vzdáleností od mraveniště byla použita hierarchická ANOVA s hnízdem jako náhodným efektem a k vyhodnocení manipulativního pokusu trojcestná ANOVA. K porovnání průměrných hodnot parametrů ve dvou sítích byl použit dvouvýběrový t-test a k porovnání průměrných hodnot parametrů ve třech sítích jednocestná ANOVA, vzhledem k nehomogenitě variancí byla data před vyhodnocením zlogaritmována. Data byla uspořádána a upravena v programu Excel, výpočty byly provedeny pomocí programu Statistica.



## 4. Výsledky

### 4.1 Velké síť

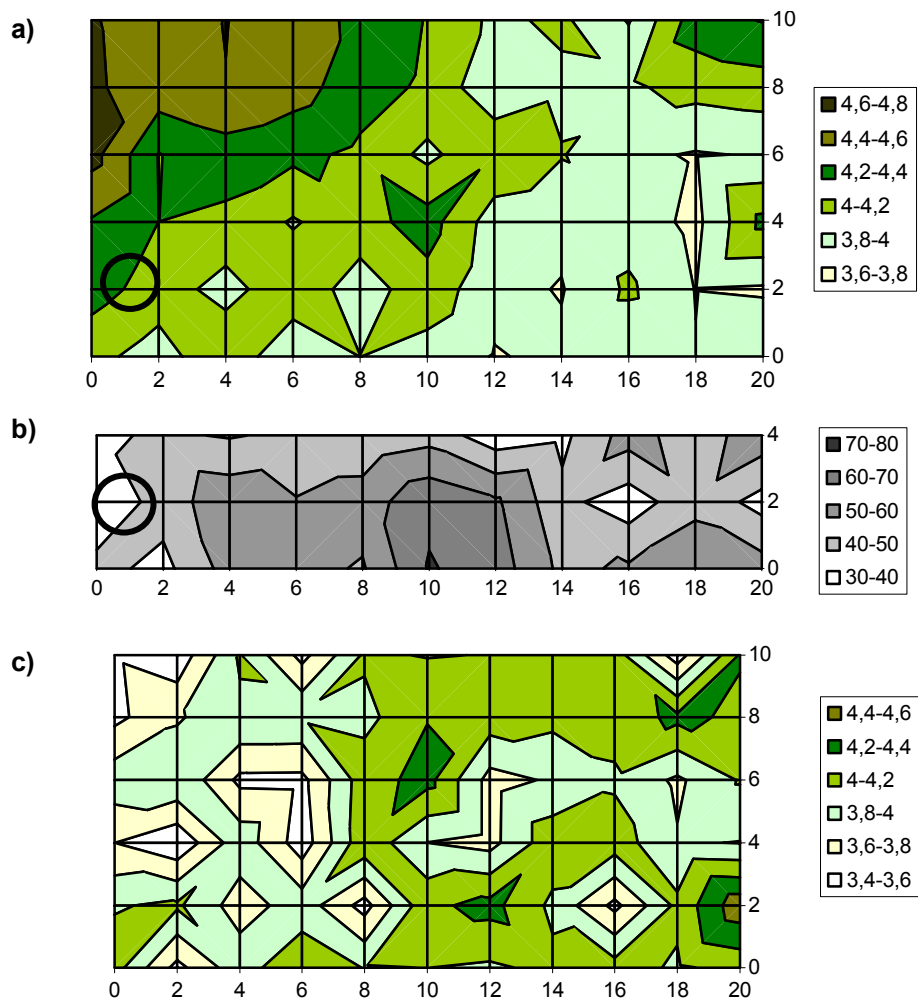
#### 4.1.1 Lokalita Pod Orionkou - síť s mraveništěm a bez mraveniště

pH ve velké síti s mraveništěm je vyšší oproti pH v síti bez mraveniště ( $t=4,193$ ,  $df=130$ ,  $p<0,001$ , t-test). V okolí mraveniště bylo zjištěno vyšší pH, které s rostoucí vzdáleností od mraveniště klesá (Obr. 8a). Nejvyšší pH však nebylo zjištěno v okolí mraveniště, ale v sousedním rohu sítě. Vyšším hodnotám pH v okolí mraveniště odpovídá nízké množství organické hmoty, které se se zvyšující vzdáleností od mraveniště zvyšuje (Obr. 8b). V síti bez mraveniště není patrný žádný gradient pH (Obr. 8c).

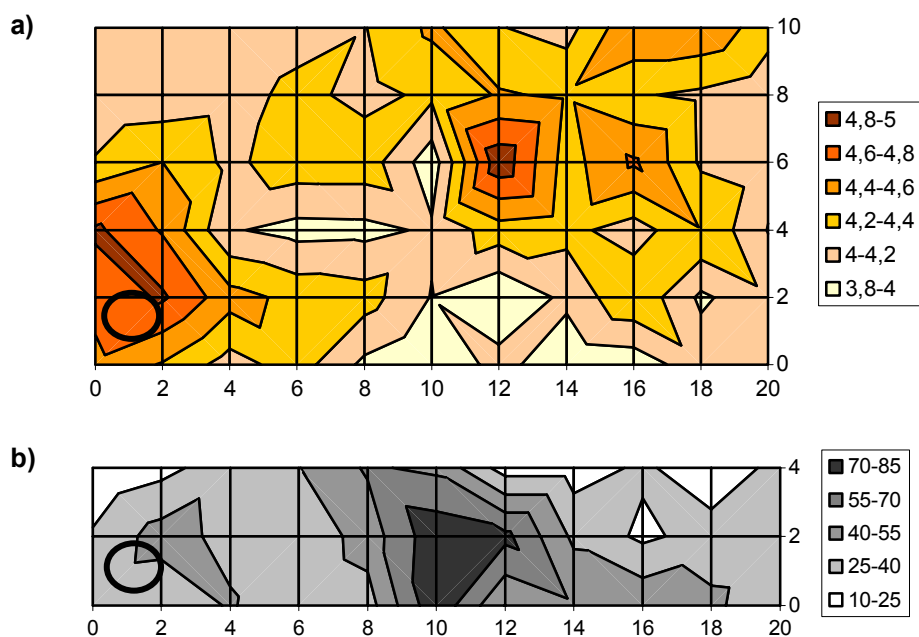
#### 4.1.2 Lokalita Polánka - síť s vlhkým a suchým mraveništěm

V síti s vlhkým mraveništěm je pH statisticky významně vyšší než v síti se suchým mraveništěm ( $t=4,39$ ,  $df=130$ ,  $p<0,001$ , t-test). V obou sítích došlo k navýšení pH v okolí mraveniště (Obr. 9a, Obr. 10a).

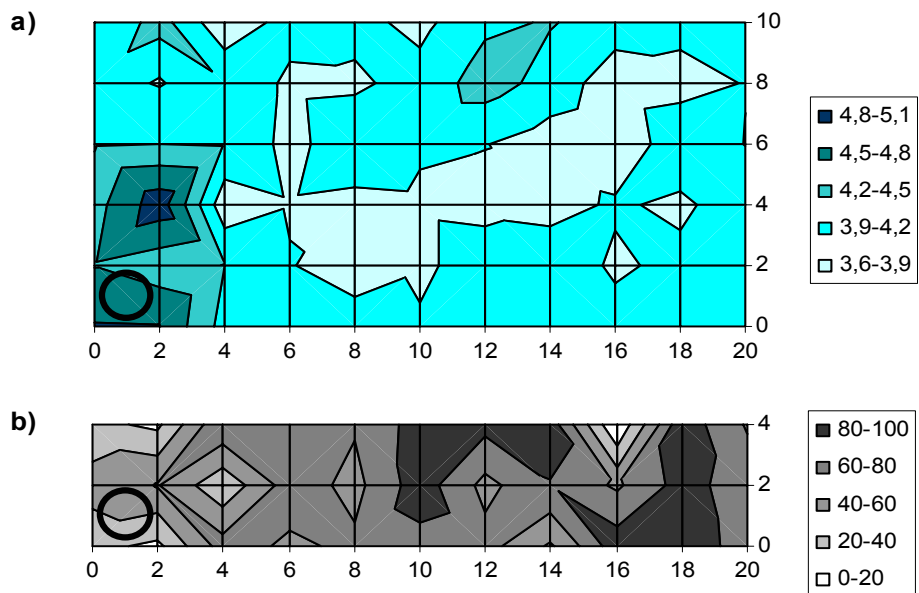
V síti s vlhkým mraveništěm pH s rostoucí vzdáleností od mraveniště postupně klesá (Obr. 9a). Tomu odpovídá i stoupající množství organické hmoty (Obr. 9b). Nejvyšší pH bylo naměřeno v blízkém okolí mraveniště. Vysoká hodnota pH se vyskytla ještě na jednom místě vzdáleném cca 14 m od mraveniště. V síti se suchým mraveništěm je pH v okolí mraveniště navýšeno do vzdálenosti cca 5 m, pak náhle klesá (Obr. 10a). Tomu opět odpovídá snížené množství organické hmoty v okolí mraveniště a jeho náhlý vzestup ve vzdálenosti větší jak cca 5 m (Obr. 10b). V síti se suchým mraveništěm bylo zjištěno vyšší množství organické hmoty ( $t=5,482$ ,  $df=66$ ,  $p<0,001$ , t-test) a všech výměnných kationtů ( $t=6,9$ ,  $df=129$  ( $\text{Ca}^{2+}$ );  $t=7,74$ ,  $df=126$  ( $\text{Mg}^{2+}$ );  $t=13,26$ ,  $df=129$  ( $\text{Na}^+$ );  $t=6,87$ ,  $df=129$  ( $\text{K}^+$ );  $p<0,001$ , t-test).



Obr. 8: Velká síť s mraveništěm a bez mraveniště na lokalitě Pod Orionkou. (a) prostorová distribuce pH ve velké síti s mraveništěm, (b) množství organické hmoty [%] v části sítě s mraveništěm, (c) prostorová distribuce pH v síti bez mraveniště. Mraveniště označeno černým kroužkem, čísla na okrajích sítě udávají vzdálenost v metrech.



Obr. 9: Velká síť s vlhkým mravenišťem na lokalitě Polánka. (a) prostorová distribuce pH, (b) množství organické hmoty [%] v části sítě. Mraveniště označeno černým kroužkem, čísla na okrajích sítě udávají vzdálenost v metrech.



Obr. 10: Velká síť se suchým mravenišťem na lokalitě Polánka. (a) prostorová distribuce pH, (b) množství organické hmoty [%] v části sítě. Mraveniště označeno černým kroužkem, čísla na okrajích sítě udávají vzdálenost v metrech.

## 4.2 Malé sítě

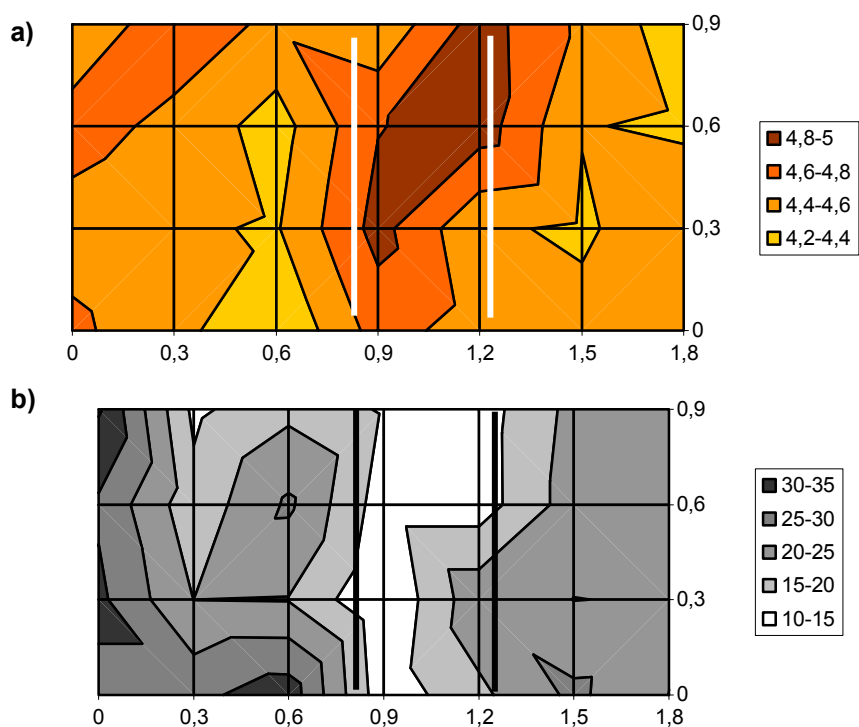
Malé sítě se neliší v hodnotách pH ( $t=0,98$ ,  $df=54$ ,  $p=0,33$ , t-test). V síti na okraji suchého mraveniště však bylo zjištěno signifikantně vyšší množství organické hmoty ( $t=5,73$ ,  $df=54$ ,  $p<0,001$ , t-test) a všech kationtů ( $t=4,99$ ,  $df=54$ , ( $\text{Ca}^{2+}$ );  $t=5,76$ ,  $df=54$  ( $\text{Mg}^{2+}$ );  $t=8,22$ ,  $df=53$  ( $\text{Na}^+$ );  $t=4,43$ ,  $df=54$  ( $\text{K}^+$ );  $p<0,001$ , t-test).

Na okraji vlhkého mraveniště je zvýšené pH (Obr. 11a), čemuž odpovídá nízké množství organické hmoty (Obr. 11b). Avšak toto navýšení pH a snížené množství organické hmoty není signifikantní (Tab. 1a, Obr. 13a). Je zde ale signifikantně navýšen obsah  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  a  $\text{K}^+$  (Tab. 1a, Obr. 13b).

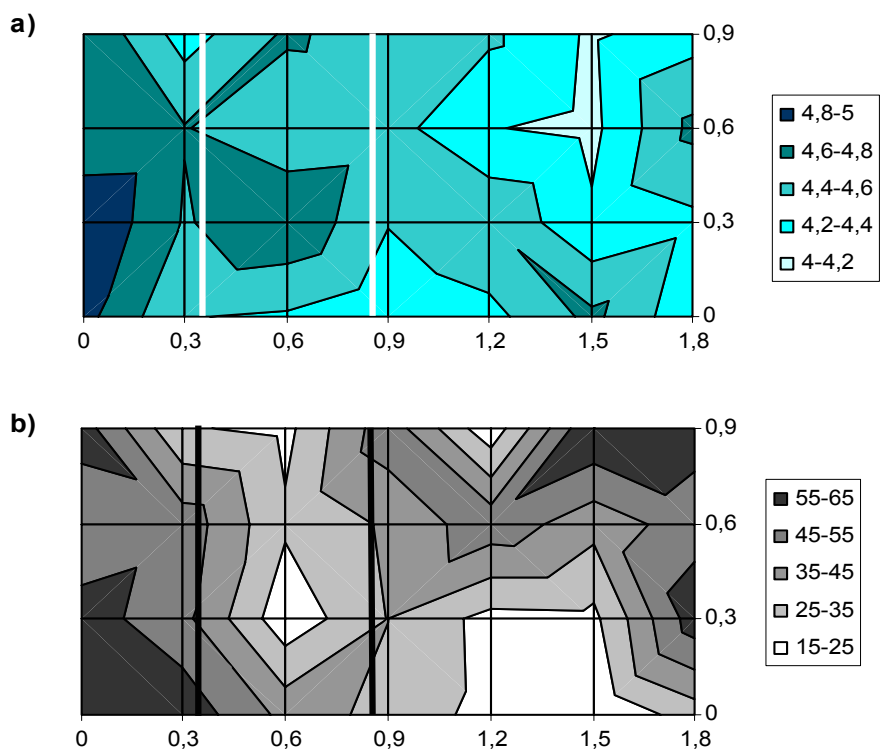
V síti u suchého mraveniště je sice pH na okraji mraveniště také zvýšené (Obr. 12a) a množství organické hmoty snížené (Obr. 12b), ale opět tyto změny nejsou signifikantní (Tab. 1b, Obr. 13a). Na okraji mraveniště je signifikantně snížené množství  $\text{Ca}^{2+}$  a  $\text{Na}^+$  (Tab. 1b, Obr. 13b). Nejvyšší hodnoty pH byly zjištěny přímo v mraveništi (Tab. 1b, Obr. 12a, Obr. 13c), což je v rozporu s množstvím organické hmoty, které je v mraveništi zvýšené (Obr. 12b), ovšem toto navýšení není signifikantní (Tab. 1b). Přimo v mraveništi je signifikantně zvýšený obsah  $\text{Mg}^{2+}$  a  $\text{K}^+$  (Tab. 1b).

	pH	LOI [%]	Ca [mg/L]	Mg [mg/L]	Na [mg/L]	K [mg/L]
a) vzdálenost od středu mraveniště	ns	ns	ns	ns	ns	ns
absolutní vzdálenost od okraje mraveniště	ns	ns	-0,597	-0,623	ns	-0,662
b) vzdálenost od středu mraveniště	-0,596	ns	ns	-0,463	ns	-0,52
absolutní vzdálenost od okraje mraveniště	ns	ns	0,418	ns	0,514	ns

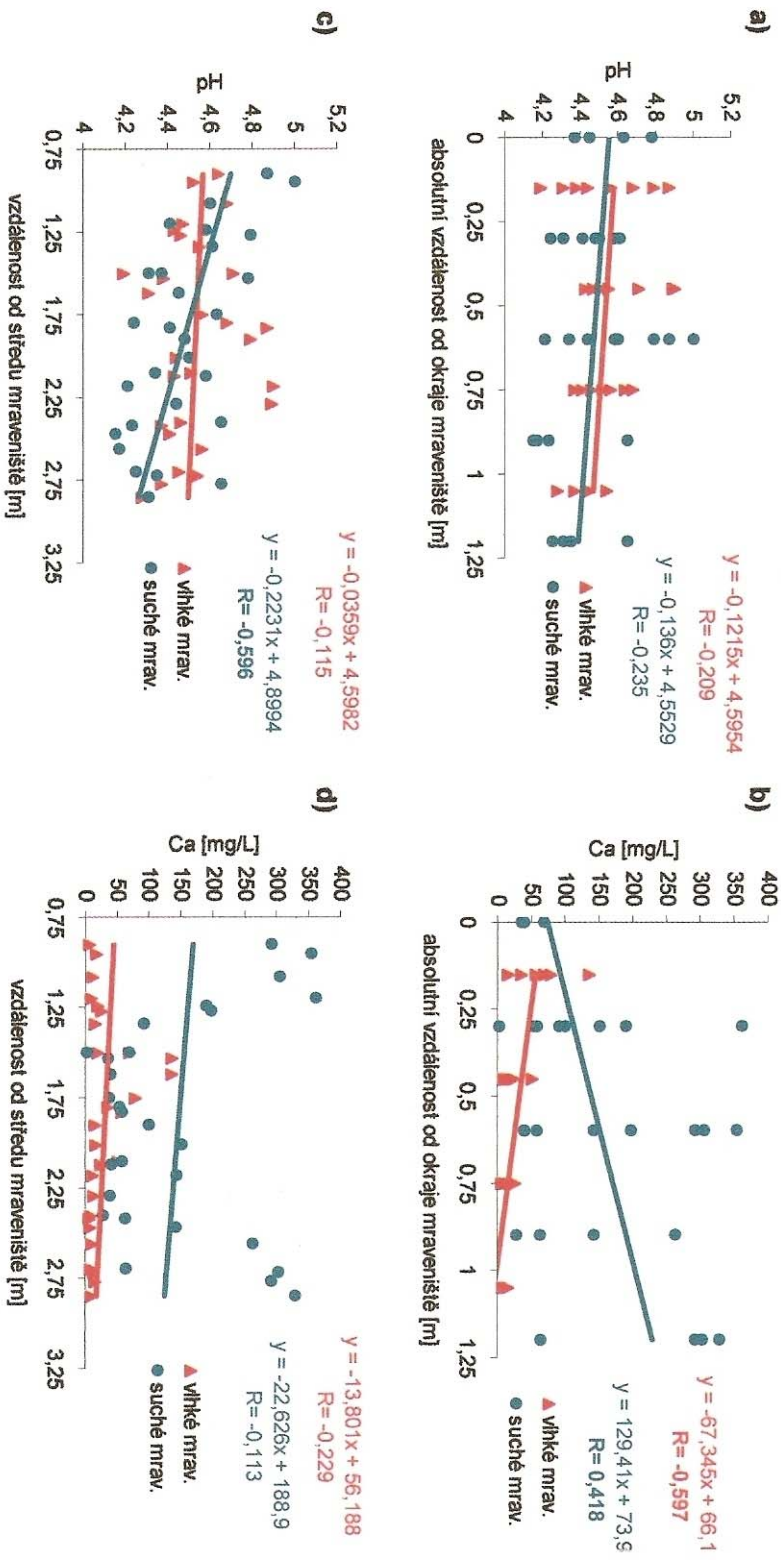
Tab. 1: Malé sítě na okraji vlhkého a suchého mraveniště. Závislost jednotlivých parametrů na vzdálenosti od středu mraveniště a na absolutní vzdálenosti od okraje mraveniště pro vlhké (a) a suché (b) mraveniště. Hodnoty znamenají R signifikantní pro  $p < 0,05$ , ns = R nesignifikantní pro  $p < 0,05$ ,  $df=27$  (lineární regrese).



Obr. 11: Malá síť na okraji vlhkého mraveniště na lokalitě Polánka. (a) prostorová distribuce pH, (b) množství organické hmoty [%]. Čísla na okrajích sítě udávají vzdálenost v metrech, přibližný okraj mraveniště ohraničen bílými/černými čarami.



Obr. 12: Malá síť na okraji suchého mraveniště na lokalitě Polánka. (a) prostorová distribuce pH, (b) množství organické hmoty [%]. Čísla na okrajích sítě udávají vzdálenost v metrech, přibližný okraj mraveniště ohraničen bílými/černými čarami..



Obr. 13: Malé sítě na okraji vlhkého a suchého mraveniště na lokalitě Polánka. Závislost pH (a) a obsahu  $\text{Ca}^{2+}$  (b) na absolutní vzdálenosti od okraje mraveniště a závislost pH (c) a obsahu  $\text{Ca}^{2+}$  (d) na vzdálenosti od středu mraveniště. Zvýrazněné hodnoty R jsou signifikantní pro  $p < 0,05$ ,  $df=27$  (lineární regrese).

### 4.3 Závislost pH na vzdálenosti od mraveniště, množství organické hmoty a výměnných kationtů

Pro vyhodnocení těchto závislostí byla použita data ze 3 velkých sítí (Pod Orionkou - síť s mraveništěm, Polánka - síť s vlhkým a suchým mraveništěm). V tabulce 2a jsou průměrné hodnoty a směrodatné odchylky jednotlivých parametrů pro jednotlivá mraveniště.

Závislost pH na jednotlivých parametrech je u různých mravenišť různá (Tab. 2b). pH vykazuje signifikantní negativní závislost na množství organické hmoty v síti s vlhkým a suchým mraveništěm, ale v síti z lokality Pod Orionkou tato závislost není signifikantní. Obdobná situace platí pro závislost pH na obsahu  $\text{Na}^+$  nebo na vzdálenosti od mraveniště. V případě závislosti pH na dalších parametrech je v některých sítích tato závislost negativní, v jiných sítích pozitivní (např. pro  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ).

Po vyloučení vlivu organické hmoty použitím reziduálů vztahu pH a množství organické hmoty, je pH pozitivně korelováno s obsahem výměnných kationtů (s výjimkou  $\text{Na}^+$ ), avšak tato závislost je signifikantní jen v síti s vlhkým mraveništěm (Tab. 2c). Negativní závislost reziduálů na obsahu  $\text{Na}^+$  je naopak signifikantní jen v síti se suchým mraveništěm. Reziduály vykazují též negativní závislost na vzdálenosti od mraveniště, která je signifikantní jen v síti s vlhkým mraveništěm. V síti z lokality Pod Orionkou nebyly reziduály testovány, protože zde nebyla prokázána signifikantní závislost pH na množství organické hmoty.

Ve všech případech však byla nalezena závislost buď mezi pH a vzdáleností od mraveniště nebo mezi reziduály (po odstranění vlivu množství organické hmoty) a vzdáleností.

a)	pH	LOI [%]	Ca [mg/L]	Mg [mg/L]	Na [mg/L]	K [mg/L]
Pod Orionkou	4,101 (0,254)	48,13 (9,89)	164,329 (108,997)	19,43 (8,663)	4,113 (1,323)	39,225 (13,416)
Polánka vlhké	4,222 (0,248)	37,42 (17,232)	90,462 (130,889)	15,306 (10,947)	2,38 (1,367)	31,813 (22,364)
Polánka suché	4,028 (0,254)	64,58 (22,5)	255,744 (140,874)	33,344 (15,023)	7,492 (2,785)	59,368 (23,204)

b)	LOI [%]	Ca [mg/L]	Mg [mg/L]	Na [mg/L]	K [mg/L]	vzdálenost
Pod Orionkou	-0,1995	<b>0,422</b>	<b>0,357</b>	-0,026	0,104	<b>-0,399</b>
Polánka vlhké	<b>-0,602</b>	-0,083	<b>-0,295</b>	<b>-0,56</b>	-0,002	-0,193
Polánka suché	<b>-0,746</b>	<b>-0,412</b>	<b>-0,421</b>	<b>-0,629</b>	<b>-0,375</b>	<b>-0,424</b>

c)	Ca [mg/L]	Mg [mg/L]	Na [mg/L]	K [mg/L]	vzdálenost
Polánka vlhké	<b>0,519</b>	<b>0,411</b>	-0,031	<b>0,578</b>	<b>-0,661</b>
Polánka suché	0,145	0,077	<b>-0,519</b>	0,113	-0,229

Tab. 2: Velké síť s mraveništěm. (a) Průměrné hodnoty jednotlivých parametrů, v závorce směrodatné odchylky, (b) závislost pH na jednotlivých parametrech, (c) závislost reziduálů vztahu pH a množství organické hmoty na jednotlivých parametrech. Hodnoty v tabulce (b) a (c) znamenají R. Zvýrazněné hodnoty R jsou signifikantní pro  $p < 0,05$ , tabulka b:  $df=65$ , pro LOI v tabulce b a pro celou tabulku c:  $df=32$  (lineární regrese).

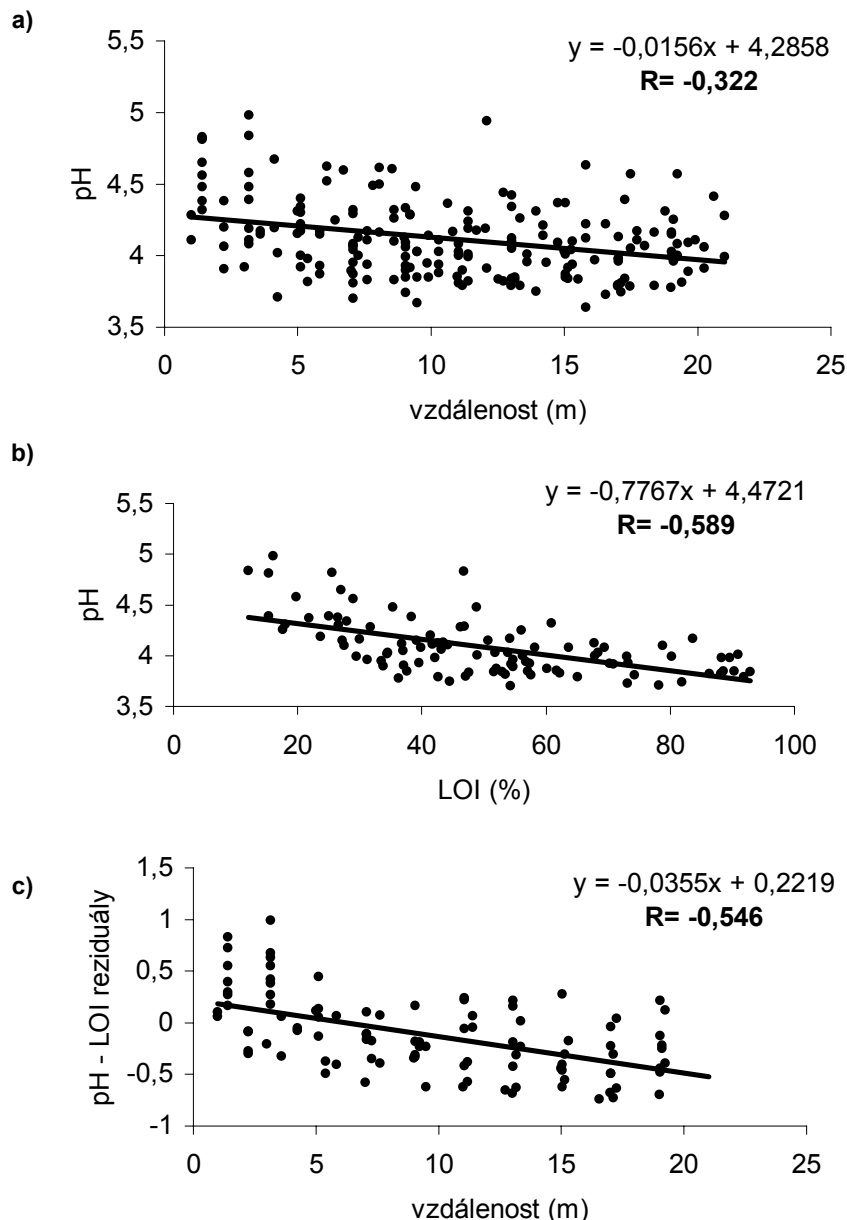
Z obrázků 8a, 9a a 10a je patrné, že v okolí mraveniště dochází ke změnám pH. Vyhodnotíme-li data ze všech 3 mravenišť společně, je pH na vzdálenosti od mraveniště signifikantně negativně závislé (Obr. 14a). Na pH však mohou působit i další vlivy, zejména množství organické hmoty, které s pH signifikantně negativně koreluje (Obr. 14b). Ani po vyloučení tohoto vlivu (použitím reziduálů) však variabilita pH, zvláště v blízkém okolí mraveniště, není zcela vysvětlena (Obr. 14c).

Jak bylo výše zmíněno, pH je významně ovlivňováno množstvím organické hmoty. Množství organické hmoty v bezprostředním okolí mraveniště je nižší než v okolní půdě (Obr. 15). Nejvyšší hodnoty byly zaznamenány ve vzdálenosti cca 10 m od mraveniště, pak obsah organické hmoty opět klesá. Nejvíce organické hmoty bylo zjištěno v síti se suchým mraveništěm, nejméně v síti s vlhkým mraveništěm ( $F=15,87$ ,  $df=101$ ,  $p<0,001$ , jednocestná ANOVA). Post-hoc test ukázal, že se všechny síť od sebe signifikantně liší.

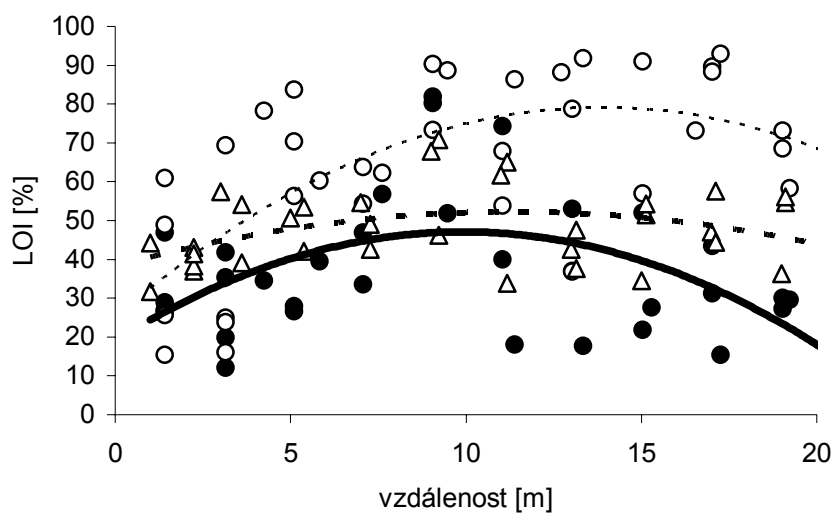
pH vykazuje signifikantní negativní závislost na obsahu všech výměnných kationtů (Obr. 16). Obsah výměnných kationtů, jak lze ukázat na případu  $Ca^{2+}$ , se se vzdáleností od



mravenišť nemění (Obr. 17a), koreluje však pozitivně s množstvím organické hmoty (Obr. 17b). Po vyloučení vlivu organické hmoty použitím reziduálů vztahu obsahu  $\text{Ca}^{2+}$  a množství organické hmoty byly tyto negativně korelovány se vzdáleností od hnízda (Obr. 17c). Závislost pH na reziduálech vztahu obsahu  $\text{Ca}^{2+}$  a množství organické hmoty je pozitivní (Obr. 18).



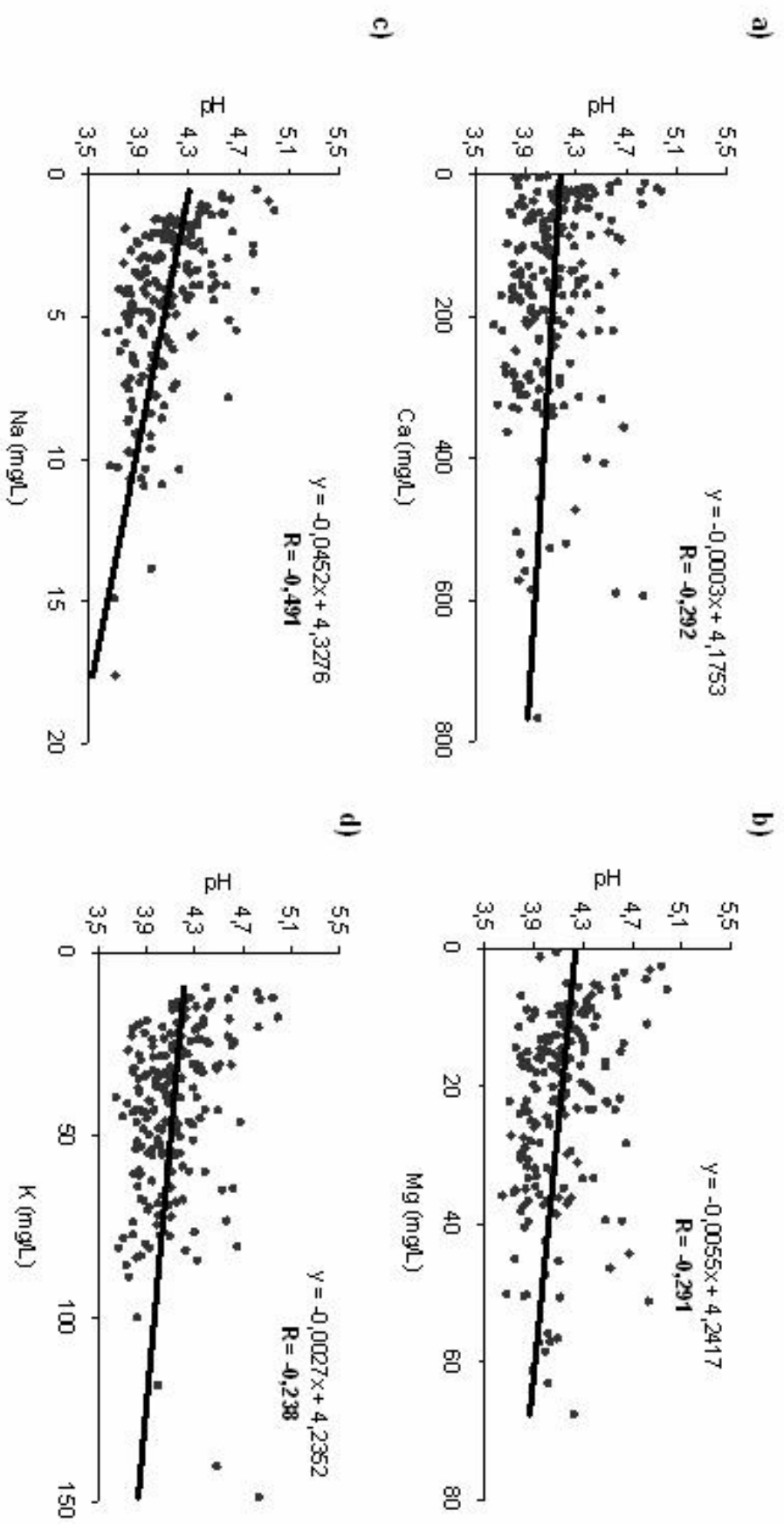
Obr. 14: Závislost pH na vzdálenosti a množství organické hmoty (LOI). (a) Závislost pH na vzdálenosti od mraveniště, (b) závislost pH na množství organické hmoty, (c) vztah reziduálů předchozího vztahu na vzdálenosti od mraveniště. Všechny hodnoty R jsou signifikantní pro  $p < 0,05$ , graf a:  $df=197$ , graf b a c:  $df=101$  (lineární regrese).



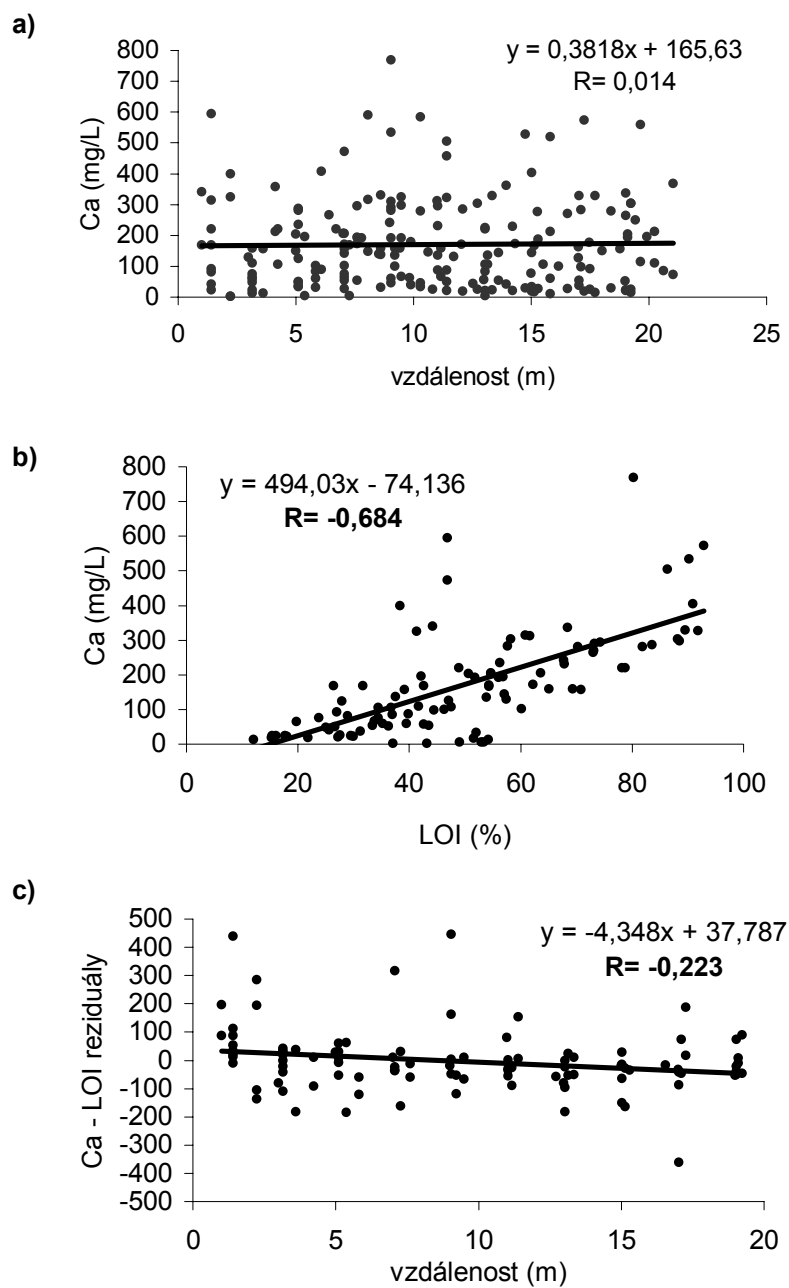
● Polánka vlhké ○ Polánka suché △ Pod Orionkou

		R	
Pol. vlhké	$y = -0.0028x^2 + 0.0781x + 0.2498$	0,654	—
Pol. suché	$y = -0.0029x^2 + 0.0567x + 0.1897$	0,465	- - -
Pod Orionkou	$y = -0.0011x^2 + 0.0248x + 0.3821$	0,361	- · - · -

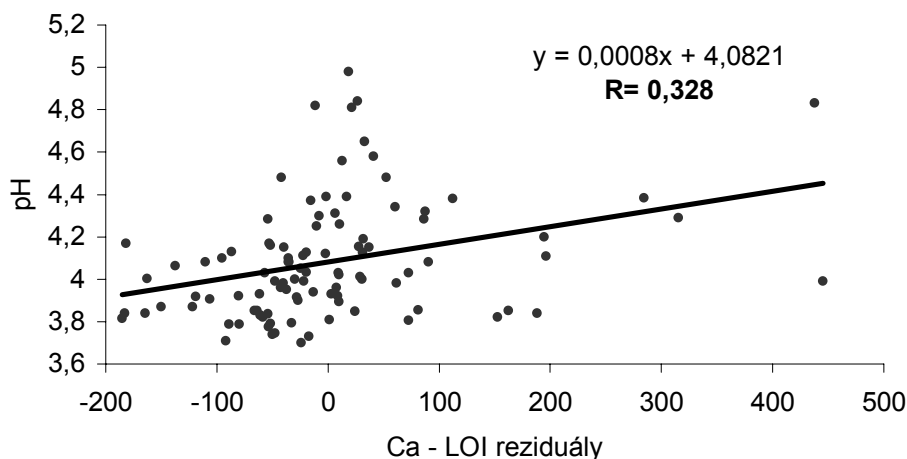
Obr. 15: Množství organické hmoty (LOI) ve velkých sítích v závislosti na vzdálenosti od mraveniště. Čáry značí polynomickou regresi 2. řádu s vyznačením korelačního koeficientu. Všechny hodnoty R jsou signifikantní pro  $p < 0,05$ ,  $df=32$ .



Obr. 16: Závislost pH na obsahu výměnných kationtů. Všechny hodnoty R jsou signifikantní pro  $p < 0,05$ ,  $df=197$  (lineární regrese).



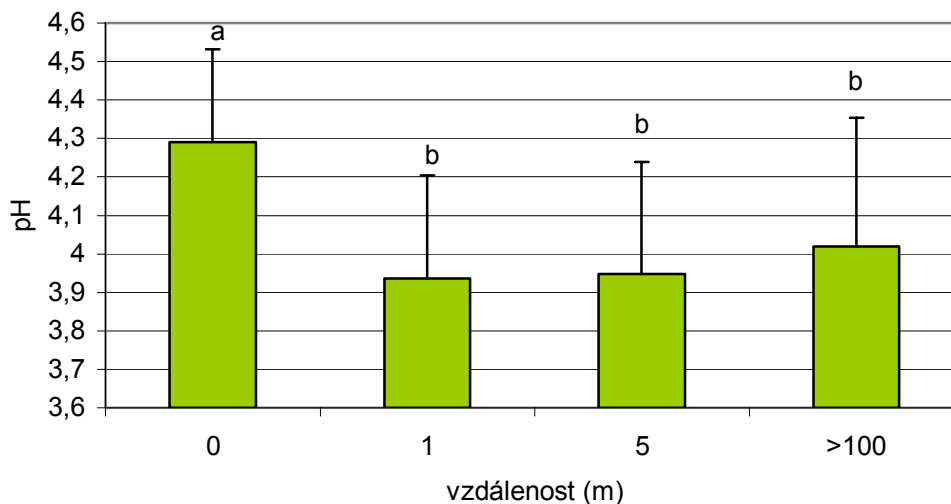
Obr. 17: Závislost obsahu vápníku na vzdálenosti od mraveniště (a), na množství organické hmoty (LOI) (b), vztah reziduálů předchozího vztahu na vzdálenosti (c). Zvýrazněné hodnoty R jsou signifikantní pro  $p < 0,05$ , graf a:  $df=197$ , graf b a c:  $df=101$  (lineární regrese).



Obr. 18: Závislost pH na reziduálech vztahu obsahu  $\text{Ca}^{2+}$  a množství organické hmoty. Hodnota R je signifikantní pro  $p < 0,05$ ,  $df=101$  (lineární regrese).

#### 4.4 pH na gradientu vzdáleností od mraveniště

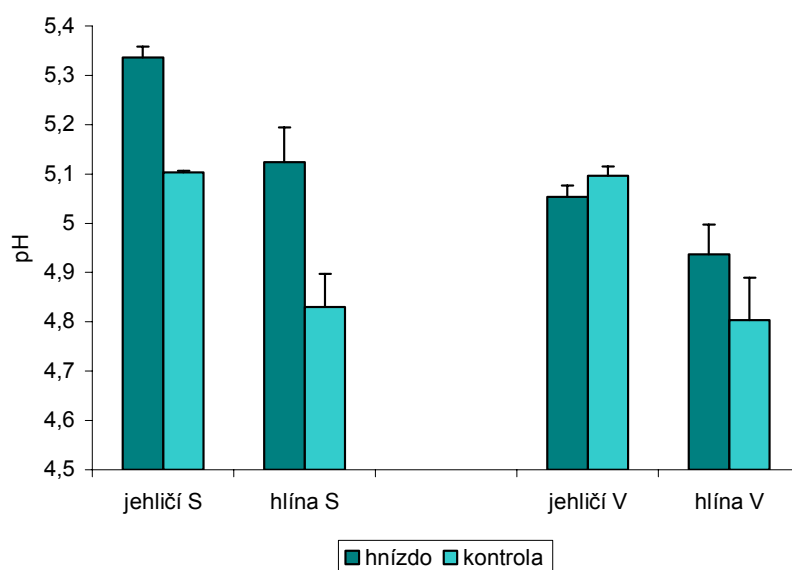
Na gradientu vzdáleností od mraveniště dochází ke změně pH (Obr. 19). pH je vyšší v bezprostředním okolí mraveniště (vzdálenost 0 m). Naopak mezi vzdálenostmi 1, 5 a >100 m nebyl v hodnotách pH zaznamenán žádný signifikantní rozdíl.



Obr. 19: Průměrné hodnoty pH na gradientech vzdáleností od hnízda. Chybové úsečky představují směrodatné odchylky. Sloupce označené stejnými písmeny se statisticky významně neliší.  $F=5,05$ ,  $df=59$ ,  $p=0,0036$  (hierarchická ANOVA).

## 4.5 Výsledky manipulativního pokusu

Při manipulativním pokusu došlo ke změně pH (Obr. 20). V mraveništi bylo pH jehličí i hlíny zvýšeno oproti pH jehličí a hlíny neovlivněné mravenci. K navýšení došlo i v kontrole, ovšem v hnízdě je tento efekt signifikantně výraznější ( $F=11,94$ ,  $df=1$ ,  $p=0,00325$ , trojcestná ANOVA) (Obr. 20). Nárůst pH byl statisticky významně vyšší v suchém mraveništi než v mraveništi vlhkém ( $F=7,96$ ,  $df=1$ ,  $p=0,01231$ , trojcestná ANOVA). V kontrolní půdě mimo mraveniště se však oba případy významně nelišily. Také nebyl pozorován signifikantní rozdíl pH mezi jehličím a hlínou.



	p
<b>1 hnízdo vs kontrola</b>	<b>0,00325</b>
<b>2 suché vs vlhké hnízdo</b>	<b>0,01231</b>
<b>3 jehličí vs hlína</b>	ns
<b>4 1 2 interakce</b>	<b>0,02633</b>
<b>5 jiné interakce</b>	ns

Obr. 20: Výsledky manipulativního pokusu. Změna pH v závislosti na typu mraveniště (suché S, vlhké V) a typu substrátu (jehličí, hlína). Kontrola - místo vzdálené nejméně 3 m od mraveniště. p značí signifikanci (trojcestná ANOVA).

## 5. Diskuze

V okolí všech sledovaných mravenišť se pH přibližovalo k neutrálním hodnotám, docházelo tedy k navýšení pH vzhledem k okolní kyselé půdě. Tento výsledek odpovídá zjištění Dlusského (1967), Frouze *et al.* (2003) a Petal (1980).

Výsledky manipulativního pokusu dokazují, že změny pH způsobují mravenci svými aktivitami. pH bylo změněno ve vlhkém i v suchém mraveništi, ovšem v suchém mraveništi došlo k většímu navýšení pH. To odporuje předpokladu, že k většímu navýšení pH dojde ve vlhkém mraveništi, vzhledem k vyšší vlhkosti a teplotě a tím pádem vyšší aktivitě mikroorganismů. Příčina tohoto jevu není zcela jasná.

Změny pH byly pozorovány již po 6 měsících. Je možné, že by stačila i kratší doba. Lafleur *et al.* (2005) udává první efekt mravenců na pH po 5 měsících trvání pokusu, Boulton a Amberman (2006) udávají, že změna vlastností půdy vlivem mravenců se ukázala dokonce již po 2 měsících.

Vliv mraveniště na pH je nejsilnější v jeho bezprostředním okolí. Vzdálenost, do které má mraveniště vliv však nebyla jednoznačně prokázána. Hodnoty pH ve velké síti s mraveništěm jsou signifikantně vyšší oproti pH v síti bez mraveniště. Ve dvou sítích s mraveništěm je navíc patrný gradient pH směrem od mraveniště. Samotné pH nebo reziduály vztahu pH a množství organické hmoty v těchto sítích vykazují signifikantní negativní závislost na vzdálenosti od mraveniště. To by dokazovalo vliv mraveniště i v širším okolí. Hodnoty pH vzorků odebraných na gradientu vzdáleností od mraveniště však tento trend nepotvrzují.

Nkem *et al.* (2000) uvádí, že vlastnosti půdy v širším okolí hnízda jsou měněny prostřednictvím promíchávání půdy podél potravních cest mravenců. Vliv má i to, že mravenci v okolí potravních cest vysbírají organický materiál, který použijí jako potravu nebo jako stavební materiál hnízda. To následně vede ke zvýšení pH, pro které byla prokázána

negativní korelace s množstvím organické hmoty. pH by teoreticky mohlo být ovlivněno i v oblasti bez bylinné vegetace, ve „vegetation-free disk“ (Petal 1978). To je oblast, kde je vysbírán veškerý organický materiál a kde jsou odstraněny veškeré rostliny (Crist a MacMahon 1991b, MacMahon *et al.* 2000, Petal 1978, Woodel a King 1991). Mravenci si vytváří prostory bez vegetace z několika důvodů (MacMahon *et al.* 2000). Zkracují čas potřebný pro mravence jdoucí za potravou, snižují riziko požáru a predace a zvyšují expozici mraveniště k slunečním paprskům. Protože je zde vysbírán organický materiál, je pravděpodobné ovlivnění pH.

Vzhledem k tomu, že vzorky na gradientu vzdáleností od hnízda byly u každého mraveniště odebrány jen v jednom přímém transektu a že počet potravních cest vedoucích z mraveniště lesních mravenců je jen cca 6 (Laine a Niemelä 1989), je velmi pravděpodobné, že se transekty, na kterých byly vzorky odebrány, potravním cestám vyhnuly a výsledné pH ve větších vzdálenostech od hnízda tak nebylo signifikantně navýšeno. Není zde patrný ani vliv „vegetation-free disku“. Jeho tvar však není pravidelný, což ještě zvyšuje variabilitu pH v okolí mraveniště. Je tedy pravděpodobné, že se místa odběru vzorků „vegetation-free disku“ z velké části vyhnula a tak pH nebylo signifikantně navýšeno. Vliv samotného mraveniště však sahá jen do velmi blízkého okolí, ve vzdálenosti 1 m již tento vliv patrný není. Metoda odběru vzorků na gradientu vzdáleností od mraveniště se ukázala vzhledem k výše uvedeným skutečnostem nevyhovující.

Ze stejných důvodů jako u metody odběru vzorků na gradientech vzdáleností od mraveniště zřejmě nebyla signifikantní ani změna pH v kontrole při manipulativním pokusu. Všechny pokusné pytlíky s jehličím a hlinou byly víceméně na jednom místě. Je tedy velmi pravděpodobné, že se potravní cesty jejich umístění vyhnuly. Navíc byly pytlíky umístěny ve vzdálenosti větší jak 3 metry od mraveniště, což je dost daleko na to, aby se zde projevil efekt „vegetation-free disku“ nebo samotného mraveniště.



Z obrázku 8a, 9a a 10a je patrný postupně slábnoucí vliv mraveniště s rostoucí vzdáleností. To by mohlo být vysvětleno tím, že s rostoucí vzdáleností od hnízda počet mravenců, pohybujících se po potravních cestách klesá, vykazuje exponenciální závislost (Crist a MacMahon 1991a, Whittaker 1991). Frekvence používání potravních cest tak klesá, zmenšuje se rozsah promíchávání půdy a zmenšuje se také objem odnesené organické hmoty.

Ve velké síti se suchým mraveništěm bylo prokázáno signifikantně vyšší množství organické hmoty a naopak nižší pH oproti síti s vlhkým mraveništěm. Také je zde patrný náhlý pokles pH v blízkém okolí mraveniště, v síti s vlhkým mraveništěm pH klesá postupně a do větší vzdálenosti. Petal (1980) udává, že velikost potravního teritoria závisí mimo jiné na velikosti kolonie. Vzhledem k tomu, že suchá hnízda jsou zpravidla menší než vlhká (Frouz 1996, 2000), jako je tomu i v tomto případě, velikost potravního teritoria nemusí být velká a proto mravenci ze suchých hnízd při cestách za potravou nejsou schopni a ani nepotřebují vysbírat tolik organické hmoty, ani dostat se do takové vzdálenosti jako mravenci z vlhkých hnízd. pH u suchého mraveniště je navýšeno prakticky jen v oblasti „vegetation-free disk“.

Zvýšené hodnoty pH v síti s mraveništěm (Pod Orionkou) v rohu sítě sousedícím s mraveništěm mohou být vysvětleny tím, že síť byla umístěna poblíž silnice a roh s vysokými hodnotami pH byl orientován směrem k silnici, jejímž vlivem může docházet k navýšení pH. Zvýšené hodnoty pH v síti s vlhkým mraveništěm (Polánka), naměřené ve vzorcích půdy ze vzdálenosti cca 14 m od mraveniště mohou být vysvětleny tím, že se na tomto místě dříve nacházelo mraveniště. I když po něm na povrchu nejsou žádné známky, je možné, že promíchané vrstvy podzemní části mraveniště stále ovlivňují pH obsahem výměnných kationtů a organické hmoty.

pH v malých sítích na okraji mraveniště se u vlhkého a suchého mraveniště neliší. To odporuje předpokladu většího navýšení pH u vlhkého mraveniště. V malé síti na okraji suchého mraveniště je signifikantně vyšší obsah výměnných kationtů a organické hmoty. To

odporuje většímu obsahu výměnných kationtů ve vlhkých hnízdech v práci Petal (1998) a Petal *et al.* (2003). Umístění obou mravenišť se však liší o několik stovek metrů, proto na pH, obsah organické hmoty a výměnných kationtů na okraji mraveniště může mít vliv i odlišné minerální podloží (Lenoir *et al.* 2001) a mocnost organického horizontu (Frouz *et al.* 2003). Mravenci při stavbě svých hnízd vynášejí půdu ze spodních vrstev na povrch, kde je promíchávána se zemí s povrchu a je odkládána na zemité val mraveniště (okraj mraveniště) (Amador a Görres 2007, Dlusskij 1967, Frouz *et al.* 2005, Zacharov *et al.* 1981). Obsah organické hmoty a výměnných kationtů může být také vysvětlen negativní závislostí mezi velikostí hnízda a obsahem výměnných kationtů z důvodu větší spotřeby potravy ve větších hnízdech a naopak kumulací organické hmoty a tím i výměnných kationtů v hnízdech malých (Nkem *et al.* 2000). Rozdílný obsah výměnných kationtů a organické hmoty tak může způsobovat překryv rozdílů v pH mezi vlhkým a suchým mravenišťem.

Zvýšení pH na okraji jak vlhkého, tak suchého mraveniště je patrné, není však signifikantní. Na okraji vlhkého mraveniště je signifikantně navýšen obsah  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  a  $\text{K}^+$ , kdežto u suchého mraveniště je na okraji obsah  $\text{Ca}^{2+}$  snížen, stejně jako obsah  $\text{Na}^+$ , a přímo v mraveništi je zvýšen obsah  $\text{Mg}^{2+}$  a  $\text{K}^+$  a také je zde zvýšeno pH. Tyto rozdíly mezi vlhkým a suchým mravenišťem mohou být způsobeny jednak rozdílným minerálním podložím (Lenoir *et al.* 2001) a rozdílnou mocností organického horizontu (Frouz *et al.* 2003), jednak velikostí mraveniště a tím pádem rozdílným objemem půdy vynesené z hlubších horizontů a rozdílnou spotřebou organické hmoty jako potravy (Nkem *et al.* 2000) a jednak rozdílným množstvím exkrementů, které obsahují výměnné kationty (Obenberger 1952). Ve větších hnízdech, jako jsou vlhká hnízda, dochází k vyhloubení většího objemu půdy z hlubších vrstev, čímž se zemité val může obohacovat o větší množství vnesených kationtů. Velká hnízda také čítají větší počet mravenců a je zde tedy produkováno více exkrementů, které jsou odkládány na zemité val mraveniště, kde zvyšují obsah výměnných kationtů.

Vlivů působících na pH je několik. pH vykazuje signifikantní negativní závislost na vzdálenosti od mraveniště, což dokazuje vliv mraveniště, respektive potravních cest, v širším okolí. Pokud pH není vysvětleno vzdáleností od mraveniště, je tento vliv překryt vlivem organické hmoty, která signifikantně negativně koreluje s pH. Tento výsledek je totožný s výsledkem Cammerata *et al.* (2002), Frouze *et al.* (2003) a Petal (1978). Na hodnotě pH se však podílí i další vlivy, především je to obsah výměnných kationtů. Závislost obsahu  $\text{Ca}^{2+}$  na vzdálenosti od mraveniště není signifikantní, protože obsah  $\text{Ca}^{2+}$  pozitivně koreluje s množstvím organické hmoty. Ta nevykazuje lineární závislost na vzdálenosti od mraveniště, její množství stoupá do cca 10 metrů od mraveniště, pak opět klesá. Snížené množství organické hmoty v okolí mraveniště může být vysvětleno potravními aktivitami mravenců. Po vyloučení vlivu organické hmoty použitím reziduálů je obsah  $\text{Ca}^{2+}$  signifikantně pozitivně korelován se vzdáleností od hnízda a také signifikantně pozitivně koreluje s pH, což odpovídá zjištění Frouze *et al.* (2003).

## 6. Závěr

pH je v okolí mraveniště přibližováno neutrálním hodnotám, v tomto případě tedy dochází k navýšení pH vzhledem k okolní kyselé půdě. Manipulativním pokusem bylo prokázáno, že navýšení pH způsobují mravenci svými aktivitami při shánění potravy a stavbě hnízda. Vzdálenost, do které je pH prostřednictvím mraveniště ovlivňováno pravděpodobně závisí na velikosti kolonie, tedy na počtu a délce potravních cest a na velikosti „vegetation-free disk“. V okolí vlhkého mraveniště bylo, podle předpokladu, prokázáno větší navýšení pH oproti síti se suchým mraveništěm. Vlhké mraveniště také ovlivňuje pH půdy do větší vzdálenosti. pH je negativně korelováno s množstvím org. hmoty a pozitivně korelováno s obsahem výměnných kationtů, oba tyto parametry jsou mravenci ovlivňovány.

---

## 7. Reference

- Amador J.A. a Görres J.H. (2007): Microbiological characterization of the structures built by earthworms and ants in an agricultural field. – *Soil Biology & Biochemistry* 39: 2070-2077.
- Boulton A.M. a Amberman K.D. (2006): How ant nests increase soil biota richness and abundance: a field experiment. – *Biodiversity and Conservation* 15: 69-82.
- Boulton A.M., Jaffee B.A. a Scow K.M. (2003): Effects of a common harvester ant (*Messor andrei*) on richness and abundance of soil biota. – *Applied Soil Ecology* 23: 257-265.
- Brady N.C. a Weil R.R. (1999): The nature and properties of soils. – Upper Saddle River, New Jersey, Prentice-Hall.
- Cammeraat L.H., Willott S.J., Compton S.G. a Incoll L.D. (2002): The effects of ants' nests on the physical, chemical and hydrological properties of a rangeland soil in semi-arid Spain. – *Geoderma* 105: 1-20.
- Coenen-Staß D. (1980): Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). – *Ecology* 61: 238-244.
- Crist T.O. a MacMahon J.A. (1991a): Foraging patterns of *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera: Formicidae) in a shrub-steppe ecosystem: The roles of temperature, trunk trails, and seed resources. – *Environmental Entomology* 20: 265-275.
- Crist T.O. a MacMahon J.A. (1991b): Individual foraging components of harvester ants: movement patterns and seed patch fidelity. – *Insectes Sociaux* 38: 379-396.
- Culver D.C. a Beattie A.J. (1983): Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in a Colorado montane meadow. – *Ecology* 64: 485-492.

- Czechowski W., Radchenko A. a Czechowska W. (2002): The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. – Museum and Institute of Zoology PAS, Warszawa.
- Czerwiński Z., Jakubczyk H. a Petal J. (1971): Influence of ant hills on the meadow soils. – *Pedobiologia* 11: 277-285.
- Dauber J. a Wolters V. (2000): Microbial activity and functional diversity in the mounds of three different ant species. – *Soil Biology & Biochemistry* 32: 93-99.
- Dean W.R.J. a Yeaton R.I. (1993): The effects of harvester ant *Messor capensis* nest-mounds on the physical and chemical properties of soils in the southern Karoo, South Africa. – *Journal of Arid Environments* 25: 249-260.
- Dean W.R.J., Milton S.J. a Klotz S. (1997): The role of ant nest-mounds in maintaining small-scale patchiness in dry grasslands in Central Germany. – *Biodiversity and Conservation* 6: 1293-1307.
- Dlusskij G.M. (1967): Muravji roda *Formica*. – Nauka, Moskva.
- Domisch T., Finer L., Niemela P., Jurgensen M., Sundstrom L., Mannerkoski H. a Kilpelainen J. (2004): Temperature, moisture and wood ants. – Workshop on the Role of Red Wood Ants in Carbon and Nutrient Dynamics of Forest Ecosystems 10.-11.9. 2004, Kevo Subarctic Research Station, Utsjoki, Finland.
- Dostál P., Březnová M., Kozlíčková V., Herben T. a Kovář P. (2005): Ant-influenced soil modification and its effect on plant below-ground biomass. – *Pedobiologia* 49: 127-137.
- Frouz J. (1996): The role of nest moisture in thermoregulation of ant (*Formica polyctena*, Hymenoptera, Formicidae) nests. – *Biologia* 51: 541-547.
- Frouz J. (2000): The effect of nest moisture on daily temperature regime in the nests of *Formica polyctena* wood ants. – *Insectes Sociaux* 47: 229-235.

- Frouz J. a Finer L. (2007): Diurnal and seasonal fluctuations in wood ant (*Formica polyctena*) nest temperature in two geographically distant populations among a south-north gradient. – *Insectes Sociaux* 54: 251-259.
- Frouz J., Šantrůčková H. a Kalčík J. (1997): The effect of wood ants (*Formica polyctena* Foerst.) on the transformation of phosphorus in a spruce plantation. – *Pedobiologia* 41: 437-447.
- Frouz J., Holec M. a Kalčík J. (2003): The effect of *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae) ant nest on selected soil chemical properties. – *Pedobiologia* 47: 205-212.
- Frouz J., Kalčík J. a Cudlín P. (2005): Accumulation of phosphorus in nests of red wood ants *Formica s. str.* – *Annales Zoologici Fennici* 42: 269-275.
- Horstmann K. (1972): Untersuchungen über den Nahrungswerb der Waldameisen (*Formica polyctena* Foerster) im Eichenwald. II. Abhängigkeit vom Jahresverlauf und vom Nahrungsangebot. – *Oecologia* 8: 371-390.
- Horstmann K. (1974): Untersuchungen über den Nahrungswerb der Waldameisen (*Formica polyctena* Foerster) im Eichenwald. III. Jahresbilanz. – *Oecologia* 15: 187-204.
- Hulugalle N.R. (1995): Effects of ant hills on soil physical properties of a Vertisol. – *Pedobiologia* 39: 34-41.
- Jakubczyk H., Czerwiński Z. a Petal J. (1972): Ants as agents of the soil habitat changes. – *Ekologia Polska* 20: 153-161.
- Javorský P., Fojtíková D., Kalaš V. a Schwarz M. (1987): Chemické rozbory v zemědělských laboratořích. – Ministerstvo zemědělství a výživy ČSR, Praha.
- Johnson R.A. (1998): Foundress survival and brood production in the desert seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *P-barbatus* (Hymenoptera, Formicidae). – *Insectes Sociaux* 45: 255-266.

- Jones C.G., Lawton J.H. a Shachak M. (1994): Organisms as ecosystem engineers. – *Oikos* 69: 373-386.
- Jouquet P., Dauber J., Lagerlöf J., Lavelle P. a Lepage M. (2006): Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops. – *Applied Soil Ecology* 32: 153-164.
- Kristiansen S.M. a Amelung W. (2001): Abandoned anthills of *Formica polyctena* and soil heterogeneity in a temperate deciduous forest: morphology and organic matter composition. – *European Journal of Soil Science* 52: 355-363.
- Kubíková J. (1970): *Geobotanické praktikum*. – UK, Praha.
- Laakso J. a Setälä H. (1997): Nest mounds of red wood ants (*Formica aquilonia*): hot spots for litter-dwelling earthworms. – *Oecologia* 111: 565-569.
- Laakso J. a Setälä H. (1998): Composition and trophic structure of detrital food web in ant nest mounds of *Formica aquilonia* and in the surrounding forest soil. – *Oikos* 81: 266-278.
- Lafleur B., Bradley R.L. a Francoeur A. (2002): Soil modification created by ants along a post-fire chronosequence in lichen-spruce woodland. – *Écoscience* 9: 63-73.
- Lafleur B., Hooper-Bui L.M., Mumma E.P. a Geaghan J.P. (2005): Soil fertility and plant growth in soils from pine forests and plantations: Effect of invasive red imported fire ants *Solenopsis invicta* (Buren). – *Pedobiologia* 49: 415-423.
- Laine K.J. a Niemelä P. (1989): Nests and nest sites of red wood ants (Hymenoptera, Formicidae) in Subarctic Finland. – *Annales Entomologici Fennici* 55: 81-87.
- Lenoir L., Persson T. a Bengtsson J. (2001): Wood ant nests as potential hot spots for carbon and nitrogen mineralisation. – *Biology and Fertility of Soils* 34: 235-240.



- MacMahon J.A., Mull J.F. a Crist T.O. (2000): Harvester ants (*Pogonomyrmex spp.*): Their community and ecosystem influences. – Annual Review of Ecology and Systematics 31: 265-291.
- Mehlich A. (1953): Determination of P, Ca, Mg, K, Na, and NH<sub>4</sub>. – North Carolina Soil Test Division, Mimeo.
- 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.
- Obenberger J. (1952): Entomologie. Díl 1.: Anatomie, morfologie a embryologie hmyzu. – Přírodovědecké vydavatelství, Praha.
- Park D. (1976): Carbon and nitrogen levels as factors influencing fungal decomposers. In: The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes (J.M. Anderson a A. Macfadyen, Eds.). – Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 41-59.
- Pavel L., Beneš S., Brunclík O., Jurča V., Kozák J., Svoboda V., Valla M. a Vlk K. (1984): Geologie a půdoznalství. – Vysoká škola zemědělská, Praha.
- Petal J. (1978): The role of ants in ecosystems. In: Production ecology of ants and termites (M.V. Brian, Ed.). – Cambridge University Press, Cambridge, pp. 293-325.
- Petal J. (1980): Ant populations, their regulation and effect on soil in meadows. – Ekologia Polska 28: 297-326.
- Petal J. (1998): The influence of ants on carbon and nitrogen mineralization in drained fen soils. – Applied Soil Ecology 9: 271-275.
- Petal J. a Kusińska A. (1994): Fractional composition of organic matter in the soil of anthills and of the environment of meadows. – Pedobiologia 38: 493-501.

- Petal J., Chmielewski K., Kusińska A., Kaczorowska R., Stachurski A. a Zimka J. (2003): Biological and chemical properties of fen soils affected by anthills of *Myrmica spp.* – Polish Journal of Ecology 51: 67-78.
- Pokarzhevskij A.D. (1981): The distribution and accumulation of nutrients in nests of ant *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). – Pedobiologia 21: 117-124.
- Rajchard J., Balounová Z., Květ J., Šantrůčková H. a Vysloužil D. (2002): Ekologie III. – Kopp, České Budějovice.
- Rosengren R., Fortelius W., Lindström K. a Luther A. (1987): Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the *Formica rufa* group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. – Annales Zoologici Fennici 24: 147-155.
- Santos P.F. a Whitford W.G. (1981): The effects of microarthropods on litter decomposition in a Chihuahuan Desert ecosystem. – Ecology 62: 654-663.
- Seifert B. (1996): Ameisen: beobachten, bestimmen. – Naturbuch-Verlag, Augsburg.
- Stradling D.J. (1978): Food and feeding habits of ants. In: Production ecology of ants and termites (M.V. Brian, Ed.). – Cambridge University Press, Cambridge, pp. 81-106.
- Šimek (2005): Základy nauky o půdě. 1.díl: Neživé složky půdy. – Biologická fakulta Jihočeské univerzity, České Budějovice.
- Valla M., Kozák J. a Drbal J. (1980): Cvičení z půdoznalství II. – Vysoká škola zemědělská, Praha.
- Wagner D. (1997): The influence of ant nests on *Acacia* seed production, herbivory and soil nutrients. – Journal of Ecology 85: 83-93.
- Wagner D. a Jones J.B. (2006): The impact of harvester ants on decomposition, N mineralization, litter quality, and the availability of N to plants in the Mojave Desert. – Soil Biology & Biochemistry 38: 2593-2601.

---

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

Wagner D., Jones J.B. a Gordon D.M. (2004): Development of harvester ant colonies alters soil chemistry. – *Soil Biology & Biochemistry* 36: 797-804.

Whitford W.G. a DiMarco R. (1995): Variability in soils and vegetation associated with harvester ant (*Pogonomyrmex rugosus*) nests on a Chihuahuan Desert watershed. – *Biology and Fertility of Soils* 20: 169-173.

Whittaker J.B. (1991): Effects of ants on temperate woodland trees. In: *Ant-plant interactions* (C.R. Huxley a D.F. Cutler, Eds.). – Oxford University Press, Oxford, pp. 67-79.

Woodell S.R.J. a King T.J. (1991): The influence of mound-building ants on British lowland vegetation. In: *Ant-plant interactions* (C.R. Huxley a D.F. Cutler, Eds.). – Oxford University Press, Oxford, pp. 521-535.

Zacharov A.A., Ivanickaja E.F. a Maksimova A.E. (1981): Nakoplenie elementov v gnezdach ryžich lesnych muravev. – *Pedobiologia* 21: 36-45.

Zaragoza S.R., Whitford W.G. a Steinberger Y. (2007): Effects of temporally persistent ant nests on soil protozoan communities and the abundance of morphological types of amoeba. – *Applied Soil Ecology* 37: 81-87.