

DANUTA WOJEWODA, ANNA KAJAK i MACIEJ SZANSER

Zakład Ekologii Krajobrazu, Instytut Ekologii PAN

Dziekanów Leśny k. Warszawy

05-092 Łomianki

e-mail: ekolog@warman.com.pl

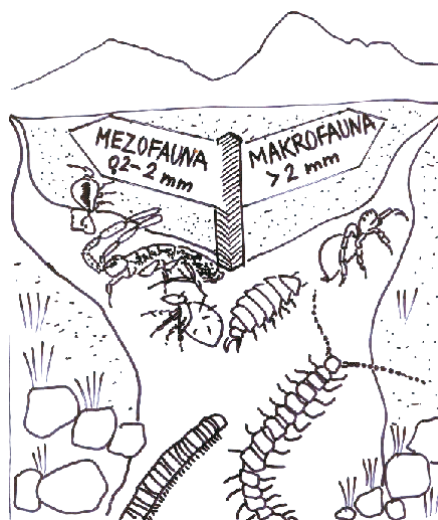
ROLA MEZO- I MAKROFAUNY W FUNKCJONOWANIU GLEBY*

WSTĘP

Do niedawna mało interesowano się fauną glebową. Dobrze poznana i powszechnie doceniana jest jedynie rola dżdżownic, ale są to zwierzęta dość wymagające. Potrzebują one gleby o wysokiej wilgotności i, ze względu na długi cykl życiowy, pozostawionej przez dłuższy czas w spokoju. Niewiele ich jest zazwyczaj w glebach uprawnych. Stąd bardzo ważna jest wiedza o działalności innych zwierząt. W niniejszym artykule kładziemy nacisk na znaczenie stawonogów i wazonkowców, należących do mezo- (zwierzęta o średnicy od 0,2 do 2 mm), jak i makrofauny glebowej (o średnicy ciała > 2 mm) (Ryc. 1).

Wymienione zwierzęta stanowią łącznie od 0,3 do 0,5% biomasy wszystkich organizmów glebowych i do 7,5% biomasy całej fauny w żyznych lasach (DUNGER 1983). Odżywiają się głównie martwymi szczątkami roślin i zwierząt, grzybami, glonami lub mniejszymi od siebie zwierzętami. Pomimo stosunkowo małej biomasy omawianych tu zwierząt glebowych, coraz częstsza jest opinia, że spełniają one istotną rolę jako regulatory składu chemicznego i struktury materii organicznej oraz szybkości jej rozkładu. Najczęściej stwierdza się, że obecność dużych stawonogów stymuluje rozwój mikroorganizmów i powoduje zmiany w

udziale poszczególnych grup w całym zespole (HANLON i ANDERSON 1980, STRIGANOVA 1980, ANDERSON i współaut. 1985, GUNNARSON i TUNLID 1986, COÛTEAUX i BOTTNER 1994,



Ryc. 1. Mezo- i makrofauna glebowa (Rys. Olejniczak).

FROUZ i współaut. 1999). Obserwuje się jednak także przeciwstawne efekty, hamowanie rozwoju mikroflory przez makrostawonogi (WARDLE i LAVELLE 1997, WOLTERS 2000).

*Artykuł został opracowany na podstawie referatu wygłoszonego dn. 7 IX 2001 na Ogólnopolskim Sympozjum Mikrobiologicznym pt. „Aktywność drobnoustrojów w różnych środowiskach”, zorganizowanym przez Katedrę Mikrobiologii Wydziału Rolniczego Akademii Rolniczej im. H. Kołłątaja w Krakowie. Udział w konferencji był finansowany z projektu grantowego KBN 6 PO4F 02816 oraz 6 PO4F 03820.

Niniejszy artykuł zawiera porównanie liczebności i biomasy różnych grup organizmów glebowych, przykłady wpływu zmian za-

chodzących w środowisku na niektóre grupy fauny oraz kierunki oddziaływania mezo- i makrofauny na właściwości gleby.

LICZEBNOŚĆ I BIOMASA ORGANIZMÓW GLEBOWYCH

Warto zacząć od przedstawienia zagęszczenia i biomasy różnych grup organizmów glebowych (Tabela 1).

drobnych muchówek, mierzy się już w tysiącach. W przykładowej glebie łąkowej było ich łącznie 54 tysiące na m^2 (BLAIR i współaut.

Tabela 1. Zakresy liczebności wybranych grup organizmów glebowych oraz zakresy biomasy i turnover za sezon

Grupy organizmów	Liczebność* (osobniki m^{-2})	Turnover** biomasy na sezon	Biomasa** (g s.m. m^{-2})
Mikroorganizmy			
Bakterie	10^{13}	2–3	50–75
Grzyby	10^{10} – 10^{11}	0,75	70–270
Mikroorganizmy ogółem	10^{13} – 10^{14}		120–345
Bezkęgowce			
Mikrofauna			
Nicienie	10^6	2–4	0,15–0,4
Mezofauna			
Roztocze	10^3 – 10^4	2–3	0,2–0,8
Skoczogonki	10^3 – 10^4	2–3	0,02–0,05
Wazonkowce	10^3	?	0,1–0,8
Makrofauna			
Dżdżownice	10 – 10^3	3	2,5–5
Inne (mezo- i makrofauna)	10^2 – 10^4		1–10
Fauna ogółem	10^6		2,97–7,05

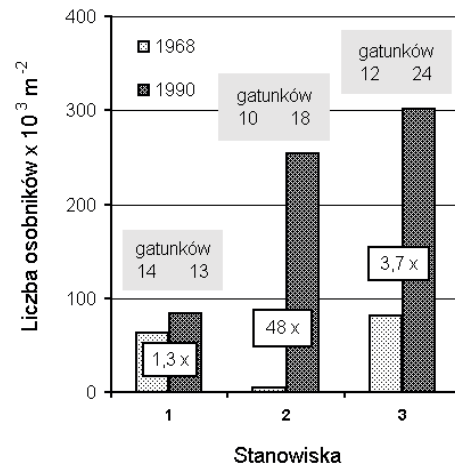
*W glebach różnych ekosystemów lądowych (DUNGER 1983); ** na łąkach i w agroekosystemach bezorkowych (COLEMAN 1994, NOWAK i PILIPIUK 1997, BLAIR i współaut. 2000)

Najbardziej znane spośród zwierząt glebowych są, jak wspomniano, dżdżownice. W przeciętnej glebie łąkowej jest ich około 150 na m^2 w całym profilu gleby. Liczba makrostawonogów, takich jak pająki, mrówki, większość chrząszczy i larw różnych owadów jest podobna, łącznie może ich być kilkaset na m^2 . Zagęszczenie drobnych zwierząt należących do mezofauny, zaliczanych do mikrostawonogów, takich jak skoczogonki i roztocze, oraz larwy

2000). To oczywiście bardzo mało w porównaniu np. z nicieniami, których są miliony, a tym bardziej mikroflorą, której liczebność może sięgać 10^{14} komórek na m^2 (EDWARDS 2000). Gdy jednak rozpatruje się nie liczbę osobników, a ich biomasę, różnice nie są już tak znaczne. I tak, na badanych przez zespół Zakładu Ekologii Gleby Instytutu Ekologii PAN łąkach na Suwalszczyźnie największa była biomasa dżdżownic – około 6,5 g s.m. m^{-2} , w porównaniu

do masy skoczogonek i roztoczy – 1,3 g oraz larw muchówek 0,36 g (KAJAK i WASILEWSKA 1997) (Tabela 1). Warto zwrócić uwagę, że turnover, wielkość, która informuje o tym, ile razy w ciągu sezonu następuje wymiana biomasy, według podanych tu wartości jest podobna u mikroorganizmów i zwierząt, pomimo bardzo zróżnicowanego minimalnego czasu trwania jednej generacji (Tabela 1).

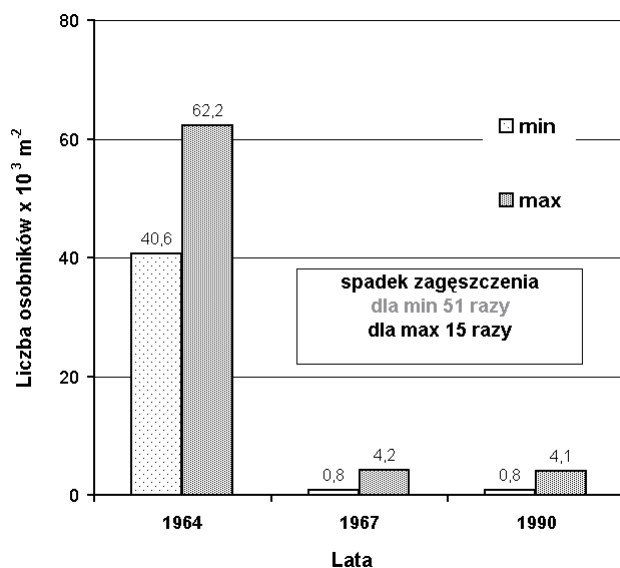
Bardzo znaczące mogą być różnice zagęszczenia i biomasy bezkręgowców zależne od rodzaju gleby. Wielkie zmiany mogą następować także w tej samej glebie pod wpływem działalności ludzkiej. Przykładem mogą być np. różnice w liczebności skoczogonek zaobserwowane w Dolinie Tomanowej w Tatrach (Ryc. 2) i w czarnoziemach pól uprawnych w południowych Czechach (Ryc. 3) (RUSEK 2000). Badania w Tatrach prowadzono w różnych występujących tam zbiorowiskach roślinnych w końcu lat 60. i powtórzono w latach 90. Zagęszczenie skoczogonek (Collembola) w pierwszym okresie na 16 badanych stanowiskach układało się w zakresie od 3600 do 8000 osobników na m^2 . W latach 90. na większości stanowisk stwierdzono znaczny wzrost liczebności. Wynosiła ona od ok. 80000 do 300000 osobników na m^2 . Na poszczególnych stanowiskach nastąpił przyrost od 1,3 do 48 razy. Przyrost nastąpił także w liczbie znalezionych gatunków, choć już nie tak znaczny – zakresy liczby gatunków wynosiły poprzednio 10–14, a obecnie 13–24. Jest to niewątpliwie efekt ocieplania się klimatu, przesuwania się wyżej stref roślinności i postępującej eutrofizacji siedlisk. Największe zmiany wystąpiły w środowiskach po-



Ryc. 2. Zmiany zagęszczenia i liczby gatunków skoczogonek (Collembola) w Tatrach na trzech wybranych, spośród szesnastu analizowanych stanowisk – porównanie danych z r. 1968 i 1990 (wg RUSEK 2000).

przednio oligotroficznym i były spowodowane zwiększonym dopływem azotu, co przyczyniło się do przekształcenia zbiorowisk roślinnych i zespołów zwierząt glebowych.

W przeciwieństwie do zjawiska obserwowanego w Tatrach, na terenach uprawnych stwierdzono dramatyczne zmniejszenie liczebności Collembola, od ponad 40000–60000 m^{-2} na początku lat 60., do zaledwie 800–4200 pod koniec tej dekady (Ryc. 3). Liczba gatunków, która pierwotnie wynosiła ponad 30, spadła do 4–5 (RUSEK 2000). Takie obniżenie liczebności było efektem intensywnej uprawy i stosowania środków ochrony roślin. Nie tylko skoczogon-



Ryc. 3. Zmiany zakresów (minimum i maksimum) zagęszczenia Collembola na polach pod wpływem intensyfikacji uprawy (wg RUSEK 2000).

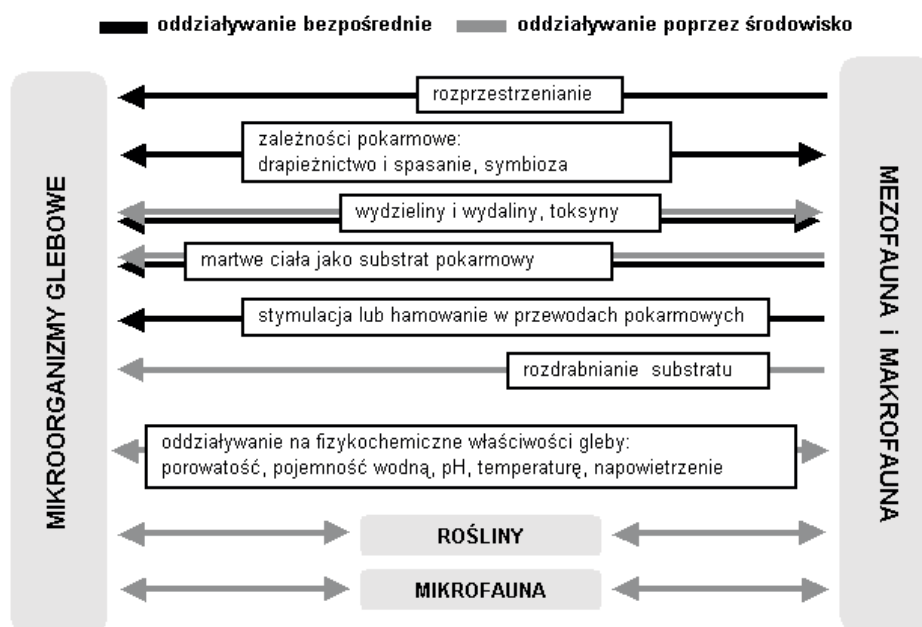
ki, ale też inne grupy zwierząt glebowych, w tym dżdżownice, zareagowały podobnym załamaniem liczebności. W wyniku tych zmian nastąpiły bardzo niekorzystne przekształcenia

gleby. Zmieniła się mikrostruktura, zmniejszyła ilość porów, a więc możliwość przesiąkania wody i penetrowania korzeni w głąb gleby (RUSEK 2000).

BEZPOŚREDNIE I POŚREDNIE ODDZIAŁYWANIE MEZO- I MAKROFAUNY NA WŁAŚCIWOŚCI GLEBY

Bezkęgowce w istotny sposób wpływają na glebę zarówno przez swoją aktywność ruchową, jak też poprzez sieć współzależności z mikroorganizmami. Wzajemne zależności fauny i mikroflory glebowej bywają bardzo skomplikowane. Można je podzielić na bezpośrednie oraz pośrednie i usystematyzować w sposób pokazany na schemacie (Ryc. 4). Interakcje

dziono na terenach półpustynnych, gdzie rola zwierząt była najbardziej bezsporna (ELDRIDGE 1993, WAGNER i współaut. 1997, WHITFORD 2000). W Sahelu przeprowadzone zostały eksperymenty, które polegały na usuwaniu termitów z pewnych poletek przez działanie dieldrinu (SARR i współaut. 2001). Stwierdzono, że 60% makroporów gleby powstało dzięki tym



Ryc. 4. Interakcje między makro- i mezofauną glebową i epigeiczną, a mikroorganizmami glebowymi.

te zostały opisane bardziej szczegółowo w dalszej części niniejszego artykułu.

FAUNA GLEBOWA A STRUKTURA GLEBY

Bardzo istotny, a przeważnie pomijany jest wpływ zwierząt na strukturę gleby, na wielkość występujących w glebie kanalików i porów różnej wielkości, a także na agregatową strukturę gleby. Sieć przestrzeni wewnątrz gleby decyduje o możliwości wchłaniania, utrzymywania i magazynowania wody przez glebę. Szczególnie dużo badań tego problemu prowa-

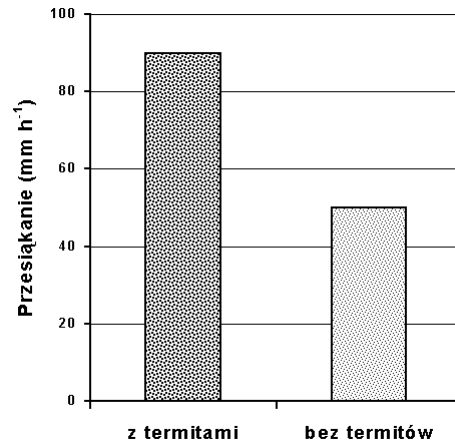
dzono na terenach półpustynnych, gdzie rola zwierząt była najbardziej bezsporna (ELDRIDGE 1993, WAGNER i współaut. 1997, WHITFORD 2000). W Sahelu przeprowadzone zostały eksperymenty, które polegały na usuwaniu termitów z pewnych poletek przez działanie dieldrinu (SARR i współaut. 2001). Stwierdzono, że 60% makroporów gleby powstało dzięki tym zwierzętom. Przesiąkanie było prawie 2 razy szybsze w obecności termitów (Ryc. 5). Podobne wyniki osiągnięto w doświadczeniach przeprowadzonych na pustyni Chihuahuan w Stanach Zjednoczonych (WHITFORD 2000). Zbliżony wpływ na glebę mają też mrówki (ELDRIDGE 1993). Na poletkach z mrowiskami, w półpustynnym, zalesionym terenie w Australii, czterokrotnie większe było średnie przesiąkanie wody opadowej w głąb gleby, niż w terenach bez mrowisk. Równocześnie produkcja roślinna była kilkakrotnie większa przy obecności tych owadów. Także w środowiskach dobrze uwilgotnionych, mrówki mogą istotnie

zmieniać właściwości gleby. W glebie mrowisk na łąkach torfowisk niskich stwierdzono zmniejszenie gęstości objętościowej o 29–36%, a wilgotności gleby o 2–17% (PĘTAŁ 1998). Mrówki i termyty powodują powstawanie mozaiki mikrośrodków w glebie i przyczyniają się do plamistego rozmieszczenia roślinności na danym terenie. Także mezofauna zmienia strukturę gleby. Zaliczane do niej wazonkowce, w eksperymencie laboratoryjnym, istotnie wpływały na zwiększenie tempa przesiąkania wody w glebie zmieszanej ze ściółką, w porównaniu z analogiczną glebą bez wazonkowców (VAN VLIET i współaut. 1998).

Jak już wspomniano, najwięcej badań tego rodzaju przeprowadzono w terenach pustynnych, na termitach i mrówkach. Działanie innych, występujących w naszych glebach bezkręgowców jest zbliżone, ale słabiej udokumentowane. Fauna glebowa, przy niekorzystnych warunkach panujących na powierzchni, przemieszcza się w głąb profilu glebowego tworząc kanaliki. Stwierdzono, że np. *Collembola*, przy przesychnianiu górnej warstwy gleby wędrują w dół i dość szybko, po kilku godzinach, gdy wilgotność wzrośnie, powracają na powierzchnię. Zdolności niektórych zwierząt do przetwarzania struktury gleby stały się powodem, że wiele grup bezkręgowców określa się jako „inżynierów gleby”.

ROZPRZESTRZENIANIE MIKROORGANIZMÓW

Mikroorganizmy zużywają substrat punktowo i stopniowo następuje starzenie się poszczególnych kolonii. Nawet grupy obdarzone zdolnością poruszania się mają, w związku ze swoimi niewielkimi rozmiarami, bardzo ograniczoną możliwość przemieszczania się w środowisku glebowym. Ważną rolę jako „środek transportu” dla drobnoustrojów pełni fauna glebowa i epigeiczna. Dzięki ruchliwym bezkręgowcom aktywnie poszukującym nowych źródeł pokarmu, mikroorganizmy mają możliwość zasiedlania nowych skupisk materii organicznej w sposób bardziej celowy, niż ma to miejsce przy wypłukiwaniu ich przez wodę, czy przenoszeniu przez wiatr wraz z cząstkami gleby. Zarówno formy przetrwalnikowe bakterii i spory grzybów, jak i formy wegetatywne, są rozprzestrzeniane przez zwierzęta jako niestrawione resztki pokarmu oraz jako pasażerowie na gapę na powierzchni ich ciał. Bezkręgowce glebowe przyczyniają się m.in. do roz-



Ryc. 5. Szybkość przesiąkania wody na poletkach z termitami i bez termitów (wg WHITTFORDA 2000).

siewania grzybów mikoryzowych. Obecność spor tych grzybów stwierdzono w ok. 30% spośród 335 badanych przewodów pokarmowych różnych bezkręgowców. Trzeba jednak przyznać, że największe, potwierdzone doświadczalnie znaczenie dla rozsiewania grzybów mikoryzowych, mają dżdżownice (Rabatin i Stinner 1988, Reddel i Spain 1991 za COÛTEAUX i BOTTNER 1994).

DRAPIEŻNICTWO I SPASANIE

Wpływ żerowania zwierząt na mikroorganizmach jest często niejednoznaczny, może prowadzić do zmniejszenia, lub przeciwnie, do zwiększenia liczebności populacji ofiar, albo też niczego w liczebności nie zmieniać. Jednym z mechanizmów stymulujących wzrost liczebny zespołów mikroorganizmów pod wpływem spasanania, są wydzieliny, wydaliny i martwe osobniki populacji drapieżcy. Działają one na populacje potencjalnych ofiar, jak zastrzyk składników odżywczych, zwłaszcza azotu i fosforu, w które ubogie są celulozowo-ligninowe resztki roślinne.

Mikroflora ma możliwość szybkiego nadrobienia powstałych strat i może być liczniejsza po żerowaniu, niż przed nim. Zależy to od intensywności spasanania (Hanlon i Anderson 1979 za COÛTEAUX i BOTTNER 1994) i od dostępu do składników pokarmowych. Można określić optimum liczebności fauny spasającej, przy którym następuje równowaga między efektem wyżerania i stymulacji (COÛTEAUX i BOTTNER 1994). Stwierdzono (Warnock i współaut. 1982, Moore i współaut. 1985 za COÛTEAUX i

BOTTNER 1994), że Collembola i inne mikrosta-wonogi mogą oddziaływać niekorzystnie na ektomikoryzę, prowadząc do upośledzenia po-bierania fosforu przez rośliny, zwłaszcza w wa-runkach jego niedoboru.

Zwierzęta wpływają nie tylko na liczeb-ność, ale także na skład mikroflory. Poprzez wybiórczość pokarmową „promują” pewne grupy mikroorganizmów. Niektóre gatunki zwierząt wybierają np. określone gatunki grzy-bów. Skoczogonka *Onychiurus latus* (Collem-bola) poprzez wyżeranie grzyba *Marasmius androsaceus* powoduje, że traci on swoją do-minującą rolę w rozkładzie ściółki na rzecz in-nego grzyba – *Mycena galopus*. Z kolei zastąpienie preferowanych grzybów innymi powoduje zmniejszenie wzrostu i płodności spajającego je zwierzęcia. Często decyduje nie tylko gatunek spasanego organizmu (Parkin-son i współaut. 1979, Moore i współaut. 1985 za COÛTEAUX i BOTTNER 1994), ale również jego kondycja i wiek (Booth i Anderson 1979, Bengtsson i Rundgren 1983, Leonard 1984, Moore i współaut. 1988 za COÛTEAUX i BOTTNER 1994). Stwierdzono na przykład, że skoczogonka *Folsomia candida* woli młode, aktywne metabolicznie strzępki grzybów oraz grzyby rosnące na bogatych w azot podłożach. Preferencje pokarmowe mogą też wynikać z produkcji toksyn przez niektóre mikroorgani-zmy (Parkinson i współaut. 1979 za COÛTEAUX i BOTTNER 1994).

ROLA FAUNY GLEBOWEJ W ROZKŁADZIE MATERII ORGANICZNEJ

Zwierzęta glebowe spełniają ważną funkcję w rozkładzie materii organicznej, głównie dziełki powiązaniom z mikroorganizmami. Sądzi się nawet, że dla mikroorganizmów, które stano-wią tu czynnik *sine qua non*, zwierzęta są ko-niecznym bodźcem pobudzającym do działania. LAVELLE (2000) porównał mikroor-ganizmy do Śpiącej Królowej, która musi zo-stać obudzona przez Pięknego Księcia (zwie-rzęta), żeby stała się aktywna. Spasanie wzmaga aktywność metaboliczną mikroorganizmów, przyspiesza turnover węgla i mineralizację azo-tu. To działanie jest bardziej widoczne, niż wpływ zwierząt na biomasę drobnoustrojów. W badaniach nad rozkładem ściółki iglastej stwierdzono na przykład, że w obecności *To-mocerus minor* (Collembola) i *Philoscia mu-scorum* (Ispopda) wzrasta aktywność dehydro-

genazy, celulazy i dyfuzja CO₂ oraz zawartość azotanów i fosforanów wymiennych (Ro-elofsma 1990, Hedlund i współaut. 1991 za COÛTEAUX i BOTTNER 1994).

Mechanizmy tego aktywizującego od-działywania fauny na drobnoustroje glebowe są wielorakie i zostaną omówione poniżej. Ogromne znaczenie dla udostępnienia mikro-organizmom nowych zasobów pokarmowych ma mieszanie i rozdrabnianie przez faunę dopływającej do gleby materii organicznej. Nie bez znaczenia jest ponadto fakt, że zwierzęta penetrujące glebę przemieszczają mikroorga-nizmy.

ROZDRABNIANIE SUBSTRATU

Ważnym mechanizmem przyczyniającym się do przyspieszania rozkładu szczątków orga-nicznych przez mezofaunę, a zwłaszcza makro-faunę, jest rozdrabnianie substratu. Następuje dzięki temu zwiększanie powierzchni detrytu-su i przez to udostępnianie go mikroorgani-zmom. W eksperymentach z woreczkami ściółkowymi stwierdzono, że rozdrabnianie materiału roślinnego przez mezofaunę zwięk-sza tempo rozkładu o 4–69% (SEASTED 1984). Stwierdzono np., że *Julus scandinavus* na-leżący do dwuparców zwiększa stopień roz-drobnienia miliony razy (COÛTEAUX i BOTTNER 1994). Równocześnie wskazuje się też na działanie zmierzające w przeciwnym kierunku. Koprolity dużych zwierząt glebowych mają po-wierzchnię w stosunku do masy mniejszą niż ściółka, z której powstały (WEBB 1977). Bardzo istotny jest udział zespołu dużych bezkręgow-ców glebowych w dekompozycji trudno rozkładalnej materii organicznej. Często udział ten jest widoczny dopiero w kolejnych latach rozkładu, co wymaga długotrwałych badań (COÛTEAUX i BOTTNER 1994, TIAN i współaut. 1997, BRUSSARD 1998, WOLTERS 2000).

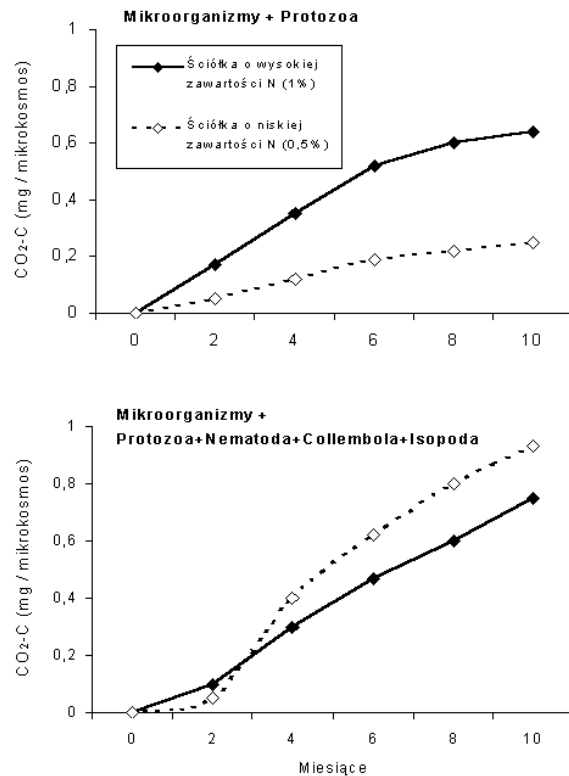
MINERALIZACJA MATERII ORGANICZNEJ

Nawet niewielki dopływ nowej, łatwo rozkładalnej materii organicznej takiej, jak na przykład martwe ciała bezkręgowców, może stymulować mineralizację zawartej w glebie starej frakcji materii o dużej zawartości lignin. Przyspieszenie zachodzi dzięki interakcjom między zwierzętami a mikroflorą występującą w glebie, odchodach i przewodach pokarmo-

wych zwierząt (WARDLE i LAVELLE 1997, WOLTERS 2000). Świeże odchody bezkręgowców zawierają sześciokrotnie większą biomasę mikroorganizmów w porównaniu z otaczającą glebą i stanowią zaczyn pobudzający rozwój mikroorganizmów w trudno-rozkładalnym substracie. Na przykład, w przewodzie pokarmowym *Folsomia candida* (Collembola) stwierdzono pięciokrotny wzrost liczebności bakterii chitynolitycznych w porównaniu z otaczającą glebą. Podobne zjawisko występuje u *Oniscus asellus* (Isopoda) (COÛTEAUX i BOTTNER 1994). Dopływająca, nowa materia spełnia rolę zapłonu określanego w literaturze anglojęzycznej jako „hot spot”, gdzie skupia się działalność organizmów (GRIFFITHS 1994, BRUSSARD 1998, SZANSER 2000a). W badaniach mikro- i mezokosmosowych¹ stwierdzono na podstawie oceny produkcji CO₂, że rozkład ściółki o niskiej zawartości azotu zostaje przyspieszony i wzmożony, gdy w rozkładzie uczestniczy zespół złożony nie tylko z mikroorganizmów i pierwotniaków, ale też nicieni, skoczogonek i stonóg (COÛTEAUX i BOTTNER 1994). Przy rozkładzie ściółki bogatej w azot, obecność tych większych zwierząt nie miała wpływu na szybkość mineralizacji. W wyniku oddziaływania złożonego zespołu zwierząt, już po 4–6 miesiącach ma miejsce wyższa dyfuzja CO₂ ze ściółki o niskiej wyjściowo zawartości azotu (Ryc. 6). Znalazło to potwierdzenie w naszych badaniach, gdzie po 6–10 miesiącach od wyłożenia ściółki, w wariancie z nieograniczonym dostępem makrostawonogów stwierdzono, istotnie wyższą dyfuzję CO₂, niż w wariancie bez tej penetracji (Wojewoda, niepublikowane).

W mezokosmosowych eksperymentach terenowych stwierdzono, że zarówno penetrowanie ściółki przez stawonogi (i pozostawianie przez nie szczątków i odchodów), jak i samo nawożenie odchodami owadów zwiększało istotnie tempo ubywania ściółki. Po 20-tu miesiącach było ono większe odpowiednio o 10,6 i 8,6% w porównaniu z wariantami bez penetracji fauny i bez nawożenia odchodami owadów (SZANSER 2000a, b).

W terenowych i laboratoryjnych badaniach przeprowadzanych w mikro- i mezokosmosach stwierdzono istotny wpływ dużych stawonogów i wazonkowców na uwalnianie pier-



Ryc. 6. Sumaryczna produkcja CO₂ ze ściółek różniących się C:N przy manipulacji składem zespołu organizmów glebowych (wg COÛTEAUX i BOTTNERA 1994).

wiastków biogenych ze ściółki (BOLGER, 2000, SZANSER 2000a) i z gleby (ANDERSON i współaut. 1985, BRIONES i współaut. 1998). Na przykład w obecności wazonkowców uwalnianie N ze ściółki iglastej było zwiększone o ponad 50% (BOLGER i współaut. 2000), a w obecności dużych stawonogów mineralizacja N była większa o ok. 40% (SZANSER 2000a).

PROCESY HUMIFIKACJI

Trochę więcej uwagi należy poświęcić zagadnieniu roli zwierząt w tworzeniu materii organicznej gleby – próchnicy, ze względu na ogromne znaczenie tej materii dla retencji wody i składników pokarmowych. Dane dotyczące wpływu zwierząt glebowych na procesy humifikacji, jeżeli pominąć dżdżownice, są bardzo skąpe. Oprócz dżdżownic, uznanymi

¹ Mikro- i mezokosmosy są to różnych rozmiarów pojemniczki wypełnione podłożem, glebą lub ściółką, pozwalające na manipulację składem zasiedlających je organizmów i obserwację ich wzajemnych oddziaływań oraz wpływu badanych grup na przebieg wybranych procesów.

humifikatorami są larwy muchówek, skoczogonki, wazonkowce, mechowce, dwuparce i stonogi (KONONOVA 1968, RUSEK 1975, KOZLOVSKAJA 1976, STRIGANOVA 1980, DUNGER 1983).

Uważa się, że cały detrytus dopływający do gleby przechodzi przynajmniej raz przez przewód pokarmowy różnych zwierząt i że ich odchody tworzą praktycznie całą warstwę próchnicy glebowej (BAL 1970, RUSEK 1975, SEASTEDT 2000). Zwierzęta glebowe odżywiają się pokarmem o niskiej jakości, muszą wobec tego konsumować znaczne ilości i dużo odrzucać. Asymilacja pokarmu wynosi 10-40%, reszta wraca do środowiska w postaci ekskrementów. Od tego, jakie zwierzęta występują w danej glebie, zależy ilość i skład ekskrementów, a w konsekwencji skład próchnicy (BAL 1970, RUSEK 1975, PONGE 1991, MARTIN i MARINISSEN 1993). Dzięki mieszaniu trudno rozkładalnej materii organicznej z cząstkami mineralnymi gleby, jakie zachodzi w przewodzie pokarmowym, powstają trwałe koprolity. Tworzą one agregaty glebowe różnej wielkości. Początkowo, w ciągu pierwszych tygodni, koprolity ulegają szybkiemu rozkładowi, ale później proces ten zostaje zahamowany. Niedawno przeprowadzone badania sugerują, że korzenie roślin i strzępki grzybów mikoryzowych tworzą sieć, w której zatrzymują się mikro- i makroagregaty, a tym samym przyczyniają się do stabilizowania materii organicznej (JASTROW 1996, BEARE i współaut. 1997). Eks-

krementy pewnych grup zwierząt bardzo szybko ulegają rozkładowi, inne pozostają przez długi czas niezmienione. Wiadomo na przykład, że zbite odchody mechowców (*Oribatida*) są bardziej trwałe niż odchody innych zwierząt i znacznie dłużej pozostają w glebie nie rozłożone (RUSEK 1975, HANSEN 2000).

W szeregu naszych doświadczeń terenowych prowadzonych w mezokosmosach staliśmy się ocenić wpływ dużych stawonogów na akumulację materii organicznej (KAJAK i współaut. 2000). Po 20-tu miesiącach eksperymentu z rozkładem ściółki w podłożu wariantu dostępnego dla tych zwierząt nastąpił przyrost ilości węgla o 85 kg na ha w porównaniu z wariantem bez ich penetracji. Przyrost węgla kwasów humusowych (C kwasów huminowych i C kwasów fulwowych) był ponad dwukrotnie większy w podłożu układu dostępnego dla makrostawonogów niż w układzie zamkniętym dla penetracji tych zwierząt (SZANSER 2000a).

Istotnym efektem przejścia resztek roślinnych przez przewody pokarmowe bezkręgowców są zmiany w składzie zasiedlających je mikroorganizmów – znaczne zwiększenie biomasy bakterii w stosunku do grzybów. Nawet w kwaśnych, zdominowanych przez grzyby glebach, dzięki działalności fauny glebowej część materii organicznej przechodzi przez fazę o dużej aktywności bakterii, z czasem generacji wynoszącym kilka godzin (Anderson 1988 za COÛTEAUX i BOTTNER 1994).

WNIOSKI

Sieć zależności między różnymi grupami organizmów glebowych jest tak gęsta i splątana, że często niezbędne jest stosowanie uproszczonych układów, m.in. wspomnianych wyżej mezokosmosów dla wyjaśnienia funkcji poszczególnych grup. Takie eksperymenty dają jednak uproszczony obraz tego, co naprawdę dzieje się w glebie. Jedynie wspólne, kilkuletnie badania

przebiegające przez gleboznawców, mikrobiologów i zoologów gleby w warunkach zbliżonych do naturalnych, mogą prowadzić do stopniowego wnikania w te zależności.

Przeprowadzone w ostatnich latach doświadczenia zwracają uwagę, że zwierzęta glebowe spełniają w tej sieci nieproporcjonalnie dużą rolę w stosunku do ich biomasy.

THE ROLE OF MEZO- AND MACROFAUNA IN SOIL FUNCTIONING

S u m m a r y

In the last decade soil invertebrates are considered as "webmasters" in terrestrial ecosystems. It was found that interactions between soil faunal and microbial communities are extremely important for decomposition rate and nutrient cycling. The impact of

soil invertebrates on soil structure is so significant, that they are reckoned as ecosystem engineers. Groups of invertebrates of relatively large size (meso- and macrofauna) stimulate humification of organic matter. It was found that drastic decrease in the den-

sity of soil fauna, as a result of intensive agriculture causes decrease in soil fertility. Our article focuses mainly on the role of arthropods and enchytraeids, basing on literature and our own studies. The role of earthworms has been omitted in our considerations because it has been well known and appreciated. The investigations indicate, however, the importance of the other taxa of soil fauna, especially in habitats too dry, too wet or too often disturbed, where the num-

ber of earthworms is low. The knowledge of the importance of particular groups of fauna has considerably widened recently. Many experiments, consisting in elimination or enrichment of a system with selected groups of fauna, and the influence of such changes on soil processes, have been made. The interdisciplinary research on the role of soil fauna and microflora are strongly recommended.

LITERATURA

- ANDERSON J. M., HUISS S. A., INESON P., LEONARD M. A., SPLATT P. R., 1985. *Interactions of invertebrates, microorganisms and tree roots in nitrogen and mineral element fluxes in deciduous woodland soil* [W:] *Ecological Interactions in Soil*. A. H., FITTER, D. J. READ, M. B. USHER (red.), 377–392.
- BAL L., 1970. *Morphological investigations in two motherhumus profiles and the role of the soil fauna in their genesis*, *Geoderma* 4, 5–36.
- BEARE M. H., HU S., COLEMAN P. F., HENDRIX P. F., 1997. *Influences of mycelial fungi on soil aggregation and organic matter storage in conventional and no-tillage soils*. *Appl. Soil Ecol.* 8, 211–219.
- BLAIR J. M., TODD T. C., CALLAHAM M. A. 2000. *Responses of grassland soil invertebrates to natural and anthropogenic disturbances* [W:] *Invertebrates as Webmasters in Ecosystems*. COLEMAN D. C. HENDRIX P. F. (red.). Wallingford, New York, CABI Publishing, 43–71.
- BOLGER T. M., HENEGHAN L. J., NEVILLE P., 2000. *Invertebrates and nutrient cycling in coniferous forest ecosystems: spatial heterogeneity and conditionality*. [W:] *Invertebrates as Webmasters in Ecosystems*. COLEMAN D. C. HENDRIX P. F. (red.). Wallingford, New York, CABI Publishing, 255–269.
- BRIONES M. J. I., CARREIRA J., INESON P., 1998. *Cognettia sphagetorum (Enchytraeidae) and nutrient cycling in organic soils: a microcosm experiment*. *Appl. Soil Ecol.* 9, 289–294.
- BRUSSARD L., 1998. *Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes*. *Appl. Soil Ecol.* 9, 123–135.
- COLEMAN D. C., 1994. *Compositional analysis of microbial communities: is there room in the middle?* [W:] *Beyond the Biomass*. K. RITZ, J. DIGHTON, K. E. GILLER (red.). British Society of Soil Science (BSSS), A Wiley-Sayce Publication, 201–220.
- COÛTEAUX M. M., BOTTNER P. 1994. *Biological interactions between fauna and the microbial community in soils*. [W:] *Beyond the Biomass*. RITZ K., DIGHTON J., GILLER K. E. (red.). British Society of Soil Science (BSSS), A Wiley-Sayce Publication, 159–172.
- DUNGER W., 1983. *Tiere im Boden*. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- EDWARDS C. A., 2000. *Soil invertebrate controls and microbial interactions in nutrient and organic matter dynamics in natural and agroecosystems*. [W:] *Invertebrates as Webmasters in Ecosystems*. COLEMAN D. C., HENDRIX P. F. (red.). New York, CABI Publishing, Wallingford, 141–159.
- ELDRIDGE D. J., 1993. *Effects of ants on sandy soils in semi-arid eastern Australia: local distribution of nest entrances and their effect on infiltration of water*. *Austr. J. Soil Res.* 31, 509–518.
- FROUZ J., ŠANTRUCKOVÁ H., ELHOTTOVÁ D., 1999. *The effect of bibionid larvae feeding on the microbial community of litter and reconsumed excrements*. *Pedobiologia* 43, 221–230.
- GRIFFITHS B. S., 1944. *Microbial-feeding nematodes and protozoa in soil: Their effects on microbial activity and nitrogen mineralization in decomposition hotspots and the rhizosphere*. *Plant and Soil* 164, 25–33.
- GUNNARSON T., TUNLID A., 1986. *Recycling of fecal pellets in isopods: microorganisms and nitrogen compounds as potential food for Oniscus asellus L.* *Soil Biol. Biochem.* 18, 595–600.
- HANLON R. D. G., ANDERSON J. M., 1980. *Influence of macroarthropod feeding activities on microflora in decomposing oak leaves*. *Soil Biol. Biochem.* 12, 255–261.
- HANSEN, R. A., 2000. *Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage*. *Ecology* 81, 1120–1132.
- JASTROW J. D., 1996. *Soil aggregate formation and the accrual of particulate and mineral-associated organic matter*. *Soil Biol. Biochem.* 28, 665–676.
- KAJAK A., WASILEWSKA L., 1997. *Changes in meadow ecosystems as consequence of secondary succession and plant diversity (synthesis of research)*. *Ecol. pol.* 45, 839–859.
- KAJAK A., KUSIŃSKA A., STANUSZEK S., STEFANIAK O., SZANSER M., WASYLIK A., WASILEWSKA L., 2000. *Effects of macroarthropods on organic matter content in soil*. *Pol. J. Ecol.* 48, 339–354.
- KONONOVA M. M., 1968. *Substancje Organiczne Gleby, Ich Budowa, Właściwości i Metody Badań*. PWRiL.
- KOZLOVSKAJA L. S., 1976. *Rol Pocvennych Bespozvonocnych v Transformacii Organiceskogo Veszczestva Bolotnyh Pocv*. Nauka, Leningrad.
- LAVELLE P., 2000. *Ecological challenges for soil science*. *Soil Sci.* 165, 73–86.
- MARTIN A., MARINISSEN J. C. Y., 1993. *Biological and physico-chemical processes in excrements of soil animals*. *Geoderma* 56, 331–347.
- NOWAK E., PILIPIUK I., 1997. *The influence of drainage on Enchytraeids (Enchytraeidea, Oligocheta) of fens in the Biebrza ice-marginal valley*. *Ecol. pol.* 45, 423–440.

- PÉTAL J., 1998. *The influence of ants on carbon and nitrogen mineralization in drained fen soils*. Appl. Soil Ecol. 9, 271–275.
- PONGE J. F., 1991. *Succession of fungi and fauna during decomposition of needles in a small area of Scots pine litter*. Plant and Soil 138, 99–113.
- RUSEK J., 1975. *Die bodenbildende Funktion von Collembolen und Acarina*. Pedobiologia 15, 299–308.
- RUSEK J., 2000. *Soil invertebrate species diversity in natural and disturbed environments* [W:] *Invertebrates as Webmasters in Ecosystems*. COLEMAN D. C., HENDRIX P. F. (red.). Wallingford, New York, CABI Publishing, 233–252.
- SARR M., AGBOGBA C., RUSSELL-SMITH A., MASSE D., 2001. *Effects of soil faunal activity and woody shrubs on water infiltration rates in a semiarid fallow of Senegal*. Appl. Soil Ecol. 16, 283–290.
- SEASTEDT T. R., 1984. *The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes*. Annu. Rev. Entomol. 29, 25–45.
- SEASTEDT T. R., 2000. *Soil fauna and controls of carbon dynamics: comparisons of rangelands and forests across latitudinal gradients* [W:] *Invertebrates as Webmasters in Ecosystems*. COLEMAN D. C., HENDRIX P. F. (red.). Wallingford, New York, CABI Publishing, 293–312.
- STRIGANOVA B. R., 1980. *Pitanije Pocvennych Saprofagov*. Nauka, Moskva.
- SZANSER M., 2000a. *Rozkład ściółki trawiastej modyfikowany aktywnością epigeicznej fauny makrostawonogów*. Rozprawa doktorska, Instytut Ekologii PAN, Dziekanów Leśny.
- SZANSER M., 2000b. *Decomposition of grass (Dactylis glomerata) litter in a field experiment – biomanipulation of epigeic predators' number*. Pol. J. Ecol. 48, 283–297.
- TIAN G., BRUSSAARD L., KANG B. T., SWIFT M. J., 1997. *Soil fauna-mediated decomposition of plant residues under constrained environmental and residue quality conditions*. [W:] *Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition*. CADISCH G., GILLER K. E. (red.). CAB International, Wallingford, 125–134.
- VAN VLIET P. C. J., RADCLIFFE D. E., HENDRIX P. F., COLEMAN D. C., 1998. *Hydraulic conductivity and pore-size distribution in small microcosms with and without enchytreids (Oligochaeta)*. Appl. Soil Ecol. 9, 277–282.
- WAGNER D., BROWN M. J. F., GORDON D. M., 1997. *Harvester and nests, soil biota, and soil chemistry*. Oecologia 112, 232–236.
- WARDLE D. A., LAVELLE P., 1999. *Linkages between soil biota, plant litter quality and decomposition* [W:] *Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition*. CADISCH G., GILLER K. E. (red.). CAB International, Wallingford, 107–124.
- WEBB D. P., 1977. *Regulation of deciduous forest litter decomposition by soil arthropod feces*. [W:] *The Role of Arthropods in Forest Ecosystems*. MATTSON W. J. (red.). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 57–69.
- WITFORD W. G., 2000. *Keystone arthropods as webmasters in desert ecosystems*. [W:] *Invertebrates as Webmasters in Ecosystems*. COLEMAN D. C., HENDRIX P. F. (red.). Wallingford, New York, CABI Publishing, 25–41.
- WOLTERS V., 2000. *Invertebrate control of soil organic matter stability*. Biol. Fertil. Soils 31, 1–19.