

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Stavba hnízda a bioturbace u druhu mravence
Lasius niger (L.).

Diplomová práce

Bc. Jiří Tůma

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

České Budějovice 2014

Tůma J. (2014): Stavba hnízda a bioturbace u druhu mravence *Lasius niger* (L.). [Nest building activity and bioturbation of the ant *Lasius niger* (L.). Mgr Thesis, in Czech] 42p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, The Czech Republic.

Anotace:

Stavba mravenčích hnízd je významným jevem ovlivňujícím okolní prostředí.

Pokud chceme vědět, jaké faktory na tento proces působí, musíme se zabývat jeho detaily.

Tato práce si klade za cíl popsat vlivy, které na stavbu hnízda působí, pomocí experimentu s mravencem *Lasius niger* (L.) v umělých formikáriích.

Annotation:

The ant building activity of the nest represents an important phenomenon, influencing ambient environment. If we want to know, which factors are affecting this process, we will describe its details. This paper aims to determine the factors which influence nest building activity, by an experiment using the species of *Lasius niger* (L.) in the artificial formicaria.

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

V Českých Budějovicích, 25. 4. 2014

.....

Bc. Jiří Tůma

Poděkování

Rád bych zde vyjádřil vděk všem, kteří mne při studiu a tvorbě této práce podporovali.

Zvláštní dík patří mému školiteli Janu Frouzovi za podporu a skvělé nápady. Velký dík věnuji

Jiřímu Nedomovi za kus práce na vyhodnocení dat v analýze obrazu.

Obsah

1 ÚVOD	1
2 LITERÁRNÍ PŘEHLED	1
2.2 Pojem “bioturbace“	1
2.3 Významné skupiny bioturbujících organismů	2
2.4 Mravenci, jako významná skupina bioturbátorů	2
2.4.1 Detaily bioturbace mravenců a její vliv na ekosystémy	3
2.5 Úloha mravenců jako ekosystémových inženýrů	5
2.6 Význam a stavba hnízda	5
2.6.1 Hnízdo jako funkční stavba.....	6
2.6.2 Stigmergie a kolektivní inteligence – základ samoorganizace	7
činností mravenců	7
2.6.3 Konstrukční postupy při tvorbě podzemních staveb	9
2.6.4 Architektura a vznik podzemních struktur	10
2.6.4.1 Preference ve výběru materiálu pro stavbu a hloubení.....	10
2.6.4.2 Šířka chodeb	11
2.6.5 Jiné budované struktury.....	12
2.7 Shrnutí	12
3 CÍLE PRÁCE A HYPOTÉZY.....	13
4 METODIKA	13
4.1 Materiál	13
4.1.1 Mravenci.....	13
4.1.2 Formikária	14
4.2 Uspořádání pokusu	14
4.2.1 Získání dat	16
4.2.1.1 Pořízení fotografií.....	16
4.2.1.2 Úprava a zpracování fotografií	16
4.2.2 Zpracování a vyhodnocení dat	17
5 VÝSLEDKY.....	18
5.1 Celkové množství vyhloubených prostor ve formikáriích	18
5.2 Maximální hloubka vyhloubených prostor.....	20
5.3 Poměr komůrek a chodeb	22

5.4 Šířka chodeb odpovídá na biometrické charakteristiky mravenců	22
5.5 Přemístování vyhloubeného materiálu	24
6. DISKUZE	25
6.1 Celkové množství vyhloubených prostor ve formikáriích	25
6.2 Maximální hloubka vyhloubených prostor.....	27
6.3 Poměr komůrek a chodeb	28
6.4 Šířka chodeb odpovídá na biometrické charakteristiky mravenců	28
6.8 Přemístování vyhloubeného materiálu.....	29
7. ZÁVĚR	30
8. POUŽITÁ LITERATURA	31

1 ÚVOD

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 (Mitchell 1988; Jones a kol. 1994; Wang a kol. 1995; Wilkinson a kol. 2009). V hnízdě pak zaznamenáváme jiné vlastnosti půdy než mimo něj (Mandel a Sorenson 1982; Carlson a Whitford 1991; Nkem a kol. 2000; Dostál a kol. 2005; Frouz a kol. 2003; Cammeraat a Risch 2008; Frouz a Jílková 2008). Tyto změny mohou ovlivňovat kvalitu půdy (Lobry de Bruyn 1997; Vlasáková a kol. 2006). Aktivita mravenců jsou přímo spojeny s jejich životem v hnízdě a jeho budováním. 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 jsou samo-organizované (Johnson 2002). 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.

V této práci se zabývám konstrukcí hnízda u mravence *Lasius niger* v pokusných formikáriích s různými kombinacemi materiálů. Určím, jaký je objem vyhloubených prostor ve formikáriích přibližně 100 mravenci po 66 dnech a zda se v tomto ohledu liší jednotlivé verze pokusu. Zjistím, jak se objem vyhloubených prostor mění s hloubkou formikárií. Stanovím poměr objemu vyhloubených prostor v rámci komůrek a chodbiček. Zjistím, zda šířka chodeb odpovídá na biometrické charakteristiky mravenců. Určím, zda je vyhloubený materiál deponován v profilu formikárií.

2 LITERÁRNÍ PŘEHLED

2.2 Pojem “bioturbace“

Bioturbací rozumíme proces přemísťování, 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 bioturbace 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 těmto významným vlivům na prostředí řadíme dnes bioturbaci k procesům tzv. “ekosystémového inženýrství“ (Meysman a kol. 2006). Většina bioturbátorů 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).

2.3 Významné skupiny bioturbujících organismů

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). Podrobný popis a charakteristiky bioturbace žížal, termitů a obratlovců uvádím v rešerši své bakalářské práce.

2.4 Mravenci, jako významná skupina bioturbátorů

Mravenci tvoří skupinu eusociálního hmyzu patřící do řádu blanokřídlých (*Hymenoptera*)

a čeledi mravencovitých (*Formicidae*). Zatím bylo popsáno kolem 12649 druhů mravenců (Agosti a Johnson 2005). V České republice najdeme kolem 105 druhů (Werner a Weizik 2007). V této části se zabývám detaily složení hnízd, jejich konstrukcí a vlivem vytváření hnízd na okolí. Detailní přehled vlivu mravenců na vegetaci, vodní režim a koloběh živin je uveden v mé bakalářské práci.

2.4.1 Detaily bioturbace mravenců a její vliv na ekosystémy

Mravenci představují v celosvětovém měřítku významnou skupinu bioturbujících živočichů. Podle Mitchell (1983), je *Aphaenogaster longiceps* zodpovědný za více než 80% materiálu vneseného na povrch půdní mezofaunou. Jones a kol. (1994) uvádí, že mravenci 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.

Podobné struktury jako jsou podzemní hnízda, staví mravenci i v jiných materiálech. Ničivý vliv termitů na budovy zná v USA téměř každý. V Kanadě a skandinávských zemích známe škody působené dřevožijnými mravenci na jehličnatých dřevinách (Sanders 1970). V Norsku se ročně vydává značné množství veřejných prostředků na likvidaci škod po mravencích *Camponotus ligniperda* a *Camponotus herculeanus*, kteří hloubí své chodby v izolaci i v samotném dřevě budov (Aak a kol. 2013; Birkemoe 2002). Například v roce 2007 tyto výdaje činily 1,5 mil. dolarů v Norsku (Ottesen a kol. 2009) a 37,6 mil. dolarů ve státech Washington a New Jersey v roce 1980 (Hansen a Klotz 2005). Mezi malou skupinu mravenců hloubících v izolačních materiálech a obývajících lidská obydlí patří i *Lasius niger* – jeho význam jako škůdce v budovách je však řádově nižší než u výše uvedených druhů (Aak a kol. 2013).

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, 90 cm vrstvu jimi přeneseného materiálu. Ovšem i tito 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 mravenišť. 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.

2.5 Úloha mravenců jako ekosystémových inženýrů

Většina bioturbátorů, včetně mravenců, jsou typičtí alogenní ekosystémoví inženýři, což znamená, že svými životními projevy nepřímo ovlivňují ostatní druhy a procesy v ekosystému, 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). Bioturbace mravenců může působit opačně vůči vyplavování živin a ztrátě jílových částic ze svrchní části půdního profilu, což jsou obecně procesy degradace písčitých půd ve vlhkém klimatu (Wang a kol. 1995). Pokus v extrémně suché oblasti Austrálie (284 mm 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). Známá je také úloha mravenčí bioturbace v konceptu tvorby biomantlu. Tento termín jednoduše definuje Johnson (2003) jako: „Nejsvrchnější část půdy vytvořená převážně bioturbací.“ 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.

2.6 Význam a stavba hnízda

V přírodě se setkáváme s různými projevy činnosti organismů. Do všech bylo vloženo úsilí a energie. Každý výtvar, každá struktura a každá stopa organismu v prostředí je zároveň otiskem jeho genetické výbavy. Stejně jako schránka rozsivky či pestré zbarvení mořského mlže je i architektura mravenčích hnízd projevem jejich fenotypu.

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.

2.6.1 Hnízdo jako funkční stavba

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 nepoužívají jen vynesenu půdu, ale i organický materiál – opad, borku či stařinu, který absorbuje více slunečního záření a ohřeje více své okolí. Hnízdo si také mohou vytvářet v kmenech stromů, v pařezech, pod kamenem či v mrtvém dřevě (Persson a kol. 2007; Frouz a Jílková 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 – vystavění 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; Wang a kol. 1995). Významnou výjimkou jsou hnízda mravenců rodu *Atta*. Ti staví hnízda s velkými prostory ve značné hloubce. Kolonii tyto prostory slouží jako pěstírny symbiotických hub, které tvoří hlavní složku jejich potravy a vyžadují stabilně vlhké a chladné prostředí (například Hölldobler a Wilson 1990).

2.6.2 Stigmergie a kolektivní inteligence – základ samoorganizace činností mravenců

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). Širší informace a související teorie s pojmem stigmergie uvádí ve své multidisciplinární knize “Emergence“ Johnson (2001).

Je tedy otázkou, zda vůbec můžeme srovnávat chování mravenců při stavbě hnízda s chováním při hledání potravy? U mravenců se však behaviorální vzorce často opakují napříč různými životními situacemi. Orientace, sběr a hledání potravy či diferenciací úkolů v kastovém systému jsou navíc tématy mnohem více probídaná.

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). Iniciace hloubení nepodléhá jen feromonovým stimulům. Pielström a Roces (2013) uvádí, že i čerstvě vydolovaný materiál podněcuje ostatní mravence k hledání místa, kde hloubení právě probíhá.

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) předpokládá, 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 ale najít nový, případně i výživnější zdroj. Je obecným jevem, že mravenci si své zdroje vybírají podle jejich kvality. Například *Lasius niger* volí ze dvou zdrojů cukrových roztoků vždy ten koncentrovanější (Beckers 1993).

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) v případě chování termitů postuloval, že při velkém množství jedinců v kolonii se odlišné chování (chyba) smazává. Jedinci, kteří se od většinového chování liší, zde nejsou nijak systematicky eliminováni a mohou působit jako znáhodněné jednotky, zvyšující variabilitu v rozhodování kolonie. To je jeden ze základů samoorganizovaného chování (Johnson 2001).

U mravenců je známa pozitivní zpětná vazba při objevení potravního zdroje (Beckers a kol. 1990; Czaczkes 2013). Čím je zdroj kvalitnější, tím více feromonu položí mravenec – průzkumník na cestě zpět ke kolonii a tím více dalších mravenců zdroj přiláká. Czaczkes (2013) však zjistil, že nově přilákaní jedinci sice pokládají další feromon, ale již v menší koncentraci. Tento mechanismus, spolu s náhodnými odchylkami jednotlivých mravenců od většinového chování, umožňuje kolonii předcházet soustředění se na jeden, byť kvalitní zdroj. Zde opět vidíme projev výhodného – samoorganizovaného chování.

2.6.3 Konstrukční postupy při tvorbě podzemních staveb

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 kulek. 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). Struktura a uspořádání podzemních prostor významně ovlivňují chování celé kolonie. Například experimenty s únikovou reakcí mravenců ukázaly, že i malé změny ve struktuře hnízda mohou prokazatelně ovlivnit pohyb a orientaci jedinců (Burd a kol. 2010). V uvedené studii se neintuitivně zvýšila rychlost úniku mravenců do bezpečí, když jim byla do únikového východu umístěna překážka.

Známe různé způsoby, jak mravenci svá hnízda zpevňují (Hölldobler a Wilson 1990). Využívají například vosk pokrývající jejich těla k potírání stěn hnízda. Je známo, že mravenci využívají ke stavbě hnízda různé materiály, dostupné v okolí hnízda. Používají tak suchý rostlinný opad, drobné větvičky (Farji-Brener 2000) či dokonce odpadní materiály vznikající v hnízdě (Farji-Brener 2012). Známe více případů, kdy mravenci zabudovávají své fekálie či odpadní materiál přímo do stěn hnízda (Howard a Tschinkel 1976; Chen 2005), zejména pokud v místě hnízda není přítomný organický horizont půdy (Genise a kol. 2013). Je možné, že tyto organické výplně prostě zpevňují stěnu chodeb a komůrek mechanicky (Aleksiev a kol. 2007a). Jak ale navrhuje Genise a kol. (2013) u dvou druhů *Solenopsis* či Schlick-Steiner a kol. (2008) u *Dendrolasius* a *Chthonolasius*, tyto organické nánosy jsou prorůstány hyfami různých druhů hub a stabilizují tak stěny mnohem výrazněji. Víme, že *Lasius fuliginosus* nanáší na stěny i medovatku (Maschwitz a Hölldobler 1970). Je možné, že se zde vyvinulo adaptivní chování v podobě "krmení" symbiotických hub medovatkou.

2.6.4 Architektura a vznik podzemních struktur

Uvažujeme-li o vlivu vytváření hnízd na ekosystém, je nutné se zabývat konstrukcí, konkrétními postupy a detaily při jejich budování. Jak se mravenci rozhodují při výběru stavebních materiálů? Jak se tyto preference promítnou do výsledné podoby, funkce a stability stavěných konstrukcí?

2.6.4.1 Preference ve výběru materiálu pro stavbu a hloubení

Espinoza a Santamarina (2010) uvádějí, že mravenec *Pogonomyrmex barbatus* nejlépe hloubil v mírně vlhkém, písčitém substrátu. Zatímco v jílovité půdě a v substrátu s velkými zrny hloubil nejméně. Stejný vzorec, kde mravenec *Lasius niger* hloubil rychleji a s vynaložením méně energie v hrubším substrátu bez jílu uvádí Toffin a kol. (2010). Bernadou a Foucassié (2008) pak zjistili, že *Lasius niger* se po povrchu z hrubších částic pohybuje pomaleji a méně přímočaře než po jemném povrchu. Přičemž si pro pohyb záměrně nevybírá výhodnější povrch. Důležitá je zde vlhkost, respektive adhezivita částic a jejich absolutní velikost. Pokud jsou zrna menších velikostních frakcí vlhká, tvoří slepené agregáty, které mravenci mohou vynášet najednou. Mravenci *Atta* si dokonce aktivně slepují vlhká zrnka do hrudek, které pak transportují (Pielström a Roces 2013). Vynášení tím nabývá účinnosti. Tento jev můžeme pozorovat při rychlé opravě půdního hnízda po dešti (vlastní pozorování). Masivní opravy a přestavba po dešti jsou známy také u dočasných hnízd, kde se hroutí hlavně vybudované kryty potravních cest (Hölldobler a Wilson 1990, Cerdá a Doerr 2010). Tato půda může být unášena tekoucí vodou od hnízda. Minter a kol. (2013) k tomu udává, že mravenec *Temnothorax albipennis* si pro hloubení hnízda vybírá z nabídnutých materiálů ten, který bylo možno nejrychleji vynést. Ačkoli pro stabilitu chodeb byly vhodnější jiné nabízené směsi. Stejnou preferenci větších zrn pro stavbu hnízda uvádí Aleksiev a kol. (2008).

Fakt, že mravenci reagují při hloubení na odlišné materiály, potvrzuje Minter a kol. (2012). Výsledné rozložení chodeb a komůrek je kombinací samoorganizované činnosti mravenců a struktury v rozložení matrice, v které mravenci hloubí. Pokud mravenci při

hloubení narazili na vrstvu odlišného materiálu, změnila se orientace chodby z vertikální, nebo diagonální na horizontální. Taktéž se zvýšil objem vyhloubeného materiálu v úrovni rozhraní.

Mravenci nanášejí na stěny svých hnízd různé typy látek. U stěn chodeb a komůrek často nacházíme vyšší kompakci půdy než v okolí, pravděpodobně vlivem nanášení sekretů slinných žláz, což potvrdila bílkovinná analýza (Morton a Christian 1994; Antonialli a Giannotti 2001). Maschwitz a Hölldobler (1970) dodávají, že *Lasius fuliginosus* zpevňuje stěny jak dřevěnou drtí a rostlinného materiálu. Zabudovávání dřevěné drti u *Lasia niger* potvrzuje i Forel (1921–1923) citováno v Dobrzańska (1966). Na stěnách komůrek našel Jesovnik a kol. (2013) vrstvu hnědého jílu. 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. Stěny chodbiček byly u *Lasius neoniger* 1 mm 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.

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.

2.6.4.2 Šířka chodeb

Šířka chodeb může souviset s rozměry mravence. Minter a kol. (2012) pozorovali, že mezi koloniemi byla velká variabilita v šířkách chodeb i mezi velikostmi jedinců. V případě obousměrných chodeb jejich průměr odpovídal dvojnásobku šířky hlavy. Espinoza a Santamarina (2010) naopak zjistili, že průměrná šířka chodeb mezi koloniemi je stálá. Navíc však navrhují, že šířka tunelů odpovídá asi dvojnásobku vzdálenosti, jakou změříme od stěny chodbičky po hlavu stojícího mravence. U *Solenopsis invicta* se budování chodbiček uskutečňovalo spíše prodlužováním chodeb než jejich rozšiřováním. Přičemž šířka chodbiček pozitivně korelovala s průměrnou velikostí mravenců (Gravish 2012). Rozměry

podzemních prostor se také mohou měnit během sezóny. Nejen díky variabilnímu množství jedinců v kolonii, ale také díky měnící se absolutní velikosti jedinců během roku (Antoniali a Giannotti 1997; Antoniali a Giannotti 2001).

2.6.5 Jiné budované struktury

Mravenci nehloubí jen podzemní prostory. U mnoha druhů mravenců, včetně *Lasia niger*, se setkáváme s nadzemními ochrannými tunely a arkádami, kryjícími potravní trasy. Stejně tak je známé vytváření ochranných plášťů na místech, kde mravenci pasou mšice, krytů nektarií, různé „mosty“ na potravních trasách, větracích šachet pro odvod CO₂ či krytých refugií u pat stromů (Anderson 2001; Cosarinsky a Roche 2012; Csata a kol. 2012; Gößwald 1985). Tyto činnosti jsou podmíněny prostředím. Mravenec *Dorylus nigricans* staví uzavřené krycí tunely, jen pokud je půda vlhká. Půdní částice mají tehdy vyšší adhezivitu a tunely se nehroutí. Pokud je půda sušší, staví pouze neuzavřené tunely – tedy jen jejich stěny (Moffett 1987). Mravenci mohou stavbou struktur z půdy adaptivně reagovat na změny v okolí. Mravenec *Pheidole punctata* staví nadzemní tunely kryjící cestičky opět pouze ve vlhkém období, kdy je obtížné šplhat po kmenech kokosových palm a tunely tak slouží jako pevná opora (Way 1953).

2.7 Shrnutí

Mravenci budováním hnízd podstatně mění okolní prostředí. Právem je označujeme za ekosystémové inženýry. Stavba a architektura hnízda je fenotypovým projevem mravenců. Při budování hnízda se uplatňují zákonitosti a vzorce chování jako je stigmergie či samoorganizace, které vyplývají ze samotné podstaty života sociálního hmyzu.

Chceme-li proniknout do podstaty problému budování hnízd, musíme se zabývat pravidly, vzorci a vlivem prostředí na tento proces. Musíme určit, jaké vlastnosti materiálu jsou pro mravence důležité při stavbě hnízda, jaký vliv má jeho výběr na architekturu podzemních prostor a celého hnízda.

3 CÍLE PRÁCE A HYPOTÉZY

Cíle:

- Kvantifikovat objem mravenci vyhloubeného materiálu.
- Určit, jaký vliv má zrnitostní složení matrice na proces hloubení.
- Zjistit, jak je hloubení ovlivněno samotnou hloubkou půdy.
- Určit poměr a charakteristiky chodeb a komůrek.
- Stanovit, jak je objem vydolovaných prostor závislý na životnosti kolonie.
- Ověřit vliv rozměrů mravenčího těla na rozměry chodeb.
- Sledovat přemísťování vyhloubeného materiálu.

Hypotézy:

- Objem vyhloubených prostor mravenci bude menší v méně zrnitém materiálu.
- S rostoucí hloubkou klesá objem vyhloubených prostor.
- Průměrné šířky chodeb odpovídají rozměrům těla mravence *Lasius niger*.
- Objem vyhloubených prostor je větší u komůrek než u chodeb.
- Objem vyhloubených prostor roste s délkou života kolonie.
- Vyhloubený materiál je přenášen na povrch hnízda i zabudováván do profilu hnízda.

4 METODIKA

4.1 Materiál

4.1.1 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; Bernadou a Fourcassié 2008; Mailloux a kol. 2011; Dussutour a kol. 2005). Vytipování hnízd k odběru a determinaci mravenců provedl prof. Jan Frouz.

Odběr dvaceti mravenišť jsem provedl v srpnu roku 2011, kdy byly kolonie plně aktivní a obsahovaly 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). Odebral jsem celé hnízdo i s většinou podzemní části do silných polyethylenových pytlů.

Samotnou extrakci mravenců a jejich vývojových stadií z půdy jsem provedl pomocí Tulgrenových extraktorů pro edafon. Vlivem světla a tepla působícího shora na půdu se mravenci i s plodem přemístili na navlhčený filtrační papír na chlazeném dně extraktoru. Zde kolonie roztrídila plod podle vývojových fází na různá místa. Po třech dnech extrakce jsem do každého formikária přemístil přibližně sto jedinců a přiměřený počet vajíček, larev a kukel. Mravenci byli následně krmeni každý týden jedním mrtvým cvrčkem domácím (*Acheta domestica*) o velikosti 1-2 cm. Voda byla podávána ve stejných množstvích na vatový tampón. Mravenci byli po dobu pokusu (třinácti týdnů) chováni při laboratorní teplotě.

4.1.2 Formikária

Pro pokus jsem sestrojil dvacet skleněných formikárií. Tloušťka skla byla 0,4 cm. Rozměry každého formikária tedy byly 28,7 x 1,2 x 18,7 cm. Formikária jsem naplnil materiály pro tvorbu hnízda 7 cm pod okraj formikária. Prostor pro materiál tedy činil 21,8 x 0,8 x 18,8 cm. Objem stavebního materiálu v každém formikáriu tedy činil 327,87 cm³. Vnitřní okraje formikárií bylo nutno natřít látkou Fluon (Polytetrafluoroethylen), znemožňující útěk mravenců přes okraj skla. Obě boční strany formikária byly zakryty černou čtvrtkou, pro imitaci tmy v podzemí.

4.2 Uspořádání pokusu

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

U každé verze pokusu jsem stanovil 6-7 opakování. Fotografie všech tří verzí formikárií jsou vidět na obrázku č. 1.

Verze A - směs čtyř materiálů o různých zrnitostech a barvách.

7 opakování.

Tato verze má v součtu nejmenší velikost zrn.

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

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

Vrstvy jsou objemově rovnocenné.

7 opakování.

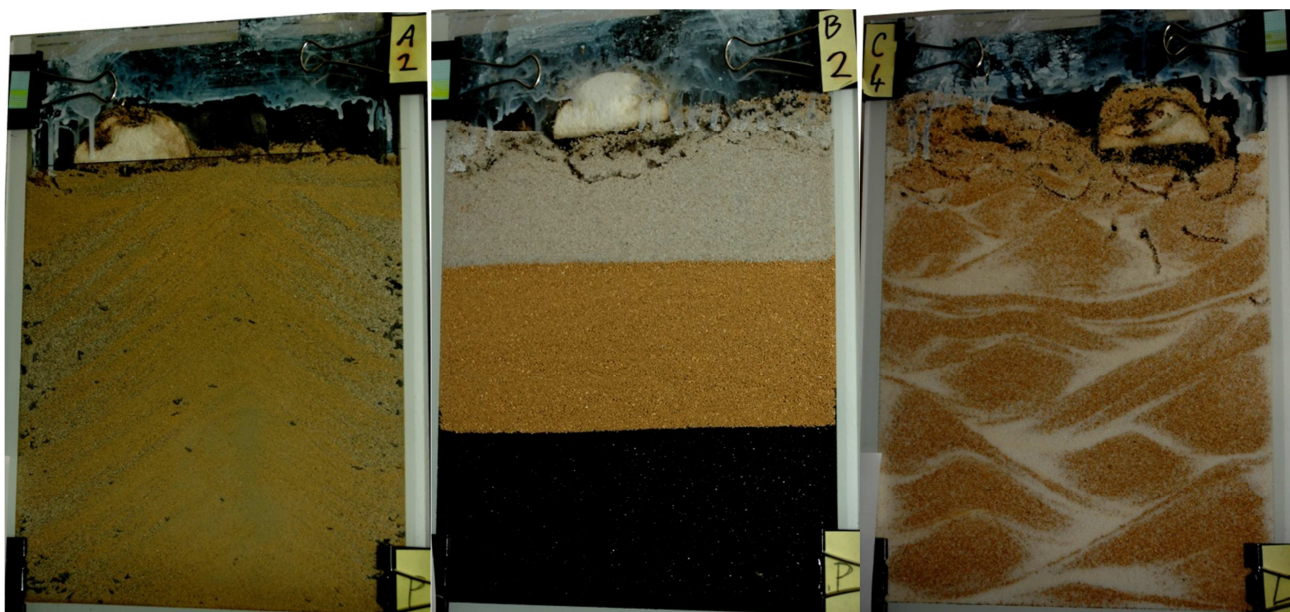
- černý písek
- bílý akvarijní písek
- červený písek stavební

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

Objem obou materiálů je rovnocenný.

6 opakování.

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



Obrázek 1: Ukázka tří verzí pokusných formikárií. Každá verze má šest použitých opakování. Jako měřítko slouží kus milimetrového papíru (u verze A a B – vlevo nahoře) – jeho bílá část odpovídá 1 cm.

4.2.1 Získání dat

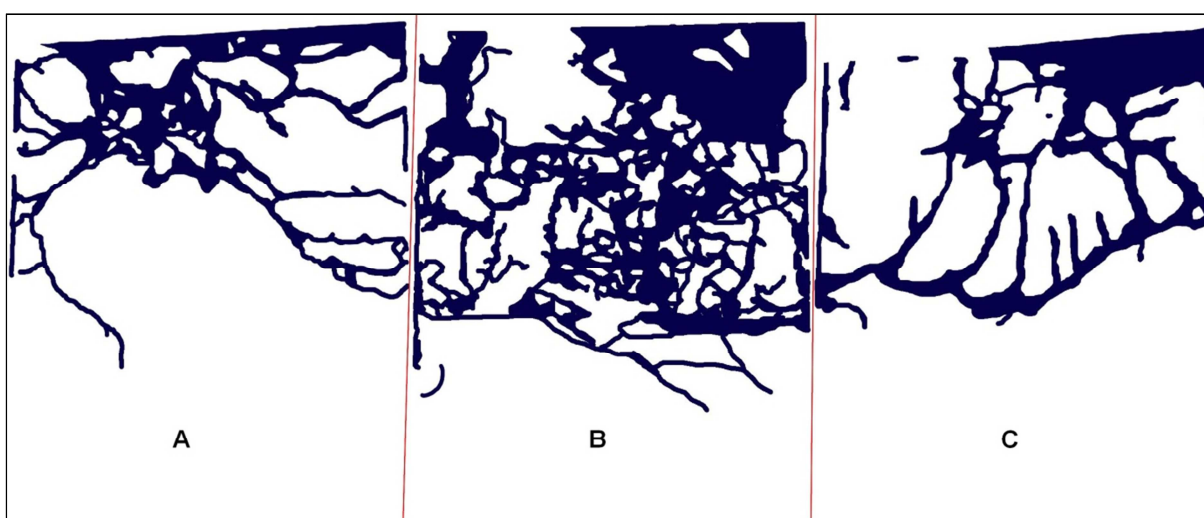
4.2.1.1 Pořízení fotografií

Formikária byla týdně fotografována z obou stran a na závěr pokusu ještě jednou s použitím černých odrazových desek pro lepší zachycení detailů. Průběžné fotografie byly použity pro vyhodnocení konce hloubení a popisu vývoje podzemních prostor. Kvalitnější koncové fotografie byly použity pro vyhodnocení šířky chodeb a vyhloubeného materiálu se všemi dalšími analýzami.

4.2.1.2 Úprava a zpracování fotografií

Podzemní útvary byly ručně vykresleny – vyplněny barvou v programu Adobe Photoshop – (Version: 8.0; 8.0x030). Vykresleny byly obě strany formikárií. Tím byla získána pouze dvoudimenzionální podoba podzemních prostor na bílém podkladu (příloha č. 3/4). Takto

vytvořené obrazy byly dále zpracovány v programu analýzy obrazu ImageJ (1.48i, Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA). Postup a následnou podobu celého procesu v tomto programu navrhl Jiří Nedoma RNDr, CSc. Nejprve se z originálu vytvořil binární obraz. Poté byly označeny a dočasně odstraněny komůrky. Práh pro detekci byl 30 mm². Zbyl obrázek chodeb. Od tohoto obrázku byla odečtena (chodby jí byly rozděleny na úseky) předem vytvořená síť 2x2 cm. U těchto rozsekaných objektů program změřil polohu a plochu. Dále byla provedena korekce pro odstranění malých artefaktů, které nebyly chodbičkami. Procedura byla opakována pro případ komůrek. Program tedy změřil plochu a pozici komůrek i chodbiček.



Obrázek 2: Ukázka konečného stavu vyhloubených prostor v po ručním vykreslení.
Písmeny A, B, C jsou označeny jednotlivé pokusné verze. Pro ukázkou byly vybrány nejvýrazněji prokopané snímky.

4.2.2 Zpracování a vyhodnocení dat

Data byla exportována do programu MS Excel (Microsoft Office Professional Plus 2010, Microsoft Corporation). Zde byl určen objem vyhloubených prostor, součtem naměřených ploch jednotlivých úseků. Byla provedena korekce pro přičtení plochy, kterou zabíraly mezery v objektech po rozsekání sítí. Plocha chodeb byla vynásobena průměrnou šířkou chodeb pro každé formikárium zvlášť. U komůrek byla plocha vynásobena arbitrárně 7 mm – komůrky byly téměř vždy viditelné z obou stran formikária, jehož šířka činila 8 mm. Tak byl získán objem vydolovaných prostor, který bylo možno srovnat s pozicí ve formikáriu.

Pro výpočet celkového objemu ve formikáriu byly použity plochy chodeb z obou stran formikária, pro objem komůrek vždy ta strana, kde byl objem/plocha komůrek větší. Ze všech analýz byly vyloučeny dvě formikária – z verze A a verze B. Zde kolonie předčasně uhynula.

Ke statistickým analýzám a vytvoření grafů byl použit program Statistika - StatSoft, Inc. (2013). STATISTICA (data analysis software system), version 12. www.statsoft.com. Byly použity metody: t-testy, analýza variancí ANOVA a post-hoc Tukeyho test pro mnohonásobná porovnání, zobecněné lineární modely (GLM), lineární regrese.

5 VÝSLEDKY

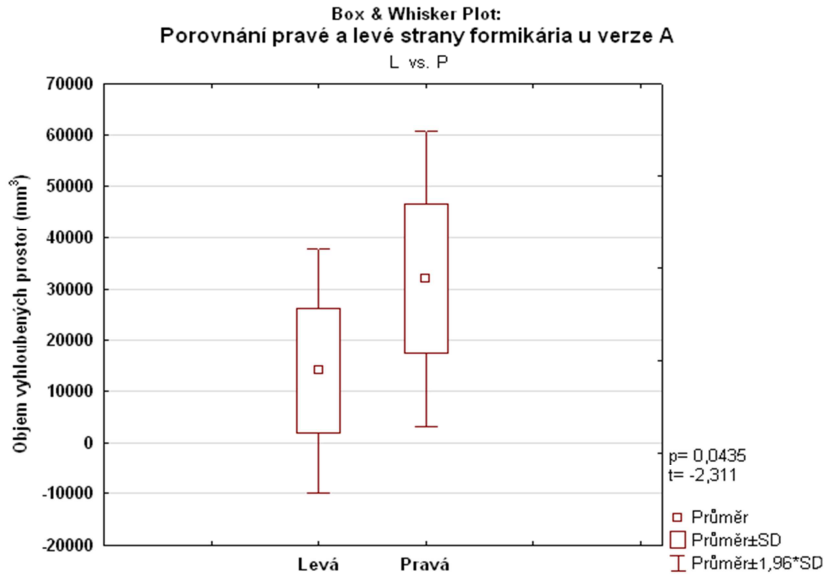
5.1 Celkové množství vyhloubených prostor ve formikáriích

Celkové množství nasypaného materiálu ve formikáriích činilo 327,87 cm³. Průměrně vyneslo přibližně 100 mravenců za průměrně 66 dní napříč pokusnými verzemi 56,17 cm³ ± 28,82, což představovalo 17,38 % z celkového objemu formikária. Maximální vyhloubený objem materiálu v rámci jednoho formikária činil 144,46 cm³, minimální objem pak 10,54 cm³.

Jednotlivé verze se od sebe v množství vyhloubených prostor lišily. Verze A byla signifikantně méně prokopána než verze B (GLM - $F(2,212) = 6,929$, $p = 0,001$; Tukey HSD $p < 0,05$). V tabulce č. 1 je uvedeno, kolik materiálu průměrně bylo vyneseno v rámci jednotlivých verzí.

Verze formikária	Objem (průměr) vyhloubených prostor (cm ³)	Směrodatná odchylka	Procento z celkového objemu formikária	Tukey HSD mezi A a B (p)
A	37,48	12,64	12,19 %	0,000608
B	76,28	36,52	23,26 %	0,000608
C	54,76	15,59	16,70 %	-

Tab. 1: Průměrný objem vyhloubených prostor mravenci *Lasius niger* ve všech verzích formikárií za průměrně 66 dní, směrodatná odchylka, procento vyhloubených prostor a výsledek Tukey HSD testu mezi verzemi A a B .

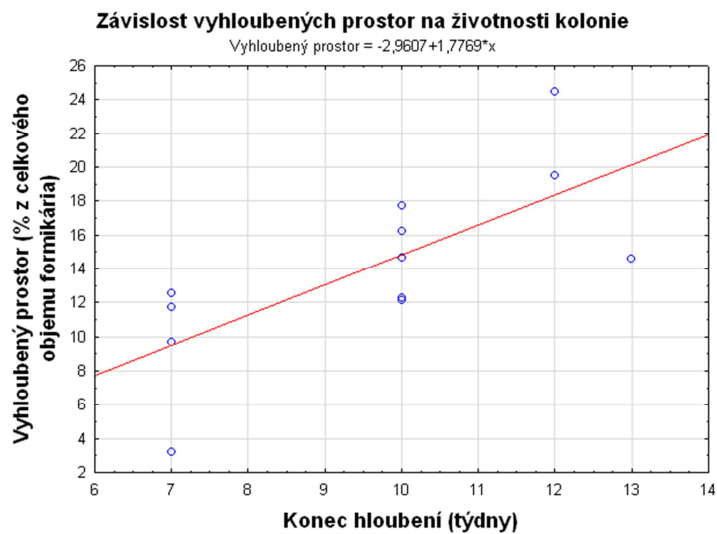


Obr. 3: Množství vyhloubených prostor mravenci *Lasius niger* za průměrně 66 dní.

Překvapivě se u verze A lišil objem vydolovaných prostor na levé a pravé straně formikária ($t_{(10)} = -2,311$; $p = 0,044$). Rozdíl je patrný na obrázku č. 3.

Levá strany formikária, která byla při nasypávání materiálů dole a pravé, která byla při nasypávání materiálů nahoře

Tento jev nebyl patrný u zbylých dvou verzí (Verze B - $t_{(10)} = 0,388$; $p = 0,706$; Verze C - $t_{(10)} = -0,036$; $p = 0,972$).



Obr. 4: Na obrázku je viditelná lineární závislost životnosti kolonie mravence *Lasius niger* v pokusných formikáriích vyjádřená časem v týdnech, na celkovém vyhloubeném prostoru v materiálech vyjádřeným v procentech z původního nasypaného objemu materiálů.

Při srovnání procenta vyhloubených prostor s časem, kdy mravenci ukončili hloubení, byla získána pozitivní lineární závislost – lineární regrese: $F_{(1,10)} = 10,905$; $R^2 = 0,522$; $p = 0,008$ u formikárií A a C. To znamená, že čím déle mravenci hloubili, tím více materiálu bylo vyneseno či zabudováno do hnízda. Z analýzy byla vyloučena verze B, jelikož vykazuje extrémní hodnoty v množství vneseného materiálu, jež proporčně neodpovídají na časy konce hloubení (obrázek č. 4)

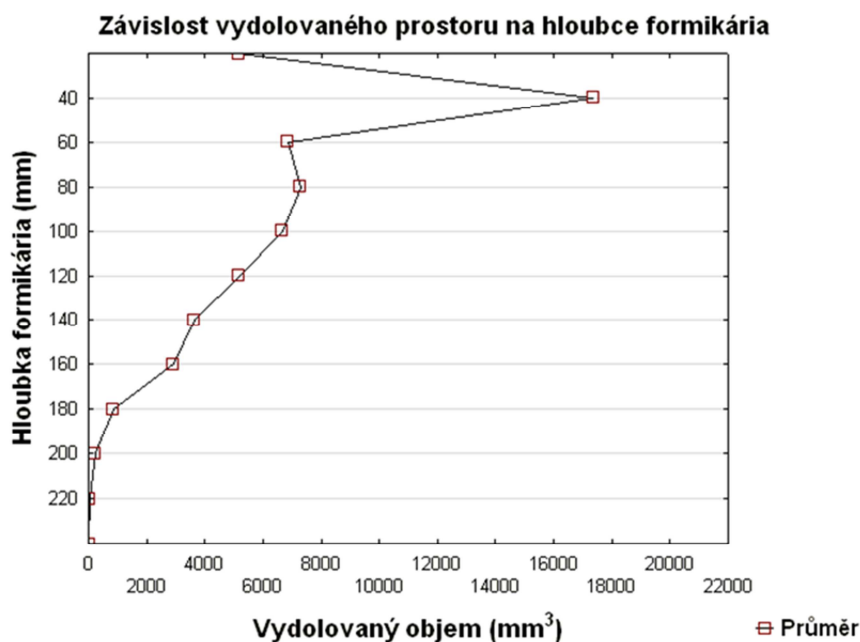
5.2 Maximální hloubka vyhloubených prostor

Vydolovaný objem materiálu klesá s hloubkou formikária (GLM – $F_{(2,212)} = 106,655$; $p < 0,05$). Pokles vydolovaného prostoru s hloubkou je patrný na obrázku č. 5 a se zahrnutým vlivem verzí na obrázku č. 6.

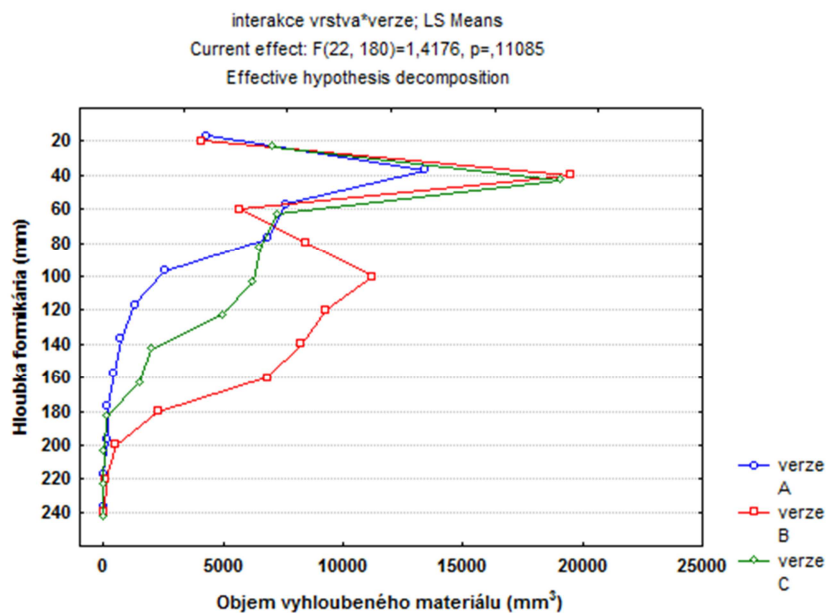
Průměrně největší objem vydolovaných prostor se nacházel v hloubce 20 – 60 cm pod povrchem materiálu.

Nejspodnější vrstva, obsahující černý písek u verze B byla v porovnání s ostatními verzemi nejméně prokopána.

Průměry objemu vyhloubených prostor v této hloubce pro jednotlivé verze byly $A = 1444 \text{ mm}^3$; $B = 117 \text{ mm}^3$; $C = 1615 \text{ mm}^3$. Přesto tento rozdíl nebyl statisticky průkazný (Kruskal-Wallis test $H_{(2,18)} = 5,077$; $p = 0,079$).



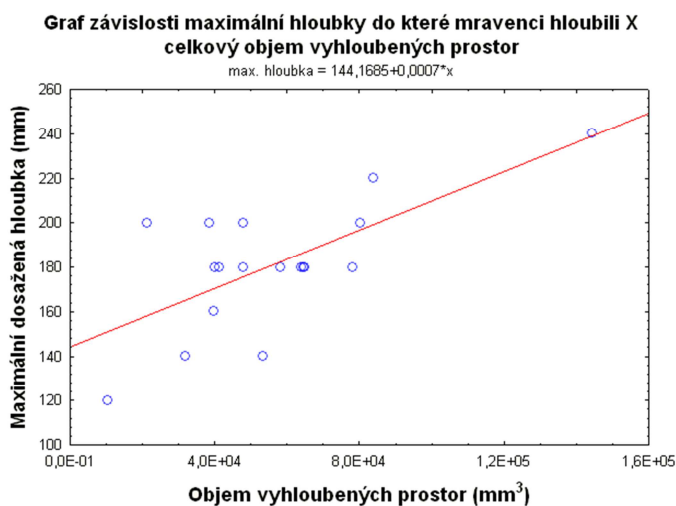
Obr. 5: Celkové průměrné hodnoty vydolovaného objemu materiálu mravenci *Lasius niger* v pokusných formikáriích v závislosti na hloubce formikária.



Obr. 6: Závislost vydolovaného objemu materiálu mravenci *Lasius niger* v pokusných formikáriích napříč verzemi materiálů za průměrně 66 dní. Modrá čára označuje průběh průměrného vydolovaného objemu prostor v závislosti na hloubce formikária u pokusné verzi A, červené –B, zelené - C.

Byla vynesena závislost objemu vyhloubených prostor mravenci na maximální hloubce, které mravenci v rámci jednotlivých formikárií dosáhli – obrázek č. 7. Byla prokázána pozitivní lineární závislost.

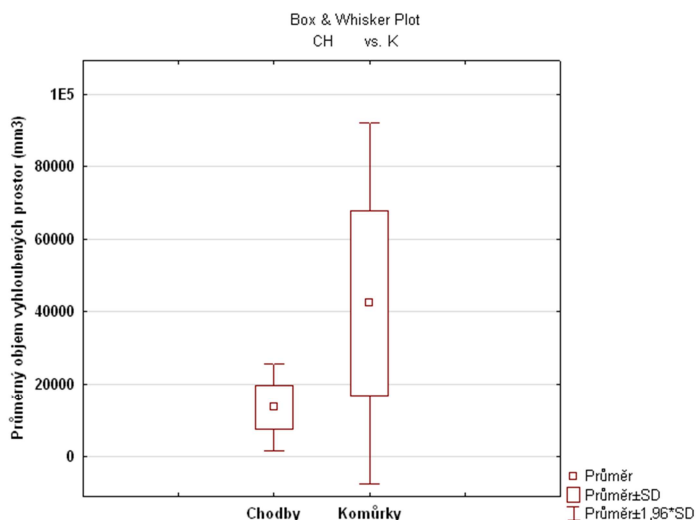
Regrese - $F(1,16)=13,7706$; $R^2=0,463$; $p=0,002$.



Obr. 7: Závislost celkového průměrného objemu prostor, vyhloubených mravenci *Lasius niger* v pokusných formikáriích a maximální hloubky formikária, ve které byly vyhloubené prostory zaznamenány.

5.3 Poměr komůrek a chodeb

Dvou výběrovým t-testem byl zjišťován poměr vyhloubených prostor v podobě chodbiček a komůrek. Celkový poměr napříč verzemi formikárií činil 3,1. Obecně je tedy ve formikáriích 3,1 krát více komůrek než chodeb ($t(34) = -4,671$; $p < 0,05$). Výsledky jsou zřejmé také z obrázku č. 8.



Obr. 8: Objem vyhloubených prostor mravenci *Lasius niger* v pokusných formikáriích. V obrázku jsou vyneseny průměry a směrodatné odchylky pro objem vneseného materiálu v rámci chodeb a komůrek.

Následně byly porovnávány poměry komůrek a chodbiček u jednotlivých verzí formikárií (A, B, C). Průměrné poměry komůrek a chodbiček činily pro jednotlivé verze $2,0 \pm 1,69$ (verze A); $3,4 \pm 3,25$ (verze B); $3,1 \pm 1,09$ (verze C). Jednotlivé verze se v poměru chodeb a komůrek neliší průkazně (ANOVA $F(2,15) = 1,741$, $p = 0,209$).

5.4 Šířka chodeb odpovídá na biometrické charakteristiky mravenců

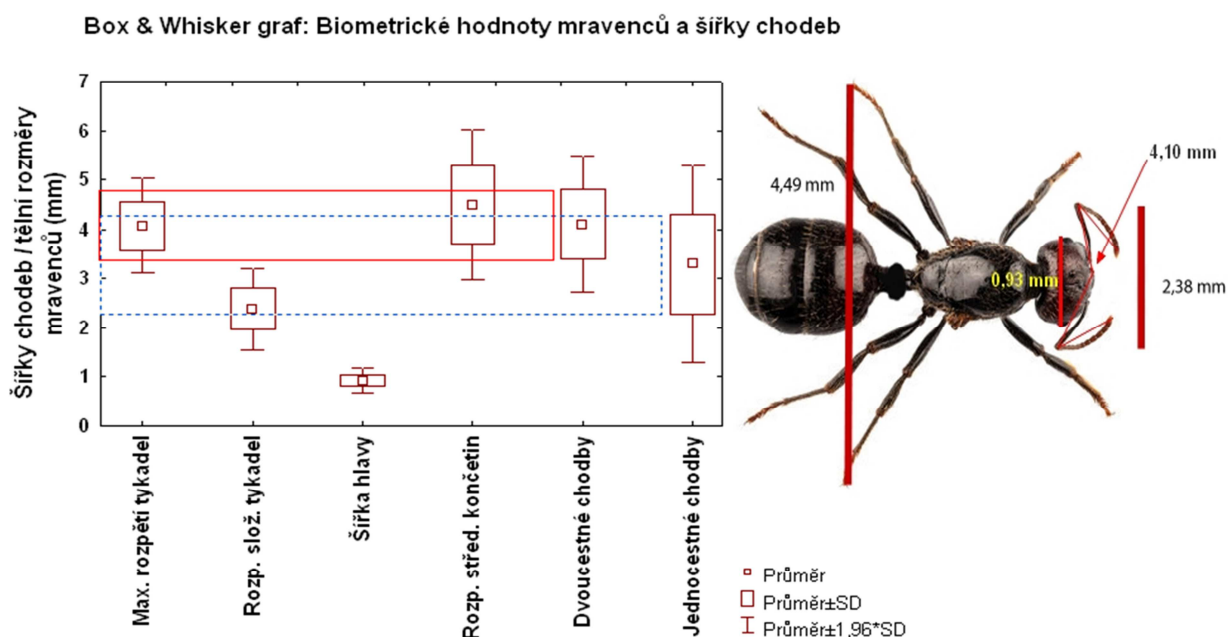
Pokud to bylo možné, byla změřena šířka chodeb v každém formikáriu. Během měření byly zaznamenány dva typy chodeb podle průměrné šířky. Byly tedy stanoveny dvě šířkové kategorie chodeb. Podle jejich předpokládaného účelu je označují jako “jednocestné“ (užší) a “dvoucestné“ (širší). Na každé formikárium připadlo 40 měření šířek jednocestných a 40 měření dvoucestných chodeb.

Šířka chodeb se mezi verzemi formikárií lišila jen v případě dvoucestných chodeb (ANOVA $-F_{(2,27)} = 3,669$; $p = 0,039$). Signifikantní rozdíl byl zaznamenán jen mezi verzemi A a B (Tukey HSD $p = 0,049$).

Byly změřeny čtyři tělní rozměry mravenčího těla - viz obrázek č. 9. Jejich průměrné hodnoty byly zaznamenány do tabulky č. 2. Pouze jeden z měřených tělních rozměrů signifikantně koreloval s rozměry chodbiček. Jednocestné chodby odpovídaly maximálnímu rozpětí tykadel (dvou výběrový t-test: $t(47) = -0,147$; $p = 0,884$).

Tělní část	Rozměr (mm)	Směrodatná odchylka
Maximální rozpětí tykadel	4,10	0,48
Rozpětí složených tykadel	2,38	0,42
Rozpětí druhého páru končetin	4,50	0,76
Šířka hlavy	0,93	0,12

Tab. 2: Průměrné rozměry tělních částí mravence *Lasius niger* z pokusných formikárií a směrodatné odchylky.

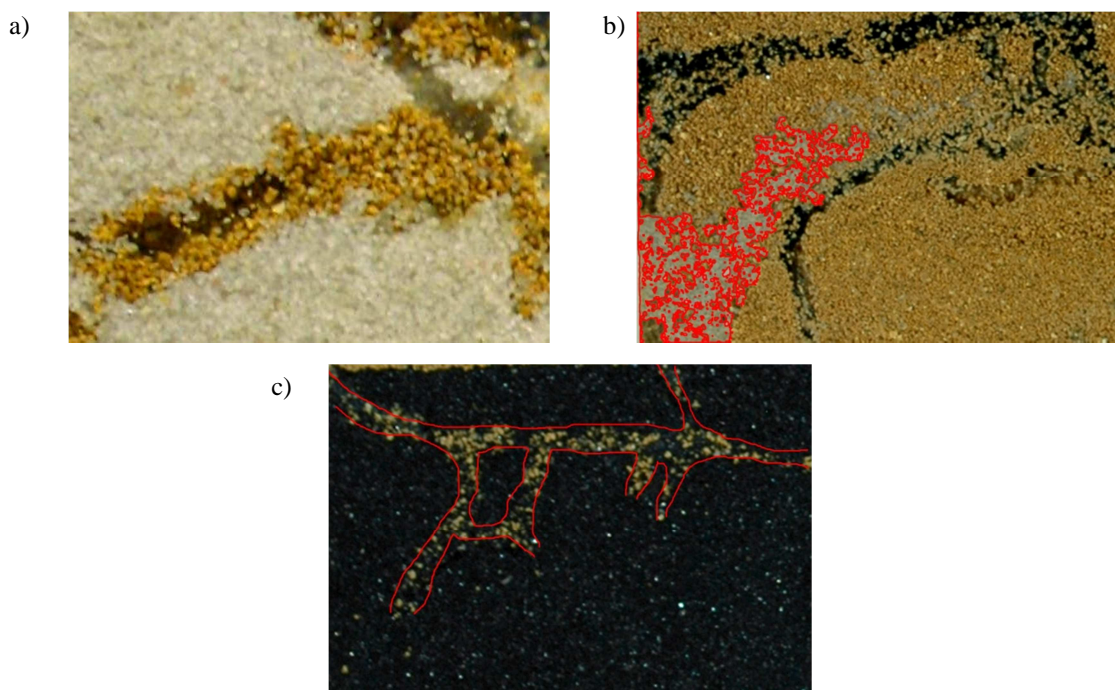


Obr. 9: Do obrázku s naměřenými průměry a směrodatnými odchylkami šířek chodeb jsou vyneseny všechny naměřené biometrické hodnoty těl mravenců *Lasius niger* z pokusných formikárií pro srovnání. Je patrné, že šířka chodeb může souviset s rozpětím druhého páru končetin, s maximálním rozpětím tykadel či s rozpětím složených tykadel. Vpravo je obrázek mravence s vyznačenými průměrnými tělesnými parametry.

5.5 Přemísťování vyhloubeného materiálu

Pohyb materiálu byl sledován u verze formikária B, kde byly přítomny 3 barevně odlišné materiály stejné zrnitosti.

Vyhlobený materiál byl vynášen na povrch hnízda, ale byl i zabudováván do profilu hnízda. Na snímcích formikárií je patrný přenos substrátu směrem vzhůru, tak i přítomnost substrátu z horní vrstvy ve spodnější - obrázek č. 10(a, b, c). Ve formikáriích také docházelo v malé míře k hroucení vybudovaných chodeb.



Obr. 10: Mravenci druhu *Lasius niger* v pokusných formikáriích přemísťovali vyhloubený materiál, jak na povrch formikária, tak do jeho profilu. Obrázek znázorňuje nálezy materiálů umístěných v profilu formikária

- a) Částečné vyplnění chodby materiálem z nižší hloubky (červený písek)
- b) Přítomnost materiálu z horní vrstvy (červeně zvýrazněný bílý písek)
- c) Přítomnost červeného písku z vyšší vrstvy v černém písku (červeně označeny stěny chodeb)

6. DISKUZE

6.1 Celkové množství vyhloubených prostor ve formikáriích

Množství mravenci vyhloubených prostor je veličina, měřená při většině laboratorních experimentů sledujících činnost mravenců v substrátu (Minter a kol. 2012; Halfen a Hasiotis 2010). Jednotlivé metody pro určení vydolovaných prostor se mezi studii liší. Průměrné množství vyhloubených prostor v mé studii spadá do obvyklého rozsahu hodnot zjištěných jinými autory, jejichž experimentální uspořádání lze s mým srovnat. Halfen a Hasiotis (2010) používali větší formikária s objemem 54 099 cm³, testovali jiný druh mravence (*Pogonomyrmex occidentalis*) a přesto mravenci vynesli 15,75% materiálu, podobně jako v mé studii. Buhl a kol. (2004) naměřili 37 cm³ materiálu vydolovaného druhem *Messor sancta* v podobně velkých formikáriích (25x25x5 mm). Rasse a Deneubourg (2001) používali jiný typ experimentu, ale naměřili 147 cm³ objemu vydolovaného 100 jedinci druhu *Lasius niger*. Údaje o vyhloubených prostorech nám dávají představu o chování mravenců a energii vložené do pracovních úkolů. Vyhloubený prostor ve formikáriích je však jen orientační veličinou, kterou nelze použít pro aproximaci skutečných hodnot v přírodě. Prostor pro hloubení je omezen hloubkou formikária i prostorem mezi skly – v tomto případě 0,8 cm. To znamená nejen omezení skutečného prostoru pro pohyb mravenců, ale také změna třídimenzionálních struktur budovaných mravenci na kvazi-třídimenzionální. Tedy bez skutečné možnosti směřovat hloubení do více horizontálních směrů. Informace o vyhloubeném prostoru má svůj význam zejména pro porovnávání těchto hodnot v různých typech experimentálního uspořádání.

Experiment provázely metodické problémy, které doporučuji v podobných pokusech omezit. Za prvé snímkování jednou týdně není dostačující. Mravenci hloubí mnohem rychleji a týdenní získané fotografie ukazovaly pouze skokové změny ve hloubení. Z fotografií pořízených jednou týdně není možné sledovat vývoj hloubených struktur v čase.

Za druhé v pokusu byly použity přírodní materiály, aby bylo možné vyloučit vliv chemických barviv na výběr materiálu mravenci. Nicméně přírodně barevné substráty nevykazovaly dostatečný kontrast ke kvantifikaci pohybu materiálu v rámci formikária.

V jiných studiích byly použity uměle barvené materiály (Halfen a Hasiotis 2010), ale není jasné, zda mravenci reagovali na použitá barviva.

Ve verzi formikária A byl objem vyhloubených prostor nejmenší a zároveň se od sebe v objemu vyhloubených prostor průkazně lišily levá a pravá strana formikária. Při nasypávání směsi materiálů do formikárií byla formikária mírně nakloněna. Jemnější materiál se přesunul spíše na levou stranu. Materiál ve verzi A se skládal z proporčně nejmenších zrn, která se nahromadila na levé straně formikária, v níž mravenci hloubili méně než na pravé straně, kde se hromadila zrna hrubší. To může potvrzovat hypotézu, že mravenci volí k vynášení spíše větší částice, neboť tím maximalizují čas potřebný k dolování (Minter a kol. 2013; Aleksiev a kol. 2008; Aleksiev a kol. 2007b). Můžeme diskutovat i vliv přítomnosti jílu, je možné, že se hloubení v jílu vyhýbali, i když známe případy, kdy mravenci bez problémů hloubí i v jílovitých půdách (Wang a kol. 1995). Je však třeba připomenout, že pro stabilitu konstrukcí vytvářených mravenci z půdy je důležitý výběr jak velkých tak malých zrn. Velká zrna sice představují menší vstupy energie – mravenci strukturu postaví rychleji. Malá zrna jsou však potřebná pro udržení soudržnosti staveb (Aleksiev a kol. 2008). Na druhou stranu hloubení v materiálu složeném z různorodých zrn bylo signifikantně menší než u ostatních typů formikárií, kde byla zrna stejné velikosti. To by naznačovalo, že hloubení v homogenním materiálu je energeticky výhodnější. Může to souviset s výše zmíněnou energetickou výhodností větších zrn, částečně i s tím že velikost zrn v formikáriích B a C byla blíže rozměru kusadel. V neposlední řadě ve směsi materiálu dojde daleko pravděpodobněji k zaklínění větších zrn menšími než u materiálu složeného ze zrn stejné velikosti.

Délku života kolonie můžeme pokládat za jeden ze znaků její vitality či výkonnosti. Z výsledků můžeme vyvodit, že kolonie, které měli delší životnost, byly v hloubení také výkonnější. Nutno dodat, že pokusné kolonie od sedmého až osmého týdne od začátku pokusu začaly hynout a poslední sada fotografií byla pořízena s poslední viditelnou aktivitou ve formikáriu v třináctém týdnu. Jak je uvedeno, mravenci byly krmeny stejnými podíly porcovaných cvrčků a napájeni stejným množstvím vody. Je ale známo (například Mailleux a kol. 2011), že *Lasius niger* využívá masitou potravu hlavně pro krmení svých larev a pro dospělé již není tak významná. Je možné, že by kolonie byly aktivnější a měly delší životnost s přístupem k cukernatým roztokům, jejichž zdrojem v přírodě jsou zejména mšice a mery.

6.2 Maximální hloubka vyhloubených prostor

Napříč pokusnými verzemi byl patrný pokles objemu vydolovaných prostor spolu s hloubkou. Verze B je v hloubce 8 – 18 cm prokopána průkazně více než verze A a C (obrázek č. 6).

U verze B vydolovali mravenci zároveň největší objem prostor. I když byla tato verze celkově nejvíce prokopána, vyhloubený prostor se nacházel hlavně v prvních dvou vrstvách materiálu. Je možné, že se mravenci z nějakého důvodu vyhýbali hloubení ve spodní vrstvě s černým pískem. Zrnka černého písku byla jehličkovitá a hladká. O to více kopali ve svrchních vrstvách. Negativní vliv spodní vrstvy černého písku nemůžeme ale statisticky potvrdit.

Maximum vydolovaného prostoru se nacházelo v hloubce 2-4 cm pod povrchem. Tento výsledek je zčásti způsoben vyhloubením velkého prostoru pod vatovým tampónem, na který byla dodávána voda. Možná proto si vytvořili další prostory v blízkosti povrchu, kvůli skladování vajíček ve vlhkém prostředí (Holldöbler a Wilson 1990). Až po vytvoření prohlubně pod tampónem začaly kolonie hloubit i další prostory. Druhým vysvětlením může být, že mravenci potřebovali vytvořit skládku vydolovaného materiálu a mrtvých těl co nejdále od komůrky s vajíčky. Je známo, že se mravenci svým pohřebišťům a skládkám obecně vyhýbají kvůli vyššímu riziku napadení houbovými sporama (Gordon 1999, citováno v Johnson 2001). Nicméně Toffin a kol. (2010) pozorovali stejný vzorec hloubení u druhu *Lasius niger* v podobném experimentálním uspořádání, i bez vlivu bodového zdroje vlhkosti. Mravenci vytvořili nejprve téměř kruhovitou hlavní komůrku, od které vedly další chodbičky (Toffin a kol. 2010).

Pokud kolonie vytvořila dostatek chodeb a komůrek pro obývání podzemního prostoru, vytvářela i další prostory ve větších hloubkách. Jako vysvětlení se nabízí, čím vitálnější kolonie byla, tím více a hlouběji kopala. Navíc v hlubších vrstvách nacházíme spíše chodby než komůrky. Z hlediska obecné funkce můžeme chodbám připsat “explorativní” či dopravní charakter. Slabší kolonie využily jen nutně vyhloubené prostory k obývání a vývinu plodu. Zatímco silnější kolonie si mohly dovolit výdej energie navíc v podobě “explorativních” chodeb. Čím větší je kolonie, tím více materiálu vynese (MacKay 1983; Tschinkel 1998). Denebourgh a Franks (1995) ale tvrdí, že pokud je v místě příliš jedinců, hloubení se zpomaluje a někdy i zastaví. V mém pokusu byli mravenci přemístěni do velmi omezeného

prostoru v poměrně velkém množství. To, spolu s nedostatkem vlhkosti substrátů na počátku experimentu, může vysvětlit pomalý nástup hloubení napříč koloniemi.

6.3 Poměr komůrek a chodeb

Ve formikáriích najdeme 3,1 krát více komůrek než chodeb. Tento poměr může být ovlivněn několika faktory.

V experimentálním uspořádání s omezeným prostorem je známo, že některé chodby jsou spojené do větších podlouhlých útvarů (Buhl a kol. 2005). Takže některé chodby mohl použitý software vyhodnotit v omezené míře jako komůrky. Funkce pro rozpoznání komůrek byla založená na tvaru a ploše vykreslených útvarů. Poměr mohla navyšovat také velká komůrka pod vatovým tampónem (viz. výše).

U verze A se nacházelo poměrově více viditelných chodeb oproti verzím B a C. Výsledek byl statisticky neprůkazný. Přesto může takový výsledek přispívat k teorii, že chodby mají explorativní charakter. Ve verzi formikária A mohli mravenci volit substrát, ve kterém se jim hloubilo lépe a rychleji. Podle výše uvedených zjištění jej nacházeli v pravé straně formikária s hrubším materiálem.

6.4 Šířka chodeb odpovídá na biometrické charakteristiky mravenců

Mravenci se v menších prostorách orientují pomocí doteku (Hölldobler a Wilson 1990). V pokusech Mintera a kol. (2012) jednotliví mravenci vcházeli do jednocestné chodby a na její přídi odebírali materiál, který samostatně nosili ven z chodby. Často se museli vyhýbat ostatním jedincům v protisměru, což snižovalo efektivitu pohybu mravenců a celkově i permeabilitu hnízda (Burd a kol. 2010). Naproti tomu, pokud takové jednocestné chodby ústí do dvoucestných, jimiž je materiál přenášen dále, mravenci se mohou vyhýbat mnohem lépe (Burd a kol. 2010). Espinoza a Santamarina (2010) navíc uvádí, že v horních částech mravenišť nacházíme chodby obecně širší. Můžeme tedy předpokládat, že pokud by jednocestné chodby ústily do chodeb stejné šíře, s velkou pravděpodobností by docházelo k jejich blokaci (Burd a kol. 2010).

Mezi jednotlivými verzemi formikárií se šířka jednocestných chodeb nelišila. Prokazatelně širší dvoucestné chodby byly vyhloubeny ve verzi B, což může být vedlejší efekt celkové nejvyšší prokopanosti této verze.

Šířka chodeb může odpovídat na různé tělní rozměry mravenců. Tento vztah může vypovídat o jejich chování během hloubení a životě v hnízdě. V literatuře se setkáváme s určováním korelace mezi velikostí těl mravenců a rozměry chodeb. Stejně tak i preferenci různě velkých částic půdy v závislosti na rozpětí kusadel (Aleksiev a kol. 2007b; Gravish 2012). Minter a kol. (2012) uvádí, že šířka dvoucestných chodeb se rovná dvojnásobku šířky hlavy mravence. V mém pokusu činila průměrná šířka hlavy 0,928 mm, tedy přibližně čtyřikrát méně než průměry dvojsměrných chodeb, ale statisticky nebylo možné tento vztah prokázat. Tento rozdíl může být způsoben druhem studovaných mravenců.

Mé výsledky vykazují průkaznou závislost šířky jednocestných chodeb na maximálním rozpětí tykadel. Průměrná šířka jednocestných chodeb byla asi o $\frac{3}{4}$ menší než maximální rozpětí tykadel. Je známo, že mravenci se pomocí tykadel v prostoru orientují (Hölldobler a Wilson 1990). U ostatních měřených rozměrů mravenčího těla, které odpovídaly šířce chodeb, nebyla prokázána statistická závislost. Například největší rozměr mravenčího těla na šířku je rozpětí druhého páru končetin a podle mých měření je podobný průměru širších chodeb. To je patrné na obrázku č. 9. Orientace v prostoru pomocí těchto končetin ale není v literatuře zmíněná.

6.8 Přemísťování vyhloubeného materiálu

Fakt, že materiály byly přenášeny vertikálně v obou směrech je potvrzením dřívějších zjištění (Halfen a Hasiotis 2010). Mravenci vynášejí vyhloubený materiál na povrch půdy, ale zabudovávají jej také do profilu hnízda, do stěn chodeb a komůrek. Uskladnění materiálu v horních prostorech hnízda, pokud jsou chodby a komůrky dostatečně široké, zvyšuje rychlost hloubení, neboť mravenci nemusí materiál vynášet až na povrch hnízda. Přítomnost materiálů z vyšších vrstev ve spodnějších se ale zdá být nevýhodnou. Minter a kol. (2012) nepozoroval žádné vyplňování již vydolovaných prostor. Tvrdí, že energie nutná k jejich vybudování by byla zbytečná, kdyby tyto prostory mravenci dodatečně zanesli. Je možné, že tyto situace v mém experimentu vznikly sesuvy a hroucením chodeb. Sesunutý materiál již nebyl vynesena, ale zabudován do stávajícího prostoru. Tyto sesuvy se v malé míře

objevovaly i v průběhu vývoje formikárií. Ve studii Mintera a kol. (2012) bylo k zobrazení prostor použito CT skenování hnízd. Je však otázkou, zda by tato technika odhalila i zasypané či zanesené prostory. V tomto ohledu je ruční vykreslování chodeb metodou detailnější, ale CT poskytuje přesnější výpočty objemu vydolovaných prostor.

7. ZÁVĚR

Tvorba hnízd u mravenců je výrazným procesem, kterým ovlivňují své okolí. V literatuře se setkáváme se studiemi, věnujícími se vlivu stavby hnízda na distribuci živin, vodní režim, mikrobiální aktivitu či vlivem na sukcesní procesy. Pokud chceme znát mechanismy a vzorce chování, které stojí za výslednou podobou mravenčích hnízd, musíme se zabývat procesem jeho tvorby. Tato studie se zabývá charakteristikami stavby hnízda mravence *Lasius niger* (L.) v pokusném prostředí.

Je zde popsán negativní vliv jemného materiálu na objem vydolovaných prostor. Byl zjištěn vztah maximálního rozpětí tykadel na šířku jednocestných chodeb. Mravenci v pokusných formikáriích vyhloubili větší objem prostor v podobě komůrek, oproti chodbám. Byl zjištěn pokles vydolovaných prostor s hloubkou a diskutován přenos materiálu v obou vertikálních směrech. Průměrně napříč pokusnými verzemi mravenci vyhloubili $56,17 \text{ cm}^3$, což představovalo 17,38 % z celkového objemu formikária. Objem vyhloubených prostor pozitivně koreloval s maximální dosaženou hloubkou a s délkou života kolonie.

Tato zjištění mohou sloužit jako podklady pro další studium biologie, etologie a ekologie mravenců. Dále pro výzkum ekologie půdy i pro případné zemědělské aplikace.

8. POUŽITÁ LITERATURA

Aak A., Birkemoe T., Lindstedt H. H., Edgar K. S., 2013: Excavation of building insulation by carpenter ants (*Camponotus ligniperda*, *Hymenoptera*; *Formicidae*) International Pest Control. 55/3, 140-148.

Agosti D. a Johnson N. F., 2005: Antbase. World Wide Web electronic publication. antbase.org, version (05/2005). Poslední zhlédnutí: 23. 4. 2014.

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.

Aleksiev A. S., Longdon B., Christmas M. J., Sendova-Franks A. B., Franks N. R., 2008: Individual and collective choice: parallel prospecting and mining in ants. *Naturwissenschaften*. 95:301–305.

Anderson C. a Mc Shea D.W., 2001: Intermediate-level parts in insect societies: adaptive structures that ants build away from the nest. *Insectes soc.* Vol. 48: 291–301.

Antonialli W. F. Jr., & Giannotti, E., 1997: Nest architecture and population dynamics of the Ponerinae ant, *Ectatomma opaciventre* Roger (*Hymenoptera*: *Formicidae*). *Journal of Advanced Zoology*, 18(2), 64-71.

Antonialli W. F. Jr. a Giannotti E., 2001: Nest architecture and population dynamics of the Ponerine ant *Ectatoma edentatum* (*Hymenoptera*: *Formicidae*). *Sociobiology* Vol. 38, No 3A.

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.

Beckers R., Deneubourg, J. L., Goss, S. and Pasteels, J. M., 1990: Collective decision making through food recruitment. *Insectes Soc.* 37, 258-267.

Beckers R., Deneubourg J. L., and Goss S., 1993: Modulation of Trail Laying in the Ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) and Its Role in the Collective Selection of a Food Source. *Journal of Insect Behavior*, Vol. 6, No. 6.

Bernadou A., Fourcassie´ V., 2008: Does substrate coarseness matter for foraging ants? An experiment with *Lasius niger* (Hymenoptera; Formicidae). *Journal of Insect Physiology*. 54 534–542.

Birkemoe T., 2002: Structural infestations of ants (Hymenoptera, Formicidae) in southern Norway. *Norwegian journal of entomology*, 49, 139-142.

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.

Buhl J., Deneubourg J. L., Grimal A., Theraulaz G., 2005: Self-organized digging activity in ant colonies *Behavioral Ecology Sociobiology*. 58, 9–17.

Burd M., Shiwakoti N., Sarvi M. and Rose G., 2010: Nest architecture and traffic flow: large potential effects from small structural features. *Ecological Entomology*, 35: 464–468.

Cammeraat E. L. H., 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., 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, 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.

Cosarinsky M. I., Roces F., 2012: The Construction of Turrets for Nest Ventilation in the Grass-Cutting Ant *Atta vollenweideri*: Import and Assembly of Building Materials *J Insect Behav*. 25:222–241.

Cox G. W., Mills J. M., Ellis B. A., 1992: Fire ants (*Hymenoptera, Formicidae*) as major agents of landscape development. *Environmental Entomology*. 21, 281-286.

Csata E., Marko B., ERŐS K., Gal C., Szasz-Len A. M., a Czekes Z., 2012: Outstations as stable meeting points for workers from different nests in a polydomous nest system of *Formica exsecta* Nyl. (*Hymenoptera: Formicidae*). *Polish Journal of Ecology*, 60(1), 177-186.

Czaczkas T. J., Grüter Ch., Ellis L., Wood E. and Ratnieks F. L. W., 2013: Ant foraging on complex trails: route learning and the role of trail pheromones in *Lasius niger*. *The Journal of Experimental Biology* 216, 188-197.

Darwin C., 1881: *The Formation of Vegetable Mould Through the Action of Worms With Observation of Their Habits*. John Murray.

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.

Deneubourg 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.

Dobrzñaska J., 1966: The control of territory by *Lasius fuliginosus*. *Latr. Acta Biol. exp. (Warsaw)* 26: 193–213.

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.

Dussutour A., Deneubourg J. L., a Fourcassié V., 2005: Temporal organization of bi-directional traffic in the ant *Lasius niger* (L.). *Journal of experimental biology*, 208(15), 2903-2912.

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 AG., 2000: Leaf-cutting ant nests in temperate environments: mounds, mound damages and mortality rates in *Acromyrmex lobicornis*. *Stud. Neotrop. Faun. Environm.* 35:131–138.

Farji-Brener AG, Tadey M., 2012: Trash to treasure: leaf-cutting ants repair nest-mound damage by recycling refuse dump materials. *Behavioral Ecology*, 23 (6): 1195-1202.

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

Genise J. F., Cuezzo F., González M. G., Krause M., 2013: Organic linings in nests of the fire ants *Solenopsis electra* Forel and *Solenopsis nr. macdonaghi* Santschi from Argentina. *Insect. Soc.* 60:87–91.

Gordon D., 1999: *Ants at Work: How an Insect Society Is Organized?* New York: Free Press. Citováno v: Johnson S., 2001: *Emergence*. Penguin Books Ltd, England.

Gravish N., Garcia M., Mazouchova N., Levy L., Umbanhowar P. B., Goodisman M. A. D. and Goldman D. I., 2012: Effects of worker size on the dynamics of fire ant tunnel construction *J. R. Soc. Interface* 9, 3312–3322.

Gösswald K., 1985: *Organisation und Leben der Ameisen*. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart. 355 pp.

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

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.

Halley J. D., Burd M. and Wells P., 2005: Excavation and architecture of Argentine ant nests. *Insect. Soc.* 52: 350 – 356.

- Hansen L. D. & Klotz, J. H., 2005: Carpenter ants of the united states and Canada. Cornell university press, Cornell. pp. 1-204.
- 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.
- Howard D. F. a Tschinkel W. R., 1976: Aspects of necrophoric behavior in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behaviour* 56: 157–180.
- 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. pp 66–80.
- Hölldobler B., a Wilson E. O., 1990: *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Chen J., 2005: Excretion of phosphoric acid by red imported fire ants, *Solenopsis invicta* Buren (*Hymenoptera, Formicidae*). *Physiol. Ecol.* 34: 1009–1012.
- Jesovnik A., Sosa-Calvo J., Lopes C. T., Vasconcelos H. L., Schultz T. R., 2013: Nest architecture, fungus gardens, queen, males and larvae of the fungus-growing ant *Mycetogroicus inflatus* Brandaõ & Mayhe´- Nunes. *Insect. Soc.*60:531–542.
- Johnson S., 2001: *Emergence*. Penguin Books Ltd, England.
- 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.

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.

Mailleux A. - C., G. Sempo, S. Depicke`re, C. Detrain, J. L. Deneubourg, 2011: How does starvation affect spatial organization within nests in *Lasius niger*? *Insect. Soc.* 58:219–225.

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.

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

Maschwitz U., a Hölldobler B., 1970: Der Kartonnestbau bei *Lasius fuliginosus* Latr.(Hym. Formicidae). Zeitschrift für vergleichende Physiologie, 66(2), 176-189.

McGinley M. A., 1984: Central place foraging for non-food items: determination of the stick size value relationship of house building materials collected by eastern woodrats. American Naturalist, 123, 841 e853.

Meysman F. 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 F. J. R., Boudreau Bernard P. a Middelburg J. 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.

Minter J. N., Franks N. R., Brown K. A. R., 2012: Morphogenesis of an extended phenotype: four-dimensional ant nest architecture. J. R. Soc. Interface 9, 586–595.

Minter J. N., Sendova-Franks A. B., Franks N. R., 2013: Nest-seeking rock ants (*Temnothorax albipennis*) trade off sediment packing density and structural integrity for ease of cavity excavation Behav. Ecol. Sociobiol. 67:1745–1756.

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.

Moffett M. W., 1987: Division of labor and diet in the extremely polymorphic ant *Pheidologeton diversus*. Nat. Geog. Res. 3: 282–304.

Morton S. R. a Christian K. A., 1994: Ecological observations on the spinifex ant, *Ochetellus flavipes* (Kirby) (*Hymenoptera: Formicidae*), of Australia's northern arid zone. *J. Aust. Entomol. Soc.* 33: 309–316.

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.

Ottesen P., Birkemoe T., Aak A., 2009: Tracing carpenter ants (*Camponotus sp.*) in buildings with radioactive iodine 131I. *International Journal of Pest Management*, 55, 45-49.

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

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

Pielström S., Roces F., 2013: Sequential Soil Transport and Its Influence on the Spatial Organisation of Collective Digging in Leaf-Cutting Ants. *PLoS ONE* 8(2): e57040.

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.

Sanders C. J., 1970: The distribution of carpenter ant colonies in the spruce-fir forests of northwestern Ontario. *Ecology*. 51, 5.

Schlick-Steiner B.C., Steiner F. M., Konrad H., Seifert B., Christian E., Moder K., Stauffer C. and Crozier R.H., 2008: Specificity and transmission mosaic of ant nest-wall fungi. *Proc. Natl Acad. Sci.* 105: 940–943.

Toffin E., Kindekens J., Deneubourg J. L., 2010: Excavated substrate modulates growth instability during nest building in ants. *Proc. R. Soc. B.* 277, 2617–2625.

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.

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.

Way M. J., 1953: The relationship between certain ant species with particular reference to biological control of the coreid, *Theraptu* ssp. *Bull. Entomol. Res.* 44: 669–691.

Werner P., 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.

- Obrázek mravence v obrázku č. 9 pochází z int. stránky <http://www.colourbox.com/>.
Poslední zhlédnutí 20. 4. 2014