

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Luboš Kostečka

Vliv mravenců na půdní chemismus napříč biomy

Influence of ants on soil chemistry across biomes

Bakalářská práce

Vedoucí práce: prof. Mgr. Ing. Jan Frouz, CSc.

Praha, 2024

Charles University

Faculty of Science

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 30.4. 2024

Luboš Kostečka

Poděkování:

Děkuji svému školiteli prof. Mgr. Ing. Janu Frouzovi, CSc., za jeho trpělivost a vedení této práce.
Také děkuji své rodině a přátelům za to, že mi byli při psaní práce oporou.

Abstrakt:

Mravenci patří mezi významné ekosystémové inženýry. Jejich aktivita má přímý i nepřímý vliv na půdní chemismus uvnitř jejich hnízd skrze různé procesy, například bioturbaci nebo akumulaci potravy a její rozklad mikrobiální komunitou. Tyto procesy závisí na podmínkách prostředí, například na půdních vlastnostech nebo klimatu na daném stanovišti. Přesto zatím nebyl vliv mravenců porovnán mezi různými biomy. Cílem této práce je proto (1) popsat procesy, jimiž mravenci ovlivňují půdní chemismus, (2) shrnout výsledný vliv na chemické půdní vlastnosti jako koncentrace živin a úroveň pH v mraveništích a okolní půdě, (3) zjistit, zdali existuje trend společný všem biomům, či zdali se od sebe vlivy v různých biomech liší. Závěrem této práce je, že společný trend sice existuje, ale velmi závisí na podmínkách jako je struktura mraveniště, potravní strategie konkrétního druhu a klima daného ekosystému.

Klíčová slova: mravenci, půda, půdní chemismus, biomy, hnízda, bioturbace, potravní strategie, makroprvky, pH, podmínky prostředí, klima

Abstract:

Ants are important ecosystem engineers. Their activity has direct and indirect influence on soil chemistry inside their nest through processes such as bioturbation or accumulation of organic matter and its decomposition by the microbial community. These processes depend on environmental conditions such as soil properties and climate. However, there has not yet been a comparison of this influence on soil chemistry across different biomes. The aim of this thesis is therefore (1) describe the processes through which ants influence soil chemistry (2) summarize the resulting influence on soil properties such as the concentration of nutrients and the pH level in the ant nests and the surrounding soil (3) find out whether there is a common trend to these influences across biomes, or if every biome has its own specific trend. The findings of this thesis point to the conclusion that while there is a common trend across biomes, it heavily depends on conditions such as nest structure, feeding strategy of a particular species and the climatic conditions of the given ecosystem.

Key words: ants, soil, soil chemistry, biomes, nests, bioturbation, feeding strategy, macronutrients, pH, environmental conditions, climate

Obsah

1. Úvod	1
2. Procesy, jimiž mravenci ovlivňují půdu	2
2.1. Stavba hnízda	2
2.2. Akumulace potravy v hnízdě	4
2.3. Mikroklimatické podmínky	5
2.4. Dlouhodobé vlivy spojené s životním cyklem hnízd	5
2.5. Vliv půdy na mravence	6
3. Obecný vliv na chemismus	7
3.1. Makroprvky	7
3.2. pH	12
4. Hnízda a relativní vliv procesů v biomech	14
4.1. Opadavé a jehličnaté lesy	14
4.2. Tropické lesy a savany	16
4.3. Pouště	21
4.4. Stepí	24
4.5. Tundra	26
5. Závěr	27
6. Literární zdroje	28

1. Úvod

Mravenci (Formicidae) jsou čeledí blanokřídlého hmyzu (Hymenoptera), čítající přes 14 000 druhů (Antwiki.org, 2024). Vyskytují se na všech kontinentech kromě Antarktidy (Hölldobler & Wilson, 1990). Tato eusociální skupina je považována za významné ekosystémové inženýry díky jejich stylu života. Většina mravenčích kolonií si staví hnízda (existují i výjimky; Hölldobler & Wilson, 1990), do kterých mravenci shromažďují potravu. Ta může být ve formě detritu, rostlinného materiálu i živočišné kořisti, záleží na druhu mravenců (Hölldobler & Wilson, 1990). Tato strategie, tzv. *central-place foraging*, znamená dlouhodobější vliv na stejné místo. Výstavba hnízda, akumulace potravy v něm a následné mikrobiální procesy spojené s její dekompozicí významně ovlivňují nejen půdu v mraveništi samotném, ale i půdu v jeho okolí (Frouz & Jílková, 2008). Díky tomu mění mraveniště dynamiky v ekosystému.

Různé druhy mravenců budou mít různé vlivy na okolní půdu v důsledku rozdílných životních strategií, ale také v důsledku klimatických podmínek. Existují review sledující vliv mravenců v konkrétních biomech (např. Wills & Landis, 2018), nicméně zatím nebyly srovnány vlivy mravenišť na půdní chemismus v biomech různých. Také nebyly detailně porovnány procesy, které za tyto vlivy mohou.

Cílem této bakalářské práce je proto popsat procesy, jakými mravenci ovlivňují půdní chemismus, dále shrnout skutečný a pozorovaný vliv těchto procesů na živiny a pH v hnízdech a nakonec se podívat na to, jak jsou tyto procesy ovlivňovány podmínkami prostředí v jednotlivých biomech. V poslední kapitole rozebereme i případné procesy unikátní pro jednotlivé biomy. V případě, že nebude dostatek studií u konkrétního biomu či vlivu na konkrétní prvek se ohlédneme na obecné procesy a pokusíme se vyvodit možný závěr a zároveň usoudit, zdali se ve světle mnohých proměnných tento závěr dá považovat za věrohodný.

Na půdní chemismus jsme se rozhodli soustředit kvůli dostatku literatury. Vliv mravenců na úroveň živin a pH v půdě byl široce zkoumán. Je samozřejmě úzce spjat s fyzikálními změnami půdy a změnami v půdní biotě, nicméně téma by bylo příliš široké, proto tyto vlivy zmíníme pouze v závislosti na tom, jak ovlivňují půdní chemismus.

Rozhodli jsme se použít definici biomů od Kendeigha (1964), který je rozděluje následovně: temperátní opadavé lesy, jehličnaté lesy, tropické lesy, tropické savany, pouště, stepi, tundry, *chaparral*, *woodland*. Poslední dva biomy jsme se rozhodli ze práce vynechat kvůli nedostatku studií. Některé biomy (tropické lesy a savany; temperátní opadavé lesy a jehličnaté lesy) jsme se rozhodli sloučit do společných kapitol kvůli podobnosti či společném výskytu zkoumaných druhů mravenců.

2. Procesy, jimiž mravenci ovlivňují půdu

2.1. Stavba hnízda

Mravenci (Formicidae) si staví hnízda za účelem inkubace plodu, úkrytu před predátory a nepřízní klimatu. Hnízda mohou být nadzemní, podzemní či obojí. Typ hnízda má pak velké důsledky na jeho vliv na půdu a okolní ekosystém. Podzemní hnízda jsou tvořena vertikálními chodičkami propoujícími horizontální komůrky, jejichž struktura se liší podle druhu (Hölldobler & Wilson, 1990). Exkavovaný materiál je pak vynášen na povrch, kde tvoří kráterovitou kopičku, která však u druhů žijících čistě pod zemí není využívána (MacMahon et al., 2000). Nadzemní hnízda jsou stavěna z materiálu sesbíraného z okolí a navršeného do kupky (Weber, 1935). Tato kupka tvoří ideální mikroklimatické podmínky uvnitř hnízda, dokáže udržet ideální teplotu i vlhkost pro výchovu potomstva uvnitř hnízda (Coenen-Staß et al., 1980). Konstrukce hnízda a udržování tunelů mění vlastnosti půdy vlivem na její provzdušnění, infiltraci vody a její evaporaci (Frouz & Jílková, 2008 podle Dlusskij, 1967).

Mraveniště mohou nabírat i jiných forem, některé druhy například tvoří hnízda z živých listů v korunách stromů, v hálkách rostlin, ve dřevě atp. (Hölldobler & Wilson, 1990). Existují dokonce i migrující mravenci, kteří si hnízda nestaví, například tzv. armádní mravenci (*army ants*, různé nepříbuzné rody, např. *Neivamyrmex*; pokud tedy půdu ovlivňují, bude to nejspíše sběrem potravy (viz kapitola 2.2.). Tato práce se bude ale primárně zaměřovat na mravence stavící si hnízda na půdním povrchu a pod ním.

2.1.1. Exkavace podzemního materiálu

Většina hnízda se nachází pod zemí (a to i u hnízd s obývanou nadzemní kupicí; Frouz et al., 2016). Mravenci při exkavaci hnízda míchají organické a anorganické půdy z povrchu a různých podpovrchových půdních horizontů. Tomuto procesu se říká biologická homogenizace či faunická pedoturbance a má za následek potlačení vytvoření distinktních půdních horizontů (Mandel & Sorenson, 1982; Salem & Hole, 1968); Dostál et al., 2005 podle Hole, 1961).

Kromě fyzikálních vlastností, jako je zlepšená infiltrace vody, snížená velikost půdních částic a zlepšené provzdušnění půdy (Frouz & Jílková, 2008), tato bioturbační aktivita přímo ovlivňuje rozložení živin v půdním profilu. Při zakládání hnízda mají hlavní vliv na toto rozložení primární podmínky půdy před osídlením (Czerwiński et al., 1971). Pokud je například svrchní organická vrstva půdy velmi bohatá na uhlík, mravenci ji mohou pohřbit minerální půdou z hloubky a koncentraci C tak výrazně snížit (Frouz et al., 2003). Množství jílovitých částic má také vliv na chemismus. Půdy s vyšším zastoupením jílu mohou snadno udržet živiny po rozložení organické hmoty, u půd s malým zastoupením jílu může být

vliv mravenců nulifikován (Frouz et al., 2003; Madureira et al., 2013). Poté, co je hnízdo etablované, tato bioturbační aktivita dále míchá živiny ze substrátů už obsahujících organickou hmotu ve formě jídla či exkrementů mravenců (viz dále). Vytváří tak ideální prostředí pro aktivitu mikroorganismů, která vede k akumulaci živin v hnízdě (Nkem et al., 2000).

Bioturbační aktivitu nelze přehlédnout, jelikož mravenci mají významný obrat půdy (globální průměr zhruba $5 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$; Folgarait, 1998), což je sice méně než třeba žížaly ($15 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$; Folgarait, 1998), ale je pravděpodobně významnější díky většímu rozšíření mravenců (Whitford & Eldridge, 2013). Struktura hnízda (velikost, hloubka) a délka jeho obývání má na rozsah tohoto míchání vliv (Nascimento et al., 2024), stejně jako potravní strategie (viz např. kapitola 4.2.2.). Tyto faktory následně převážně závisí biomu, ve kterém se hnízdo nachází. Této závislosti se tedy budeme naplno věnovat ve 4. kapitole.

Bioturbační aktivita bude pravděpodobně intenzivnější u nových mravenišť, u kterých je třeba exkavovat velké množství komor a chodbiček. I u starších je však významná díky potřebě opravovat poškozené chodby, zaplňovat opuštěné komory a kopat náhradní (Frouz & Jílková, 2008 podle Dlusskij, 1981). Vliv času a stáří hnízda na depozici prvků bude dále rovněž rozebrán ve 4. kapitole, jelikož se může lišit mezi biomy.

2.1.1. Sběr povrchového materiálu

Nadzemní mravenišťe jsou stavěna z materiálu sesbíraného z okolí. Tento materiál závisí na daném ekosystému. Hnízda tak může tvořit hlína, kameny, jehlice, větvičky, mrtvé či živé listy či dokonce pavoučí vlákna (Blüthgen & Feldhaar, 2010). Sběr tohoto materiálu a jeho koncentrace v mraveništi omezí zásobu povrchového opadu v okolí hnízda, čímž sníží přísun živin do půdy z tohoto zdroje (Jílková et al., 2011; Meyer et al., 2013). Sběr může mít i nepřímý vliv na další procesy v půdách ekosystému, jako například změny v komunitě dekompozitorů (Wardle et al., 2011).

V průběhu času je z nanošených materiálů vybudována povrchová struktura, která zabraňuje vyluhování akumulovaných živin z půd (Frouz et al., 2016 podle Seifert & Beobachten, 1996). Ideální mikroklimatické podmínky uvnitř podporují mikrobiální aktivitu, která rozkládá organickou hmotu nanošenou mravenci dovnitř (viz dále). Jednotlivé podoby těchto hnízd a jejich vliv na půdu rozebereme v kapitole 4.

2.2. Akumulace potravy v hnízdě

Mravenci jsou tzv. *central-place foragers*. Shromažďují z okolí hnízda organickou hmotu ve formě semen, mrtvol zvířat, zbytků rostlin, atd., které dále využívají (např. jako potravu nebo jako substrát pro kultivaci hub, kterými se živí, viz kapitola 4.2.2.), mohou je ale také ukládat jako zásoby do budoucna (Blüthgen & Feldhaar, 2010). Tyto materiály transportují do hnízda po cestičkách, čímž mohou ovlivnit vlastnosti (fyzikální i chemické) těchto cestiček (podobně jako vlastnosti hnízda), a tím ještě rozšiřují prostorový vliv mraveniště (Nkem et al., 2000).

Akumulace organické hmoty v hnízdě zvyšuje abundanci a diverzitu mikrobiálního společenství uvnitř hnízda (Peřtal, 1997). Mikrobi organickou hmotu rozkládají a mineralizují na biogenní prvky jako N či P, čímž se tvoří pozitivní zpětná vazba, která může dále podpořit mikrobiální aktivitu (Cleveland et al., 2006).

Různé druhy mravenců mohou stimulovat různé skupiny mikroorganismů v závislosti na potravních strategiích (Czerwiński et al., 1971). Některé druhy jsou totiž čistě predátorské, jiné jsou generalistické a jiné sbírají pouze rostlinnou stravu a fungují coby primární konzumenti (Blüthgen & Feldhaar, 2010; Hölldobler & Wilson, 1990). Různé životní strategie budou mít různý vliv na koncentrace prvků v hnízdní půdě, především dusík (viz kapitola 3.1.2.) a fosfor (viz kapitola 3.1.3.). Jednak přímo, protože potrava má různé zastoupení těchto prvků (Stadler et al., 1998; Wang et al., 2017), ale také nepřímo skrze mineralizaci mikroby, protože koncentrace prvků jako C nebo N v hnízdě podporuje mikrobiální aktivitu (Frouz et al., 2016; Jílková et al., 2012; Joergensen & Scheu, 1999; Weil & Brady, 2017). Například omnivorní druhy s větším množstvím celkového a mikrobiálního C mohou mít vyšší mineralizaci než predátorské druhy (Zuo et al., 2021), což se dále projeví na poměru C:N. Druhy sbírající medovinu budou mít větší podíl C a detritovoři větší podíl N (Wang et al., 2017).

Unikátní životní strategii mají mravenci střihači (*Atta*, *Acromyrmex*), kteří jsou známí symbiózou s houbami. Vysbírávají organickou hmotu v okolí hnízda ke kultivaci hub, a tím pádem omezují přísun živin do půdy z této opadanky (Haines, 1978; Moutinho et al., 2003; Sternberg et al., 2007) Tato strategie bude dále probrána v kapitole 4.2.2.

Potravní strategie má i nepřímý vliv na půdu skrze vlivy na zbytek půdního společenstva, který se na dekompozici podílí. Generalistické a predátorské druhy například mohou svou predací na bezobratlých dekompozitech nepřímo snížit rychlost dekompozice (Schmidt et al., 2008).

2.3. Mikroklimatické podmínky

V hnízdě se postupně vytváří specifické mikroklimatické podmínky vlivem několika faktorů. (Frouz et al., 2016) je shrnuli následovně: teplo dodává solární radiace (Brandt, 1979) a metabolická aktivita mravenců a mikroorganismů (Coenen-Staß et al., 1980; Frouz, 2000; Rosengren et al., 1987). Ideální vlhkost a mikrobiální aktivita se podporují navzájem (Coenen-Staß et al., 1980; Frouz, 2000) a menší obsah vody v hnízdech může vést k menšímu množství živin vypuštěných do okolí (Domisch et al., 2008).

Ideální vlhkost se liší mezi druhy. U druhů lesů mírného pásu činí okolo 30 % (Hölldobler & Wilson, 1990) a je regulována spíše v povrchových částech hnízda kvůli výchově potomstva, kdežto v podzemních částech se hnízda svou vlhkostí podobají okolní půdě (Coenen-Staß et al., 1980; Jílková et al., 2019) V hnízdech mravenců stříhačů v tropech naproti tomu může vlhkost podzemních komor sloužících ke kultivaci hub vystoupat až na 84% (Roces & Kleineidam, 2000).

Ideální teplota rovněž závisí na druhu, avšak pohybuje se mezi 25–35 °C kvůli výchově larev (Hölldobler & Wilson, 1990). To je mimo jiné také ideální teplota pro mikroorganismy rozkládající organickou hmotu a dekompozice je za těchto teplot největší (Weil & Brady, 2017).

Kombinace všech těchto faktorů tedy vytváří mikroklimatické podmínky, od kterých se odvíjí vliv hnízd na chemismus okolních půd. Ten probereme v kapitolách 3 a 4.

2.4. Dlouhodobé vlivy spojené s životním cyklem hnízd

Mraveniště, ač mohou být dlouhotrvající (klidně i desítky let; Hölldobler & Wilson, 1990) jsou dříve či později opuštěna. Důvodem mohou být nepříznivé environmentální změny (silné deště či záplavy), kompetice se sousedními koloniemi, nebo snaha o dosažení zdroje jídla (Risch et al., 2016).

Po opuštění hnízda ustává přísun organické hmoty ve formě potravy a ustává také bioturbační aktivita mravenců. Rozklad stávajícího materiálu se urychlí, živiny jsou mineralizovány a vytváří se horké místo plné dostupných živin (Domisch et al., 2008). Můžeme tak pozorovat krátký nárůst některých živin po opuštění (Frouz et al., 2003). Poté, co je většina této nahromaděné organické hmoty mineralizována, se mikrobiální společenství uvnitř hnízda vrací na úroveň okolní půdy (Domisch et al., 2008 podle Jakubczyk et al., 1972).

Dostupné formy živin ze substrátu velmi rychle mizí. Mohou být vyluhovány dešťovou vodou (dostupné formy se snadno rozpouští; Weil & Brady, 2017), což se děje hlavně v tropických lesích, kde vyluhování může značnou část těchto živin odplavit do podzemní vody a znemožnit rostlinám přístup k nim

(Hudson et al., 2009). Druhou možností je využití rostlinami rostoucími na hnízdech (Domisch et al., 2008). Poté, co jsou dostupné formy živin vyčerpány, v hnízdě zůstávají pouze ty nedostupné (tzv. celkový N, C, P,...) jejichž úrovně mohou zůstat vysoké roky i desetiletí po opuštění (Frouz et al., 2005; Jílková et al., 2019; Kristiansen, 2001; Kristiansen & Amelung, 2001)

2.5. Vliv půdy na mravence

Rozebrali jsme si mechanismy, jimiž mravenci ovlivňují půdu, ale naskytá se otázka, zdali jsou její odlišné vlastnosti dány vlivem mravenců, nebo zdali mravenci pouze vyhledávají půdy s vyššími koncentracemi prvků a vhodnějšími fyzikálními podmínkami pro založení hnízda. Například královny si při zakládání hnízda hledají půdy vhodné pro exkavaci (tj. s větším množstvím organické hmoty), kterou musí v počátečních fázích tvorby hnízda zvládnout samy (Johnson, 1998; Wagner et al., 2004). Důkazy pro vliv mravenců na půdu jsou však více než přesvědčivé (a probereme je v následující kapitole), ale vezmeme-li například v potaz pouze vliv na organickou hmotu, pak její hromadění je vidět u mnoha druhů mravenců (Farji-Brener & Illes, 2000; Wagner et al., 1997) a je patrná v průběhu času, se staršími mravenišťemi majícími vyšší obsah než ta novější (Wagner et al., 2004). V odpadních hromadách je patrná vyšší abundance půdní bioty i živin (Farji-Brener & Werenkraut, 2015; viz kapitola 4.2.2.). Nakonec, po opuštění nebo zániku hnízda koncentrace organické hmoty a živin klesají (Hudson et al., 2009; ne však nutně, v některých případech mohou zůstat vysoké mnoho let po opuštění; Frouz et al., 2005; Kristiansen, 2001; Kristiansen & Amelung, 2001). Mravenci tedy půdní chemismus nejspíše opravdu ovlivňují a nejedná se o pouhou korelaci.

Nicméně se nejedná o jednosměrný vliv. Půdy samotné mají na procesech v mraveništi velký podíl. Studie zabývající se stejným druhem mohou dospět k různým výsledkům díky odlišným vlastnostem půd (Frouz et al., 2003; Holec & Frouz, 2006). Bioturbační aktivita může například zvyšovat i snižovat relativní koncentrace prvků v mraveništích v závislosti na bohatosti jednotlivých vrstev půdy. Úroveň pH v mraveništích se odvíjí od pH okolní půdy a má zároveň vliv na dostupnost dalších prvků (Weil & Brady, 2017). Jak se tedy ve výsledku tyto procesy projevují na úrovních prvků a hladině pH? Dá se vůbec ve světle všech těchto proměnných popsat nějaký obecný vliv? To si probereme v následující kapitole.

3. Obecný vliv na chemismus

V této kapitole rozebereme, jak procesy popsané v 2. kapitole ovlivňují jednotlivé chemické vlastnosti půd. Shrňeme, co dostupná literatura říká o těchto vlivech v jednotlivých biomech, zdali jsou výsledky z různých biomů podobné, případně zdali a proč se liší.

3.1. Makroprvky

Makroprvky se do půdy dostávají skrze organickou hmotu. Ta má vliv na fyzikální, chemické a biologické vlastnosti půdy, může například za většinu kationtové výměnné kapacity, vodní kapacity či agregace půdy. Pro nás důležitou vlastností je, že obsahuje velké množství živin (kromě C především N), které mohou být dále využívány půdními organismy a rostlinami (Weil & Brady, 2017).

Hlavními zdroji organické hmoty je potrava ve formě rostlinných a živočišných zbytků, které mravenci do hnízda nosí, a dále odpadní produkty procesů v hnízdě (Weil & Brady, 2017) nebo (u hnízd s nadzemní organickou kupicí) stavební materiál (Frouz et al., 2016). Mikrobiální komunita žijící v hnízdě tuto hmotu rozkládá. Rychlost dekompozice se různí u jednotlivých organických sloučenin, s cukry, škrobem a jednoduchými proteiny rozkládajícími se nejrychleji, přes složité proteiny, hemicelulózu, celulózu, tuky a vosky až k ligninu, který se rozkládá nejpomaleji (Weil & Brady, 2017). Rychlost dekompozice a mineralizace tedy bude nejvyšší u druhů sbírajících potravu bohatou na cukry, jako je třeba medovice (Zuo et al., 2021 podle Seeger & Filser, 2008; Wang et al., 2018).

3.1.1. Uhlík

Uhlík tvoří přibližně polovinu váhy organické hmoty. Z organických sloučenin v ní je C enzymaticky oxidován na CO₂ (vedlejšími produkty jsou H₂O a energie), s částí zabudovanou do biomasy dekompozitorů (Weil & Brady, 2017) a částí uloženou do půdy v podobě kyseliny močové (Jones & Wagner, 2006). Tento proces (aerobní oxidace) může fungovat díky dostatečnému provzdušnění hnízda (Frouz & Jílková, 2008 podle Dlusskij, 1967) a je dále podpořen vysokými teplotami a vlhkostí a neutrálním pH (Frouz, 1996, 2000; Frouz et al., 2003; Weil & Brady, 2017).

Vliv na distribuci C v půdním profilu má jak tato mikrobiální aktivita, tak bioturbace, avšak relativní důležitost obou procesů je dána rozložením C v půdním profilu (Frouz et al., 2003). Jak jsme již zmínili v první kapitole, je-li svchní organický horizont bohatý na C, bioturbace jej může zředit chudší půdou z hlubších vrstev (Frouz et al., 2003), a naopak pokud je okolní půda chudá na C, bioturbační aktivita může relativní množství C v hnízdě snížit až na úroveň, kdy není poznat rozdíl v koncentracích mezi hnízdem a okolím (Frouz et al., 2003; Holec & Frouz, 2006; Levan & Stone, 1983; Meyer et al., 2013).

Klimatické faktory a vyšší porozita by také mohly snížit koncentraci C v hnízdě (Frouz et al., 2003 podle Pętal & Kusińska, 1994)

Pakliže v daném biomu je sezonalita (tedy především v pouštích a biome mírného pásu), je třeba dávat pozor na dobu odběru vzorků. Druhy mravenců se mohou režimem své aktivity v průběhu roku lišit. Druh stále vyhledávající potravu bude mít v době odběru vzorků vyšší mikrobiální aktivitu (a tím pádem vyšší mineralizaci C) než druh, který už aktivně potravu nesbírá (Dauber & Wolters, 2000). K tomuto faktoru je proto třeba přihlédnout i při porovnávání článků.

3.1.1.1. CO₂

Více organické hmoty v mraveništi bude mít za následek vyšší mikrobiální aktivitu, což zvýší emise CO₂ (Jílková & Frouz, 2014; Ouattara et al., 2021; Risch et al., 2005), a to nejvíce uprostřed hnízda (Jílková et al., 2019), ale díky dobrému provzdušnění hnízda má tento plyn kudy unikat, takže by se neměl v hnízdě příliš hromadit (Frouz et al., 2003). Vegetace může tyto emise ovlivnit přispěním k vhodným mikroklimatickým podmínkám v mraveništi, a tím pádem ke zvýšení emisí (Ouattara et al., 2021).

3.1.2. Dusík

Dusík je obsažen v organické hmotě ve formě velkých organických molekul. Mikroby tyto molekuly rozkládají na aminové sloučeniny, které jsou po hydrolýze přeměněny a uvolněny jako NH₄⁺ ionty. Ty pak mohou být mikroorganismy dále oxidovány na NO₃⁻. Tyto procesy souhrnně tvoří mineralizaci N (Weil & Brady, 2017). Opačným procesem je immobilizace, která s ní probíhá zároveň, ale pokud mikroorganismy potřebují více N než je k dispozici, může být silnější než mineralizace a tak nechat půdu bez minerálního N. Rovnováha těchto procesů závisí na poměru C:N v půdě, je-li vysoký, tj. >24:1 (Weil & Brady, 2017), tedy je-li v hnízdě nedostatek N, bude převažovat imobilizace (mikrobi si budou muset sehnat dodatečný N z okolní půdy, jelikož jim nestačí ten, který získávají rozkladem organické hmoty; Weil & Brady, 2017). A naopak, bude-li C:N do 24:1, bude převažovat mineralizace.

V půdě se měří obsah půdního minerálního dusíku (SMN, soil mineral nitrogen), který představuje množství těchto dvou sloučenin ve formách NH₄-N a NO₃-N v sušině. Tento údaj studie většinou měří, a vyšší koncentrace tohoto N byly zaznamenány napříč biomy, a to především v odpadních komorách mravenců díky rozkladu organického materiálu (Briese, 1982; Dauber et al., 2001; Echezona et al., 2012; Jílková et al., 2019; Ouattara et al., 2023; Pętal, 1997; Wagner et al., 1997, 2004; Wagner & Jones, 2004; Whitford & Dimarco, 1995) Tento N je však cennou komoditou pro rostliny, které ho mohou z půdy vysát a jeho mineralizaci tak vyvážit, takže nebude patrná zvýšená koncentrace (Dauber

et al., 2001; Whitford et al., 2008). Zároveň míchání půdy také může koncentrace N snížit (Holec & Frouz, 2006).

3.1.2.1. NH_4^+

Ionty NH_4^+ mohou být při reakci s OH^- volatilizovány na amoniak, který unikne do atmosféry a půda tím pádem ztratí cenný N. Vysoké pH tuto reakci pochopitelně posiluje, zatímco půdní koloidy jako jílové částice NH_3 adsorbují a tím zabraňují jeho úniku. Nejvyšší ztráty NH_3 tedy probíhají na písčitéch a alkalických půdách, obzvlášť pokud jsou jeho zdroje (jako organické zbytky) ponechány na povrchu za vysokých teplot (Weil & Brady, 2017).

Z těchto poznatků lze vyvodit několik úvah spojených s mravenci. Zaprvé, mravenci pH v alkalických půdách snižují (Cammeraat et al., 2002; Frouz et al., 2003 viz kapitola 3.2.). Zadruhé, jílovité částice snadněji udržují živiny v půdě (Madureira et al., 2013; Weil & Brady, 2017). Dalo by se tedy usoudit, že mravenci se (alespoň nepřímo) zaslouhují o větší retenci NH_4^+ v půdě. Je tento závěr podpořen literaturou?

Co se pH týče, svrchní alkalická půda může být zředěna transportem materiálu z hloubky (Frouz et al., 2003) a organická hmota rovněž snižuje pH tvorbou organických kyselin (Cammeraat & Risch, 2008; Weil & Brady, 2017). A podíváme-li se na jíl: existují studie, které našly vyšší zastoupení jílu a siltů v povrchových mravenišťích (Cammeraat et al., 2002; Leal et al., 2007; MacMahon et al., 2000). Pokud jsou hlubší vrstvy půd jílovité, mravenci mohou tento materiál vynést na povrch při exkavaci hnízda.

Nepodařilo se nalézt článek, který by tuto hypotézu potvrdil přímo, nicméně vyšší zastoupení NH_4^+ v mraveništi potvrzeno je. A to v pouštích (Cammeraat et al., 2002) a v jehličnatých lesích (Jílková et al., 2019; Lafleur et al., 2005)

V tropických deštných lesích jsou výsledky protichůdné. Některé studie našly vyšší koncentrace NH_4^+ (Majeed et al., 2018; Wang et al., 2017), jiné nepozorovaly žádný rozdíl mezi hnízdem a okolní půdou (Verchot et al., 2003). Srážky a vodní vlhkost jsou s dekompozičními procesy spjaty (dusíkaté ionty mohou negativně korelovat s vlhkostí; (Petal, 1997), možná že rozdíl tedy tkví zde (Cammeraat & Risch, 2008). Potravní strategie mezi druhy také bude hrát roli (Wang et al., 2017; Zuo et al., 2021 podle Chen et al., 2012). Verchot et al. (2003) pozorovali rozdíl pouze v povrchové vrstvě a spekuluje, že v hloubkových odpadních komorách docházelo k tvorbě obou plynů, ale do okolí difúzovalo pouze NO_3^- (protože je mobilnější).

3.1.2.2. NO_3^-

Amonné ionty bývají často rychle oxidovány bakteriemi a archea na dusitany a poté dusičnany. Před tvorbou NO_2^- vzniká hydroxylamin NH_2OH , a jako vedlejší produkt této reakce může vzniknout N_2O , (Weil & Brady, 2017), který uniká do atmosféry a probereme ho jako další.

Nitrifikující bakterie potřebují provzdušněnou a dobře odvodněnou půdu (Weil & Brady, 2017), což se projevuje negativní korelací hladin NO_3^- s půdní vlhkostí v mraveništích (Peřtal, 1997). Nitrifikace je také urychlena dostatkem Ca^{2+} a Mg^{2+} iontů.

Lafleur et al. (2005) našli v jehličnatém lese vyšší koncentrace NH_4^+ , ale žádné rozdíly v NO_3^- , a to nejspíše protože jehličnany se běžně vyskytují na půdách bohatých na amonné ionty, ale naprosto chudých na nitrátové ionty (Lafleur et al., 2005 podle Jobidon et al., 1998; Lavoie et al., 1992; Vitousek et al., 1989). V jiných biomech, jako stepích, byly koncentrace NO_3^- v hnízdech naměřeny vyšší (Nkem et al., 2000; Rogers & Lavigne, 1974). Totéž v pouštích (Cammeraat et al., 2002). V tropických lesích byly zaznamenány jak vyšší koncentrace (probráno výše; Majeed et al., 2018; Verchot et al., 2003), tak nižší koncentrace (Wang et al., 2019; autoři je připisují bioturbaci nebo vyplavování z půdy). Pro ostatní biomy nebyly nalezeny studie, které by zkoumaly NO_3^- .

3.1.2.3. N_2O

Kromě vedlejšího produktu při nitrifikaci (viz výše) vzniká tento plyn i při denitrifikaci postupnou přeměnou NO_3^- iontů, s konečnými produkty N_2O a nakonec N_2 (Weil & Brady, 2017). Emise těchto plynů nejsou u mravenců příliš studované. Majeed et al. (2018) však podnikli studii v tropických lesích, která zjistila, že emise z mravenišť jsou třikrát vyšší než z okolní půdy. Emise se zvýšily až na šestnásobek okolní půdy v přítomnosti acetyleny, s ekvivalentní produkcí N_2 (poměr $\text{N}_2\text{O}/\text{N}_2=0,57$). Autoři odhadují, že na ekosystémové úrovni tyto emise z mravenišť představují 0,1-3,7% celkových emisí N_2O z tropických lesních půd.

3.1.3. Fosfor

Stejně jako u N, zdrojem fosforu v mraveništích je rozkládající se organická hmota, kterou mravenci do hnízda přinesou (Weil & Brady, 2017). Predátorské druhy ponechávající zbytky kořisti okolo hnízda mohou mít zvýšené hladiny P pouze u povrchu (Briese, 1982), kdežto druhy ukládající organický materiál do podzemí zvyšují koncentrace P v hloubce (Rogers & Lavigne, 1974). Jinými zdroji P mohou být výkaly obratlovců navštěvujících hnízda nebo exudáty z bezobratlých, jako jsou mšice (Levan & Stone, 1983).

Množství P akumulovaného v mraveništi může záviset na velikosti a stáří mraveniště a na biomase mravenců, se staršími koloniemi majícími markantnější rozdíly v koncentracích P v hnízdech a v okolní půdě (Folgarait, 1998 podle (Peřtal et al., 1992). Jak ale probereme později, toto pravidlo nemusí nutně platit ve všech biomech.

Většina studií zjistila pozitivní vliv mravenců na úroveň fosforu v půdě, ale je třeba rozlišit mezi celkovým, jímž se většina zabývala, a dostupným, který má dále vliv například na vegetaci (Cammeraat & Risch, 2008). Celkový P je ovlivněn mícháním půdy (minerální z hlubších vrstev do svrchních vrstev) a přínosem organické hmoty do hnízda (v podobě potravy nebo opadanky). Míchání půdy z hlubších vrstev s půdami v mraveništi snižuje koncentraci organické hmoty, a tím i celkového P (Frouz et al., 2005; Holec & Frouz, 2006). Tento efekt je více znát u půd, které mají u povrchu vysoké množství organické hmoty (Véle et al., 2010). Pokud jsou ale svrchní vrstvy převážně minerální (s malým množstvím organické hmoty), míchání půdy nesnižuje celkový P tolik, protože tyto půdy už tak mají málo P. Za těchto podmínek může vliv potravy akumulované v hnízdě a odpadu z ní dokonce hladinu celkového P zvýšit. (Frouz et al., 2005; Véle et al., 2010).

Dostupný P pak závisí na dekompoziční aktivitě mikroorganismů (Baxter & Hole, 1967). Díky ideálním podmínkám může být dekompozice v hnízdě rychlejší, a tím koncentrace dostupného P až několikanásobně vyšší než v okolní půdě (Frouz et al., 1997). Typ substrátu také ovlivňuje množství P akumulovaného v mraveništi. U půd s vyšší sorpční kapacitou (vyšším podílem jílu a kationtů) je vidět markantnější zvýšení hladiny dostupného P v mraveništích (Frouz et al., 2003). Dalším mechanismem ovlivňujícím dostupnost P je pH půdy, s neutrálními půdami majícími nejvyšší dostupnost (Weil & Brady, 2017), jelikož při vysokých či nízkých pH je fosfor vázán do sloučenin s kationty vápníku či železa a hliníku.

Zvýšené hladiny fosforu byly nalezeny napříč biomy. Ve stepních ekosystémech (Briese, 1982; Czerwiński et al., 1971; Frouz et al., 2003; Holec & Frouz, 2006; Levan & Stone, 1983; Nkem et al., 2000), v pouštích (Wagner et al., 1997, 2004; Wagner & Jones, 2004), v lesích mírného pásu a boreálních lesích (Finér et al., 2013; Frouz et al., 1997; Kilpeläinen et al., 2007; Véle et al., 2010), v tropických lesích (Almeida et al., 2019; Farji-Brener & Medina, 2000; Hudson et al., 2009; Moutinho et al., 2003) a v tropických savanách (Echezona et al., 2012; Sousa-Souto et al., 2008) V tundře neproběhly žádné studie které by zkoumaly vliv mraveništ na fosfor.

3.1.4. Bazické kationty

Výměnné bazické kationty (soil exchange cations, SEC, v mraveništích především Na^+ , K^+ , Ca^{2+} a Mg^{2+}) se do půdy dostávají rozkladem organické hmoty (Jílková et al., 2012). Jsou měřeny kationtovou výměnnou kapacitou (cation exchange capacity, CEC). Čím vyšší je CEC, tím více má půda negativně nabitých míst, na která se mohou tyto kationty vázat. Jak jsme zmínili v kapitole o NH_4^+ , tato místa jsou tvořena především jílovitými částicemi a organickou hmotou, takže písčité půdy a půdy chudé na organickou hmotu budou mít menší CEC a tím pádem méně těchto kationtů. Vyšší pH rovněž zvyšuje CEC (Weil & Brady, 2017).

Podíváme-li se na tato fakta o CEC, znovu nás napadnou určité spojitosti s aktivitou mravenců. Jak bylo již zmíněno, některé studie našly vyšší zastoupení jílu a siltů v povrchových hnízdech mravenců (byly-li v hlubších vrstvách dostatek jílu, co by na povrch mohl být vyneseno; Cammeraat et al., 2002; Dostál et al., 2005; Leal et al., 2007; MacMahon et al., 2000; Whitford & Duval, 2019). Zároveň, jak ještě probereme, mravenci mohou regulovat pH v půdě, tj. zvyšovat jej v kyselých půdách (Frouz et al., 2003). Tyto činnosti by tedy mohly vést ke zvýšeným koncentracím těchto iontů.

Literatura se však přesným mechanismem nezabývá. Sousa-Souto et al. (2008) našli v hnízdech mravenců *Atta* na savanách vyšší CEC. Leal et al. (2007) jej našli v tropických lesích (společně s vyšším zastoupením jílu). Almeida et al. (2019) zjistili vyšší koncentrace Ca^{2+} , Mg^{2+} a K^+ v brazilském atlantském lese a Moutinho et al. (2003) v Amazonii. Přestože ale literatura potvrzuje pozitivní vliv mravenišť na tyto kationty, nelze potvrdit dodatečný vliv změny pH či vyššího zastoupení jílu. Bez dodatečných důkazů tedy můžeme pouze učinit závěr, že za vyšší koncentrace kationtů může pravděpodobně mikrobiální rozklad organické hmoty v mraveništích nebo bioturbační činnost.

3.2. pH

Mravenci mají regulační vliv na pH. Jejich aktivita jej zvyšuje na kyselých půdách a snižuje na zásaditých půdách (Frouz et al., 2003). Mechanismy, kterými toho docilují, ale nejsou přímočaré a jsou ovlivňovány například okolní půdou, vlastnostmi opadanky a klimatickými podmínkami.

Za kyselost půdy mohou H^+ ionty. Jejich zdrojem je především dekompozice organické hmoty, kdy se kromě nízkomolekulárních organických kyselin vytváří i velké množství CO_2 , které se rozpouští ve vodě na H_2CO_3 . Vysokou produkci CO_2 jsme již probrali (viz kapitola 3.1.1.1.) a jedná se o hlavní mechanismus, který snižuje pH v mraveništích. Kromě toho organická hmota také tvoří komplexy s bazickými ionty, které jsou pak náchylnější k vyluhování (a to hlavně ve vlhkých ekosystémech jako v tropických lesích; Weil & Brady, 2017).

Dalším zdrojem H^+ relevantním v mraveništích jsou nitrifikační reakce, kdy při oxidaci (v hnízdech abundantního) NH_4^+ vzniká kyselina dusitá HNO_3 a při jejím rozpuštění ve vodě se odštěpuje H^+ .

Mechanismem zvýšení pH v mraveništích jsou vyšší koncentrace „bazických“ iontů Na^+ , K^+ a Ca^{2+} (Frouz et al., 2003). Ty samy o sobě neprodukují OH^- , ale vytlačují ionty H^+ navázané na půdních částicích, čímž pH půdy zvyšují (Weil & Brady, 2017). Jejich zdrojem je rozpad organické hmoty v hnízdě (Jílková et al., 2012; Weil & Brady, 2017). Jednoduché cukry jako glukóza obsažené v medovici podporují mikrobiální aktivitu a zlepšují rozklad (Jílková et al., 2012 podle Joergensen & Scheu, 1999; Stadler et al., 1998), čímž podporují vypuštění těchto kationtů do půdy. Experimenty zároveň naznačují, že vliv bazických kationtů by mohl být silnější než vliv tvorby CO_2 a pH se tedy i přes jeho tvorbu zvýší (Jílková et al., 2012).

Při měření pH je třeba v potaz vzít přítomnost rostlin, které mohou svými kořeny vysávat bazické ionty a zvyšovat podíl H^+ iontů (Weil & Brady, 2017), a je tedy možné, že u mravenišť pokrytých vegetací nemusí být tento mechanismus zvýšení pH tak silný.

Bioturbační aktivita se rovněž může zasloužit o snížení pH, a to obzvláště na suchých půdách. Když evaporace převyšuje srážky, kationty se hromadí u povrchu a tvoří se alkalické půdy. Mravenci pak mohou promíchat tyto povrchové vrstvy s hlubšími a snížit koncentraci kationtů (Frouz et al., 2003).

3.2.1. Implikace změn pH

Vyrovňování pH v mraveništích k neutrálu má širší důsledky pro půdní chemii. Půdní bakterie dominují při neutrálních pH, oproti třeba houbovým dekompozitorům (Weil & Brady, 2017), mikrobiální rozklad by tedy mohl být intenzivnější. Zároveň dostupnost některých prvků (jako fosforu, viz kapitola 3.1.3.) je nejvyšší za neutrálních pH.

Vliv na pH byl zkoumán v různých biomech, ale výsledky jsou nejednoznačné. Některé studie z aridních oblastí popisují výrazné snížení pH (Cammeraat et al., 2002), jiné nepozorují žádné (Farji-Brener & Ghermandi, 2000). V mraveništích mravenců *Atta* v tropických lesích se zdá být rozdíl v pH odpadních komůrek a zbytku mraveniště. Mraveništní půdy mají pH nižší než okolní půda (Majeed et al., 2018) a odpadní komory je mají vyšší (Hudson et al., 2009). V jehličnatých lesích, kde je pH půd kyselé, je pozorováno zvýšené pH (Frouz et al., 2003; Jílková et al., 2012; Véle et al., 2010).

Při studování toho, jak mravenci ovlivňují pH, je tedy důležité vzít v potaz typ půdy na lokalitě, srážkové režimy, ale i vlastnosti opadanky, kterou mravenci do hnízda přinášejí (Lenoir et al., 1999).

4. Hnízda a relativní vliv procesů v biomech

Z předešlé kapitoly jsme poznali, že ačkoliv existují obecné procesy v mravenišťích diktující hladiny jednotlivých prvků, existuje mnoho výjimek, či jsou tyto procesy silně ovlivňované podmínkami prostředí a strukturou hnízda. Jak tedy tyto procesy probíhají v jednotlivých biomech? A jaké výjimky platí v kterých biomech?

4.1. Opadavé a jehličnaté lesy

V lesích mírného pásu (opadavých, jehličnatých a smíšených), se vyskytuje více rodů mravenců, mezi nejstudovanější však patří rod *Formica*, na jejichž hnízda se převážně zaměříme v této kapitole (v menší míře se pak studie zaměřují na rody *Myrmica* a *Lasius*).

Hnízda skupiny *Formica rufa* jsou velká a dlouhotrvající (Frouz et al., 2016). Jsou tvořena nadzemní i podzemní částí, s nadzemní částí mající objem 0,3 až 1,0 m³ (Frouz et al., 2016 podle Dlusskij, 1967) a podzemní částí mající zhruba podobnou velikost (Frouz et al., 2016). Nadzemní část je tvořena opadankou, minerální půdou a stmelenými slinami a kapičkami smoly (Kilpeläinen et al., 2007; Kristiansen & Amelung, 2001; Risch et al., 2016). Exkavovaný materiál bývá většinou tvořený na minerály chudými podzemními horizonty, ale obohacenými o organické zbytky rostlinného materiálu a produkty mravenčího metabolismu, takže okraje hnízda, kam je tento materiál vnesen (Nkem et al., 2000), jsou ve výsledku o minerály obohacena (Frouz et al., 2016).

Tito mravenci se minimálně ze dvou třetin živí medovicí (Frouz et al., 2016 podle Whittaker, 1991), přičemž na jedno hnízdo takto připadá 13-16 kg sušiny ročně (Frouz et al., 1997; Jílková et al., 2012). Dalším zdrojem je kořist ve formě hmyzu (Kilpeläinen et al., 2007), které může být přibližně 25 kg za rok (Frouz et al., 1997).

Díky velkému množství tohoto organického materiálu hraje dekompozice v těchto hnízdech velkou roli. Neaktivnější jsou nadzemní části, kde je nejvyšší vlhkost a teplota (Coenen-Staß et al., 1980; Frouz, 1996, 2000). Minerální živiny jsou uvolněny mikroorganismy, čímž obohacují okolní půdu a mění pH (Frouz et al., 2005; Jílková et al., 2011; Kilpeläinen et al., 2007). Konkrétně glukóza a další cukry obsažené v medovici stimulují rozklad (Joergensen & Scheu, 1999), což vede k vyššímu uvolňování živin, včetně bazických kationtů (Frouz et al., 1997, 2003). Ty pak mají vliv na zvýšení pH v těchto lesních půdách (viz výše; Frouz & Jílková, 2008; Jílková et al., 2012)

Tento efekt je obzvláště patrný v aktivních měsících (od března do září), kdy má hnízdo nejlepší mikroklimatické podmínky pro mikrobiální aktivitu (jako vedlejší efekt udržování podmínek pro

výchovu potomstva; Rosengren et al., 1987). Celková mikrobiální aktivita může být až třikrát vyšší než v okolní půdě, což dekompozici markantně zrychluje (Laakso & Setälä, 1997), čímž je mimo jiné zvýšena i respirace (viz kapitola 3.1.1; Frouz et al., 2016).

Jak už bylo řečeno, při stavbě hnízda mravenci odklízejí materiál z okolí, což v jehličnatých lesích znamená převážně jehlice. Ty mají v tomto ekosystému ústřední roli v koloběhu živin (Domisch et al., 2008). Jsou ale doplňovány o jiný materiál, jako částičky smoly (Lenoir et al., 1999) a zbytky jídla. Proto může mít materiál hnízda vyšší koncentrace N a P (Frouz et al., 2005; Lenoir et al., 2001; Risch et al., 2005) i přesto, že samotná jehlicová opadanka má tyto koncentrace nižší (Berg et al., 2000; Kilpeläinen et al., 2007).

Co se týče zásob prvků jako C, N a P, tak v boreálních lesích je vliv mravenců na půdu na ekosystémové úrovni pravděpodobně malý. Jejich příspěvek k celkovým zásobám tvoří méně než 1%. Hnízda ale zvyšují prostorovou heterogenitu těchto prvků, což může dále ovlivnit například jejich dostupnost rostlinám (Kilpeläinen et al., 2007).

Závěrem tedy můžeme říci, že v hnízdech v opadavých a jehličnatých lesích hraje velkou roli dekompozice mikroorganismů, a to díky velkému přísunu organické hmoty z okolí ve formě lesní opadanky a kořisti. Bioturbace je také významná, přičemž konkrétní vliv závisí na vlastnostech půdy, kterou mravenci exkavují.

4.2. Tropické lesy a savany

Mravenci jsou jedněmi z hlavních hybatelů zdrojů potravy v tropických lesních půdách (Griffiths et al., 2018). V tropických deštných lesích se jich vyskytuje ohromné množství různých druhů. Narozdíl od lesů mírného pásu se většina z nich nachází v korunách stromů, zatímco na povrchu žije druhů méně (Yanoviak & Kaspari, 2000). Vliv těchto stromových mravenců na půdu však nebyl prakticky vůbec zkoumán, s pouze ojedinělými studiemi (Echezona et al., 2012). Povrchové druhy si často staví drobnější hnízda, která se však i tak podílí na celkové bioturbaci (Tůma et al., 2019). Mezi nejstudovanější skupinu mravenců však patří neotropičtí mravenci střihači (rody *Atta*, *Acromyrmex*; např. review Nascimento et al., 2024; Swanson et al., 2019) s velkými povrchovými hnízdy. Proto se tato kapitola bude týkat převážně jich. Zároveň se tyto mravenci vyskytují a byli studováni i v savanách (Farji-Brener & Silva, 1995a, 1995b; Mundim et al., 2009), na konci rozebereme případné rozdíly mezi mravenci v těchto dvou biomech.

4.2.1. Nadzemní hnízda

Některé druhy mravenců (převážně z rodů *Crematogaster*, *Camponotus*, *Pseudomyrmex*) vyhlodávají kmeny stromů a tvoří si v nich hnízda. Mohou jim v tom pomáhat houby či jiné mikroorganismy (Blüthgen & Feldhaar, 2010). Tyto druhy se vyskytují i v temperátních pásmech, centrum diverzity je však v tropických lesích (Antwiki.org, 2024). V tropických lesích si také staví velká komplexní stromová hnízda z živých listů mravenci tkadleči (rod *Oecophylla*; Hölldobler & Wilson, 1990), jiné druhy (např. *Camponotus acvapimensis*) konstruují „kartonová“ hnízda z hlíny a organického materiálu. Živiny v těchto kartonových hnízdech mohou být podobně zvýšené jako v pozemních hnízdech jiných mravenců a pomocí stejných mechanismů (Echezona et al., 2012).

4.2.2. Mravenci střihači

Mravenci *Atta* si staví nejkompexnější hnízda ze všech mravenců (Römer & Roces, 2014), jsou to obrovské podzemní komplexy (stovky až tisíce komůrek na desítkách až nižších stovkách m²; Moreira, Forti, Andrade, et al., 2004) a mohou dosahovat až 7 metrů hloubky (Kleineidam et al., 2001; Moreira, Forti, Andrade, et al., 2004; Moreira, Forti, Boaretto, et al., 2004). Tunely dovolují ventilaci a výměnu plynů a spojují komůrky, ve kterých tyto mravenci schraňují symbiotické houby. Na povrchu pak tvoří hromadu z vneseného materiálu >1 m vysokou a 10 m širokou (Nascimento et al., 2024 podle Mariconi, 1970). Velikost těchto povrchových hnízd ale nezávisí lineárně na stáří, protože rychlost depozice půdy se mění (rychlejší v prvních rocích a v létě; (Nascimento et al., 2024 podle Grandeza et al., 1999; Jonkman, 1977; Moreira et al., 2002). Vývoj mravenišť a vliv jeho stáří na změny chemismu

nebyl (oproti pouštním mraveništím) u těchto mravenců příliš zkoumán (Swanson et al., 2019). Starší literatura předpokládala stabilní hnízda schopná existovat až 20 let (např. Jonkman, 1978) ale novější studie ukázala, že mohou být dynamičtější a přesouvat se v důsledku přírodních disturbancí, jako jsou velké deště (Van Gils & Vanderwoude, 2012).

V tropických lesích bývají půdy chudé na živiny díky rostlinám, které je okamžitě absorbují (Weil & Brady, 2017). Mravenci mohou navíc omezit množství opadanky okolo hnízda odstraněním listů (Farji-Brener & Illes, 2000; Hudson et al., 2009) a při exkavaci hnízda svrchní vrstvu pohřbit ještě chudšími vrstvami z hloubky (Meyer et al., 2013). V tropických lesích tedy efekt exkavace hnízda přispívá spíše ke snížení živin. Naproti tomu za zvýšení úrovně živin může sběr potravy.

Mravenci stříhači sesbírají 10-15% listů v dosahu jejich hnízda (Swanson et al., 2019 podle Wirth et al., 2002), přičemž preferují mladší listy bohatší na N, P, K, Zn a Cu (Mundim et al., 2009). Ročně to může tvořit až 1-2 tuny rostlinného materiálu (Folgarait, 1998). Tento materiál je vnesen pod povrch do zahradních komor, kde je rozložen houbovými symbionty (Hölldobler & Wilson, 1990). Tak obrovské množství organické hmoty drasticky mění dostupnost C, N a P (Farji-Brener & Silva, 1995a; Haines, 1978; Moutinho et al., 2003; Sternberg et al., 2007). Vyšší dostupnost těchto prvků katalyzuje mikrobiální aktivitu a dekompozici organické hmoty (Cleveland et al., 2006), což by mohlo mimo jiné vyústit ve vyšší efflux CO₂ z půd (Cleveland & Townsend, 2006; viz kapitola 3.1.1.1.), ale hlavně ve zrychlené biogeochemické cyklování, a to dokonce i když jsou úrovně živin vně a uvnitř hnízda podobné (Farji-Brener, 2010; Haines, 1978; Sousa-Souto, Guerra, et al., 2012; Sousa-Souto, Santos, et al., 2012).

Zbytkový materiál je pak vyneseno coby odpad na skládková místa. Ta mohou ve výsledku být na živiny bohatší, než půda samotného hnízda (Farji-Brener & Werenkraut, 2017), pravděpodobně kvůli vyššímu množství organické hmoty ve skládkách (Fernandez et al., 2014; Sousa-Souto, Santos, et al., 2012) a také kvůli tomu, že půda hnízda je ochuzená o opadanku z okolních stromů, které mravenci zbavují listů (Farji-Brener & Illes, 2000).

Nyní je třeba podotknout, že ne všechny druhy mravenců *Atta* se zbavují odpadu stejně. Některé druhy mají skládky v podpovrchových komůrkách (interní), jiné vynášejí odpad na povrch hnízda (externí). Oba typy mají obecně vyšší koncentrace živin než okolní půda (Hudson et al., 2009), a to a někdy až 50x vyšší (Farji-Brener & Tadey, 2009). Farji-Brener & Werenkraut (2015) však ve své metaanalýze zjistili, že externí skládky však mohou být bohatší na živiny než interní. Spekuluji, že by za tím mohla být půdní biota zodpovědná za mineralizaci, která je ve skládkách více abundantní a aktivní díky většímu množství organické hmoty (Farji-Brener & Werenkraut, 2015 podle Farji-Brener, 2010; Fernandez et al., 2014;

Sousa-Souto, Guerra, et al., 2012). Jako další důvod podávají, že půda mraveniště je ochuzena o opadanku z okolních stromů, které mravenci zbavují listí (Farji-Brener & Werenkraut, 2015 podle Farji-Brener & Illes, 2000).

Externí a interní skládky se také liší tím, jaké typy rostlin mohou jejich živiny využít. U externích skládek to jsou především byliny a keře s mělkými a jemnými kořeny (Haines, 1975, 1978) zatímco odpad z interních skládek je přístupný pouze stromům s hlubokými kořeny (Haines, 1978 podle Stahel & Geijskes, 1941). Jak jsme již zmínili v kapitole 2.4., tyto rostliny mohou živin spotřebovat tolik, že rok po opuštění hnízda s externími skládkami už není patrný rozdíl v jejich koncentracích (Hudson et al., 2009). Naopak u interních skládek zůstává svrchní vrstva hnízda dlouhodobě chudá na živiny a ještě k tomu se může srážkami ztuhnout a stát se nepropustnou, čímž sníží přírůstek rostlin, a to až 15 let po opuštění hnízda (Bieber et al., 2011). Díky nepřístupnosti těchto interních skládek pro mělce kořenící rostliny se tyto živiny také spíše vyplavují do spodní vody a nevrací se do bioty (Verchot et al., 2003).

4.2.2.1. Externí skládky

Tok živin u externích skládek může být mnohonásobně rychlejší než u samotného spadaneho listí (Haines, 1978). Například nitrifikace a denitrifikace mikrobiálními procesy v odpadních kupách *Atta colombica* mohou způsobit až 5x vyšší koncentraci celkového N než okolní lesní půda (Soper et al., 2019).

Externí skládky obohacují živinami svrchní vrstvy půdy (Farji-Brener & Ghermandi, 2008; Farji-Brener & Medina, 2000; Hudson et al., 2009). Tyto nově vzniklé ostrovy hojnosti jsou významné pro rostlinné společenstvo. Mohou podporovat růst (Leal et al., 2014; Moutinho et al., 2003), klíčení nových jedinců z vyhozených semen (Farji-Brener & Ghermandi, 2000; Sosa & Brazeiro, 2012) a udržovat biologickou diverzitu skrz rozdělení nik mezi druhy (Farji-Brener, 2005; Farji-Brener & Illes, 2000; Garrettson et al., 1998; Hudson et al., 2009).

4.2.2.2. Interní skládky

Interní skládky jsou komůrky nacházející se pod povrchem v mraveništi, většinou v 1-3 m hloubky, přičemž jejich vliv na chemismus je detekovatelný až ve 2-3 m (Moutinho et al., 2003),

U hnízd mravenců s interními skládkami je z povrchu odstraněno velké množství spadaneho materiálu. U *Atta cephalotes* jsou v povrchové vrstvě půdy menší koncentrace půdního organického C, celkového N a menší CEC. Organické zbytky zůstávají uvnitř hnízd v odpadních komůrkách (Bieber et al., 2011; Farji-Brener & Illes, 2000; Sousa-Souto et al., 2008), a proto se při exkavaci hnízda a kontinuální depozici minerálních půd na povrch tvoří nový horizont, který je bohatší na minerály a chudší na živiny

(Alvarado et al., 1981; Meyer et al., 2013). Hlubší vrstvy půd však zůstávají bohatší na živiny; obsahují vyšší koncentrace kationtů, anorganického N, organických látek než půdy bez hnízd (Alvarado et al., 1981; Farji-Brener & Medina, 2000; Farji-Brener & Silva, 1995a; Moutinho et al., 2003; Sousa-Souto et al., 2008; Verchot et al., 2003).

V interních skládkách může být až dvakrát rychlejší dekompozice než v původním sklizeném substrátu (Sousa-Souto, Santos, et al., 2012). Živiny jsou v nich o mnoho vyšší než v okolní půdě, konkrétně Ca^{2+} , Mg^{2+} , P, K^+ , anorganický N a organické hmoty (Farji-Brener & Silva, 1995a; Moutinho et al., 2003; Sousa-Souto et al., 2008; Verchot et al., 2003).

4.2.2.3. Střihači v savanách a role požárů

Mravenci *Atta* byli široce studováni v tropických lesích i savanách a jejich vliv na půdu byl podobný (Farji-Brener & Silva, 1995a; Mundim et al., 2009; Sousa-Souto et al., 2008; Sternberg et al., 2007). Sternberg et al. (2007) přímo porovnali hnízda mravenců *Atta* v tropických lesích (*Atta colombica*) a savanách (*Atta laevigata*) a dospěli k závěru, že turnover rate bude možná vyšší v tropických lesích, neudávají však pro tento závěr vysvětlení. Tím by však mohlo být, že porovnávali dva různé druhy. *Atta colombica* má narozdíl od *Atta laevigata* skládky nadzemní, což by mohlo vést k vyššímu množství přemístěného půdního materiálu. To by pak znamenalo, že zde není vliv biomu, ale druhu mravence, jelikož oba druhy se vyskytují v obou biomech (Schaefer et al., 2021).

Mravenci *Atta* byli nalezeni ve zvýšených koncentracích na disturbovaných místech (pravděpodobně díky většímu přístupu světla na hnízdo; Jaffe & Vilela, 1989; který mimochodem sami vytvářejí pročišťováním korun stromů; Meyer et al., 2011). V savanách dochází k častým disturbancím ve formě požárů, mohli by tedy mravenci *Atta* být aktivnější a početnější po požárech v savanách?

Druhy mravenců v savanách se zdají být rezistentní vůči požárům. Tento typ disturbance je nejspíše ovlivňuje pouze nepřímo skrz spálení vegetace a opadanky, protože je uchrání podzemní hnízdo (Parr et al., 2004). Změny v komunitě mravenců po požáru se zdají být nejasné. Některé studie nacházejí menší druhovou bohatost (Andersen & Yen, 1985), jiné zvýšenou (Andersen, 1991; York, 1999) a některé žádnou změnu v celkové druhové bohatosti, pouze v relativní bohatosti jednotlivých druhů (Parr et al., 2004).

Jaký mají změny po požáru vliv na chemismus v mraveništech bylo pak zkoumáno právě na mravencích střihačích. Zdá se, že požár může úplně anulovat vliv, který mravenci mají na hnízdní půdu. Zatímco před požárem byly koncentrace Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ a P 2-50x vyšší v hnízdě, po požáru byly tyto koncentrace srovnatelné s okolím (Sousa-Souto et al., 2008). Důvodem se zdá být jednak proliferace kořenů rostlin

v hnízdech po požáru (a tak větší asimilace; Sousa-Souto et al., 2008 podle Van De Vijver et al., 1999) a jednak menší sběr organické hmoty mravenci v důsledku omezení potravy (Sousa-Souto et al., 2008). Navíc to, že mravenci požár přežijí a dále shání rostlinný materiál ze spáleného okolí může podrývat růst nových rostlin (protože živiny v hnízdech, které normálně kompenzují predované rostliny na ztrátách listů, byly odstraněny požárem). Produktivita lokality se tak může po požáru dlouhodobě snížit (Sousa-Souto et al., 2008).

Naše úvaha ohledně většího vlivu mravenců *Atta* v savanách se tedy nezdá být pravdivá. Mluvíme-li o disturbancích, které činnost mravenců stimulují, bavíme se převážně o kácení či jiném pročišťování tropického lesa (např. spadnutí stromů; Meyer et al., 2011). Požáry tuto funkci sice mohou plnit také, ale přemaže předešlé a omezí budoucí změny v chemismu hnízd spálením potravy mravenců

4.2.3. Vztah mravenců a termitů

Termiti jsou jednou z nejvýznamnějších skupin dekompozitorů na světě. Narozdíl od mravenců jsou omezeni výskytem do tropů, s nejvyšší abundancí v tropických lesích (Tůma et al., 2020 podle Dial et al., 2006). Jejich potravní strategie mají podobný vliv na okolí jejich hnízd jako u mravenců, s živinami v odpadu rozloženými mikrobiální komunitou a rozšířenými do okolní půdy (Tůma et al., 2020 podle Sarcinelli et al., 2013). Stavba hnízda rovněž vede k bioturbaci půdy a tím k přemístění živin a změnám fyzikálních vlastností, které jsme popsali výše (viz kapitola 2.1; Tuma et al., 2020 podle Ashton et al., 2019; Donovan et al., 2001).

Mravenci mohou s termity interagovat různými způsoby, nejčastější interakcí je však predace mravenců na termitech (Hölldobler & Wilson, 1990; Tůma et al., 2020). Ta nejspíše omezí vliv termitů na ekosystém (tzn. jejich inženýrské aktivity jako dekompozici, koloběh živin, kvalitu půdy a rostlinné komunity; Tuma et al., 2020 podle Ashton et al., 2019; Jouquet et al., 2011). Autoři review zároveň spekulují, že vyšší abundance termitů by podpořila růst populací predujících mravenců a tím pádem rozšířila jejich vliv na okolní ekosystém.

4.3. Pouště

V první kapitole jsme zmínili, že existují druhy mravenců žijící čistě v podzemních hnízdech, u kterých vnější část mravenšité tvoří pouze kráterovitá neobydlená kopička. V pouštních ekosystémech jsou časté sběračské rody jako *Pogonomyrmex* spp. či *Messor* spp., které si podobná hnízda staví. Většina kolonie se nachází pod zemí, s nadzemní částí tvořenou z exkavovaného materiálu a z nakupených zbytků jídla (MacMahon et al., 2000). Nadzemní kopička i kruh okolo je udržován pustý bez jakékoliv vegetace (Jones & Wagner, 2006; Wagner et al., 2004; Wagner & Jones, 2004; Whitford, 1988), přičemž šířka tohoto kruhu se liší mezi druhy a může v extrémních případech dosahovat průměru až 5,5 m. (MacMahon et al., 2000).

Tím, že se zbavují rostlin v okolí svého hnízda, se tito mravenci zároveň zbavují přísunu kvalitního C z jejich opadu a přísun C mají převážně z jader semen, která tvoří jejich potravu. Zároveň, protože chybí povrchová vegetace, amoniak a nitráty nejsou absorbovány a akumulují se v hníždě. Hnízdo pak má ve výsledku nízký poměr C:N (12:1) v porovnání s trávnatými porosty (17:2; Jones & Wagner, 2006).

Zvláště u těchto mravenců má stáří kolonie velký vliv na distribuci živin v půdě, se staršími koloniemi mají vyšší heterogenitu živin a jejich koncentrace. Sezonalita pouští zde také hraje roli (Wagner et al., 2004), což dále probereme v zápětí. Případná disturbance pak také může narušit tento kumulativní efekt (Whitford & Dimarco, 1995).

4.3.1. Mikrobiální aktivita

Jelikož v pouštích chybí kvalitní opadanka ve formě rostlinné hmoty, jako je v lesích (ať už tropických či mírného pásma), naskytá se úvaha, že relativní vliv bioturbace převáží relativní vliv mikrobiální aktivity v hnízdech. Určitý vliv bioturbace zde jistě bude; živiny jsou v pouštích koncentrované v několika svrchních centimetrech půdy (West, 1981), a tím pádem náchylné k erozi (Skujinš, 1981). Mravenci svrchní vstrvu neustále pohřbívají, a tak zpomalují erozi živin (Wagner & Jones, 2004). Vliv bioturbace ale není oproti mikrobiální aktivitě (např. v MacMahon et al., 2000; Wagner et al., 2004) příliš dobře prozkoumán.

Kromě toho je zde několik skutečností, které hovoří proti této hypotéze. Například druh *Pogonomyrmex rugosus* po založení hnízda už nevynáší na povrch další půdu (Whitford & Dimarco, 1995), takže jeho bioturbace bude nejspíše slabá. James et al. (2008) před podobnými generalizacemi varují, jelikož rozsah, s jakým mravenci půdu v pouštích ovlivňují, závisí jak na druhu mravenců, tak na typu půdy a kromě toho i na stáří hnízda (starší kolonie vysbírají potravu z větší plochy a tím koncentrují více živin v jednom místě (Wagner et al., 2004). Rozdíly mezi druhy však nemůžeme efektivně

porovnat, jelikož v pouštích jsou studované většinou ty samé druhy (*Pogonomyrmex* spp., *Messor* spp., případně *Aphaenogaster*; Cammeraat et al., 2002; Ginzburg et al., 2008; James et al., 2008). Naši hypotézu proto nelze spolehlivě podložit, nicméně by mohla být předmětem budoucího výzkumu.

4.3.2. Vlivy prostředí

4.3.2.1. Sezonalita

Pouště jsou ekosystémy, kde významnou roli hraje sezonalita, s lokálním společenstvem adaptovaným na extrémní sucho s občasnými srážkami (Whitford & Duval, 2019). Tato sezonalita je pak významná při studii vlivu tamních mravenců na půdu, jelikož se půdní chemie mění po deštích. Po delším období srážek se zvýší aktivita mravenců sběračů. Ti sesbírají více semen, což zvýší úroveň organické hmoty v mraveništi a úroveň labilního C v půdě, čímž se zvýší aktivita půdních mikrobů (zároveň podpořená náhlým dostatkem vody; Weil & Brady, 2017). Studie s daty z jedné lokality během jednoho ročního období proto mohou být zavádějící (Whitford et al., 2008). Navíc některé druhy mění v průběhu roku lokaci vchodu do hnízda, čímž mohou znásobit plochu ovlivněné půdy (Cammeraat et al., 2002). Mravenci sběrači pak ve svých hnízdech schraňují semena z předešlých ročních období, nikoliv pouze z aktuální vegetace (Gordon, 1993), což napomáhá tlumit změny v dostupnosti potravy v důsledku sezónní variability (Wagner et al., 2004), a tak je nutné se při studiu ohlédnout za předešlými sezónami.

4.3.2.2. Umístění v rámci pouště

Je těžké vyvozovat závěry platné pro celý biom, protože velmi závisí i na konkrétní lokalizaci odběru vzorků. Whitford et al. (2008) jsou toho názoru, že pozice v krajině vzhledem k vodnímu odtoku má největší vliv na půdní respiraci a mikrobiální biomasu a zároveň že stáří hnízda má větší vliv na půdní chemii než potravní strategie daného druhu. Například Whitford & DiMarco (1995) našli nejvyšší koncentrace inorganického P a celkového N uprostřed svahu kolem řeky, pravděpodobně protože tato hnízda vydržela na svahu nejdéle, zatímco třeba ta z povodí řeky neměla vliv žádný vinou pravidelným záplavám.

Půda na onom stanovišti může mít také vliv na výsledky (např. větší rozdíly mezi kontrolní a mraveništní půdou budou u půd s menší organickou složkou; (Czerwiński et al., 1971), ale ne vždy. Je třeba zmínit, že existují i studie vymykající se svými výsledky. Například James et al. (2008) našli vyšší hladiny živin v pouštních mraveništech než v okolní půdě bez rozdílu mezi typy půd a dokonce i mezi druhy mravenců.

4.3.2.3. Ostrovy hojnosti

Pokud je hustota mravenišť velká, fungují na svazích jako nárazníky pro vodu, sedimenty a živiny transportované vodou (Cerdà & Jurgensen, 2008), a to obzvlášť na sloupech holých, kde mohou zvyšovat heterogenitu sloupu tvorbou ostrovů hojnosti s chudými oblastmi mezi nimi (Cammeraat & Risch, 2008). Ostrovy hojnosti tvořené mraveništi jsou bohatší než ty tvořené keřovitými rostlinami (s 1,4-3x vyššími koncentracemi organických a inorganických živin než pod dominantní vegetací v Mohavské poušti), a s vyšší dostupností živin pro mikroby (Wagner & Jones, 2004).

V semi-aridních oblastech mohou mravenci odebírat materiál z husté vegetace do chudých holých oblastí, kde přispívá ke zvýšené plodnosti půdy u vchodů do hnízda. Tímto způsobem regulují jinak silnou pozitivní zpětnou vazbu, která vytváří ostrovy hojnosti s chudými oblastmi mezi nimi (Cammeraat et al., 2002; Ludwig et al., 1999; Noy-Meir, 1981). V těchto klimatických podmínkách příliš vysoké pH půd může limitovat rostliny v získání dostatku P ze substrátu (Whitford & Duval, 2019), proto tato mravenišť, která snižují pH (Cammeraat et al., 2002), mohou podpořit tvorbu těchto ostrovů hojnosti.

4.4. Stepí

Nejstudovanějšími druhy stepních ekosystémů jsou druhy *Lasius neoniger* (Severní Amerika), *Lasius Niger* (palearktida), rod *Myrmica* a různé druhy mravenců sběračů (Antwiki.org, 2024; Hölldobler & Wilson, 1990). Nelze učinit obecnou generalizaci pro vliv mravenců ve stepích obecně, protože chybí literatura popisující distribuci, četnost a hlavně strukturu hnízd mravenců ve stepích obecně, může to tedy být předmětem budoucího výzkumu (vzorem může být například Stockan & Robinson, 2016). Jedním znakem, který by se dal spekulativně odvodit, je že hnízda by měla být převážně podzemní, protože chybí materiál na výstavbu nadzemní kupice v podobě opadanky, jako je tomu v lesích. Kromě toho nadzemní kupice vyžadují stín, který zajišťují stromy (Chen & Robinson, 2014).

Ve stepích můžeme pozorovat podobné trendy v koncentracích prvků (Wills & Landis, 2018) jako v ostatních biomech. Rozdíly však zdánlivě velmi závisí na konkrétním druhu a struktuře jeho hnízda ve vztahu k rostlinám.

4.4.1. Vnější vlivy

4.4.1.1. Rostliny

Mravenci mohou rostliny na svých hnízdech buď tolerovat (Dauber & Wolters, 2005; Ouattara et al., 2023), nebo odstraňovat (to hlavně v případě mravenců sběračů, kteří jsou dominantou stepí i pouští; Hölldobler & Wilson, 1990; MacMahon et al., 2000). Vliv těchto rostlin na půdu v mraveništi závisí na tom, jak moc je do hnízda integrovaná.

Na jedné straně jsou rostliny na mraveništi dodatečným zdrojem organické hmoty ve formě opadanky. Ten může být natolik významný, že v některých případech (na obnovovaných prériích) hnízda ochuzená o tento zdroj budou mít časem koncentraci N nikoliv vyšší, ale podobnou jako okolní půda s vegetací (Lane & BassiriRad, 2005). Na druhou stranu, pokud jsou rostliny integrované příliš a jejich kořeny zasahují hluboko do hnízda (jako u druhu *Myrmica scabrinodis*), kořenové exsudáty mohou dodat mikrobiální komunitě dost energie, aby využila dostupné živiny v hnízdní půdě a tím snížila jejich koncentraci (Dauber et al., 2001). Je zde tedy nejspíše určitá rovnovážná hladina, která povede ke zvýšeným koncentracím dostupných prvků.

4.4.1.2. Zvířata

Ekosystémy stepního typu jsou domovem menších savců a ptáků, kteří mohou navštěvovat mraveniště. Býložravci mohou být přitahováni bohatší vegetací na hnízdech, ptáci je mohou využívat jako písčité koupele. Tito návštěvníci pak na hnízdech defekují a tím dodávají živiny jako N, P a K⁺ do půdy hnízd.

Tento dodatečný přísun živin pak může podpořit růst rostlin na mraveništích (Dean et al., 1996; Levan & Stone, 1983) a (nezasahují-li tyto rostliny do hnízda svými kořeny) vytvořit tak pozitivní zpětnou vazbu, která ještě více obohatí půdu o živiny.

4.4.2. Stáří hnízd a ekosystému

Ve stepních ekosystémech nemusí aktivita mravenců vždy koncentrace živin zvýšit. Jak jsme si řekli výše, pokud je aktivní inkorporace organické hmoty do hnízda mravenci menší nebo rovna přísunu, který by se udál bez jejich přičinění, nebudeme pozorovat žádné zvýšení koncentrací (Carlson & Whitford, 1991; Lane & BassiriRad, 2005; Whitford & Dimarco, 1995). Pokud tedy aktivita mravenců nedokáže udržet krok s ostatními půdními procesy, můžeme pozorovat relativní pokles vlivu mravenišť na půdu s časem (Lane & BassiriRad, 2005). Tento výsledek však kontrastuje s výsledky z pouští (viz kapitola 4.3.), kdy stáří hnízda přímo koreluje s koncentrací živin v něm (Wagner et al., 2004). Můžeme spekulovat proč; ve světle poznatků z předešlé podkapitoly se relativní absence okolní vegetace v pouštích zdá být pravděpodobným vysvětlením.

Stáří ekosystému má také vliv na populační dynamiku mravenčí komunity. Při sukcesi na obhospodařovaných loukách dominují na travnatých plochách rod *Myrmica* a druh *Lasius niger*, zatímco v maturační fázi se zvyšuje abundance *Lasius flavus*. Ten je totiž při sukcesi limitován nedostatkem své potravy (kořenových mšic a jejich medovice; Dauber & Wolters, 2005 podle Pontin, 1978). Dauber & Wolters (2005) však varují, že obhospodařované ekosystémy mají odlišnou a méně komplexní strukturní diverzitu než ekosystémy přírodní. Na této lokalitě například nedocházelo k senescenční fázi vinou častých antropogenních disturbancí, a proto se ustálilo dynamické ekvilibrium mezi sukcesí a managementem (Dauber & Wolters, 2005 podle Morris, 2000; Walker & Chapin, 1987). Potenciální disturbance tedy může ovlivnit výsledky studií a je třeba je brát v potaz.

4.5. Tundra

V tundře drsné klimatické podmínky nutí mravence stavět hnízda v úkrytech, jako např. pod kameny (Gregg, 1972). Mravenci pokrývači (*carpenter ants*, *Camponotus* spp.) a další mravenci stavící si hnízda v kmenech stromů či z rostlinného materiálu jsou tak omezeni ekotonem tundry a jehličnatého lesa a dokáží ho překonat pouze s pomocí dřeva z lidských obydlí či dřeva naneseného řekou (Gregg, 1972).

Samotný vliv na chemismus nebyl u mravenců v tundrách vůbec zkoumán. Proto jakékoliv naše domněnky budou muset být vyvozeny z této informace o jejich hnízdech a jevů pozorovaných v ostatních biomech. Například vše, co jsme zmínili v úvodní kapitole o exkavaci podzemního hnízda (viz kapitola 2.1.) by mělo platit stále. Bioturbace stále bude promíchávat půdní horizonty, ale podobně jako u stepí a pouští (viz kapitoly 4.3., 4.4.) bude chybět opadanka ze stromů, takže svrchní vrstva pravděpodobně nebude bohatá na C, který by mohli mravenci pohřbít, jako tomu je v lesích mírného pásu (Frouz et al., 2003). Mikrobiální aktivita probraná v kapitole 2.3. také bude mít vliv na půdu mravenišť, protože mravenišť se zdají mít vliv na okolní vegetaci i v tundře. Cévnaté rostliny a konkrétně trávy jsou na mravenišťích častější, zatímco lišejníky a mechy jsou časté méně (Meijer, 2020). Tento výsledek poukazuje na obohacení mravenišťní půdy dostupnými živinami, jelikož mechy a lišejníky dominují na chudých půdách a vyšší dostupnost živin zvyšuje kompetici rostlin cévnatých, které je vytlačí (Meijer, 2020).

Podobně jako jsme zmínili u stepí, i v tundře jsou zaznamenáni zvířecí návštěvníci hnízda (konkrétně hraboši, *Microtus* spp.) zanechávající svůj trus na hnízdě (Meijer, 2020). Společně s dodatečnou opadankou z rostlin, které podporují, by se pak možná dalo říci, že mravenišť tvoří v tundře ostrovy hojnosti podobně, jako tomu je v pouštích.

Sezonalita také ovlivní výsledky případných studií. Mravenci budou omezeni zimním obdobím, které budou muset přežít v hibernaci (Heinze et al., 1996). Zároveň jejich čas na sběr potravy omezí i mrazivé noční teploty (Hölldobler & Wilson, 1990), které se ale snaží v tundrách minimalizovat stavěním hnízd na osluněných svazích (Gregg, 1972).

Na základě poznatků z ostatních biomů ve spojení s nepřímými důkazy tedy můžeme dospět k závěru, že i v tundře mají mravenci vliv na půdní chemii a potažmo na společenstva v jejich blízkosti. Jak velký je tento rozsah a konkrétní hodnoty pro prvky či pH bude muset ale potvrdit budoucí výzkum.

5. Závěr

Mravenci ovlivňují půdní chemismus výstavbou svého hnízda, bioturbační aktivitou, při které míchají půdu z různých horizontů a zároveň ji depozitují na povrchu, a nakonec sběrem a akumulací potravy, která je v hnízdě rozložena mikrobiální komunitou. Všechny tyto procesy vedou ke změně úrovní živin a hladiny pH v půdě hnízda, potažmo půdě v jeho okolí. Dají se vyvodit určité obecné trendy (např. větší množství organické hmoty rozkládané v hnízdě povede k vyloučení více živin do půdy), silně však závisí na struktuře mraveniště a životní strategii daného druhu mravenců a hlavně na podmínkách prostředí, jako je například přítomnost a struktura okolní vegetace nebo úhrn srážek.

Chceme proto zdůraznit důležitost zahrnutí vlivů prostředí do studií zkoumajících vliv mravenišť na půdní chemismus. Hlavně ale doporučujeme hledět i na struktury mravenišť, jejichž popis ve studiích často chybí a musí být vyvozován z dodatečné literatury, přestože tento údaj značně ovlivňuje výsledný půdní chemismus. Také chybí review či učebnice popisující, jaké druhy či rody jsou typické pro jednotlivé biomy a jak vypadají jejich hnízda (příkladem může být např. Frouz et al., 2016). Vyvozovat závěry platné pro celý biom bez tohoto přehledu je proto velmi obtížné.

Nakonec bychom jako oblast budoucho výzkumu navrhli odhad celkového vlivu mravenišť na celý ekosystém či biom. Vliv na půdu v okolí mraveniště je velmi dobře popsán, ale jak jsou tyto vlivy významné na škálách ekosystémů v závislosti na počtu a denzitě mravenišť, zmiňuje pouze malé množství studií (např. Kilpeläinen et al., 2007; Petal J., 1997). Vzhledem ke globálnímu významu těchto ekosystémových inženýrů se však jedná o cenný údaj.

6. Literární zdroje

Hvězdička (*) označuje sekundární citaci

Almeida, F. S., Elizalde, L., Silva, L. M. S., & Queiroz, J. M. (2019). The effects of two abundant ant species on soil nutrients and seedling recruitment in Brazilian Atlantic Forest. *Revista Brasileira de Entomologia*, 63(4), 296–301. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2019.08.001>

Alvarado, A., Berish, C. W., & Peralta, F. (1981). Leaf-cutter ant (*Atta cephalotes*) influence on the morphology of anedepts in Costa Rica. *Soil Science Society of America Journal*, 45(4), 790–794.

Andersen, A. N. (1991). Responses of Ground-Foraging Ant Communities to Three Experimental Fire Regimes in a Savanna Forest of Tropical. *Part B*, 23(4).

Andersen, A. N., & Yen, A. L. (1985). Immediate effects of Ore on ants in the semi-arid mallee region of north-western Victoria. *Australian Journal of Ecology*, 10.

Antwiki.org. (2024). <https://www.antwiki.org/>

Ashton, L. A., Griffiths, H. M., Parr, C. L., Evans, T. A., Didham, R. K., Hasan, F., Teh, Y. A., Tin, H. S., Vairappan, C. S., & Eggleton, P. (2019). Termites mitigate the effects of drought in tropical rainforest. *Science*, 363(6423), 174–177.

Baxter, F. P., & Hole, F. D. (1967). Ant (*Formica cinerea*) pedoturbation in a prairie soil. *Soil Science Society of America Journal*, 31(3), 425–428.

Berg, B., Johansson, M. B., & Meentemeyer, V. (2000). Litter decomposition in a transect of Norway spruce forests: substrate quality and climate control. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(7), 1136–1147.

Bieber, A. G. D., Oliveira, M. A., Wirth, R., Tabarelli, M., & Leal, I. R. (2011). Do abandoned nests of leaf-cutting ants enhance plant recruitment in the Atlantic Forest? *Austral Ecology*, 36(2), 220–232.

Blüthgen, N., & Feldhaar, H. (2010). Food and Shelter: How Resources Influence Ant Ecology. In L. Lach, C. L. Parr, & K. L. Abbot (Eds.), *Ant Ecology* (pp. 115–136). Oxford University Press.

Brandt, D. C. (1979). The thermal diffusivity of the organic material of a mound of *Formica polyctena* Foerst. In relation to the thermoregulation of the brood (Hymenoptera, Formicidae). *Netherlands Journal of Zoology*, 30(2), 326–344.

Briese, D. T. (1982). The effect of ants on the soil of a semi-arid saltbush habitat. *Insectes Sociaux*, 29(2), 375–382. <https://doi.org/10.1007/BF02228765>

Cammeraat, 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(4), 285–294. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2008.01281.x>

Cammeraat, L. H., Willott, S. J., Compton, S. G., & 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(1–2), 1–20.

Carlson, S. R., & Whitford, W. G. (1991). Ant mound influence on vegetation and soils in a semiarid mountain ecosystem. *American Midland Naturalist*, 125–139.

- Cerdà, A., & Jurgensen, M. F. (2008). The influence of ants on soil and water losses from an orange orchard in eastern Spain. *Journal of Applied Entomology*, *132*(4), 306–314. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2008.01267.x>
- Chen, Wei, C., He, H., & Wang, Y. G. (2012). Correlation of physicochemical characteristics and microbial biomass among nest soil of *Camponotus japonicus* and *Pachycondyla astute* in Qinling Mountains. *Journal of Northwest Forestry University*, *27*(2), 121–126.
- Chen, Y. H., & Robinson, E. J. (2014). The relationship between canopy cover and colony size of the wood ant *Formica lugubris*-implications for the thermal effects on a keystone ant species. *PLoS One*, *9*(12), e116113. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.1256355>
- Cleveland, C. C., Reed, S. C., & Townsend, A. R. (2006). Nutrient regulation of organic matter decomposition in a tropical rain forest. *Ecology*, *87*(2), 492–503.
- Cleveland, C. C., & Townsend, A. R. (2006). Nutrient additions to a tropical rain forest drive substantial soil carbon dioxide losses to the atmosphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*(27), 10316–10321.
- Coenen-Stass, D., Schaarschmidt, B., & Lamprecht, I. (1980). Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Ecology*, *61*(2), 238–244.
- Coenen-Staß, D., Schaarschmidt, B., & Lamprecht, I. (1980). Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Ecology*, *61*(2), 238–244.
- Czerwiński, Z., Jakubczyk, H., & Pętał, J. (1971). Influence of ant hills on the meadow soils. *Pedobiologia*, *11*(4), 277–285.
- Dauber, J., Schroeter, D., & Wolters, V. (2001). Species specific effects of ants on microbial activity and N-availability in the soil of an old-field. *European Journal of Soil Biology*, *37*(4), 259–261.
- Dauber, J., & Wolters, V. (2000). Microbial activity and functional diversity in the mounds of three different ant species. *Soil Biology and Biochemistry*, *32*(1), 93–99. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00135-2](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00135-2)
- *Dauber, J., & Wolters, V. (2005). Colonization of temperate grassland by ants. *Basic and Applied Ecology*, *6*(1), 83–91. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2004.09.011>
- Dean, W. R., Milton, S. J., & Klotz, S. (1997). The role of ant nest-mounds in maintaining small-scale patchiness in dry grasslands in Central Germany. *Biodiversity & Conservation*, *6*, 1293–1307.
- Dial, R. J., Ellwood, M. D. F., Turner, E. C., & Foster, W. A. (2006). Arthropod abundance, canopy structure, and microclimate in a Bornean lowland tropical rain forest. *Biotropica*, *38*(5), 643–652. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00181.x>
- Dlusskij, G. M. (1967). *Muravji roda Formica*. Nauka, Moskva.
- Dlusskij, G. M. (1981). Nester von *Lasius flavus* (Hymenoptera, Formicidae). *Pedobiologia*, *21*(2), 81–99. [https://doi.org/10.1016/S0031-4056\(23\)03569-2](https://doi.org/10.1016/S0031-4056(23)03569-2)
- *Domisch, T., Ohashi, M., Finér, L., Risch, A. C., Sundström, L., Kilpeläinen, J., & Niemelä, P. (2008). Decomposition of organic matter and nutrient mineralisation in wood ant (*Formica rufa* group) mounds

in boreal coniferous forests of different age. *Biology and Fertility of Soils*, 44(3), 539–545.
<https://doi.org/10.1007/s00374-007-0248-0>

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

*Dostál, P., Březnová, M., Kozlíčková, V., Herben, T., & Kovář, P. (2005). Ant-induced soil modification and its effect on plant below-ground biomass. *Pedobiologia*, 49(2), 127–137.
<https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.09.004>

Echezona, B. C., Igwe, C. A., & Attama, L. A. (2012). Properties of arboreal ant and ground-termite nests in relation to their nesting sites and location in a tropical-derived Savanna. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2012. <https://doi.org/10.1155/2012/235840>

Farji-Brener, A. G. (2005). The effect of abandoned leaf-cutting ant nests on plant assemblage composition in a tropical rainforest of Costa Rica. *Ecoscience*, 12(4), 554–560.

Farji-Brener, A. G. (2010). Leaf-cutting ant nests and soil biota abundance in a semi-arid steppe of northwestern Patagonia. *Sociobiology*, 56(2), 549.

Farji-Brener, A. G., & Ghermandi, L. (2000). Influence of nests of leaf-cutting ants on plant species diversity in road verges of northern Patagonia. *Journal of Vegetation Science*, 11(3), 453–460.
<https://doi.org/10.2307/3236638>

Farji-Brener, A. G., & Ghermandi, L. (2008). Leaf-cutting ant nests near roads increase fitness of exotic plant species in natural protected areas. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1641), 1431–1440. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0154>

Farji-Brener, A. G., & Illes, A. E. (2000). Do leaf-cutting ant nests make “bottom-up” gaps in neotropical rain forests? a critical review of the. *Ecology Letters*, 3, 219–227.

Farji-Brener, A. G., & Medina, C. A. (2000). The Importance of Where to Dump the Refuse: Seed Banks and Fine Roots in Nests of the Leaf-Cutting Ants *Atta cephalotes* and *A. colombica* 1. *Biotropica*, 32(1), 120–126.

Brener, A. G. F., & Silva, J. F. (1995). Leaf-cutting ant nests and soil fertility in a well-drained savanna in western Venezuela. *Biotropica*, 250–254.

Farji-Brener, A. G., & Silva, J. F. (1995b). Leaf-cutting ants and forest groves in a tropical parkland savanna of Venezuela: Facilitated succession? *Journal of Tropical Ecology*, 11(4), 651–669.
<https://doi.org/10.1017/S0266467400009202>

Farji-Brener, A. G., & Tadey, M. (2009). Contributions of leaf-cutting ants to soil fertility: causes and consequences. *Soil fertility*, 81–91.

*Farji-Brener, A. G., & Werenkraut, V. (2015). A meta-analysis of leaf-cutting ant nest effects on soil fertility and plant performance. *Ecological Entomology*, 40(2), 150–158.
<https://doi.org/10.1111/een.12169>

Farji-Brener, A. G., & Werenkraut, V. (2017). The effects of ant nests on soil fertility and plant performance: a meta-analysis. *Journal of Animal Ecology*, 86(4), 866–877. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12672>

- Fernandez, A., Farji-Brener, A. G., & Satti, P. (2014). Moisture enhances the positive effect of leaf-cutting ant refuse dumps on soil biota activity. *Austral Ecology*, *39*(2), 198–203. <https://doi.org/10.1111/aec.12059>
- Finér, L., Jurgensen, M. F., Domisch, T., Kilpeläinen, J., Neuvonen, S., Punttila, P., Risch, A. C., Ohashi, M., & Niemelä, P. (2013). The role of wood ants (*Formica rufa* group) in carbon and nutrient dynamics of a boreal Norway spruce forest ecosystem. *Ecosystems*, *16*, 196–208.
- *Folgarait, P. J. (1998). Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity & Conservation*, *7*(9), 1221–1244. <https://doi.org/10.1023/A:1008891901953>
- Frouz, J. (1996). The role of nest moisture in thermoregulation of ant (*Formica polyctena*, Hymenoptera, Formicidae) nests. *Biológia (Bratislava)*, *51*(5), 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*(3), 229–235. <https://doi.org/10.1007/PL00001708>
- *Frouz, J., Holec, M., & Kalčík, J. (2003). The effect of *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae) ant nest on selected soil chemical properties. *Pedobiologia*, *47*(3), 205–212.
- *Frouz, J., & Jílková, V. (2008). The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, *11*(11), 191–199.
- *Frouz, J., Jílková, V., & Sorvari, J. (2016). Contribution of wood ants to nutrient cycling and ecosystem function. In J. A. Stockan & E. J. H. Robinson (Eds.), *Wood Ant Ecology and Conservation* (pp. 207–220). Cambridge University Press.
- Frouz, J., Kalčík, J., & Cudlín, P. (2005). Accumulation of phosphorus in nests of red wood ants *Formica* s. str. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 269-275).
- Frouz, J., Šantrůčková, H., & Kalčík, J. (1997). The effect of wood ants (*Formica polyctena* Foerst.) on the transformation of phosphorus in a spruce plantation. *Pedobiologia*, *41*(5), 437–447.
- Garrettson, M., Stetzel, J. F., Halpern, B. S., Hearn, D. J., Lucey, B. T., & McKone, M. J. (1998). Diversity and abundance of understory plants on active and abandoned nests of leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in a Costa Rican rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, *14*(1), 17–26.
- Ginzburg, O., Whitford, W. G., & Steinberger, Y. (2008). Effects of harvester ant (*Messor* spp.) activity on soil properties and microbial communities in a Negev Desert ecosystem. *Biology and Fertility of Soils*, *45*(2), 165–173. <https://doi.org/10.1007/s00374-008-0309-z>
- Gordon, D. M. (1993). The spatial scale of seed collection by harvester. In *Oecologia* (Vol. 95).
- Grandeza, L. A. O., Moraes, J. C., & Zanetti, R. (1999). Estimativa do crescimento externo de ninhos de *Atta sexdens rubropilosa* Forel e *Atta laevigata* (F. Smith)(Hymenoptera: Formicidae) em áreas de reflorestamento com eucalipto. *Anais Da Sociedade Entomológica Do Brasil*, *28*, 59–64.
- Gregg, R. E. (1972). The northward distribution of ants in North America. *The Canadian Entomologist*, *104*(7), 1073-1091.
- Griffiths, H. M., Ashton, L. A., Walker, A. E., Hasan, F., Evans, T. A., Eggleton, P., & Parr, C. L. (2018). Ants are the major agents of resource removal from tropical rainforests. *Journal of Animal Ecology*, *87*(1), 293–300. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12728>

- Haines, B. (1975). Impact of leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island. In *Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research* (pp. 99-111).
- *Haines, B. L. (1978). Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta colombica*, in Panama. *Biotropica*, 270-277.
- Heinze, J., Stahl, M., & Hölldobler, B. (1996). Ecophysiology of hibernation in boreal *Leptothorax* ants (Hymenoptera: Formicidae). *Ecoscience*, 3(4), 429-435.
- Hole, F. D. (1961). A classification of pedoturbations and some other processes and factors of soil formation in relation to isotropism and anisotropism. *Soil Science*, 91(6), 375-377.
- Holec, M., & Frouz, J. (2006). The effect of two ant species *Lasius niger* and *Lasius flavus* on soil properties in two contrasting habitats. *European Journal of Soil Biology*, 42, S213-S217. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.07.033>
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (1990). *The ants*. Harvard University Press.
- Hudson, T. M., Turner, B. L., Herz, H., & Robinson, J. S. (2009). Temporal patterns of nutrient availability around nests of leaf-cutting ants (*Atta colombica*) in secondary moist tropical forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(6), 1088-1093. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.02.014>
- Jaffe, K., & Vilela, E. (1989). On Nest Densities of the Leaf-Cutting Ant *Atta cephalotes* in Tropical Primary Forest. *Biotropica*, 21(3), 234. <https://doi.org/10.2307/2388649>
- Jakubczyk, H., Czerwinski, Z., & Pełtal, J. (1972). Ants as agents of the soil habitat changes. *Ekologia Polska*, 20(16), 153-161
- James, A. I., Eldridge, D. J., Koen, T. B., & Whitford, W. G. (2008). Landscape position moderates how ant nests affect hydrology and soil chemistry across a Chihuahuan Desert watershed. *Landscape Ecology*, 23(8), 961-975. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9251-6>
- Jílková, V., & Frouz, J. (2014). Contribution of ant and microbial respiration to CO₂ emission from wood ant (*Formica polyctena*) nests. *European Journal of Soil Biology*, 60, 44-48.
- Jílková, V., Matějček, L., & Frouz Jan, J. (2011). Changes in the pH and other soil chemical parameters in soil surrounding wood ant (*Formica polyctena*) nests. *European Journal of Soil Biology*, 47(1), 72-76. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2010.10.002>
- *Jílková, V., Šebek, O., & Frouz, J. (2012). Mechanisms of pH change in wood ant (*Formica polyctena*) nests. *Pedobiologia*, 55(5), 247-251. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2012.04.002>
- Jílková, V., Vohník, M., Mudrák, O., Šimáčková, H., & Frouz, J. (2019). No difference in ectomycorrhizal morphotype composition between abandoned and inhabited nests of wood ants (*Formica polyctena*) in a central European spruce forest. *Geoderma*, 334, 55-62. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.07.040>
- Jiménez, J. J., Decaëns, T., & Lavelle, P. (2008). C and N concentrations in biogenic structures of a soil-feeding termite and a fungus-growing ant in the Colombian savannas. *Applied Soil Ecology*, 40(1), 120-128. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.03.009>
- Jobidon, R., Charette, L., & Bernier, P. Y. (1998). Initial size and competing vegetation effects on water stress and growth of *Picea mariana* (Mill.) BSP seedlings planted in three different environments. *Forest Ecology and Management*, 103(2-3), 293-305.

- Joergensen, R. G., & Scheu, S. (1999). Response of soil microorganisms to the addition of carbon, nitrogen and phosphorus in a forest Rendzina. *Soil Biology and Biochemistry*, 31(6), 859–866.
- 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, J. B., & Diane, W. (2006). Microhabitat-specific controls on soil respiration and denitrification in the Mojave Desert: the role of harvester ant nests and vegetation. *Western North American Naturalist*, 66(4), 426–433.
- Jonkman, J. C. M. (1977). Determination of the vegetative material intake and refuse production ratio in two species of grass-cutting ants (Hym.: Attini). *Zeitschrift Für Angewandte Entomologie*, 84(1-4), 440–443.
- Jonkman, J. C. M. (1978). Nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri* as accelerators of succession in pastures. *Zeitschrift Für Angewandte Entomologie*, 86(1–4), 25–34. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1978.tb01907.x>
- Jouquet, P., Traoré, S., Choosai, C., Hartmann, C., & Bignell, D. (2011). Influence of termites on ecosystem functioning. Ecosystem services provided by termites. *European Journal of Soil Biology*, 47(4), 215–222.
- Kendeigh, S. C. (1964). Animal ecology. *Prentice-Hall, Inc.*, 3.
- Kilpeläinen, J., Finér, L., Niemelä, P., Domisch, T., Neuvonen, S., Ohashi, M., Risch, A. C., & Sundström, L. (2007). Carbon, nitrogen and phosphorus dynamics of ant mounds (*Formica rufa* group) in managed boreal forests of different successional stages. *Applied Soil Ecology*, 36(2–3), 156–163. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.01.005>
- Kleineidam, C., Ernst, R., & Roces, F. (2001). Wind-induced ventilation of the giant nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Naturwissenschaften*, 88(7), 301–305. <https://doi.org/10.1007/s001140100235>
- Kristiansen, S. M. (2001). Present-day soil distribution explained by prehistoric land-use: Podzol-Arenosol variation in an ancient woodland in Denmark. *Geoderma*, 103(3–4), 273–289.
- Kristiansen, S. M., & 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(3), 355–363. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(01\)00044-1](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(01)00044-1)
- Laakso, J., & Setälä, H. (1997). Nest mounds of red wood ants (*Formica aquilonia*): hot spots for litter-dwelling earthworms. *Oecologia*, 111, 565–569.
- *Lafleur, B., Hooper-Bùi, L. M., Mumma, E. P., & 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(5), 415–423. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2005.05.002>
- Lane, D. R., & BassiriRad, H. (2005). Diminishing effects of ant mounds on soil heterogeneity across a chronosequence of prairie restoration sites. *Pedobiologia*, 49(4), 359–366. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2005.04.003>
- Lavoie, N., Vezina, L.-P., & Margolis, H. A. (1992). Absorption and assimilation of nitrate and ammonium ions by jack pine seedlings. *Tree Physiology*, 11(2), 171–183.

- Leal, I. R., Wirth, R., & Tabarelli, M. (2007). Seed dispersal by ants in the semi-arid caatinga of north-east Brazil. *Annals of Botany*, 99(5), 885–894. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm017>
- Leal, I. R., Wirth, R., & Tabarelli, M. (2014). The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified neotropical forests. *Biotropica*, 46(5), 516–528. <https://doi.org/10.1111/btp.12126>
- Lenoir, L., Bengtsson, J., & Persson, T. (1999). Effects of coniferous resin on fungal biomass and mineralisation processes in wood ant nest materials. *Biology and Fertility of Soils*, 30(3), 251–257.
- Lenoir, L., Persson, T., & Bengtsson, J. (2001). Wood ant nests as potential hot spots for carbon and nitrogen mineralisation. *Biology and Fertility of Soils*, 34, 235–240. <https://doi.org/10.1007/s003740050616>
- Levan, M. A., & Stone, E. L. (1983). Soil modification by colonies of black meadow ants in a New York old field. *Soil Science Society of America Journal*, 47(6), 1192–1195.
- Ludwig, J. A., Tongway, D. J., Eager, R. W., Williams, R. J., & Cook, G. D. (1999). Fine-scale vegetation patches decline in size and cover with increasing rainfall in Australian savannas. *Landscape Ecology*, 14, 557–566.
- MacMahon, J. A., Mull, J. F., & Crist, T. O. (2000). Harvester Ants (*Pogonomyrmex* spp.): Their Community and Ecosystem Influences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 265–291.
- Madureira, M. S., Schoederer, J. H., Teixeira, M. C., & Sobrinho, T. G. (2013). Why does *Atta robusta* (Formicidae) not change soil features around their nests as other leaf-cutting ants do? *Soil Biology and Biochemistry*, 57, 916–918. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.11.005>
- Majeed, M. Z., Miambi, E., Barois, I., Bernoux, M., & Brauman, A. (2018). Characterization of N₂O emissions and associated microbial communities from the ant mounds in soils of a humid tropical rainforest. *Folia Microbiologica*, 63(3), 381–389. <https://doi.org/10.1007/s12223-017-0575-y>
- Mandel, R. D., & Sorenson, C. J. (1982). The role of the western harvester ant (*Pogonomyrmex occidentalis*) in soil formation. *Soil Science Society of America Journal*, 46(4), 785–788.
- Mariconi, F. A. M. (1970). *As saúvas*. São Paulo: Agronômica Ceres.
- Meijer, M. (2020). The role of wood ants (*Formica rufa* group) in the Arctic tundra and how climate change may alter this role.
- Meyer, S. T., Leal, I. R., Tabarelli, M., & Wirth, R. (2011). Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: Nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. *Ecological Entomology*, 36(1), 14–24. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01241.x>
- Meyer, S. T., Neubauer, M., Sayer, E. J., Leal, I. R., Tabarelli, M., & Wirth, R. (2013). Leaf-cutting ants as ecosystem engineers: Topsoil and litter perturbations around *Atta cephalotes* nests reduce nutrient availability. *Ecological Entomology*, 38(5), 497–504.
- Moreira, A. A., Forti, L. C., Andrade, A. P. P., Boaretto, M. A. C., & Lopes, J. F. S. (2004). Nest architecture of *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 39(2), 109–116. <https://doi.org/10.1111/een.12043>

- Moreira, A. A., Forti, L. C., Boaretto, M. A. C., Andrade, A. P. P., Lopes, J. F. S., & Ramos, V. M. (2004). External and internal structure of *Atta bisphaerica* Forel (Hymenoptera: Formicidae) nests. *Journal of Applied Entomology*, 128(3), 204–211.
- Moreira, A. A., Forti, L. C., De Andrade, A. P. P., Castellani Boaretto, M. A., Ramos, V. M., & Santos Lopes, J. F. (2002). Comparação entre parâmetros externos e internos de ninhos de *Atta bisphaerica* Forel, 1908 (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Scientiarum: Biological and Health Sciences*, 369–373. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2004.00839.x>
- Morris, M. G. (2000). The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biological conservation*, 95(2), 129-142.
- Moutinho, P., Nepstad, D. C., & Davidson, E. A. (2003). Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology*, 84(5), 1265–1276. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1265:IOLANO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1265:IOLANO]2.0.CO;2)
- Mundim, F. M., Costa, A. N., & Vasconcelos, H. L. (2009). Leaf nutrient content and host plant selection by leaf-cutter ants, *Atta laevigata*, in a Neotropical savanna. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 130(1), 47–54. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2008.00789.x>
- *Nascimento, D. L., Chiapini, M., Vidal-Torrado, P., Phillips, J. D., Ladeira, F. S. B., Machado, D. F. T., ... & Valezio, E. V. (2023). The underestimated role of leaf-cutting ants in soil and geomorphological development in neotropical America. *Earth-Science Reviews*, 104650. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2023.104650>
- Nkem, J. N., Lobry De Bruyn, L. A., Grant, C. D., & Hulugalle, N. R. (2000). The impact of ant bioturbation and foraging activities on surrounding soil properties. *Pedobiologia*, 44(5), 609–621. [https://doi.org/10.1078/S0031-4056\(04\)70075-X](https://doi.org/10.1078/S0031-4056(04)70075-X)
- Noy-Meir, I. (1981). Spatial effects in modelling of arid ecosystems. In D. W. Goodall & R. A. Perry (Eds.), *Arid-land ecosystems: structure, functioning and management* (Vol. 2, pp. 411–432). Cambridge University Press.
- Ouattara, K., Yeo, K., Kouakou, L. M. M., & Dekoninck, W. (2023). Ant nests effect on organic matter, carbon, and nitrogen flux in the soil under grasses tufts in Lamto savannah (Côte d'Ivoire). *Agrosystems, Geosciences and Environment*, 6(2). <https://doi.org/10.1002/agg2.20374>
- Ouattara, K., Yeo, K., Kouakou, L. M. M., Kone, M., Dekoninck, W., & Konate, S. (2021). Influence of ant–grass association on soil microbial activity through organic matter decomposition dynamics in Lamto savannah (Côte d'Ivoire). *African Journal of Ecology*, 59(4), 1023–1032. <https://doi.org/10.1111/aje.12894>
- Parr, C. L., Robertson, H. G., Biggs, H. C., & Chown, S. L. (2004). Response of African savanna ants to long-term fire regimes. In *Physiological and Conservation Journal of Applied Ecology* (Vol. 41).
- Pętal, J. (1997). The influence of ants on carbon and nitrogen mineralization in drained fen soils. *Applied Soil Ecology*, 9(1–3), 271–275.
- Pętal, J., Chmielewski, K., Czepinska-Kaminska, D., Konecka-Betley, K., & Kulinska, D. (1992). Ant communities in relation to changes in some properties of hydrogenic soils differentially transformed. *Ekologia Polska*, 40(4), 553–576.

- Pętal, J., & Kusińska, A. (1994). Fractional composition of organic matter in the soil of anthills and of the environment of meadows. *Pedobiologia*, 38(6), 493–501
- Pontin, A. (1978). The numbers and distribution of subterranean aphids and their exploitation by the ant *Lasius flavus* (Fabr.). *Ecological Entomology*, 3, 203–207. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1978.tb00920.x>
- Risch, A. C., Ellis, S., & Wiswell, H. (2016). Where and why? Red wood ant population ecology. In J. A. Stockan & E. J. H. Robinson (Eds.), *Wood Ant Ecology and Conservation* (pp. 81–105). Cambridge University Press.
- Risch, A. C., Jurgensen, M. F., Schütz, M., & Page-Dumroese, D. S. (2005). The contribution of red wood ants to soil C and N pools and CO₂ emissions in subalpine forests. *Ecology*, 86(2), 419–430.
- Rogers, L. E., & Lavigne, R. J. (1974). Environmental effects of western harvester ants on the shortgrass plains ecosystem. *Environmental Entomology*, 3(6), 994–997.
- Römer, D., & Roces, F. (2014). Nest enlargement in leaf-cutting ants: Relocated brood and fungus trigger the excavation of new chambers. *PLoS ONE*, 9(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097872>
- Rosengren, R., Fortelius, W., Lindström, K., & 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*, 147–155.
- Salem, M. Z., & Hole, F. D. (1968). Ant (*Formica exsectoides*) Pedoturbation in a Forest Soil 1. *Soil Science Society of America Journal*, 35(4), 563–567.
- Sarcinelli, T. S., Schaefer, C. E. G. R., Fernandes Filho, E. I., Mafia, R. G., & Neri, A. V. (2013). Soil modification by termites in a sandy-soil vegetation in the Brazilian Atlantic rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 29(5), 439–448.
- Schaefer, C. E. G. R., Henriques, R. J., Gomes, L. P., Gorsani, R. G., Santos, M. F. S., & Fernandes, D. P. de S. (2021). Interplays between *Atta* ants (Formicidae: Attini), soils and environmental properties in the Brazilian Neotropics: a preliminary assessment. *Revista Brasileira de Ciencia Do Solo*, 45. <https://doi.org/10.36783/18069657rbcs20210073>
- Schmidt, P., Dickow, K., Rocha, A. A., Marques, R., Scheuermann, L., Römbke, J., ... & Höfer, H. (2008). Soil macrofauna and decomposition rates in southern Brazilian Atlantic rainforests. *Ecotropica*, 14, 89–100.
- Seeger, J., & Filser, J. (2008). Bottom-up down from the top: honeydew as a carbon source for soil organisms. *European Journal of Soil Biology*, 44(5–6), 483–490.
- Seifert, B. A., & Beobachten, B. (1996). Naturbuch Verlag. *Augsburg, Germany*.
- Skujiņš, J. (1981). Nitrogen cycling in arid ecosystems. *Ecological Bulletins*, 477–491.
- Soper, F. M., Sullivan, B. W., Osborne, B. B., Shaw, A. N., Philippot, L., & Cleveland, C. C. (2019). Leaf-cutter ants engineer large nitrous oxide hot spots in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1894). <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2504>
- Sosa, B., & Brazeiro, A. (2012). Local and landscape-scale effects of an ant nest construction in an open dry forest of Uruguay. *Ecological Entomology*, 37(3), 252–255. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2012.01352.x>

- Sousa-Souto, L., Guerra, M. B. B., Ambrogi, B. G., & Pereira-Filho, E. R. (2012). Nest refuse of leaf-cutting ants mineralize faster than leaf fragments: Results from a field experiment in Northeast Brazil. *Applied Soil Ecology*, *61*, 131–136. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.05.005>
- Sousa-Souto, L., Santos, D. C. de J., Ambrogi, B. G., Santos, M. J. C. dos, Guerra, M. B. B., & Pereira-Filho, E. R. (2012). Increased CO₂ emission and organic matter decomposition by leaf-cutting ant nests in a coastal environment. *Soil Biology and Biochemistry*, *44*(1), 21–25. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.09.008>
- *Sousa-Souto, L., Schoereder, J. H., Schaefer, C. E. G. R., & Silva, W. L. (2008). Ant nests and soil nutrient availability: The negative impact of fire. *Journal of Tropical Ecology*, *24*(6), 639–646. <https://doi.org/10.1017/S0266467408005464>
- Stadler, B., Michalzik, B., & Müller, T. (1998). Linking aphid ecology with nutrient fluxes in a coniferous forest. *Ecology*, *79*(5), 1514–1525.
- Stahel, G., & Geijskes, D. C. (1941). *Weitere Untersuchungen über Nestbau und Gartenpilz von Atta cephalotes L. und Atta sexdens L. Hym. Formicidae*. Verlag nicht ermittelbar.
- Sternberg, L. D. S. L., Pinzon, M. C., Moreira, M. Z., Moutinho, P., Rojas, E. I., & Herre, E. A. (2007). Plants use macronutrients accumulated in leaf-cutting ant nests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*(1608), 315–321. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3746>
- Stockan, J. A., & Robinson, E. J. H. (2016). *Wood ant ecology and conservation*.
- *Swanson, A. C., Schwendenmann, L., Allen, M. F., Aronson, E. L., Artavia-León, A., Dierick, D., ... & Zelikova, T. J. (2019). Welcome to the Atta world: A framework for understanding the effects of leaf-cutter ants on ecosystem functions. *Functional ecology*, *33*(8), 1386–1399. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13319>
- *Tůma, J., Eggleton, P., & Fayle, T. M. (2020). Ant-termite interactions: an important but under-explored ecological linkage. *Biological Reviews*, *95*(3), 555–572.
- Tůma, J., Fleiss, S., Eggleton, P., Frouz, J., Klimes, P., Lewis, O. T., Yusah, K. M., & Fayle, T. M. (2019). Logging of rainforest and conversion to oil palm reduces bioturbator diversity but not levels of bioturbation. *Applied Soil Ecology*, *144*, 123–133. <https://doi.org/10.1111/brv.12577>
- Van de Vijver, C. A. D. M., Poot, P., & Prins, H. H. (1999). Causes of increased nutrient concentrations in post-fire regrowth in an East African savanna. *Plant and Soil*, *214*, 173–185.
- Van Gils, H., & Vanderwoude, C. (2012). Leafcutter ant (*Atta sexdens*)(Hymenoptera: formicidae) nest distribution responds to canopy removal and changes in micro-climate in the southern colombian amazon. *Florida Entomologist*, *95*(4), 914–921.
- Véle, A., Frouz, J., Holuša, J., & Kalčík, J. (2010). Chemical properties of forest soils as affected by nests of *Myrmica ruginodis* (Formicidae). *Biologia*, *65*(1), 122–127. <https://doi.org/10.2478/s11756-009-0222-4>
- Verchot, L. V., Moutinho, P. R., & Davidson, E. A. (2003). Leaf-cutting ant (*Atta Sexdens*) and nutrient cycling: Deep soil inorganic nitrogen stocks, mineralization, and nitrification in Eastern Amazonia. *Soil Biology and Biochemistry*, *35*(9), 1219–1222. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00183-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00183-4)
- Vitousek, P. M., Matson, P. A., & Van Cleve, K. (1989). Nitrogen availability and nitrification during succession: primary, secondary, and old-field seres. *Plant and Soil*, *115*, 229–239.

- Wagner, D., Brown, M. J. F., & Gordon, D. M. (1997). Harvester ant nests, soil biota and soil chemistry. *Oecologia*, *112*, 232–236.
- Wagner, D., & Jones, J. B. (2004). The contribution of harvester ant nests, *Pogonomyrmex rugosus* (Hymenoptera, Formicidae), to soil nutrient stocks and microbial biomass in the Mojave Desert. *Environmental Entomology*, *33*(3), 599–607. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.3.599>
- Wagner, D., Jones, J. B., & Gordon, D. M. (2004). Development of harvester ant colonies alters soil chemistry. *Soil Biology and Biochemistry*, *36*(5), 797–804. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.01.009>
- Walker, L. R., & Chapin, F. S. (1987). Interactions among processes controlling successional change. *Oikos*, 131-135.
- Wang, S., Li, J., Zhang, Z., Cao, R., Chen, M., & Li, S. (2018). The contributions of underground-nesting ants to CO₂ emission from tropical forest soils vary with species. *Science of the Total Environment*, *630*, 1095–1102. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.10.006>
- Wang, S., Li, J., Zhang, Z., Chen, M., Li, S., & Cao, R. (2019). Feeding-strategy effect of Pheidole ants on microbial carbon and physicochemical properties in tropical forest soils. *Applied Soil Ecology*, *133*, 177–185.
- Wang, S., Wang, H., Li, J., & Zhang, Z. (2017). Ants can exert a diverse effect on soil carbon and nitrogen pools in a Xishuangbanna tropical forest. *Soil Biology and Biochemistry*, *113*, 45–52. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.05.027>
- Wardle, D. A., Hyodo, F., Bardgett, R. D., Yeates, G. W., Nilsson, M.-C., & Nilsson, M.-C. (2011). Long-term aboveground and belowground consequences of red wood ant exclusion in boreal forest. *Ecology*, *92*(3), 645–656.
- Weber, N. A. (1935). The Biology of the Thatching Ant, *Formica rufa obscuripes* Forel, in North Dakota. *Ecological Monographs*, *5*(2), 165–206. <https://doi.org/10.2307/1948521>
- Weil, R., & Brady, N. (2017). *The Nature and Properties of Soils* (15th edition). Pearson Education Limited
- West, N. E. (1981). Nutrient cycling in desert ecosystems. In D. W. Goodall & R. A. Perry (Eds.), *Arid-land ecosystems: structure, functioning and management* (Vol. 2, pp. 301–324). Cambridge University Press.
- Whitford, W. G. (1988). Effects of harvester ant (*Pogonomyrmex rugosus*) nests on soils and a spring annual, *Erodium texanum*. *The Southwestern Naturalist*, *33*(4), 482-485.
- Whitford, W. G., Barness, G., & Steinberger, Y. (2008). Effects of three species of Chihuahuan Desert ants on annual plants and soil properties. *Journal of Arid Environments*, *72*(4), 392–400. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.07.012>
- Whitford, W. G., & 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.
- Whitford, W. G., & Duval, B. D. (2019). *Ecology of desert systems*. Academic Press.
- Whitford, W. G., & Eldridge, D. J. (2013). Effects of Ants and Termites on Soil and Geomorphological Processes. In *Treatise on Geomorphology: Volume 1-14* (Vols. 1–14, pp. 281–292). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374739-6.00335-3>

Whittaker, J. B. (1991). Effects of ants on temperate woodland trees. In *Ant-Plant Interactions*, (pp. 67–79). Oxford University Press.

Wills, B. D., & Landis, D. A. (2018). The role of ants in north temperate grasslands: a review. *Oecologia*, *186*(2), 323–338. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-4007-0>

Wirth, R., Herz, H., Ryel, R. J., Beyschlag, W., & Hölldobler, B. (2002). *Herbivory of leaf-cutting ants: a case study on Atta colombica in the tropical rainforest of Panama* (Vol. 164). Springer Science & Business Media.

Yanoviak, S. P., & Kaspari, M. (2000). Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos*, *89*(2), 259–266.

York, A. (1999). Long-term effects of frequent low-intensity burning on the abundance of litter-dwelling invertebrates in coastal blackbutt forests of southeastern Australia. *Journal of Insect Conservation*, *3*(3), 191–199.

*Zuo, Q., Wang, S., Wang, P., Cao, Q., Zhao, S., & Yang, B. (2021). Ant-mediated effects on soil nitrogen mineralization vary with species in a tropical forest. *Catena*, *203*.
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2021.105352>