

刘任涛.干旱半干旱区蚂蚁的生态功能综述[J].中国沙漠,2024,44(3):213-221.

干旱半干旱区蚂蚁的生态功能综述

刘任涛

(宁夏大学 生态环境学院/西北土地退化与生态恢复国家重点实验室培育基地, 宁夏 银川 750021)

摘要: 生物多样性与生态系统多功能性的关系是国际生态学领域新兴的热点研究方向。蚂蚁是全球陆地生态系统中分布最广、数量最大的社会性昆虫,具有多种重要的生态系统功能。但是,在干旱荒漠生态系统中,前人在研究中往往忽略蚂蚁多样性是土壤生态系统功能维持的关键基础。针对干旱区生态系统中蚂蚁多样性与生态系统功能关系,首先分析蚂蚁作为生态系统“工程师”的生态作用,系统梳理了蚂蚁筑巢活动对土壤结构、物理化学性质和土壤养分及能量流动的影响,然后从蚂蚁与土壤生物间的作用关系分析了蚂蚁筑巢活动对土壤微生物、土壤动物分布的影响规律,并总结了蚂蚁和非蚁土壤动物间的营养级作用关系,其次总结了蚂蚁本身作为土壤动物的优势类群对土壤功能的直接影响作用。综合分析表明,蚂蚁具有重要的生态系统“工程师”作用,深刻影响土壤物理化学性质与土壤功能;通过上行效应或下行效应,蚂蚁与土壤生物间的营养级作用关系是土壤生物多样性形成与维持的关键,在土壤生态系统功能中具有重要的基础性作用。在干旱、半干旱区,蚂蚁活动形成蚁丘影响土壤环境及其土壤生物多样性,进而影响土壤生态系统功能及其生态系统多功能性,关系到脆弱生态系统功能恢复与稳定性维持,可以为未来干旱、半干旱生态系统服务能力提升及多服务性奠定重要基础。

关键词: 蚂蚁; 筑巢活动; 营养级关系; 生态功能; 生态系统恢复

文章编号: 1000-694X(2024)03-213-09

DOI: 10.7522/j.issn.1000-694X.2023.00105

中图分类号: S330.3

文献标志码: A

0 引言

生物多样性与生态系统多功能性的关系(biodiversity and ecosystem multifunctionality, BEMF)是国际生态学领域新兴的热点研究方向^[1-4]。围绕生物多样性丧失如何影响生态系统多功能性,已从动植物角度开展了大量研究,但是很大程度上忽视了地下土壤生物多样性的生态作用^[5]。前期研究结果表明,土壤生物多样性对土壤多功能性和作物生产力至关重要^[2,6-7]。研究土壤生物多样性与土壤多功能性关系,一方面可以加深对土壤生态系统功能的分布格局以及生物和非生物驱动机制的理解^[6],另一方面也可为预测全球变化对生态系统功能影响提供依据^[3,8]。土壤生物多样性与土壤多功能性关系研究正在成为土壤生态研究的热点^[5,8]。

蚂蚁是全球陆地生态系统中分布最广、数量最大的社会性昆虫^[9-11],是土壤动物的优势类群,具有

多种重要的生态系统功能^[12-13]。作为生态系统“工程师”,蚂蚁通过筑巢活动形成蚁丘可以改造土壤结构、改良土壤性质、促进有机质分解、提高土壤肥力^[13],蚂蚁活动亦可能影响土壤生物活性而增强土壤呼吸,进而导致CO₂排放^[14-16]。同时,蚂蚁多样性与土壤生物间存在复杂作用关系,影响土壤多营养级关系^[17],对土壤生态系统功能的作用效应可能相反或者互补^[14-15,18-21],直接影响土壤多功能性^[22-23]。

在干旱荒漠区,研究蚂蚁生物多样性对土壤功能的整体影响,对于生态恢复实践和土壤生态系统服务评估具有重要指导意义^[1,4]。但是,前人在研究中往往忽略蚂蚁多样性是荒漠土壤生态系统功能维持的关键基础,而且在干旱荒漠生态系统中蚂蚁活动及其多样性对土壤功能的影响的研究基础比较薄弱,故亟需总结梳理干旱荒漠生态系统蚂蚁活动规律及其多样性分布对土壤多功能性的影响研究。本文针对干旱荒漠生态系统蚂蚁多样性对土

收稿日期:2023-09-26; 改回日期:2023-12-04

资助项目:国家自然科学基金项目(32360318);宁夏自然科学基金创新群体项目(2023AAC01002);宁夏科技创新团队项目(2021RXT-DLX01)

作者简介:刘任涛(1980—),男,河南南阳人,研究员,主要从事荒漠化与生态恢复相关研究。E-mail: nxuliut2012@126.com

壤功能的影响问题,分析蚂蚁活动对土壤结构、土壤物理与化学性质以及土壤养分与能量流动的影响规律,结合蚂蚁和土壤生物间的营养级作用关系,阐明蚂蚁介导的不同营养级土壤生物共同作用对土壤功能的影响过程与机制,以期为干旱荒漠生物多样性保护、退化生态系统结构与功能恢复、沙漠化治理与固沙植被建设提供依据。

1 蚂蚁活动对土壤结构及物理、化学性质的影响

蚂蚁数量大、分布广泛,拥有巨大的生物量,是土壤动物群落的优势类群^[24-25],兼具消费者和分解者的角色,在维持生态系统功能稳定上具有重要价值^[12]。从热带地区到亚北极地区,从干旱区到极端湿润区,在世界上大多数陆地环境中蚂蚁数量分布均较为广泛^[13]。综合分析来看,蚂蚁筑巢形成蚁丘

表现出生态系统工程师作用。包括两个方面:一方面通过促进有机质分解、氮矿化过程等作用直接对土壤功能产生影响^[18-19],另一方面则通过改善土壤环境条件而影响蚁丘土壤生物活性和土壤生物分布^[26-28]。

1.1 蚂蚁筑巢活动形成蚁丘改造土壤结构

蚂蚁筑巢活动翻转土壤改造土壤结构(图1),在土壤中形成地下隧道增加排水和通气功能,通过食物贮存、蚜虫培养、粪便排泄和残体累积等行为促进有机质分解和养分转化^[13,29]。蚂蚁筑巢活动无论在地表形成蚁丘还是未形成蚁丘,在地表土壤和亚地表土壤中均存在蚂蚁活动产生的扰动作用^[12]。在草地生态系统中,这种蚂蚁筑巢形成的蚁丘产生的扰动作用可以改变局部的环境特征,引起生境的异质性,有利于退化草地的恢复^[30]。

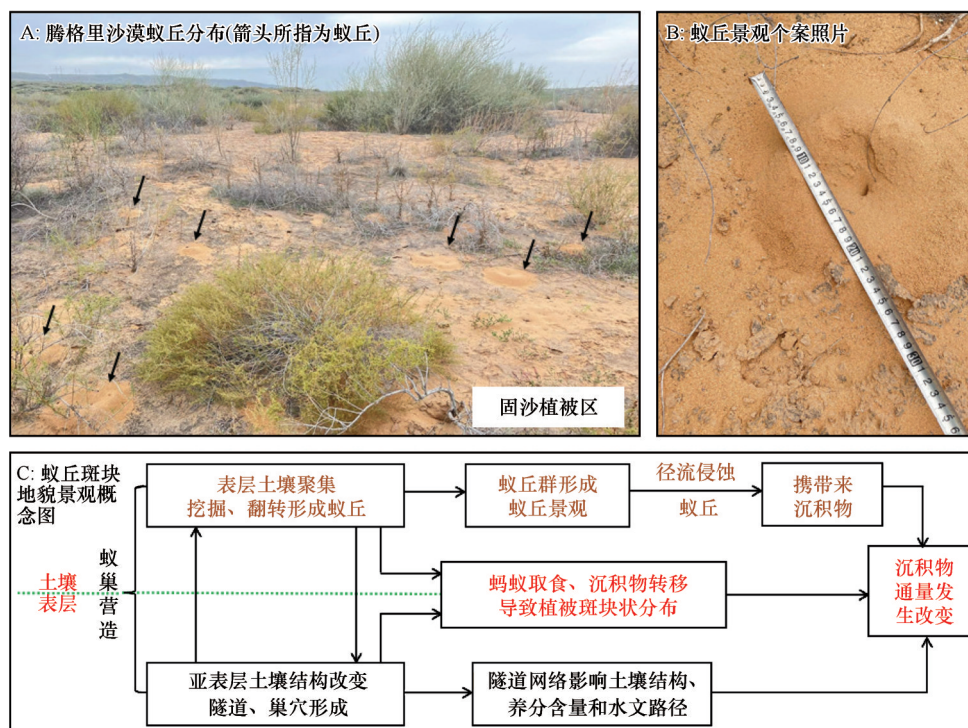


图1 蚂蚁筑巢活动形成蚁丘斑块地貌景观及其概念图^[24]

Fig.1 Geomorphologic landscape of mound patches acted by ant nest-building activities and its conceptual framework^[24]

有些蚂蚁筑巢活动在地表未形成凸出部分的蚁丘,但通过蚂蚁活动仍可以将土壤转移到亚地表土壤中或堆积在先前的巢室内,而且翻转的土壤量非常高^[12]。在拉丁美洲马提尼克(Martinique)火山土壤中,真菌培植蚁(*Mycocepurus*,一种非切叶蚁)的扰动作用可以促使巢室室壁和隧道呈现出光滑的显著特征^[31-32]。蚂蚁巢室室壁上一行行排列着沙

粒与植物残片或排泄物混合的镶嵌物,巢穴中完全填满多孔隙结构的团聚体混合物,有时候甚至混合有虫茧样材料^[32]。

有些蚂蚁筑巢活动在地表形成有明显凸出结构的蚁丘,通常包括两种类型的蚁丘形态,对土壤功能可能有不同的影响^[24]。第一种是圆形蚁丘,直径和高度均较小,以沙粒成分为主,联结黏粒物质

堆积而形成矿化性土壤,这种蚁丘易受风蚀的影响^[12-13]。第二种是椭圆形蚁丘,形状较大,持续的时间比较长,多为植被覆盖,由改造过的土壤物质为主而形成,土壤黏结性比较好,常常能抵抗风蚀的影响,例如黑木蚁(*Camponotus punctulatus*)筑巢形成的蚁丘就属于这种类型^[12]。

1.2 蚂蚁筑巢活动形成蚁丘改变土壤物理和化学性质

蚂蚁筑巢活动改变土壤物理性质主要是影响土壤剖面^[33](图2)。蚂蚁筑巢活动将有机质深埋在土壤中可以增加土壤持水能力,同时可以将深层的土壤颗粒带到土壤表层^[13,20]。蚂蚁的干扰活动主要表现在形成了土壤通道、蚂蚁巢室、土壤团聚体和土壤斑块^[24]。从这些斑块上可以识别出一些显性特征,呈现小且椭圆形的暗色斑点,与土壤背景色形成对比^[32]。蚂蚁巢穴中的隧道和巢室形成的网络结构增加土壤的孔隙度,增强排水和通风能力,降低土壤容重^[30,34]。



图2 佛罗里达收获蚁(*Pogonomyrmex badius*)的蚁巢巢穴空间结构立体模型图^[13]

Fig.2 Space stereoscopic model of mound structure of *Pogonomyrmex badius*^[13]

尽管一些土壤化学性质随着土壤特性和蚂蚁种类而发生变化(图3),但是多项研究表明,与非蚁丘土壤相比,蚂蚁蚁丘可以增加土壤有机质和N、P、K含量^[17,21,35]。在贫瘠的土壤中,蚁丘与非蚁丘土壤间的差异性更为明显,更多依赖于蚂蚁居群大小、生物量和翻转情况^[12,36-37]。生物间的相互作用可以加快风化作用下的土壤元素释放,直接影响到土壤元素(K、Na、Ca、Mg)的可溶性、运移性和矿化稳定

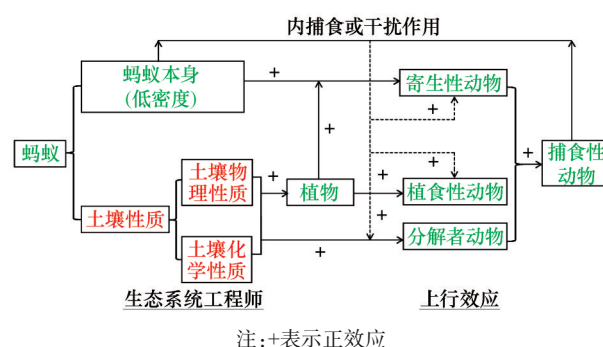


图3 蚂蚁生态系统工程师作用(通过上行效应)对土壤动物营养级结构的影响^[17]

Fig.3 Effect of ecological engineering acted by ants (i.e., bottom-up effect) on trophic structure of soil faunal communities^[17]

性,而蚂蚁与生物间的相互作用可以促使蚁丘表现出明显的土壤元素富集能力^[38]。

有些情况下,养分增加的程度可以表征外部资源的输入情况,或者是一种新的作用关系出现^[39],例如更为活跃的分解者出现将改变土壤养分含量。尽管有证据证明蚂蚁活动可以降低碱性土壤pH值而增加酸性土壤pH值^[38],但关于蚂蚁活动可以影响到土壤pH的报道实际上很少。蚁丘土壤pH值一般为5~7,而总体上看蚂蚁多度分布并不受土壤pH的影响^[40]。土壤pH值可能依赖于蚁丘中可分解的有机质数量和植物根质量,这些均可以降低土壤pH值^[12,36]。

1.3 蚂蚁筑巢活动形成蚁丘影响土壤养分和能量流动

和非蚁丘土壤相比,蚁丘中有机质分解过程由于真菌和氨化细菌的生物作用而变得非常活跃^[12,36]。蚁丘土壤的腐殖化过程可能由于放线菌减少而延迟,而且蚁丘对腐殖土成分组成的影响依赖于蚂蚁的种类^[41]。巴拿马的切叶蚁蚁丘土壤化学成分含量是非蚁丘土壤的38倍,很可能是蚁丘周围分布有较多植物根系活动的结果^[42]。在波多黎各,研究表明切叶蚁可以增加 $1.80 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2}$ 的植物净初级生产力,主要原因可能是蚂蚁活动增加了土壤磷可利用性^[43]。

蚂蚁筑巢活动形成蚁丘对土壤养分的作用实际上包括有机质分解、N矿化和P周转等土壤转化过程^[13,21,44-45]。蚂蚁对营养循环的贡献在贫瘠土壤比在肥沃土壤的总体价值高^[46]。在贫瘠土壤环境中,土壤有机质含量低、营养级网络复杂,蚂蚁可以

加速动物残体营养元素释放回土壤^[12,36,47],这类似于在肥沃、营养级结构简单的土壤中蚯蚓的作用^[8,12,36,48]。

蚂蚁介导的能量流动高于同生境中的恒温动物^[13,19]。例如,在低矮的禾草平原蚂蚁消耗的能量是 $0.6 \pm 6.1 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$,是初级生产力的 $0.2\% \pm 0.3\%$;在牧草地,蚂蚁消耗的能量是 $3.1 \pm 15.1 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$,是初级生产力的 $0.01\% \pm 0.11\%$;在弃耕地,蚂蚁消耗的能量是 $58 \pm 75 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$,是初级生产力的 3.2% ^[12]。

2 蚂蚁及其筑巢活动对土壤生物分布的影响

因蚂蚁筑巢活动而改变的土壤物理结构的持久性,可以提高其他生物体对这种物理性结构的自生或异生资源或生境的依赖性^[49]。相比于无蚂蚁生态系统“工程师”作用的景观,具有持久性蚁丘的景观则具有较高的生物多样性^[12]。蚂蚁的生态系统“工程师”作用可以通过改变土壤环境间接影响土壤动物和微生物活性(图3),同时一些捕食性蚂蚁亦可影响到土壤生物种类组成和多样性^[17](图4),从而影响土壤功能及土壤生态系统服务^[12,50]。

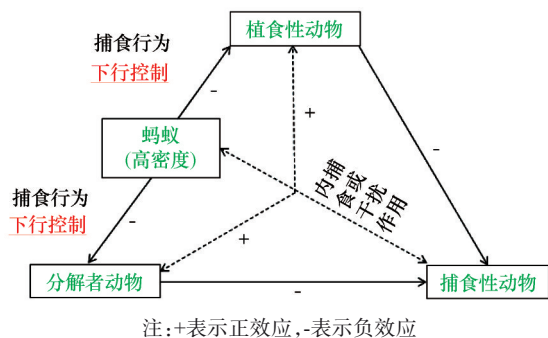


图4 蚂蚁捕食行为(通过下行效应)对土壤动物营养级结构的影响^[17]

Fig.4 Effect of predation acted by ants (*i.e.*, top-down effect) on trophic structure of soil faunal communities^[17]

2.1 蚂蚁筑巢对土壤微生物的影响

蚂蚁筑巢形成的蚁丘有利于其他生物体的存活,能够增加土壤微生物数量^[14,26,51-52]。蚂蚁筑巢定居活动会导致巢内微环境(如湿度、酸碱度、温度)、土壤结构及土壤养分状况等的改变,进而影响土壤微生物区系组成、多样性及活性^[25]。蚂蚁搬运的动物尸体和蚜虫蜜露等有机物质增加了土壤中全氮、水解氮及硝态氮等养分含量,提高了微生物可吸收利用的氮素,有利于微生物对具有重要生理

作用的蛋白质、核苷酸等生物大分子物质的合成作用^[18,25,44],促进微生物分解、利用以及同化构建微生物体,加快微生物的生长繁殖,进而提高微生物生物量碳在土壤中的积累^[53]。但是,蚂蚁筑巢导致微生物数量的增多,可能加快土壤中不稳定碳组分的分解^[54-55],结果降低了土壤微生物的熵^[53-54]。

2.2 蚂蚁对非蚁土壤动物的影响

2.2.1 蚂蚁通过形成蚁丘影响非蚁土壤动物分布

蚂蚁筑巢形成蚁丘为非蚁土壤动物提供了良好的生存环境条件,包括土壤环境的湿度、温度,以及供土壤动物取食的有机物等^[27-28,56],有利于非蚁土壤动物的存活^[17,51]。在高寒草甸生态系统中,蚂蚁蚁丘能明显改变小型土壤节肢动物群落组成结构,使以螨类为主要类群的高寒草地小型土壤节肢动物群落转变为以跳虫为主要类群,而且蚁丘还能显著提高小型土壤节肢动物的群落密度及多样性,尤其是能够显著增加菌食性跳虫和腐食性螨类的个体数量^[28]。这表征了蚂蚁筑巢行为通过低营养级控制形成一种上行效应食物网结构^[57](图3),深刻影响非蚁土壤动物营养级结构和多样性分布^[58]。但是,在北美爱荷华中部的 Savanna 草原生态系统中,蚂蚁蚁丘的存在仅降低了土壤温度,而并未能显著改变土壤环境和促进土壤节肢动物多度和多样性的提高^[56]。因此,蚂蚁与土壤生物间的营养级作用非常复杂,直接影响到蚂蚁生物多样性和土壤多功能性关系的研究。

2.2.2 蚂蚁与非蚁土壤动物直接作用关系影响土壤动物分布

蚂蚁作为捕食者,可捕食蜘蛛、蜈蚣、蝗虫和蚯蚓等动物^[17,25]。通过食饵饲喂试验^[59]、蚂蚁排除试验^[60],发现在多个营养级位置上蚂蚁均表现出对节肢动物产生强烈的捕食压力,表征了高营养级控制的一种下行效应(图4)。蚂蚁自身的适应能力和取食的食物移动能力可以影响捕食性动物类群的分布^[61]。蚂蚁可以通过取食作用直接调控鳞翅类昆虫数量分布,例如蚂蚁可以直接取食鳞翅目的卵和幼虫^[62]。另外,蚂蚁作为捕食性动物可以控制土壤动物中分解性动物的多度分布和类群组成,从而影响养分转化和能量流动^[63-64]。总之,蚂蚁和土壤动物间存在多种营养级作用关系模式。蚂蚁捕食行为被认为是决定土壤动物群落结构的重要因素^[65],直接影响土壤食物网结构、土壤营养物质周转和能

量流动过程^[58,65-66]。

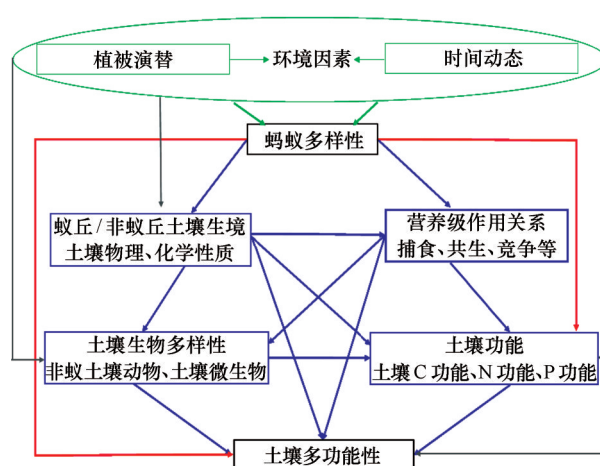
3 蚂蚁的生物学特性及其行为对生态功能的影响

根据 Jones 等^[67]的观点,蚂蚁本身的生物学特性和生态学特征也会产生较高的时空性生态系统影响,原因在于蚂蚁具有较高的种群密度,在局部或景观水平范围内蚂蚁种群可以持续较长的时间,进而对土壤生态系统功能产生影响^[12,36,47]。

首先,蚂蚁的生物学特性本身,对土壤性质具有独特的生态功能^[68]。例如,蚂蚁消化道结构有一个特殊结构——颊下囊(Infrabuccal pocket),主要具有过滤固体颗粒的作用^[69]。宾夕法尼亚弓背蚁(*Camponotus pennsylvanicus*)颊下囊可以允许直径10~100 μm 的石英砂通过颊下囊进入嗉囊,而直径>150 μm 的石英砂则被过滤滞留在颊下囊中。这些滞留在颊下囊中的固体物质会被挤压形成小球,之后从口前腔排出,将直接改变土壤性质^[69]。例如,蚂蚁本身可以分泌蚁酸而改变土壤酸碱度^[51,70]。

其次,蚂蚁自身的生理活动诸如粪便产生、排泄物及其死亡后产生的物质聚集,均可以提高土壤养分含量^[37,39]。例如,在纽约农田生境中发现黑色草甸蚂蚁可以提高土壤有机质、N、P 和 K 含量^[39]。此外,蚂蚁的排泄物以及合成的几丁质角质层是土壤稳定性有机碳库的重要组成部分^[71-72],而且蚂蚁自身生理活动特征以及自主呼吸过程可能导致碳排放^[14-15,20],均可能直接影响土壤功能(图5,红线部分)。但不同食性蚂蚁消化道优势细菌群落存在明显差异,导致其对分泌物组成及其排泄等自身的生理活动产生不同影响^[68],直接关系到蚂蚁的行为和生态功能。

蚂蚁啃食种子能够去除油质体,可以增大种子的发芽势^[73],表明蚂蚁搬运种子过程中,去除种子上油质体的行为可在一定程度增加种子发芽率。因而,蚂蚁在采食不影响植物种子发芽能力的油质体时,会向蚁丘中搬运植物种子,使蚁丘的土壤种子库密度和种子多样性增加^[25]。蚁丘顶部因蚂蚁堆土埋压和对多年生植物根茎的啃咬而形成裸斑,且裸斑面积随蚁丘面积增大而增大,影响植物群落结构^[74-75]。一些叶片柔软、低矮的植物如獐牙菜、鹅绒委陵菜和肉果草等双子叶植物逐渐从蚁丘上消失,而禾草等单子叶植物因株型较高,叶片狭长且质硬而不易被埋压,在蚁丘植被中占据优势。蚂蚁



注:红线代表蚂蚁多样性直接影响;蓝线代表蚂蚁多样性间接影响;灰线代表环境因素的可能影响

图5 固沙植被区蚂蚁多样性与土壤多功能性关系的框架概念

Fig.5 Conceptual framework of the relationship between ant diversity and soil multifunctionality in revegetated areas

取食行为直接影响植被群落结构,进而关系到其生态功能的发挥。

4 蚂蚁的生态功能对干旱、半干旱区生态恢复的启示

干旱、半干旱区生态系统极为脆弱,生物多样性结构简单、数量偏低,极易受到干扰而发生严重退化。蚂蚁活动及其生态功能对于生物多样性维持、脆弱生态系统结构与功能恢复至关重要。以往的研究往往忽视了蚂蚁活动及其多样性和土壤功能关系。随着植被演替和季节更替,蚂蚁种类组成及群落多样性发生改变,不仅影响其筑巢活动和行为,而且影响其与土壤生物间的营养级关系,同时,蚂蚁种类发生改变后不同的生物学特性对土壤功能亦产生重要影响(图5)。因此,蚂蚁活动及其多样性与土壤功能的关系研究,已成为理解地下生物多样性与生态系统功能关系的重要内容。研究干旱退化生态系统持续恢复过程中蚂蚁活动、行为及其多样性和土壤生态系统功能的协同演变规律,对于丰富地下生物多样性的BEMF研究内容、验证BEMF相关理论具有重要意义,将为干旱、半干旱脆弱生态系统的稳定性评估及精细管理提供重要依据。

蚂蚁筑巢活动对土壤功能的影响关系到干旱区生态系统的稳定性。干旱区生态系统极为脆弱,土壤贫瘠。蚂蚁筑巢活动改善土壤结构,影响土壤

微环境,提高土壤养分含量。但是,在地表塑造蚁丘的蚁种和地下或植物根部栖居的蚁种生态扰动作用不同,可能对土壤生态系统功能产生深刻影响。另外,在人工植被恢复过程中,蚂蚁的生态扰动还会对干旱、半干旱区植被的分布及多样性存在反馈作用,影响植物种子的再分布,从而影响植物的分布格局和干旱区生态系统的稳定性。

蚂蚁筑巢活动与土壤生物多样性的关系,以及蚂蚁与土壤生物间的营养级作用关系,是土壤生物多样性维持与稳定的基础。在干旱区生态系统中,土壤生物多样性与生态系统稳定性是维持脆弱生态系统结构与功能的关键基础。但是,植食性、捕食性和杂食性蚂蚁种在食物网中的作用不同,而且蚂蚁的生态功能还与食性及行为节律有关,均会对蚂蚁与土壤生物间的营养级作用关系产生深刻影响。因而,在脆弱生态系统的恢复演替过程中,蚂蚁本身及其生态系统“工程师”作用、蚂蚁与土壤生物间营养级作用关系,哪个是土壤生态功能变化的主导因素,关系到干旱区脆弱生态系统功能的稳定性维持。

干旱荒漠生态系统中,蚂蚁活动与生物结皮的相互作用关系影响土壤生态水文过程与土壤的稳定性。作为荒漠生态系统工程师,生物土壤结皮为蚂蚁活动提供了适宜的生境和食物来源,吸引蚂蚁前来筑巢。生物结皮表面相对光滑,不利用种子雨的富集,但是蚂蚁活动可以划破生物结皮,增加土壤入渗,有利于种子雨富集。因而蚂蚁和生物结皮的相互作用影响着维管束植物的萌发、定居和存活,以及植被的空间格局,在干旱半干旱区发挥着重要的生态和水文功能,对区域生态恢复与生态健康起着十分重要的作用。

蚂蚁多样性及其生态系统功能为生态系统服务能力奠定了基础。在干旱区,植被建设已成为脆弱生态系统的重要恢复措施。前期研究发现,在腾格里沙漠固沙植被区,随植被演替和环境的改变,为掘穴蚁的入侵定居创造了条件,演变时间越长,系统越复杂,越有利于掘穴蚁的筑巢。蚂蚁介导的生物多样性恢复、稳定性维持与保护,已成为脆弱生态系统功能维持的基础。因此,把蚂蚁生物多样性、生态系统功能及其生态系统多服务性应用到生物多样性保护的评价中,对于评价植被建设的恢复效果及其提供的生态系统服务具有重要作用。

参考文献:

- [1] Creamer R E, Barel J M, Bongiorno G, et al. The life of soils: integrating the who and how of multifunctionality[J]. *Oil Biology and Biochemistry*, 2022, 166: 108561.
- [2] Wagg C, Bender S F, Widmer F, et al. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences-PNAS*, 2014, 111(14): 5266–5270.
- [3] 井新, 贺金生. 生物多样性与生态系统多功能性和多服务性的关系: 回顾与展望[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(10): 1094–1111.
- [4] 王凯, 王聪, 冯晓明, 等. 生物多样性与生态系统多功能性的关系研究进展[J]. *生态学报*, 2022, 42(1): 11–23.
- [5] 朱永官, 陈保冬, 付伟. 土壤生态学研究前沿[J]. *科技导报*, 2022, 40(3): 25–31.
- [6] Cheng B, Liu H, Bai J, et al. Soil fungal composition drives ecosystem multifunctionality after long-term field nitrogen and phosphorus addition in alpine meadows on the Tibetan Plateau[J]. *Plants-Basel*, 2022, 11(21): 2893.
- [7] Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Reich P B, et al. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems[J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 10541.
- [8] 傅声雷, 刘满强, 张卫信, 等. 土壤动物多样性的地理分布及其生态功能研究进展[J]. *生物多样性*, 2022, 30(10): 146–163.
- [9] 冯怡琳, 王永珍, 林永一, 等. 河西走廊中部荒漠收获蚁(*Messor desertus*)蚁穴对秋季地表节肢动物群落结构的影响[J]. *中国沙漠*, 2023, 43(6): 121–130.
- [10] 崔文夏, 房华, 徐正会, 等. 文山国家级自然保护区蚂蚁多样性与分布格局[J]. *森林与环境学报*, 2023, 43(1): 103–112.
- [11] 蒋富国, 郭宗林, 王亚璐, 等. 中国东南部农区蚂蚁物种多样性研究[J]. *环境昆虫学报*, 2023, 23(4): 1–15.
- [12] Folgarait P J. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review[J]. *Biodiversity Conservation*, 1998, 7(9): 1221–1244.
- [13] Whitford W G, Eldridge D J. Effects of ants and termites on soil and geomorphological processes[M]//Shroder J, Butler D R, Hupp C R. *Treatise on Geomorphology*. San Diego, USA: Academic Press, 2013: 281–292.
- [14] Balzani P, Masoni A, Venturi S, et al. CO₂ biogeochemical investigation and microbial characterization of red wood ant mounds in a Southern Europe montane forest[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 166: 108536.
- [15] Wang S, Li J, Zhang Z, et al. The contributions of underground-nesting ants to CO₂ emission from tropical forest soils vary with species[J]. *Science of the Total Environments*, 2018, 630: 1095–1102.
- [16] Wu H, Lu X, Wu D, et al. Ant mounds alter spatial and temporal patterns of CO₂, CH₄ and N₂O emissions from a marsh soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57: 884–891.

- [17] Sanders D, van Veen F J F. Ecosystem engineering and predation: the multi-trophic impact of two ant species [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2011, 80(3): 569–576.
- [18] Almeida F S, Elizalde L, Silva L M S, et al. The effects of two abundant ant species on soil nutrients and seedling recruitment in Brazilian Atlantic Forest [J]. *Revista Brasileira De Entomologia*, 2019, 63(4): 296–301.
- [19] Farji-Brener A G, Werenkraut V. The effects of ant nests on soil fertility and plant performance: a meta-analysis [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2017, 86(4): 866–877.
- [20] Wu H, Lu X, Tong S, et al. Soil engineering ants increase CO₂ and N₂O emissions by affecting mound soil physicochemical characteristics from a marsh soil: a laboratory study [J]. *Applied Soil Ecology*, 2015, 87: 19–26.
- [21] Wu H, Batzer D P, Yan X, et al. Contributions of ant mounds to soil carbon and nitrogen pools in a marsh wetland of Northeastern China [J]. *Applied Soil Ecology*, 2013, 70: 9–15.
- [22] Soliveres S, van der Plas F, Manning P, et al. Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality [J]. *Nature*, 2016, 536(7617): 456–459.
- [23] Schuldt A, Assmann T, Brezzi M, et al. Biodiversity across trophic levels drives multifunctionality in highly diverse forests [J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 2989.
- [24] Viles H A, Goudie A S, Goudie A M. Ants as geomorphological agents: a global assessment [J]. *Earth-Science Review*, 2021, 213: 103469.
- [25] 赵一军, 赵敏, 毛文娅, 等. 蚂蚁对草地动植物及土壤作用的研究进展 [J]. *云南农业大学学报(自然科学)*, 2019, 34(5): 889–895.
- [26] Wang C, Wang G, Wu P, et al. Effects of ant mounds on the plant and soil microbial community in an alpine meadow of Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Land Degradation and Development*, 2017, 28(5): 1538–1548.
- [27] 冯怡琳, 王永珍, 林永一, 等. 戈壁生态系统蚁穴微生境对大型土壤动物多样性的影响 [J]. *生物多样性*, 2022, 30(12): 88–98.
- [28] 薛娟, 魏雪, 何先进, 等. 高寒草甸生态系统中蚁丘对小型土壤节肢动物群落的影响 [J]. *生态学报*, 2021, 41(4): 1–12.
- [29] Mehring A S, Martin R M, Delavaux C S, et al. Leaf-cutting ant (*Atta cephalotes*) nests may be hotspots of methane and carbon dioxide emissions in tropical forests [J]. *Pedobiologia*, 2021, 87/88: 150754.
- [30] 刘任涛, 赵哈林, 赵学勇. 沙地生态系统中蚂蚁活动与地表植被及土壤环境间的互作关系 [J]. *干旱区资源与环境*, 2011, 25(12): 166–170.
- [31] Eschenbrenner V. The influence of fungus-cultivating ants (Hymenoptera, Formicidae, Attini) on the morphology of andosols in Martinique [M]//Ringrose-Voase A J, Humphreys G S. *Soil Micromorphology: Studies in Management and Genesis*. Amsterdam, Netherlands: Elsevier, 1993: 405–410.
- [32] Humphreys G S, Ringrose-Voase A J, Humphreys G S. Bioturbation, biofabrics and the biomantle: an example from the Sydney Basin [J]. *Developments in Soil Science*, 1994, 22: 421–436.
- [33] Drager K I, Hirmas D R, Hasiotis S T. Effects of ant (*Formica subsericea*) nests on physical and hydrological properties of a fine-textured soil [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2016, 80(2): 364–375.
- [34] 陈应武, 李新荣, 苏延桂, 等. 腾格里沙漠人工植被区掘穴蚁 (*Formica cunicularia*) 的生态功能 [J]. *生态学报*, 2007, 27(4): 1508–1514.
- [35] McGinley M A, Dhillon S S, Neumann J C. Environmental heterogeneity and seedling establishment: ant-plant-microbe interactions [J]. *Functional Ecology*, 1994, 8(5): 607–615.
- [36] Lobry De Bruyn L A. Ants as bioindicators of soil function in rural environments [J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 1999, 74(1): 425–441.
- [37] Mandel R D, Sorenson C J. The role of the western harvester ant (*Pogonomyrmex occidentalis*) in soil formation [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1982, 46(4): 785.
- [38] Paton T R, Humphreys G S, Mitchell P B. *Soils. A New Global View* [M]. London, UK: UCL Press, 1995.
- [39] Levan M A, Stone E L. Soil modification by colonies of black meadow ants in a new york old field [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1983, 47: 1192–1195.
- [40] Lavelle P, Chauvel A, Fragoso C. Faunal activity in acid soils [M]//Date R A, Grundon N J, Rayment G E, et al. *Plant-Soil Interactions at Low pH: Principles and Management* [M]. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1995: 201–211.
- [41] Petal J, Kusinska A. Fractional composition of organic matter in the soil of anthills and the environment of meadows [J]. *Pedobiologia*, 1994, 38: 493–501.
- [42] Haines B L. Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta colombica*, in Panama [J]. *Biotropica*, 1978, 10(4): 270–277.
- [43] Lugo A E, Farnworth E G, Pool D, et al. Impact of the leaf cutter ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical wet forest [J]. *Ecology*, 1973, 54(6): 1292–1301.
- [44] Hidalgo F J, Canepuccia A D, Arcusa J, et al. Black fire ant mounds modify soil properties and enhanced plant growth in a salt marsh in Argentina [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2021, 261: 107534.
- [45] Potapov A M, Beaulieu F, Birkhofer K, et al. Feeding habits and multifunctional classification of soil-associated consumers from protists to vertebrates [J]. *Biological Reviews*, 2022, 97(3): 1057–1117.
- [46] Petal J. The role of ants in nutrient cycling in forest ecosystems [M]//Billen J. *Biology and Evolution of Social Insects*. Leuven, Belgium: Leuven University Press, 1992: 167–170.
- [47] Gabet E J, Reichman O J, Seabloom E W. The effects of bioturbation on soil processes and sediment transport [J]. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 2003, 31(1): 249–273.
- [48] Taylor A R, Lenoir L, Vegerfors B, et al. Ant and earthworm bio-

- turbation in cold-temperate ecosystems[J]. *Ecosystems*, 2019, 22(5): 981–994.
- [49] Jones C G, Lawton J H, Shachak M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers[J]. *Ecology*, 1997, 78(7): 1946–1957.
- [50] 井新, 蒋胜竞, 刘慧颖, 等. 气候变化与生物多样性之间的复杂关系和反馈机制[J]. *生物多样性*, 2022, 30(10): 289–307.
- [51] Vander M R. Ant interactions with soil organisms and associated semiochemicals[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2012, 38(6): 728–745.
- [52] Ginzburg O, Whitford W G, Steinberger Y. Effects of harvester ant (*Messor* spp.) activity on soil properties and microbial communities in a Negev Desert ecosystem[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2008, 45(2): 165–173.
- [53] 陈闽昆, 王邵军, 陈武强, 等. 蚂蚁筑巢对西双版纳热带森林土壤微生物生物量碳及氮的影响[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(9): 2973–2982.
- [54] 曹乾斌, 王邵军, 任玉连, 等. 蚂蚁筑巢对西双版纳热带森林土壤碳矿化动态的影响[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(12): 4231–4239.
- [55] 李少辉, 王邵军, 张哲, 等. 蚂蚁筑巢对西双版纳热带森林土壤易氧化有机碳时空动态的影响[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(2): 413–419.
- [56] Janson L, Mallott L, McGinty L. Soil temperature and arthropod abundance are lower near ant mounds near ant mounds[J]. *Til-lers*, 2012, 3: 15–19.
- [57] Tschinkel W R, Seal J N. Bioturbation by the fungus-gardening ant, *Trachymyrmex septentrionalis*[J]. *PLoS One*, 2016, 11(7): e158920.
- [58] Vidal M C, Murphy S M. Bottom-up vs. top-down effects on terrestrial insect herbivores: a meta-analysis[J]. *Ecology Letters*, 2018, 21(1): 138–150.
- [59] Moya-Laraño J, Wise D H. Direct and indirect effects of ants on a forest-floor food web[J]. *Ecology*, 2007, 88(6): 1454–1465.
- [60] Piñol J, Espadaler X, Cañellas N, et al. Ant versus bird exclusion effects on the arthropod assemblage of an organic citrus grove[J]. *Ecological Entomology*, 2010, 35(3): 367–376.
- [61] Leite P A M, Carvalho M C, Wilcox B P. Good ant, bad ant? Soil engineering by ants in the Brazilian Caatinga differs by species[J]. *Geoderma*, 2018, 323: 65–73.
- [62] Sanders D, Platner C. Intraguild interactions between spiders and ants and top-down control in a grassland food web[J]. *Oecologia*, 2006, 150(4): 611–624.
- [63] Lenoir L, Bengtsson J, Persson T. Effects of Formica ants on soil fauna—results from a short-term exclusion and a long-term natural experiment[J]. *Oecologia*, 2003, 134(3): 423–430.
- [64] Lenoir L, Persson T, Bengtsson J, et al. Bottom-up or top-down control in forest soil microcosms? Effects of soil fauna on fungal biomass and C/N mineralisation[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2006, 43(3): 281–294.
- [65] Dibner R R, Doak D F, Lombardi E M. An ecological engineer maintains consistent spatial patterning, with implications for community-wide effects[J]. *Ecosphere*, 2015, 6(9): 1–17.
- [66] Wills B D, Landis D A. The role of ants in north temperate grasslands: a review[J]. *Oecologia*, 2018, 186(2): 323–338.
- [67] Jones C G, Lawton J H, Shachak M. Organisms as ecosystem engineers[J]. *Oikos*, 1994, 69(3): 373–386.
- [68] 郑洲. 不同食性蚂蚁消化道细菌群落组成及多样性研究[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2022.
- [69] Eisner T, Happ G. The infrabuccal pocket of a formicine ant: a social filtration device[J]. *Psyche*, 1962, 69: 107–116.
- [70] Sudhaus W. The guild of saprobiontic nematodes associated with ants (Formicoidea)[J]. *Ecologica Montenegrina*, 2016, 7: 600–613.
- [71] Lützow M V, Kögel-Knabner I, Ekschmitt K, et al. Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions—a review [J]. *European Journal of Soil Science*, 2006, 57: 426–445.
- [72] Vidkjær N H, Wollenweber B, Gislum R, et al. Are ant feces nutrients for plants? A metabolomics approach to elucidate the nutritional effects on plants hosting weaver ants[J]. *Metabolomics*, 2015, 11(4): 1013–1028.
- [73] Christianini A V, Mayhé-nunes A J, Oliveira P S. The role of ants in the removal of non-myrmecochorous diaspores and seed germination in a neotropical savanna [J]. *Journal of Tropical Ecology*, 2007, 23(3): 343.
- [74] Rabeling C, Bacci M. A new workerless inquiline in the Lower Attini (Hymenoptera: Formicidae), with a discussion of social parasitism in fungus-growing ants[J]. *Systematic Entomology*, 2010, 35(3): 379–392.
- [75] 鱼小军, 蒲小鹏, 黄世杰, 等. 蚂蚁对东祁连山高寒草地生态系统的影响[J]. *草业学报*, 2010, 19(2): 140.

Ecological function of ants and its implication for ecological restoration of semiarid and arid ecosystems

Liu Rentao

(School of Ecology and Environments / Breeding Base for State Key Laboratory of Land Degradation and Development in Northwestern China, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract: The relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality is the new hotspot of international ecological research. Ants are of the social insects that harbors the greatest number of individuals in terrestrial ecosystems, and have many ecosystem functionality. However, the ant diversity plays the basic roles in the maintenance of soil ecosystem function, but it is always neglected in ecological research on arid desert ecosystems. Focusing on the relationship between ant biodiversity and ecosystem multifunctionality in arid ecosystems, ant acts as “ecosystem engineering” that indicates significant effects on soil structure, soil physical-chemical properties, and soil nutrient and energy flow. Then, the interaction of ant and soil biota is observed to be the forcing drivers for the distribution of soil microbiology and soil arthropods. There is also a cascade relation of ants and soil arthropods that is one of the deterministic factors of soil food web. Nevertheless, the ant itself acted as the dominant taxa in soil ecosystems can play implications on soil functionality. In summary, ants acted as “ecosystem engineering” and played important role in soil physical-chemical properties and soil functions. There is a “bottom-up” effect and “top-down” effect of ants on soil biology. The trophic relations of ants to soil biology were the key point of the formation and maintenance of soil biodiversity, and were an important foundation of soil ecosystem functionality. In semiarid and arid regions, the nest-building activities of ants created anthills and had strong effects on soil conditions and soil biodiversity. The ant diversity and its effect on soil biodiversity played important implications on soil multifunctionality, which provided a key basis for ecological restoration of arid ecosystems, ecosystem services and its multiserviceability.

Key words: ant; nest-building activity; trophic relation; ecosystem functionality; ecosystem restoration