

**Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta  
Ústav pro životní prostředí**

**Charles University in Prague, Faculty of Science  
Institute for Environmental Studies**

Doktorský studijní program: Environmentální vědy  
Ph.D. study program: Environmental studies

Autoreferát disertační práce  
Summary of the Ph.D. Thesis



**Lesní mravenci rodu *Formica* jako významní ekosystémoví inženýři**

**Wood ants of genus *Formica* as important ecosystem engineers**

**Mgr. Veronika Jílková**

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

Praha, 13.5. 2015

## **Abstrakt**

Tato práce se skládá z jedné kapitoly přijaté k publikaci v knize a čtyř článků publikovaných v mezinárodních časopisech s impakt faktorem. Všechny části se zabývají rolí lesních mravenců v toku energie a živin v lesních ekosystémech. Hnízda lesních mravenců jsou známa jako významná centra produkce oxidu uhličitého (CO<sub>2</sub>) a předpokládá se, že také ovlivňují tok metanu (CH<sub>4</sub>). V hnízdech mravenců jsou udržovány stabilní vysoké teploty dokonce i v chladných oblastech. Tato práce je zaměřena na kvantifikaci toků CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> v hnízdech lesních mravenců, příspěvek mravenců a mikroorganismů k produkci CO<sub>2</sub>, vlastnosti materiálu hnízd ovlivňujících produkci CO<sub>2</sub> a na roli mravenců a mikroorganismů v udržování teploty hnízda.

Výzkum byl prováděn v temperátních a boreálních lesích obývaných lesními mravenci (*Formica* s. str.). Toky plynů byly měřeny jednak pomocí infračerveného analyzátoru plynů nebo pomocí statických komor. Mravenci a materiál hnízd byli také inkubováni v laboratoři. Zároveň byly stanoveny vlastnosti materiálu hnízda potenciálně ovlivňující tok CO<sub>2</sub>, jako vlhkost, obsah živin nebo teplota.

Podle výsledků byla oxidace CH<sub>4</sub> v hnízdech nižší než v okolní lesní půdě, což naznačuje, že některé vlastnosti hnízd zabraňují oxidaci CH<sub>4</sub> nebo naopak podporují produkci CH<sub>4</sub>. Hnízda lesních mravenců jsou významnými centry produkce CO<sub>2</sub> pocházejícího hlavně z metabolismu mravenců, ale také mikroorganismů. Nejvýznamnějšími vlastnostmi pozitivně ovlivňujícími produkci CO<sub>2</sub> jsou vlhkost, obsah živin a teplota. Teplota hnízda je udržována metabolismem mravenců a mikroorganismů; hnízda z chladnějších oblastí produkují více metabolického tepla, aby udržela podobnou teplotu jako hnízda z teplejších oblastí.

Tato práce významně přispívá k lepšímu pochopení role lesních mravenců v toku živin a energie. Početnost hnízd lesních mravenců dosahuje v některých lesních porostech vysokých hodnot, a proto mohou lesní mravenci značně zvyšovat různorodost lesního ekosystému.

## **Abstract**

This thesis consists of one chapter accepted for publication in a book and four papers published in international journals with impact factors. All of the contributions deal with the role of wood ants in energy and nutrient fluxes in forest ecosystems. Wood ant nests are known as hot spots of carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) production and are also thought to affect methane (CH<sub>4</sub>) flux. Stable high temperatures are maintained in ant nests even in cold environments. This study is focused on quantification of CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> flux in wood ant nests, contribution of ants and microbes to CO<sub>2</sub> production, properties of nest material that affect CO<sub>2</sub> production and the role of ants and microbes in the maintenance of nest temperature.

The research was conducted in temperate and boreal forests inhabited by wood ants (*Formica* s. str.). Gas fluxes were measured either by an infrared gas analyser or a static chamber technique. Ants and nest materials were also incubated in a laboratory. Material properties potentially influencing CO<sub>2</sub> flux, such as moisture, nutrient content or temperature were determined.

According to the results, CH<sub>4</sub> oxidation was lower in wood ant nests than in the surrounding forest soil suggesting that some characteristics of ant nests hinder CH<sub>4</sub> oxidation or promote CH<sub>4</sub> production. Wood ant nests clearly are hot spots of CO<sub>2</sub> production in temperate forests originating mainly from ant and also from microbial metabolism. Most important properties positively affecting CO<sub>2</sub> production were found to be moisture, nutrient content and temperature. Nest temperature is maintained by ant and microbial metabolism; nests from colder environments produce more metabolic heat to maintain similar temperature as nests from warmer environments.

This thesis contributed a great deal to the better understanding of the role of wood ants in nutrient and energy fluxes. Abundance of wood ant nests in some forests can be very high and therefore ant nests may largely increase heterogeneity in forest ecosystems.

## 1. Úvod

Ekosystémoví inženýři jsou organismy, které přímo či nepřímo mění dostupnost zdrojů pro další druhy, a to tak, že způsobují změny fyzického stavu živých nebo neživých materiálů. Takto modifikují, udržují nebo vytvářejí habitaty (Jones a kol. 1994). Podle této definice jsou lesní mravenci považováni za inženýry lesních ekosystémů (Dlusskij 1967; Frouz a Jílková 2008). Stavbou a rekonstrukcí hnízda a sháněním potravy ovlivňují mravenci tok energie, transport živin, strukturu potravní sítě i půdní vlastnosti. Mravenci ovlivňují nejen vlastnosti svých hnízd, ale také vlastnosti jejich širšího okolí.

### 1.1 Ekologie lesních mravců

Lesní mravenci (*Formica* s. str., Hymenoptera, Formicidae) zahrnují dominantní druhy mravců v temperátních a boreálních lesních ekosystémech (Dlusskij 1967). Lesní mravenci jsou rozšířeni od temperátní zóny Evropy a Asie až k severním palearktickým oblastem, dokonce až za severní polární kruh (Czechowski a kol. 2002; Seifert 1996). Hustota hnízd v některých lesích může dosáhnout až 12 hnízd na hektar (Domisch a kol. 2006; Risch a kol. 2005) a délka potravních cest může dosahovat až 100 m (Stradling 1978), proto mohou mít lesní mravenci silný vliv na rozsáhlé oblasti lesních ekosystémů a mohou tak zvyšovat jejich různorodost.

Lesní mravenci jakožto omnivoři shánějí kořist v podobě hmyzu, ale také medovici od mšic (Horstmann 1974; Stradling 1978). Do průměrného hnízda je ročně přineseno přibližně 13-16 kg suché váhy medovice (Frouz a kol. 1997; Jílková a kol. 2012). Mravenci využijí asi 90% medovice přinesené do hnízda, zbytek je k dispozici půdním organismům (Frouz a kol. 1997). Podle Frouze a kol. (1997) je do průměrného hnízda ročně přineseno asi 25 kg suché hmoty kořisti.

Lesní mravenci staví obrovská hnízda, která mohou být obývána až několik desetiletí (Hölldobler a Wilson 1990; Seifert 1996). Průměrná hnízda mívají objem 0.3 až 1 m<sup>3</sup> (Dlusskij 1967; Frouz a Jílková 2008). Hnízdo se sestává z podzemních chodeb, zemního valu a kupky kónického tvaru (Dlusskij 1967; Frouz a kol. 2005). Kupka je tvořena organickým materiálem jako jehličím, větvičkami, smůlou a dalším rostlinným materiálem sesbíraným v okolí hnízda, to vše je stmeleno slinnými výměšky mravců (Kristiansen a Amelung 2001; Pokarzhevskij 1981). Roční přísun rostlinného opadu představuje v průměrném hnízdě zhruba 50 kg rostlinného materiálu (Jílková a kol. 2012). Stavba hnízda společně s potravními aktivitami tedy vede k ochuzování okolí hnízda o organický materiál a živiny a na druhou stranu vede k jejich hromadění v hnízdě.

### 1.2 Mikroklimatické podmínky v hnízdě

Lesní mravenci mohou aktivně regulovat mikroklimatické podmínky ve svých hnízdech. Tyto podmínky vyhovují optimu mravců a jsou nezávislé na klimatických podmínkách na gradientu zeměpisné šířky (Frouz a Finer 2007) nebo nadmořské výšky (Kadochová a Frouz 2014).

Mravenci udržují ve svých hnízdech průměrnou denní teplotu vyšší než 20 °C od dubna do září. Toto období odpovídá době aktivity mravenců, která je spojena s reprodukcí kolonie (Frouz a Finer 2007; Rosengren a kol. 1987). Nejteplejší místo v hnízdě se nachází v hloubce 50 cm od vrcholu, kde se vyvíjejí mladí jedinci (Coenen-Staß a kol. 1980; Frouz 2000). Po zimě, kdy je teplota hnízda udržována okolo 0 °C, dochází během časného jara k masivnímu nárůstu teploty a teplota je posléze během léta udržována zhruba na 25 °C, nezávisle na teplotě okolí. V září, kdy už se v hnízdě nevyvíjí žádní mladí jedinci, teplota hnízda opět klesá. Podobné změny teploty byly pozorovány podél gradientu zeměpisné šířky (Frouz a Finer 2007) a nadmořské výšky (Kadochová a Frouz 2014), což naznačuje, že hnízda v chladnějších podmínkách musí produkovat více tepla, aby udržela podobnou teplotu jako hnízda v teplejších podmínkách. Protože vyhřívání středu hnízda závisí především na vnitřních zdrojích tepla (Kadochová a Frouz 2014) v podobě metabolismu mravenců (Rosengren a kol. 1987) a mikroorganismů (Coenen-Staß a kol. 1980), mravenci a mikroorganismy v hnízdech v chladnějších podmínkách by měli mít zvýšenou úroveň metabolismu nebo by měli být přítomni ve vyšších počtech, aby udrželi podobně vysokou teplotu jako hnízda v teplejších podmínkách.

Mnoho autorů uvádí nižší vlhkost materiálu hnízd ve srovnání s materiálem opadu v okolí hnízda (např. Laakso a Setälä 1997). Existuje několik mechanismů, které snižují vlhkost materiálu hnízda, například povrchová vrstva, která zabraňuje protékání dešťové vody (Seifert 1996) nebo porézní podzemní část hnízda, která zlepšuje provzdušnění a vypařování vody (Lafleur a kol. 2002). Nejvyšší vlhkost je v obydlených hnízdech udržována ve středu hnízda, kde se vyvíjí mladí jedinci (Coenen-Staß a kol. 1980). Obsah vody odpovídá objemu hnízda a stupni zastínění (Frouz 1996, 2000), hnízda tak mohou být rozdělena do dvou skupin podle vlhkosti materiálu. Suchá hnízda mají menší než 20% vlhkost a vlhká hnízda větší jak 35% vlhkost.

### **1.3 Vlivy lesních mravenců na koloběh živin**

Vlivy lesních mravenců mohou být rozděleny na vlivy v hnízdě a v jeho širším okolí. Vlivy v hnízdě jsou spojeny s potravními aktivitami, stavbou hnízda a následnou dekompozicí organické hmoty. Lesní mravenci přinášejí do hnízda velká množství medovice a hmyzu, aby nakrmili kolonii (Frouz a kol. 1997; Jílková a kol. 2012). Přísun rostlinného materiálu také představuje významná množství organické hmoty (Jílková a kol. 2012). Zbytek medovice a kořisti nezkonsumované mravenci a rostlinný materiál posléze podléhají dekompozici, během které je uvolňován oxid uhličitý (CO<sub>2</sub>) a minerální živiny. Tento proces je v hnízdech lesních mravenců podporován díky tomu, že se zde nacházejí vyšší počty mikroorganismů (Laakso a Setälä 1998) a příhodné mikroklima (Coenen-Staß a kol. 1980). Přestože CO<sub>2</sub> produkovaný mravenci a mikroorganismy z hnízda uniká, minerální živiny převážně zůstávají začleněny v hnízdním materiálu, a díky tomu hnízda představují centra s vysokým obsahem živin v jinak na živiny chudém lesním ekosystému.

Vlivy v širším okolí hnízda jsou spojeny s odsunem rostlinného materiálu a potravy z okolí hnízda, díky čemuž je okolí ochuzováno o organickou hmotu a živiny. Tím, že mravenci sbírají

rostlinný materiál dochází ke změnám chemických vlastností půdy do vzdálenosti zhruba 8 metrů okolo průměrného hnízda (Jílková a kol. 2011). Lesní mravenci získávají medovici od mšic a na oplátku je chrání před predátory a parazity. Přestože úbytek živin v podobě medovice snižuje růst stromů (Frouz a kol. 2008; Rosengren a Sundström 1991; Whittaker 1991), stromy si mohou živiny vynahradiť tím, že získají přístup k živinám nahromaděným v hnízdech mravenců.

#### **1.4 Tok skleníkových plynů v hnízdech lesních mravenců**

Dva nejdůležitější skleníkové plyny jsou CO<sub>2</sub> a metan (CH<sub>4</sub>) (Smith a kol. 2003). Jedním z hlavních zdrojů CO<sub>2</sub> je aerobní respirace živých organismů (Begon a kol. 2005). Metan je produkován hlavně prostřednictvím mikrobiálních procesů a z atmosféry je odstraňován díky činnosti půdních bakterií oxidujících CH<sub>4</sub> (Conrad 2009). Půdy temperátních lesů jsou významnými centry oxidace CH<sub>4</sub> a produkce CO<sub>2</sub> (Smith a kol. 2003), a protože jsou lesní mravenci v temperátních lesích poměrně početní, je důležité pochopit jejich roli v koloběhu těchto skleníkových plynů.

Hnízda lesních mravenců jsou považována za centra produkce CO<sub>2</sub> v boreálních a subalpínských lesních ekosystémech (Domisch a kol. 2006; Ohashi a kol. 2005; Risch a kol. 2005). To samé se ale předpokládá i pro temperátní lesy, které jsou teplejší. Dva nejvýznamnější zdroje CO<sub>2</sub> představují mravenci a mikroorganismy (Lenoir a kol. 2001; Risch a kol. 2005), ale jejich relativní příspěvky k celkové produkci CO<sub>2</sub> v hnízdech nebyly dosud stanoveny. Dá se očekávat, že respirace mravenců bude hlavním zdrojem CO<sub>2</sub> kvůli vysokým počtům a aktivitě mravenců obývajících hnízdo (Seifert 1996). Produkce CO<sub>2</sub> mravenci (Holm-Jensen a kol. 1980) a mikroorganismy (Pajari 1995; Rayment a Jarvis 2000) obvykle vzrůstá s rostoucí teplotou. Protože je v hnízdech udržována stálá vysoká teplota od dubna do září (Frouz a Finer 2007), respirace mravenců a mikroorganismů by měla být zvýšena, a to především v létě, kdy teplota hnízda dosahuje maxima. Početnost mikroorganismů je vyšší v hnízdech mravenců než v okolní lesní půdě (Laakso a Setälä 1998), navíc respirace mikrobiálního společenstva by mohla být ovlivněna i vlastnostmi materiálu hnízda, jako například vlhkostí, teplotou, obsahem uhlíku (C) nebo poměrem C a dusíku (N) (Edwards a kol. 1970; Paul a Clark 1996; Steubing 1970).

Žádná data o toku CH<sub>4</sub> v hnízdech lesních mravenců nejsou bohužel k dispozici, ale protože půdy temperátních lesů jsou významnými centry oxidace CH<sub>4</sub> (Smith a kol. 2003), hnízda lesních mravenců by mohla v toku CH<sub>4</sub> hrát také roli. Oxidace CH<sub>4</sub> mikroorganismy obvykle vzrůstá s rostoucí teplotou (Borken a Beese 2006), a proto by mohla hnízda podporovat oxidaci po celý rok. Maximální rychlost oxidace CH<sub>4</sub> byla zaznamenána při vlhkostech mezi 12 a 30% (Borken a kol. 2006; Saari a kol. 1998), obvyklá vlhkost hnízd mravenců okolo 20% tedy představuje příhodné podmínky. Na druhou stranu, vysoké přídavky NH<sub>4</sub><sup>+</sup> a NO<sub>3</sub><sup>-</sup> iontů obvykle inhibují oxidaci CH<sub>4</sub> (Xu a Inubushi 2004). Taková situace by mohla nastat v hnízdech mravenců, protože se zde nachází vysoké koncentrace NH<sub>4</sub><sup>+</sup> (Lenoir a kol. 2001). Lesní hnízda jsou navíc tvořena organickým materiálem, který obsahuje vysoká množství monoterpenů (Maurer a kol. 2008), a ta by mohla potenciálně také

inhibovat oxidaci CH<sub>4</sub> (Amaral a Knowles 1998). Další možností je, že CH<sub>4</sub> může být produkován v anaerobních podmínkách, které se mohou vyskytovat v okolí rozkládající se organické hmoty v hnízdech (Flessa a Beese 1995).

## 2. Cíle práce

- 1) kvantifikovat toky CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> v hnízdech lesních mravenců v temperátním lese
- 2) kvantifikovat zdroje CO<sub>2</sub> v hnízdech lesních mravenců
- 3) stanovit mechanismus udržování teploty hnízd
- 4) určit vlastnosti hnízd, které ovlivňují respiraci mikroorganismů

## 3. Hypotézy

- 1) **Oxidace CH<sub>4</sub> a produkce CO<sub>2</sub> bude vyšší v hnízdech mravenců než v okolní lesní půdě temperátního lesa a toky obou plynů budou nejvyšší v hnízdech v létě.** Příhodné podmínky v hnízdech, jako nízká vlhkost a stálá vysoká teplota, by měly podporovat oxidaci CH<sub>4</sub>. Mravenci a mikroorganismy jsou v hnízdech početní, což by mělo zapříčinit produkci podstatného množství CO<sub>2</sub>. Toky plynů jsou pozitivně ovlivněné teplotou, a proto by toky plynů v hnízdech měly být nejvyšší v létě.
- 2) **Většina celkové produkce CO<sub>2</sub> hnízdy lesních mravenců bude odpovídat respiraci mravenců spíše než respiraci materiálu hnízda.** Přestože materiál hnízda představuje podstatnou část hnízda a jeho respirace, za většinu CO<sub>2</sub> vyprodukovaného v hnízdech budou zodpovědní mravenci, díky jejich početnosti a aktivitě.
- 3) **Respirace hnízd, mravenců a mikroorganismů z vyšší nadmořské výšky bude vyšší než těch z nižší nadmořské výšky, a to především na jaře, kdy je nejvyšší potřeba produkce metabolického tepla.** Mravenci a mikroorganismy jsou zodpovědní za ohřívání hnízd, a proto by mravenci a materiál hnízda z vyšší nadmořské výšky s chladnějším klimatem měli produkovat více metabolického tepla, a tedy CO<sub>2</sub>, aby udrželi podobnou teplotu jako hnízda z nižší nadmořské výšky s teplejším klimatem. Hnízda z chladnějšího prostředí by měla mít vyšší energetické požadavky a tudíž by se měli mravenci živit spíše hmyzem s vyšším obsahem N.
- 4) **Produkce CO<sub>2</sub> a rychlost dekompozice mikroorganismy bude ovlivněna vlastnostmi materiálu hnízda.** Zvýšená vlhkost a obsahy živin, především dostupného C, by měly mít pozitivní vliv na respiraci materiálu hnízda. Mravenci by také měli být schopni ovlivňovat respiraci materiálu hnízda skrze přísun dostupného C v podobě medovice.

## 4. Materiál a metodika

Výzkum byl prováděn v temperátních a boreálních lesích obývaných lesními mravenci (*Formica* s. str.).

**Rukopis 2:** Toky CH<sub>4</sub> a CO<sub>2</sub> byly měřeny v hnízdech lesních mravenců a v okolní lesní půdě v intervalu 1 až 2 měsíců od července do května pomocí statických komor. Vzorky plynů byly odebrány injekčními stříkačkami a koncentrace plynů byla stanovena na plynovém chromatografu.

**Rukopis 3:** Produkce CO<sub>2</sub> mravenci a mikroorganismy byla měřena infračerveným analyzátozem plynů ve dvou typech nádob naplněných materiálem hnízda, které byly buď přístupné nebo nepřístupné pro mravence. Nádoby byly umístěny do vlhkých a suchých hnízd. Rychlost dekompozice ve vlhkých a suchých hnízdech byla stanovena pomocí opadových sáčků, které byly naplněny opadem z okolí hnízda a exponovány v hnízdech. Vliv dostupného C dodaného mravenci na respiraci mikroorganismů byl testován během laboratorní inkubace, kdy byli mravenci a materiál hnízda buď odděleně nebo dohromady inkubováni ve sklenicích s roztokem medu a byla stanovena produkce CO<sub>2</sub>.

**Rukopis 4:** Respirace hnízd ze 700 a 1000 m n.m. byla měřena *in situ* infračerveným analyzátozem plynů několikrát během doby aktivity mravenců. Teplota hnízd byla kontinuálně zaznamenávána digitálními teploměry. Mravenci a materiál z měřených hnízd byly vzorkovány po měřeních *in situ* a v laboratoři byla stanovena jejich respirace při 10 a 20 °C. V tělech mravenců byl také změřen obsah stabilního izotopu <sup>15</sup>N.

**Rukopis 5:** Rozdíly v respiraci materiálu z různých částí hnízd lesních mravenců (vrchní části, spodní části a okraje) byly zkoumány ve dvou lesních porostech (březovém a borovicovém). Vzorky materiálů byly inkubovány v laboratoři a byla stanovena jejich respirace a další vlastnosti (vlhkost, obsah C, poměr C:N).

## 5. Výsledky a diskuse

Výsledky této práce jsou shrnuty v pěti rukopisech, přesněji v jedné kapitole a čtyřech článcích. Kapitola byla přijata k publikaci v knize „Ecology of Wood Ants“. Články byly publikovány v mezinárodních časopisech s impakt faktorem.

**Rukopis 1:** Frouz J, Jílková V, Sorvari J (2015) Nutrient cycling and ecosystem function. Ecology of Wood Ants.

Kapitola přináší přehled o roli lesních mravenců v koloběhu živin v lesních ekosystémech a představuje tak úvod k následujícím čtyřem článkům.

**Rukopis 2:** Jílková V, Pícek T, Frouz J (2015) Seasonal changes in methane and carbon dioxide flux in wood ant (*Formica aquilonia*) nests and the surrounding forest soil. Pedobiologia 58: 7-12.

Rukopis 2 se zabývá **hypotézou 1**. Měření ukázala, že oxidace CH<sub>4</sub> převládala nad produkcí CH<sub>4</sub> jak v hnízdech mravenců, tak v okolní půdě, ovšem tok CH<sub>4</sub> dosahoval méně negativních hodnot v hnízdech než v lesní půdě a byl dokonce pozitivní několikrát během července a srpna. To naznačuje,



že některé vlastnosti hnízda, jako například vysoký obsah monoterpenů, anaerobní podmínky nebo vysoký obsah  $\text{NH}_4^+$  zabraňují oxidaci  $\text{CH}_4$  nebo podporují jeho produkci. Tok  $\text{CO}_2$  byl vyšší v hnízdech mravenců než v okolní půdě, jak bylo očekáváno. Produkce  $\text{CO}_2$  byla nejvyšší v hnízdech mravenců v červenci, kdy teplota v mraveništi dosahovala maxima.

**Rukopis 3:** Jílková V, Frouz J (2014) Contribution of ant and microbial respiration to  $\text{CO}_2$  emission from wood ant (*Formica polyctena*) nests. Eur. J. Soil Biol. 60: 44-48.

Rukopis 3 se zabývá **hypotézami 2 a 4**. Výsledky ukazují, že poměr příspěvků mravenců a materiálu hnízda byl zhruba 75:25%, jak bylo očekáváno. Ztráta hmoty opadu v opadových sáčcích byla signifikantně vyšší ve vlhkých než v suchých hnízdech, tudíž vlhkost měla jasně pozitivní vliv na mikrobiální aktivitu v hnízdech mravenců. Během laboratorního pokusu byla respirace mravenců a materiálu inkubovaných společně vyšší než součet respirace mravenců a materiálu inkubovaných odděleně. To naznačuje, že mravenci stimulovali mikrobiální aktivitu nejspíše tak, že zamíchali roztok medu do materiálu hnízda.

**Rukopis 4:** Jílková V, Cajthaml T, Frouz J (2015) Respiration in wood ant (*Formica aquilonia*) nests as affected by altitudinal and seasonal changes in temperature. Soil Biol. Biochem. 86: 50-57.

Rukopis 4 se zabývá **hypotézou 3**. Výsledky teplotního měření ukazují, že hnízda z 1000 m n.m. udržovala v létě podobné teploty jako hnízda ze 700 m n.m., ale v zimě byla chladnější, což naznačuje, že hnízda z vyšší nadmořské výšky měla kratší termoregulační období. Respirace hnízd *in situ* vzrostla na jaře a dosáhla maxima v létě, přičemž respirace hnízd ze 700 m n.m. byla nižší než těch z 1000 m n.m. Hnízdní teplota je tedy zřejmě udržována metabolismem mravenců a mikroorganismů, protože změny v hnízdní teplotě úzce sledovaly změny v respiraci hnízd. Jak respirace mravenců, tak mikroorganismů výrazně vzrostla na jaře, a to především v 1000 m n.m., což následně vedlo ke vzrůstu hnízdní teploty na jaře. Metabolická aktivita výrazně vzrostla u mravenců v březnu a u mikroorganismů v dubnu, kdy došlo také ke zvýšení obsahu živin díky přísunu rostlinného materiálu a potravy mravenci. Jak mravenci, tak mikroorganismy byli zodpovědní za jarní nárůst teploty, kdežto vysoké teploty v hnízdech během léta udržovali hlavně mravenci. Z obsahu  $^{15}\text{N}$  v tělech mravenců můžeme usoudit, že mravenci z 1000 m n.m. měli sníženou potravní nabídku a tudíž lovili spíše kořist s vyšším obsahem N oproti mravencům ze 700 m n.m. Zvýšený obsah N následně podpořil mikrobiální aktivitu v hnízdním materiálu z 1000 m n.m.

**Rukopis 5:** Jílková V, Domisch T, Hořická Z, Frouz J (2013) Respiration of wood ant nest material affected by material and forest stand characteristics. Biologia 68: 1193-1197.

Rukopis 5 se zabývá **hypotézou 4**. Nejvyšší respirace byla změřena ve vrchní části hnízd v březovém lese, ale v různých částech hnízd v borovém lese nebyly nalezeny žádné rozdíly v respiraci. Tyto

nesrovnalosti mohou být vysvětleny vyšší vlhkostí a nižším poměrem C:N v materiálu hnízd v březovém lese, což je příznivé pro mikrobiální aktivitu, a nižší vlhkostí a vyšším poměrem C:N v materiálu hnízd v borovém lese. Vlhkost, poměr C:N a obsah C mají zřejmě významný vliv na respiraci materiálu hnízd.

## **6. Závěry**

Lesní mravenci jsou velice důležitými ekosystémovými inženýry, ovlivňujícími toky energie a živin v lesních ekosystémech díky stavbě hnízda a potravním aktivitám. Následně jsou živiny odneseny z okolí hnízda a naopak nahromaděny v hnízdě. Přestože mají hnízda lesních mravenců příznivé podmínky pro oxidaci  $\text{CH}_4$ , jako nízkou vlhkost a stálou vysokou teplotu, vykazují nižší oxidaci  $\text{CH}_4$  než okolní lesní půda. Některé další vlastnosti materiálu hnízda zřejmě zabraňují oxidaci  $\text{CH}_4$  nebo naopak podporují produkci  $\text{CH}_4$ . Hnízda lesních mravenců jsou známa jako významná centra produkce  $\text{CO}_2$  v boreálních lesních ekosystémech. To samé bylo prokázáno i pro temperátní lesní ekosystémy.  $\text{CO}_2$  je produkován hlavně metabolismem mravenců (75%) a mikroorganismů (25%). Mikrobiální aktivitu ovlivňuje několik vlastností materiálu hnízd. Vlhkost pozitivně ovlivňuje mikrobiální dekompozici a tudíž respiraci ve středu hnízd a ve vlhkých hnízdech. Velice důležitými jsou také obsah a dostupnost C, který má priming efekt na mikrobiální aktivitu a způsobuje tedy zvýšenou produkci  $\text{CO}_2$ . Obsah C je také spojen s poměrem C:N, který ovlivňuje mikrobiální aktivitu skrze poměr živin důležitých pro metabolismus mikroorganismů. Teplota je dalším faktorem pozitivně ovlivňujícím respiraci jak mravenců, tak mikroorganismů. Ale mravenci mohou také aktivně zvyšovat teplotu v hnízdech. Mravenci i mikroorganismy způsobují nárůst teploty na jaře, kdežto hlavně mravenci udržují stálé vysoké teploty v hnízdě během léta. Tento mechanismus je zodpovědný za podobné teploty udržované v hnízdech v rozdílných nadmořských výškách s odlišnými teplotami okolí, protože mravenci a mikroorganismy z chladnějších prostředí vytváří více metabolického tepla a tedy dýchají více než ti z teplejších prostředí. Početnost hnízd lesních mravenců může být v některých lesích velice vysoká, a proto mohou lesní mravenci ovlivňovat rozsáhlá území lesních ekosystémů a zvyšovat tak jejich různorodost.

## **7. Hlavní přínosy práce**

Tato práce přispěla k všeobecnému povědomí o lesních mravencích jako ekosystémových inženýrů. Ukázalo se, že hnízda lesních mravenců nepředstavují významná centra oxidace  $\text{CH}_4$  v lesní půdě, která je jinak považována za důležitou z hlediska oxidace tohoto skleníkového plynu. U hnízd lesních mravenců však bylo prokázáno, že představují významná centra produkce  $\text{CO}_2$  v rámci temperátního lesního ekosystému a díky tomu zvyšují různorodost lesního ekosystému z hlediska produkce  $\text{CO}_2$  a toku živin. Hlavním zdrojem  $\text{CO}_2$  byla respirace mravenců, následována respirací mikroorganismů. Mravenci a mikroorganismy byli také zásadní v udržování teploty na gradientu nadmořské výšky, protože mravenci a mikroorganismy z vyšší nadmořské výšky produkovali více metabolického tepla a

tedy respirovali více než mravenci a mikroorganismy z nižší nadmořské výšky. Mravenci jsou zřejmě díky tomuto mechanismu schopni žít v prostředích s různými průměrnými teplotami vzduchu a proto jsou rozšířeni od relativně teplých temperátních oblastí Evropy a Asie až po chladné severní palearktické oblasti. Respirace mikroorganismů je podporována vlastnostmi materiálu hnízda, jako například vysokou vlhkostí a teplotou ve středu hnízda, nebo přísunem organické hmoty a snadno dostupného C sloužících jako substrát pro dekompoziční procesy. Mravenci tedy nepřímo zvyšují respiraci a produkci metabolického tepla mikroorganismy.

## 8. Použitá literatura

- Amaral JA, Knowles R (1998) Inhibition of methane consumption in forest soils by monoterpenes. *J. Chem. Ecol.* 24: 723–734.
- Begon M, Townsend CR, Harper LH (2005) *Ecology: From Individuals to Ecosystems*, fourth ed. Wiley-Blackwell.
- Bender MR, Wood CW (2003) Influence of red imported fire ants on greenhouse gas emission from a piedmont plateau pasture. *Commun. Soil Sci. Plant* 34: 1873–1889.
- Borken W, Beese F (2006) Methane and nitrous oxide fluxes of soils in pure and mixed stands of European beech and Norway spruce. *Eur. J. Soil Sci.* 57: 617–625.
- Borken W, Davidson EA, Savage K, Sundquist ET, Steudler P (2006) Effect of summer throughfall exclusion, summer drought, and winter snow cover on methane fluxes in a temperate forest soil. *Soil Biol. Biochem.* 38: 1388–1395.
- Castro MS, Steudler PA, Melillo JM (1995) Factors controlling atmospheric methane consumption by temperate forest soils. *Global Biogeochem. Cy.* 9: 1–10.
- 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: 238–244.
- Conrad R (2009) The global methane cycle: recent advances in understanding the microbial processes involved. *Environ. Microbiol. Rep.* 1: 285–292.
- Czechowski W, Radchenko A, Czechowska W (2002) *The Ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland*. Museum and Institute of Zoology PAS, Warszawa.
- Dlusskij GM (1967) Muravji rodu *Formica*. Nauka, Moskva.
- Domisch T, Finer L, Ohashi M, Risch AC, Sundström L, Niemelä P, Jurgensen MF (2006) Contribution of red wood ant mounds to forest floor CO<sub>2</sub> efflux in boreal coniferous forests. *Soil Biol. Biochem.* 38: 2425–2433.
- Domisch T, Finer L, Neuvonen S, Niemelä P, Risch AC, Kilpeläinen J, Ohashi M, Jurgensen MF (2009) Foraging activity and dietary spectrum of wood ants (*Formica rufa* group) and their role in nutrient fluxes in boreal forests. *Ecol. Entomol.* 34: 369–377.
- Dong Y, Scharffe D, Lobert JM, Crutzen PJ, Sanhueza E (1998) Fluxes of CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> and N<sub>2</sub>O from a temperate forest soil: the effects of leaves and humus layers. *Tellus* 50B: 243–252.
- Edwards CA, Reichle DE, Crossley DA (1970) The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. In: Reichle DE (ed.), *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. Series title: *Ecological Studies 1*, Springer Verlag, Berlin, pp. 147–172.
- Flessa H, Beese F (1995) Effects of sugar beet residues on soil redox potential and nitrous oxide emission. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 59: 1044–1051.
- Forster P, Ramaswamy V, Artaxo P, Berntsen T, Betts R, Fahey DW, Nganga J, Prinn R, Raga G, Schulz M, Van Dorland R (2007) Changes in Atmospheric Constituents and in Radiative Forcing. IPCC.
- Frouz J (1996) The role of nest moisture in thermoregulation of ant (*Formica polyctena*, Hymenoptera, Formicidae) nests. *Biologia* 51: 541–547.
- Frouz J (2000) The effect of nest moisture on daily temperature regime in the nests of *Formica polyctena* wood ants. *Insect. Soc.* 47: 229–235.

- Frouz J, Finer L (2007) Diurnal and seasonal fluctuations in wood ant (*Formica polyctena*) nest temperature in two geographically distant populations among a south-north gradient. *Insect. Soc.* 54: 251-259.
- Frouz J, Jílková V (2008) The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 1: 191-199.
- 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: 437-447.
- Frouz J, Kalčík J, Cudlín P (2005) Accumulation of phosphorus in nests of red wood ants *Formica s. str.* *Ann. Zool. Fenn.* 42: 269-275.
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The Ants*. Springer Verlag, Berlin.
- Holm-Jensen I, Jensen TF, Nielsen MG (1980) The influence of temperature upon the rate of CO<sub>2</sub> production in enflurane anesthetized worker of ants of *Formica rufa* L. *Insect. Soc.* 27: 180-185.
- Horstmann K (1974) Untersuchungen über den Nahrungswerb der Waldameisen (*Formica polyctena* Foerster) im Eichenwald. III. Jahresbilanz. *Oecologia* 15: 187-204.
- Jang I, Lee S, Zoh K-D, Kang H (2011) Methane concentrations and methanotrophic community structure influence the response of soil methane oxidation to nitrogen content in a temperate forest. *Soil Biol. Biochem.* 43: 620-627.
- Jílková V, Šebek M, Frouz J (2012) Mechanisms of pH change in wood ant (*Formica polyctena*) nests. *Pedobiologia* 55: 247-251.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Joergensen RG, Scheu S (1999) Response of soil microorganisms to the addition of carbon, nitrogen and phosphorus in a forest Rendzina, *Soil Biol. Biochem.* 31: 859-866.
- Kadochová Š, Frouz J (2014) Red wood ants *Formica polyctena* switch off active thermoregulation of the nest in autumn. *Insect. Soc.* 61: 297-306.
- Kristiansen SM, Amelung W (2001) Abandoned anthills of *Formica polyctena* and soil heterogeneity in a temperate deciduous forest: morphology and organic matter composition. *Eur. J. Soil Sci.* 52: 355-363.
- Laakso J, Setälä H (1997) Nest mounds of red wood ants (*Formica aquilonia*): hot spots for litter-dwelling earthworms. *Oecologia* 111: 565-569.
- Laakso J, Setälä H (1998) Composition and trophic structure of detrital food web in ant nest mounds of *Formica aquilonia* and in the surrounding forest soil. *Oikos* 81: 266-278.
- Lafleur B, Bradley RL, Francoeur A (2002) Soil modification created by ants along a post-fire chronosequence in lichen-spruce woodland. *Écoscience* 9: 63-73.
- Lenoir L, Persson T, Bengtsson J (2001) Wood ant nests as potential hot spots for carbon and nitrogen mineralisation. *Biol. Fertil. Soils* 34: 235-240.
- Martin AJ (1980) Vernal thermoregulation in mound nests of *Formica aquilonia* Yarrow, the active heating of brood chambers. *Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised. Biologia* 29: 188-197.
- Maurer D, Kolb S, Haumaier L, Borken W (2008) Inhibition of atmospheric methane oxidation by monoterpenes in Norway spruce and European beech soils. *Soil Biol. Biochem.* 40: 3014-3020.
- Ohashi M, Finer L, Domisch T, Risch AC, Jürgensen MF, Niemela P (2007) Seasonal and diurnal CO<sub>2</sub> efflux from red wood ant (*Formica aquilonia*) mounds in boreal coniferous forests. *Soil Biol. Biochem.* 39: 1504-1511.
- Pajari B (1995) Soil respiration in a poor upland site of Scots pine stand subjected to elevated temperatures and atmospheric carbon concentration. *Plant Soil* 168-169: 563-570.
- Paul EA, Clark FE (1996) *Soil Microbiology and Biochemistry*. 2nd Ed. Academic Press, San Diego, 340 pp.
- Peakin GJ, Josens G (1978) Respiration and energy flow. In: Brian MV (Ed.), *Production Ecology of Ants and Termites*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 111-163.
- Pokarzhevskij AD (1981) The distribution and accumulation of nutrients in nests of ant *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Pedobiologia* 21: 117-124.
- Rayment MB, Jarvis PG (2000) Temporal and spatial variation of soil CO<sub>2</sub> efflux in a Canadian boreal forest. *Soil Biol. Biochem.* 32: 35-45.
- Risch AC, Jürgensen MF, Page-Dumroese DS, Schütz M (2005) The contribution of red wood ants to soil C and N pools and CO<sub>2</sub> emissions in subalpine forests. *Ecology* 86: 419-430.

- 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. *Ann. Zool. Fenn.* 24: 147-155.
- Saari A, Heiskanen J, Martikainen PJ (1998) Effect of the organic horizon on methane oxidation and uptake in soil of a boreal Scots pine forest. *FEMS Microbiol. Ecol.* 26: 245–255.
- Savage K, Moore TR, Crill PM (1997) Methane and carbon dioxide exchanges between the atmosphere and northern boreal forest soils. *J. Geophys. Res.* 102: 29279–29288.
- Seeger J, Filser J (2008) Bottom-up down from the top: honeydew as a carbon source for soil organisms. *Eur. J. Soil Biol.* 44: 483-490.
- Seifert B (1996) Ameisen: Beobachten, Bestimmen. Naturbuch Verlag, Augsburg.
- Smith KA, Ball T, Conen F, Dobbie KE, Massheder J, Rey A (2003) Exchange of greenhouse gases between soil and atmosphere: interactions of soil physical factors and biological processes. *Eur. J. Soil Sci.* 54: 779–791.
- Sorensen AA, Vinson SB (1981) Quantitative food distribution studies within laboratory colonies of imported fire ant *Solenopsis invicta* Buren. *Insect. Soc.* 28: 129-160.
- Stradling DJ (1978) Food and feeding habits of ants. In: Brian MV (ed.), *Production Ecology of Ants and Termites*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 81-106.
- Whittaker JB (1991) Effects of ants on temperate woodland trees. In: Huxley CR, Cutler DF (eds.) *Ant-plant Interactions*. Oxford, Oxford University Press, pp. 67-79.
- Xu X, Inubushi K (2004) Effects of N sources and methane concentrations on methane uptake potential of a typical coniferous forest and its adjacent orchard soil. *Biol. Fertil. Soils* 40: 215–221.

## 9. Curriculum vitae

### Kontaktní informace

Adresa: 8. května 261, 398 43 Bernartice  
 Tel. číslo: +420 733 717 911  
 Email: jilkova.veronika@gmail.com

### Osobní informace

Datum narození: 8. 8. 1986  
 Místo narození: Jindřichův Hradec  
 Občanství: Česká republika

### Vzdělání

Univerzita Bc., Biologie, 2005–2008  
 Přírodovědecká fakulta, Jihočeská Univerzita, Česká republika  
 Práce: Vliv lesních mravenců druhu *Formica polyctena* na pH půdy

Mgr., Ekologie živočichů, 2008–2011  
 Přírodovědecká fakulta, Jihočeská Univerzita, Česká republika  
 Práce: Mechanismy změny pH v hnízdech lesních mravenců druhu *Formica polyctena*

PhD., program STARS, Environmentální vědy, 2011  
 Ústav pro životní prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova, Česká republika  
 Práce: Lesní mravenci rodu *Formica* jako významní ekosystémoví inženýři

### Pracovní zkušenosti

Laborantka Ústav půdní biologie, Akademie věd ČR, České Budějovice, Česká republika, 2007-2011  
 - půdní zoologie a mikrobiologie, půdní chemické analýzy

- Stáže
- Joensuu Research Unit, Finnish Forest Research Institute,  
Joensuu, Finsko, Dr. Timo Domisch, srpen 2009  
Téma: Respirace materiálu hnízd lesních mravenců ovlivněná  
vlastnostmi materiálu a lesního porostu
- Univerzita v Kolíně nad Rýnem, Oddělení terestrické ekologie,  
Kolín nad Rýnem, Německo, Prof. Michael Bonkowski, září 2012  
Téma: Role prvků a bakterií v přeměně dusíku v hnízdech lesních  
mravenců
- Johann Heinrich von Thünen-Institut, Braunschweig, Německo,  
Dr. Jens Dauber, říjen 2012  
Téma: Lesní mravenci a jejich vliv na ektomykorhízní kolonizaci a  
výživu stromů v temperátních lesích
- Univerzita v Kolíně nad Rýnem, Oddělení terestrické ekologie,  
Kolín nad Rýnem, Německo, Prof. Michael Bonkowski, říjen 2013  
Téma: Priming efekt glukózy na mikrobiální společenstva hnízd  
lesních mravenců

### Granty

GA JU 164/2010/P (Grantová agentura Jihočeské Univerzity, 2010) Schopnosti disperse a adaptace pro myrmekochorii u rodu *Melampyrum*.

GA UK No. 574213 (Grantová agentura Univerzity Karlovy, 2013-2014) Bilance skleníkových plynů v hnízdech lesních mravenců (*Formica* s.str.) a jejich závislost na podmínkách prostředí.

### Jazykové dovednosti

Angličtina                         Zkouška TOEFL (2010)  
  Zkouška Cambridge English: Advanced (CAE) (2015)

### Vybrané příspěvky na konferencích

Jílková V, Frouz J: The effect of *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae) ant nest on pH of surrounding soil – poster. 2<sup>nd</sup> Central European Workshop in Myrmecology, Szeged, Maďarsko (2007).

Jílková V, Frouz J: Changes in soil chemistry in the surroundings of wood ant (*Formica polyctena*) nests – poster. SymBioSE, Basilej, Švýcarsko (2011) – první cena za poster.

Jílková V, Frouz J, Domisch T, Finer L: The effect of wood ants (*Formica* s. str.) on soil chemical and microbiological properties - poster. 19<sup>th</sup> World Congress of Soil Science, Brisbane, Austrálie (2010).

Jílková V, Matějčíček L, Frouz J: Changes in the pH and other soil chemical parameters in soil surrounding wood ant (*Formica polyctena*) nests – přednáška. Myrmecological Meeting, Vídeň, Rakousko (2011).

Jílková V, Frouz J: Mechanisms of pH change in wood ant (*Formica polyctena*) nests – přednáška. 4<sup>th</sup> Central European Workshop in Myrmecology, Cluj, Rumunsko (2011).

Jílková V, Frouz J: CO<sub>2</sub> production and the rate of decomposition of wet and dry wood ant (*Formica polyctena*) nests - poster. Soil Carbon Sequestration, Reykjavík, Island (2013).

Jílková V, Frouz J, Mudrák O, Vohník M: Effects of nutrient-rich substrate and ectomycorrhizal symbiosis on spruce seedling biomass in abandoned wood ant nests – poster. Biogeomon, Bayreuth, Německo (2014).

## **1. Introduction**

Ecosystem engineers are organisms that directly or indirectly modulate the availability of resources to other species, by causing physical state changes in biotic or abiotic materials. In so doing they modify, maintain and create habitats (Jones et al. 1994). According to this definition, wood ants are considered as engineers in forest ecosystems (Dlusskij 1967; Frouz and Jílková 2008). While constructing and maintaining the nest and foraging for food, ants affect energy flow, nutrient transportation, food web structure and soil properties. Ants influence not only properties of their nest but also properties of the wider area around the nest.

### **1.1 Ecology of wood ants**

Wood ants (*Formica* s. str., Hymenoptera, Formicidae) include dominant species of ants in temperate and boreal forest ecosystems (Dlusskij 1967). Wood ants are widespread from the temperate zone of Europe and Asia to the North-Palaeartic area, even north of the Arctic Circle (Czechowski et al. 2002; Seifert 1996). Some forests may contain as many as 12 wood ant nests per hectare (Domisch et al. 2006; Risch et al. 2005) and the length of foraging trails may reach up to 100 m (Stradling 1978). Therefore, wood ants may have a strong impact on large areas of forest ecosystems increasing their heterogeneity.

As omnivores, wood ants forage for invertebrate prey as well as for aphid honeydew (Horstmann 1974; Stradling 1978). Approximately 13–16 kg of honeydew dry mass is annually transported into the average ant nest (Frouz et al. 1997; Jílková et al. 2012). Ants utilize about 90% of the honeydew brought into the nest, and the rest is then passed to soil organisms (Frouz et al. 1997). According to Frouz et al. (1997), approximately 25 kg of dry mass of prey is transported into the average ant nest annually.

Wood ants build large and long-lasting mound nests (Hölldobler and Wilson 1990; Seifert 1996). The medium-sized nest has a volume of 0.3 to 1 m<sup>3</sup> (Dlusskij 1967; Frouz and Jílková 2008). The nest consists of belowground chambers, a soil rim and a mound of a conical shape (Dlusskij 1967; Frouz et al. 2005). The organic mound of a conical shape is built of needles, small branches, resin and other plant material collected from the nest surroundings and salivary secretion of ants used as a cementing substance (Kristiansen and Amelung 2001; Pokarzhevskij 1981). The annual input of plant remains in a medium-sized nest corresponds to ca. 50 kg of plant material (Jílková et al. 2012). Nest construction together with foraging activities thus lead to the depletion of organic materials and nutrients from the nest surroundings and their accumulation in the nest.

### **1.2 Nest microclimatic conditions**

Wood ants can actively regulate microclimatic conditions in their nests. These conditions fulfil the optimum of ants and are independent of climatic conditions on latitudinal (Frouz and Finer 2007) or altitudinal gradient (Kadochová and Frouz 2014).



Ants maintain daily average temperature higher than 20 °C in their nest from April to September. This period corresponds with the period of ant activity, which is linked to the reproductive needs of the colony (Frouz and Finer 2007; Rosengren et al. 1987). The hottest point in the nest is located in the depth of 50 cm from the top where the brood is kept (Coenen-Staß et al. 1980; Frouz 2000). After winter, when nest temperature is maintained around 0 °C, a massive increase in temperature occurs in early spring, and the temperature is subsequently maintained at ca. 25 °C regardless of the ambient temperature during the summer. In September, when there are no brood or larvae, nest temperature decreases again. Similar patterns in nest temperature have been observed along latitudinal (Frouz and Finer 2007) and altitudinal gradients (Kadochová and Frouz 2014). This suggests that nests in colder environments must produce more heat to maintain the same temperature as nests in warmer environments. Because the heating of the nest center depends greatly on inner heat sources (Kadochová and Frouz 2014) generated by ant metabolism (Rosengren et al. 1987) and microbial metabolism (Coenen-Staß et al. 1980), nests in colder environments should contain ants and microorganisms with elevated metabolic rates or they should contain a greater number of ants and microorganisms than nests in warmer environments to maintain the same high temperatures as nests in warmer environments.

Many authors have found lower water content in ant nests in comparison to the nest surroundings (e.g., Laakso and Setälä 1997). Several mechanisms exist that allow nest material to stay dry, such as a maintained surface layer which prevents nests from infiltration of rain water (Seifert 1996) or porous belowground parts of the nest which improve aeration and evaporation of water from the nest material (Lafleur et al. 2002). In occupied nests, the highest moisture can be found in the centre of the nest where the brood is kept (Coenen-Staß et al. 1980). Water content correlates with nest volume and degree of shading (Frouz 1996, 2000). As a result, wood ant nests are divided into two groups according to their moisture content. Dry nests have less than 20% moisture and wet nests have more than 35% moisture.

### **1.3 Effects of wood ants on nutrient cycling**

Effects of wood ants can be divided into nest- and territory-related effects. Nest-related effects are connected with foraging, nest construction, and the subsequent decomposition of organic materials. Wood ants forage for large amounts of aphid honeydew and prey to feed the colony (Frouz et al. 1997; Jílková et al. 2012). The input of plant remains also constitutes large amount of organic matter (Jílková et al. 2012). The rest of the honeydew and prey unconsumed by ants and the litter material succumb to decomposition during which carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) and mineral nutrients are released. This process is enhanced in wood ant nests because of the high abundance of microorganisms (Laakso and Setälä 1998) and the favourable microclimate (Coenen-Staß et al. 1980). Although the CO<sub>2</sub> produced by wood ants and microorganisms leaves the nests, the mineral nutrients predominantly remain incorporated in the nest material, thus creating hot spots in nutrient-limited forest ecosystems.

Territory-related effects are associated with the transfer of plant material and food into the nests. Therefore, the nest surroundings become depleted in organic matter and nutrients. By collecting litter material, wood ants change the soil chemical properties in an area that is about 8 m in diameter around a medium-sized nest (Jílková et al. 2011). Wood ants obtain honeydew from aphids and in turn they protect aphids from predators and parasites. Although nutrient removal in honeydew collected by ant-tended aphids reduces tree growth (Frouz et al. 2008; Rosengren and Sundström 1991; Whittaker 1991), the trees may partly compensate for this by gaining access to an increased supply of soil nutrients near ant nests.

#### **1.4 Greenhouse gas flux in wood ant nests**

The two most important greenhouse gases are carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) and methane (CH<sub>4</sub>) (Smith et al. 2003). One of the main sources of CO<sub>2</sub> is the aerobic respiration of living organisms (Begon et al. 2005). Methane is produced mainly as a result of microbial processes and is removed from the atmosphere by methane-oxidizing bacteria in soil (Conrad 2009). Temperate forest soils are important sinks of CH<sub>4</sub> and sources of CO<sub>2</sub> (Smith et al. 2003) and, since wood ant nests are abundant in temperate forests, it is crucial to understand the role wood ant nests play in the cycling of these greenhouse gases.

Ant nest mounds were found to be hot spots of CO<sub>2</sub> production in boreal and subalpine forests (Domisch et al. 2006; Ohashi et al. 2005; Risch et al. 2005). The same pattern is, however, expected in temperate forests where the climate is warmer. The two most important sources of CO<sub>2</sub> are represented by the ants and the microbial community (Lenoir et al. 2001; Risch et al. 2005) but their relative contributions to the overall CO<sub>2</sub> production of wood ant nests have not yet been determined. It can be expected that ant respiration will be the main source of CO<sub>2</sub> because of the high biomass and activity of ants living in the nest (Seifert 1996). CO<sub>2</sub> production by ants (Holm-Jensen et al. 1980) and microbes (Pajari 1995; Rayment and Jarvis 2000) usually increases with increasing temperature. Since a stable high temperature is maintained in ant nests from April to September (Frouz and Finer 2007), respiration of ants and microbes should be increased, especially in summer when nest temperatures reach their maxima. The abundance of soil microorganisms is higher in ant mounds than in the adjacent forest floor (Laakso and Setälä 1998). Respiration of the microbial community can be positively influenced by many material properties, such as moisture, temperature, carbon content, or C:N ratio (Edwards et al. 1970; Paul and Clark 1996; Steubing 1970).

There are no data in the literature on CH<sub>4</sub> flux in wood ant nests. However, since temperate forest soils are important sinks of CH<sub>4</sub> (Smith et al. 2003), wood ant nests may also play a role in CH<sub>4</sub> flux. CH<sub>4</sub> oxidation by microorganisms usually increase with increasing temperature (Borken and Beese 2006). It follows that ant nest mounds might support CH<sub>4</sub> flux throughout the year. Maximum rates of CH<sub>4</sub> oxidation have been detected at gravimetric water contents between 12 and 30% (Borken et al. 2006; Saari et al. 1998). Because ant nest mounds usually have 20% moisture content, they are

suitable environment for CH<sub>4</sub> oxidation. On the other hand, high NH<sub>4</sub><sup>+</sup> or NO<sub>3</sub><sup>-</sup> additions usually inhibit CH<sub>4</sub> oxidation (Xu and Inubushi 2004). Such a situation could occur in ant nest mounds as high NH<sub>4</sub><sup>+</sup> concentrations have been reported there (Lenoir et al. 2001). Moreover, wood ant nests are composed of organic materials containing high amounts of monoterpenes (Maurer et al. 2008) which could also potentially inhibit CH<sub>4</sub> oxidation (Amaral and Knowles 1998). Another possibility is that CH<sub>4</sub> can be produced under anoxic conditions that may arise around easily decomposable organic matter in ant nests (Flessa and Beese 1995).

## 2. Aims of the study

- 1) quantify CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> fluxes in wood ant nests in a temperate forest
- 2) quantify CO<sub>2</sub> sources in wood ant nests
- 3) determine the mechanism of the nest temperature maintenance
- 4) assess the nest characteristics that influence microbial respiration

## 3. Hypotheses

- 1) **CH<sub>4</sub> oxidation and CO<sub>2</sub> production will be higher in wood ant nests than in the forest soil in the temperate forest and both gas fluxes will be greatest in ant nests in summer.** Favourable conditions, such as low moisture or stable high temperature, occur in ant nests which should encourage CH<sub>4</sub> oxidation. Ant workers and microbial community are abundant in wood ant nests which should cause substantial CO<sub>2</sub> production. Gas fluxes are positively affected by temperature and therefore should be highest in ant nests in summer.
- 2) **Most of the overall CO<sub>2</sub> flux from ant nests will be produced by ant respiration rather than by nest material respiration.** Although nest material represents a substantial part of the nest and its respiration, ants will be responsible for the majority of CO<sub>2</sub> produced by the ant nest because large numbers of ants are active in the nest.
- 3) **Nest, ant, and microbial respiration will be greater in nests from higher altitudes than in nests from lower altitudes, especially in spring when demand for metabolic nest heating is the highest.** Ant and microbial metabolisms are responsible for nest heating. Therefore, ants and nest material from higher altitudes with colder climate should produce more metabolic heat, and thus CO<sub>2</sub>, to maintain similar temperature as in nests from lower altitudes with warmer climate. Nests from colder environments should have higher energy demands and thus ants should feed on prey richer in N.
- 4) **CO<sub>2</sub> production and the rate of decomposition by microorganisms will be affected by nest material properties.** Increased moisture and nutrient contents, especially that of available carbon, should have a positive effect on nest material respiration. Ants should be able to affect nest material respiration through an input of available carbon in honeydew.

#### 4. Material and methods

The research was conducted in temperate and boreal forests inhabited by wood ants (*Formica* s. str.).

**Manuscript 2:** CH<sub>4</sub> and CO<sub>2</sub> flux were studied in wood ant nests and in the forest soil at 1- or 2-month intervals from July to May using a static chamber technique. Gas samples were withdrawn using a syringe and gas concentrations were analyzed on a gas chromatograph.

**Manuscript 3:** CO<sub>2</sub> production by ants and microbes was measured with an infrared gas analyzer in two types of containers either accessible or non-accessible to ants filled with nest material which were placed in wet and dry ant nests. The rate of decomposition in wet vs. dry ant nests was assessed using litter bags filled with litter from the surrounding forest floor and exposed in ant nests. Effect of available carbon provided by ants on respiration of microorganisms was tested during a laboratory incubation when nest material and ants were incubated separately or together in vials in presence of honey solution and CO<sub>2</sub> production in vials was measured.

**Manuscript 4:** Respiration of ant nests from 700 and 1000 m a.s.l. was measured *in situ* by an infrared gas analyzer on several occasions during the period of ant activity. Temperature of the nests was also continually recorded by digital thermometers. Ants and nest materials were sampled from the same nests on the same occasions as *in situ* respiration measurements and their respiration was measured at 10 and 20 °C in the laboratory. Content of <sup>15</sup>N stable isotope was determined in ant bodies.

**Manuscript 5:** Differences in respiration of materials from different parts of wood ant nests (top, bottom, and rim) were studied in two types of forest stands (birch and pine). Material samples were incubated in a laboratory and their respiration and other properties (moisture, carbon content, and C:N ratio) were assessed.

#### 5. Results and discussion

The results of this thesis are summarized in five manuscripts, more precisely in one book chapter and four papers. The book chapter has been accepted for publication in a book “Ecology of Wood Ants”. The four papers have been published in international journals with impact factors.

**Manuscript 1:** Frouz J, Jílková V, Sorvari J (2015) Nutrient cycling and ecosystem function. Ecology of Wood Ants.

The book chapter brings a review of the role of wood ants in nutrient cycling in forest ecosystems and as such represents an introduction to the four papers.

**Manuscript 2:** Jílková V, Píček T, Frouz J (2015) Seasonal changes in methane and carbon dioxide flux in wood ant (*Formica aquilonia*) nests and the surrounding forest soil. Pedobiologia 58: 7-12.

Manuscript 2 deals with **hypothesis 1**. Measurements revealed that CH<sub>4</sub> oxidation prevailed over CH<sub>4</sub> production in both ant nests and the forest soil but CH<sub>4</sub> flux was less negative in ant nests than in the forest soil and was even positive on some occasions in July and August. This suggests that some characteristics, such as high monoterpene content, anaerobic conditions or high NH<sub>4</sub><sup>+</sup> content in ant nests hinder CH<sub>4</sub> oxidation or promote CH<sub>4</sub> production. CO<sub>2</sub> flux was higher in ant nests than in the forest soil as expected. CO<sub>2</sub> production was highest in ant nests in July when there was the highest temperature.

**Manuscript 3:** Jílková V, Frouz J (2014) Contribution of ant and microbial respiration to CO<sub>2</sub> emission from wood ant (*Formica polyctena*) nests. Eur. J. Soil Biol. 60: 44-48.

Manuscript 3 deals with **hypotheses 2** and **4**. Results show that the average ratio of contributions (ants:nest material) was 75:25% as expected. Litter mass loss was significantly higher in wet nests than in dry nests. Thus, moisture content clearly has a positive effect on microbial activity in ant nests. In a laboratory experiment, respiration was significantly higher with the combination of nest material and ants than with the sum of respiration with nest material and ants kept separately. This indicates that ants stimulate microbial respiration, most likely because they incorporate honey solution into the nest material.

**Manuscript 4:** Jílková V, Cajthaml T, Frouz J (2015) Respiration in wood ant (*Formica aquilonia*) nests as affected by altitudinal and seasonal changes in temperature. Soil Biol. Biochem. 86: 50-57.

Manuscript 4 deals with **hypothesis 3**. Results from the temperature measurements show that nests from 1000 m maintained similar temperatures as nests from 700 m in summer but were colder in winter. Thus, it can be said that nests from the higher altitude had a shorter thermoregulatory period. Nest *in situ* respiration increased in spring and reached the maximum in summer, with nest respiration at 700 m being lower than that at 1000 m. Nest temperature is clearly maintained by ant and microbial metabolism as changes in nest temperature closely followed changes in nest respiration. Both ant and microbial respiration increased greatly in spring, especially at 1000 m, resulting in the increase in nest temperature in spring. Metabolic activity greatly increased for ants in March and for nest microorganisms in April when nutrient contents also increased because of input of plant material and food. Both, ants and microbes were responsible for the spring temperature increase, whereas mainly ants were responsible for the maintenance of high temperatures during summer. From <sup>15</sup>N content in ant bodies it could be concluded that ants from 1000 m had a reduced food availability and thus foraged more for prey with a higher N content relative to ants from 700 m. This high N content in turn encouraged microbial activity in the nest material at 1000 m.

**Manuscript 5:** Jílková V, Domisch T, Hořická Z, Frouz J (2013) Respiration of wood ant nest material affected by material and forest stand characteristics. *Biologia* 68: 1193-1197.

Manuscript 5 deals with **hypothesis 4**. The highest respiration was measured at the top of ant nests in the birch forest whereas there were no differences in respiration of different parts of nests in the pine forest. This discrepancy can be explained by higher moisture and a lower C:N ratio in the ant nests in the birch forest which is favourable for microbial activity and by low moisture and a high C:N ratio in the ant nests in the pine forest. Apparently, moisture, C:N ratio, and carbon content, separately or in combination, had an important effect on material respiration.

## 6. Conclusions

Wood ants clearly are important ecosystem engineers affecting energy and nutrient flows in forest ecosystems. They do so by constructing ant nests and foraging for food. By these activities, nutrients are depleted from the nest surroundings and, on the other hand, accumulated in the nest. Although wood ant nests have favourable conditions for CH<sub>4</sub> oxidation, such as low moisture and stable high temperature, they showed lower CH<sub>4</sub> oxidation than the surrounding forest soil. There must be some characteristics of nest material that either hinder CH<sub>4</sub> oxidation or promote CH<sub>4</sub> production. Wood ant nests are known as hot spots of CO<sub>2</sub> production in boreal forest ecosystems. This was also confirmed for temperate forest ecosystems. The CO<sub>2</sub> is produced mainly by ant (75%) and microbial (25%) metabolism. Microbial activity is affected by several properties of ant nest material. Moisture positively affects microbial decomposition and thus respiration in the centre of ant nests and in wet nests. Very important is also content and availability of carbon which has a priming effect on microbial activity causing increased CO<sub>2</sub> production. Carbon content is connected with the C:N ratio which affects microbial activity via the ratio of nutrients important for microbial metabolism. Temperature is another factor positively influencing ant and microbial respiration. But ants and microbes can also actively increase temperature in ant nests. Both ants and microbes generate the spring increase in temperature in ant nests and mainly ants maintain stable high temperatures in ant nests in summer. This mechanism is responsible for the similar temperatures in ant nests from different altitudes with different mean annual temperatures as ants and microbes from colder environments produce more metabolic heat and therefore respire more than that from warmer environments. Wood ant nest abundance in some forests can be very high and, therefore, wood ants may affect large areas of forest ecosystems and increase their heterogeneity.

## 7. Major contributions of the thesis

This thesis contributed to the general knowledge of wood ants as important ecosystem engineers. It revealed that wood ant nests represent cold spots of CH<sub>4</sub> oxidation in the forest floor which is otherwise an important sink of this greenhouse gas. Wood ant nests were, on the other hand, found to represent hot spots of CO<sub>2</sub> production in temperate forest ecosystems and therefore to increase

heterogeneity in CO<sub>2</sub> and nutrient flux in forest ecosystems. The main source of the CO<sub>2</sub> was confirmed to be ant respiration, followed by microbial respiration. Ants and microorganisms were also found to play a role in the nest temperature maintenance on an altitudinal gradient because ants and microorganisms from the higher altitude produced more metabolic heat and therefore respired more than ants and microbes from the lower altitude. Thank to this mechanism, wood ants are probably able to live at different air temperatures and therefore they are widespread from the relatively warm temperate zone of Europe and Asia to the cold North-Palaeartic areas. Microbial respiration is encouraged by the properties of the nest material, such as high moisture and temperature in the nest centre, or the import of organic matter and easily available carbon which represent substrates for decomposition processes. Therefore, ants indirectly enhance respiration and therefore metabolic heat production by microorganisms.

## 8. References

- Amaral JA, Knowles R (1998) Inhibition of methane consumption in forest soils by monoterpenes. *J. Chem. Ecol.* 24: 723–734.
- Begon M, Townsend CR, Harper LH (2005) *Ecology: From Individuals to Ecosystems*, fourth ed. Wiley-Blackwell.
- Bender MR, Wood CW (2003) Influence of red imported fire ants on greenhouse gas emission from a piedmont plateau pasture. *Commun. Soil Sci. Plant* 34: 1873–1889.
- Borken W, Beese F (2006) Methane and nitrous oxide fluxes of soils in pure and mixed stands of European beech and Norway spruce. *Eur. J. Soil Sci.* 57: 617–625.
- Borken W, Davidson EA, Savage K, Sundquist ET, Steudler P (2006) Effect of summer throughfall exclusion, summer drought, and winter snow cover on methane fluxes in a temperate forest soil. *Soil Biol. Biochem.* 38: 1388–1395.
- Castro MS, Steudler PA, Melillo JM (1995) Factors controlling atmospheric methane consumption by temperate forest soils. *Global Biogeochem. Cy.* 9: 1–10.
- 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: 238–244.
- Conrad R (2009) The global methane cycle: recent advances in understanding the microbial processes involved. *Environ. Microbiol. Rep.* 1: 285–292.
- Czechowski W, Radchenko A, Czechowska W (2002) *The Ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland*. Museum and Institute of Zoology PAS, Warszawa.
- Dlusskij GM (1967) *Muravji roda Formica*. Nauka, Moskva.
- Domisch T, Finer L, Ohashi M, Risch AC, Sundström L, Niemelä P, Jurgensen MF (2006) Contribution of red wood ant mounds to forest floor CO<sub>2</sub> efflux in boreal coniferous forests. *Soil Biol. Biochem.* 38: 2425–2433.
- Domisch T, Finer L, Neuvonen S, Niemelä P, Risch AC, Kilpeläinen J, Ohashi M, Jurgensen MF (2009) Foraging activity and dietary spectrum of wood ants (*Formica rufa* group) and their role in nutrient fluxes in boreal forests. *Ecol. Entomol.* 34: 369–377.
- Dong Y, Scharffe D, Lobert JM, Crutzen PJ, Sanhueza E (1998) Fluxes of CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> and N<sub>2</sub>O from a temperate forest soil: the effects of leaves and humus layers. *Tellus* 50B: 243–252.
- Edwards CA, Reichle DE, Crossley DA (1970) The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. In: Reichle DE (ed.), *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. Series title: *Ecological Studies* 1, Springer Verlag, Berlin, pp. 147–172.
- Flessa H, Beese F (1995) Effects of sugar beet residues on soil redox potential and nitrous oxide emission. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 59: 1044–1051.

- Forster P, Ramaswamy V, Artaxo P, Berntsen T, Betts R, Fahey DW, Nganga J, Prinn R, Raga G, Schulz M, Van Dorland R (2007) Changes in Atmospheric Constituents and in Radiative Forcing. IPCC.
- Frouz J (1996) The role of nest moisture in thermoregulation of ant (*Formica polyctena*, Hymenoptera, Formicidae) nests. *Biologia* 51: 541-547.
- Frouz J (2000) The effect of nest moisture on daily temperature regime in the nests of *Formica polyctena* wood ants. *Insect. Soc.* 47: 229-235.
- Frouz J, Finer L (2007) Diurnal and seasonal fluctuations in wood ant (*Formica polyctena*) nest temperature in two geographically distant populations among a south-north gradient. *Insect. Soc.* 54: 251-259.
- Frouz J, Jílková V (2008) The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 1: 191-199.
- 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: 437-447.
- Frouz J, Kalčík J, Cudlín P (2005) Accumulation of phosphorus in nests of red wood ants *Formica s. str.* *Ann. Zool. Fenn.* 42: 269-275.
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The Ants*. Springer Verlag, Berlin.
- Holm-Jensen I, Jensen TF, Nielsen MG (1980) The influence of temperature upon the rate of CO<sub>2</sub> production in enflurane anesthetized worker of ants of *Formica rufa* L. *Insect. Soc.* 27: 180-185.
- Horstmann K (1974) Untersuchungen über den Nahrungswerb der Waldameisen (*Formica polyctena* Foerster) im Eichenwald. III. Jahresbilanz. *Oecologia* 15: 187-204.
- Jang I, Lee S, Zoh K-D, Kang H (2011) Methane concentrations and methanotrophic community structure influence the response of soil methane oxidation to nitrogen content in a temperate forest. *Soil Biol. Biochem.* 43: 620-627.
- Jílková V, Šebek M, Frouz J (2012) Mechanisms of pH change in wood ant (*Formica polyctena*) nests. *Pedobiologia* 55: 247-251.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Joergensen RG, Scheu S (1999) Response of soil microorganisms to the addition of carbon, nitrogen and phosphorus in a forest Rendzina, *Soil Biol. Biochem.* 31: 859-866.
- Kadochová Š, Frouz J (2014) Red wood ants *Formica polyctena* switch off active thermoregulation of the nest in autumn. *Insect. Soc.* 61: 297-306.
- Kristiansen SM, Amelung W (2001) Abandoned anthills of *Formica polyctena* and soil heterogeneity in a temperate deciduous forest: morphology and organic matter composition. *Eur. J. Soil Sci.* 52: 355-363.
- Laakso J, Setälä H (1997) Nest mounds of red wood ants (*Formica aquilonia*): hot spots for litter-dwelling earthworms. *Oecologia* 111: 565-569.
- Laakso J, Setälä H (1998) Composition and trophic structure of detrital food web in ant nest mounds of *Formica aquilonia* and in the surrounding forest soil. *Oikos* 81: 266-278.
- Lafleur B, Bradley RL, Francoeur A (2002) Soil modification created by ants along a post-fire chronosequence in lichen-spruce woodland. *Écoscience* 9: 63-73.
- Lenoir L, Persson T, Bengtsson J (2001) Wood ant nests as potential hot spots for carbon and nitrogen mineralisation. *Biol. Fertil. Soils* 34: 235-240.
- Martin AJ (1980) Vernal thermoregulation in mound nests of *Formica aquilonia* Yarrow, the active heating of brood chambers. *Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised. Biologia* 29: 188-197.
- Maurer D, Kolb S, Haumaier L, Borken W (2008) Inhibition of atmospheric methane oxidation by monoterpenes in Norway spruce and European beech soils. *Soil Biol. Biochem.* 40: 3014-3020.
- Ohashi M, Finer L, Domisch T, Risch AC, Jürgensen MF, Niemela P (2007) Seasonal and diurnal CO<sub>2</sub> efflux from red wood ant (*Formica aquilonia*) mounds in boreal coniferous forests. *Soil Biol. Biochem.* 39: 1504-1511.
- Pajari B (1995) Soil respiration in a poor upland site of Scots pine stand subjected to elevated temperatures and atmospheric carbon concentration. *Plant Soil* 168-169: 563-570.
- Paul EA, Clark FE (1996) *Soil Microbiology and Biochemistry*. 2nd Ed. Academic Press, San Diego, 340 pp.
- Peakin GJ, Josens G (1978) Respiration and energy flow. In: Brian MV (Ed.), *Production Ecology of Ants and Termites*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 111-163.



- Pokarzhevskij AD (1981) The distribution and accumulation of nutrients in nests of ant *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Pedobiologia* 21: 117-124.
- Rayment MB, Jarvis PG (2000) Temporal and spatial variation of soil CO<sub>2</sub> efflux in a Canadian boreal forest. *Soil Biol. Biochem.* 32: 35–45.
- Risch AC, Jürgensen MF, Page-Dumroese DS, Schütz M (2005) The contribution of red wood ants to soil C and N pools and CO<sub>2</sub> emissions in subalpine forests. *Ecology* 86: 419–430.
- 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. *Ann. Zool. Fenn.* 24: 147-155.
- Saari A, Heiskanen J, Martikainen PJ (1998) Effect of the organic horizon on methane oxidation and uptake in soil of a boreal Scots pine forest. *FEMS Microbiol. Ecol.* 26: 245–255.
- Savage K, Moore TR, Crill PM (1997) Methane and carbon dioxide exchanges between the atmosphere and northern boreal forest soils. *J. Geophys. Res.* 102: 29279–29288.
- Seeger J, Filser J (2008) Bottom-up down from the top: honeydew as a carbon source for soil organisms. *Eur. J. Soil Biol.* 44: 483-490.
- Seifert B (1996) Ameisen: Beobachten, Bestimmen. Naturbuch Verlag, Augsburg.
- Smith KA, Ball T, Conen F, Dobbie KE, Massheder J, Rey A (2003) Exchange of greenhouse gases between soil and atmosphere: interactions of soil physical factors and biological processes. *Eur. J. Soil Sci.* 54: 779–791.
- Sorensen AA, Vinson SB (1981) Quantitative food distribution studies within laboratory colonies of imported fire ant *Solenopsis invicta* Buren. *Insect. Soc.* 28: 129-160.
- Stradling DJ (1978) Food and feeding habits of ants. In: Brian MV (ed.), *Production Ecology of Ants and Termites*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 81-106.
- Whittaker JB (1991) Effects of ants on temperate woodland trees. In: Huxley CR, Cutler DF (eds.) *Ant-plant Interactions*. Oxford, Oxford University Press, pp. 67-79.
- Xu X, Inubushi K (2004) Effects of N sources and methane concentrations on methane uptake potential of a typical coniferous forest and its adjacent orchard soil. *Biol. Fertil. Soils* 40: 215–221.

## 9. Curriculum vitae

### Contact Information

Address: 8. května 261, 398 43 Bernartice  
 Cell Phone: +420 733 717 911  
 Email: jilkova.veronika@gmail.com

### Personal Information

Date of Birth: 8. 8. 1986  
 Place of Birth: Jindřichův Hradec  
 Citizenship: Czech Republic

### Education

University B.Sc., Biology, 2005–2008  
 Faculty of Science, University of South Bohemia, Czech Republic  
 Thesis: The influence of the wood ants *Formica polyctena* on pH of the soil

M.Sc., Ecology of Animals, 2008–2011  
 Faculty of Science, University of South Bohemia, Czech Republic  
 Thesis: Mechanisms of pH change in wood ant nests

PhD., program STARS, Environmental Sciences, 2011  
Institute for Environmental Studies, Charles University in  
Prague, Czech Republic  
Thesis: Wood ants of genus *Formica* as important ecosystem  
engineers

### Experience

Laboratory technician      Institute of Soil Biology, CAS, České Budějovice, Czech  
Republic, 2007-2011  
- soil zoology and microbiology, soil chemical analyses

Research fellowships      Joensuu Research Unit, Finnish Forest Research Institute,  
Joensuu, Finland, Dr. Timo Domisch, August 2009  
Topic: Respiration of wood ant nest material affected by  
material and forest stand characteristics

University of Cologne, Department of Terrestrial Ecology,  
Cologne, Germany, Prof. Michael Bonkowski, September 2012  
Topic: The role of protozoa and bacteria in nitrogen turnover in  
wood ant nests

Johann Heinrich von Thünen-Institut, Braunschweig, Germany,  
Dr. Jens Dauber, October 2012  
Topic: Wood ants and their effect on ectomycorrhizal  
colonization and nutrition of temperate forest trees

University of Cologne, Department of Terrestrial Ecology,  
Cologne, Germany, Prof. Michael Bonkowski, October 2013  
Topic: Priming effect of glucose on microbial community of  
wood ant nests

### Funding

GA JU 164/2010/P (Grant Agency of the University of South Bohemia, 2010) Dispersal possibilities and adaptations for myrmecochory in the genus *Melampyrum*.

GA UK No. 574213 (Grant Agency of the Charles University in Prague, 2013-2014) Budget of greenhouse gases in wood ant (*Formica* s.str.) nests and its dependence on environmental characteristics.

### Language skills

English      TOEFL exam (2010)  
Cambridge English: Advanced exam (CAE) (2015)

### Selected conference presentations

Jílková V, Frouz J: The effect of *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae) ant nest on pH of surrounding soil – poster. 2<sup>nd</sup> Central European Workshop in Myrmecology, Szeged, Hungary (2007).

Jílková V, Frouz J: Changes in soil chemistry in the surroundings of wood ant (*Formica polyctena*) nests – poster. SymBioSE, Basel, Switzerland (2011) – the first prize for poster.

Jílková V, Frouz J, Domisch T, Finer L: The effect of wood ants (*Formica s. str.*) on soil chemical and microbiological properties - poster. 19<sup>th</sup> World Congress of Soil Science, Brisbane, Australia (2010).

Jílková V, Matějčíček L, Frouz J: Changes in the pH and other soil chemical parameters in soil surrounding wood ant (*Formica polyctena*) nests – oral presentation. Myrmecological Meeting, Vienna, Austria (2011).

Jílková V, Frouz J: Mechanisms of pH change in wood ant (*Formica polyctena*) nests – oral presentation. 4<sup>th</sup> Central European Workshop in Myrmecology, Cluj, Romania (2011).

Jílková V, Frouz J: CO<sub>2</sub> production and the rate of decomposition of wet and dry wood ant (*Formica polyctena*) nests - poster. Soil Carbon Sequestration, Reykjavik, Iceland (2013).

Jílková V, Frouz J, Mudrák O, Vohník M: Effects of nutrient-rich substrate and ectomycorrhizal symbiosis on spruce seedling biomass in abandoned wood ant nests – poster. Biogeomon, Bayreuth, Germany (2014).

### **Selected publications / Seznam publikací**

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

**Jílková V**, Matějčíček L, Frouz J (2011) Changes in the pH and other soil chemical parameters in soil surrounding wood ant (*Formica polyctena*) nests. Eur. J. Soil Biol. 47: 72-76.

**Jílková V**, Šebek O, Frouz J (2012) Mechanisms of pH change in wood ant (*Formica polyctena*) nests. Pedobiologia 55: 247-251.

Chlumský J, Koutecký P, **Jílková V**, Štech M (2013) Roles of species-preferential seed dispersal by ants and endozoochory in *Melampyrum* (Orobanchaceae). J. Plant Ecol. 6: 232-239.

**Jílková V**, Domisch T, Hořická Z, Frouz J (2013) Respiration of wood ant nest material affected by material and forest stand characteristics. Biologia 68: 1193-1197.

Frouz J, **Jílková V**, Cajthaml T, Pižl V, et al. (2013) Soil biota in post-mining sites along a climatic gradient in the USA: Simple communities in shortgrass prairie recover faster than complex communities in tallgrass prairie and forest. Soil Biol. Biochem. 67: 212-225.

**Jílková V**, Frouz J (2014) Contribution of ant and microbial respiration to CO<sub>2</sub> emission from wood ant (*Formica polyctena*) nests. Eur. J. Soil Biol. 60: 44-48.

**Jílková V**, Píček T, Frouz J (2015) Seasonal changes in methane and carbon dioxide flux in wood ant (*Formica aquilonia*) nests and the surrounding forest soil. Pedobiologia 58: 7-12.

**Jílková V**, Cajthaml T, Frouz J (2015) Respiration in wood ant (*Formica aquilonia*) nests as affected by altitudinal and seasonal changes in temperature. Soil Biol. Biochem. 86: 50-57.

**Jílková V**, Frouz J, Mudrák O, Vohník M (2015) Effects of nutrient-rich substrate and ectomycorrhizal symbiosis on spruce seedling biomass in abandoned nests of the wood ant (*Formica polyctena*): a laboratory experiment. Geoderma, accepted.