

Kamil Karaban

**Wpływ dżdżownic na liczebność i strukturę
zespołów mezofauny w glebie**

**Praca doktorska wykonana w
Polska Akademia Nauk Centrum Badań
Ekologicznych w Dziekanowie Leśnym
oraz na Uniwersytecie Kardynała
Stefana Wyszyńskiego w Warszawie**

PROMOTOR: prof. dr hab. Janusz Uchmański

PROMOTOR POMOCNICZY: dr Alexei V. Uvarov

Warszawa 2020

Serdeczne podziękowania dla
Dr Alexeia V. Uvarova
za cierpliwość i zawsze życzliwe dyskusje
oraz wprowadzenie w świat badań naukowych.
Prof. dr hab. Januszowi Uchmańskiemu
dziękuję za cenne uwagi oraz za pomoc przy edycji tekstu.
Dr hab. Anicie Kaliszewicz jestem wdzięczny
za nieustanne wsparcie i pomoc przy sprawdzaniu istotnych szczegółów.
Żonie i dzieciom dziękuję za cierpliwość i wyrozumiałość
z powodu poświęcania dużej ilości czasu sprawom naukowym.

Spis treści

Wstęp.....	5
1. Dżdżownice i mezofauna w glebie – przegląd literatury.....	7
1.1. Rola i znaczenie dżdżownic	7
1.2. Rola i znaczenie mezofauny.....	10
1.2.1. Wazonkowce (Enchytraeidae)	11
1.2.2. Skoczogonki (Collembola).....	12
1.2.3. Roztocze (Acari).....	14
1.3. Oddziaływanie dżdżownic na mezofaunę.....	15
1.3.1. Wpływ dżdżownic na wazonkowce.....	17
1.3.2. Wpływ dżdżownic na skoczogonki.....	22
1.3.3. Wpływ dżdżownic na roztocze.....	25
1.3.4. Podsumowanie	30
2. Cele i hipotezy badawcze	33
2.1. Cele badawcze.....	33
2.2. Hipotezy badawcze.....	34
3. Metodyka badań i opis eksperymentów.....	35
3.1. Wybór i przygotowanie substratu użytego w eksperymentach.....	35
3.2. Eksperymenty terenowe A i B.....	36
3.3. Eksperyment C.....	38
3.3.1. Konstrukcja mikrokosmosów.....	39
3.3.2. Opis eksperymentu C.....	40
3.4. Ekstrakcja mezofauny i opracowanie prób.....	45
3.5. Analizy statystyczne.....	46
4. Wyniki.....	48
4.1. Eksperyment A. Wpływ zagęszczenia dżdżownic na zespoły mezofauny.....	48
4.1.1. Wpływ zagęszczenia <i>L. rubellus</i> na mezofaunę	49
4.1.2. Wpływ zagęszczenia <i>A. caliginosa</i> na mezofaunę	57
4.1.3. Wpływ zagęszczenia <i>L. terrestris</i> na mezofaunę.....	61
4.1.4. Wpływ jednogatunkowych zgrupowań dżdżownic na mezofaunę - podsumowanie	66
4.2. Eksperyment B. Wpływ różnorodności gatunkowej w zgrupowaniach dżdżownic na mezofaunę	69

4.2.1. Wpływ zespołów dżdżownic na zagęszczenie mezofauny	69
4.2.2. Wpływ zespołów dżdżownic na strukturę zespołu mezofauny.....	81
4.2.3. Podsumowanie eksperymentu B.	86
4.3. Eksperyment C. Analiza głównych mechanizmów wpływu dżdżownic na mezofaunę.....	88
4.3.1 Wpływ żywych dżdżownic	88
4.3.2. Wpływ dodawania odchodów dżdżownic	96
4.3.3. Wpływ mieszania substratów	97
4.3.4. Wpływ śluzu dżdżownic	103
4.3.5. Wpływ sumy nietroficznych oddziaływań dżdżownic	105
4.3.6 Wpływ dodawania martwych dżdżownic	109
4.4. Podsumowanie wyników eksperymentu C	110
5. Dyskusja.....	115
6. Wnioski.....	128
7. Literatura.....	130

Wstęp

Zespół organizmów glebowych charakteryzuje się wysoką różnorodnością taksonomiczną i skomplikowanymi zależnościami ekologicznymi, które odgrywają kluczową rolę w regulowaniu procesów zachodzących w detrytusowej sieci troficznej (Uvarov 1987, Setälä 2002, Wardle 2002, Filser i inni 2016). Podstawową rolę w procesach rozkładu materii organicznej w glebie pełnią mikroorganizmy – głównie grzyby i bakterie (Swift i inni 1979, Lavelle i Spain 2001). Stanowią one pierwsze ogniwa detrytusowej sieci troficznej, a ich wpływ na funkcjonowanie gleby i procesy glebotwórcze uważany jest za najważniejszy. Relacje między mikroorganizmami a grupami fauny glebowej w znacznym stopniu regulują aktywność poszczególnych grup mikroorganizmów, a tym samym wpływają na tempo dekompozycji materii organicznej (Benckiser 1997, Byzov 2007). Ponadto stwierdzono, że wraz ze wzrostem wielkości zwierząt glebowych, ich bezpośredni, troficzny wpływ na mikroorganizmy maleje, natomiast rośnie znaczenie pozatroficznej aktywności np.: rozdrabnianie substratu i jego mieszanie, produkcja odchodów i śluzu oraz transport mikroorganizmów i aktywowanie lub ograniczanie ich rozwoju (Scheu, Wolters 1991, Scheu, Schulz 1994, Brown 1995, Scheu 1996, Brussaard 1998, Karaban i Uvarov 2014). Pomimo tego, przez lata w modelach opisujących procesy obiegu materii i przepływu energii zwracano uwagę na mikroorganizmy, a zwierzęta glebowe były pomijane (Schmidt et al. 2011). Wyniki badań z ostatnich lat jednak coraz częściej wskazują, że aktywność fauny glebowej, a zwłaszcza relacje pomiędzy poszczególnymi grupami zwierząt mają istotne znaczenie dla funkcjonowania systemu glebowego (przegląd Filser i inni 2016).

Dżdżownice i mezofauna (wazonkowce, skoczogonki i roztocze) to dwie kluczowe grupy, których bezpośredni i pośredni wpływ na aktywność mikroorganizmów oraz fizykochemiczne właściwości gleby jest dobrze poznany. Dżdżownice jako organizmy inżynierskie przekształcają profil glebowy (Jones i inni 1994, Brown 1995) i mogą również wpływać na strukturę zespołu i zagęszczenie fauny glebowej. Wpływ dżdżownic na mezofaunę był tematem wielu prac badawczych, zarówno terenowych jak i laboratoryjnych, w różnych biotopach i przy wykorzystaniu różnych gatunków dżdżownic. Jednakże wyniki tych badań nie są jednoznaczne, a niekiedy są nawet sprzeczne. Przyczyny tych niespójności mogą być różne. (1) Przedewszystkim mogą być one rezultatem specyfiki gatunkowej oddziaływania dżdżownic, a także przynależnością gatunków do różnych grup ekologicznych (Eisenhauer 2010). Dowodem tego są różnice zarówno w aktywności troficznej, jak i

nietroficznych (inżynierskich) formach aktywności dżdżownic, które wpływają na zespół mezofauny. Do tej pory, wykonane zostały tylko pojedyncze eksperymenty porównujące wpływ różnych gatunków dżdżownic na mezofaunę. (2) Poza tym, na relacje tych dwóch grup może mieć wpływ zagęszczenie dżdżownic (Brown 1995, Eisenhauer 2010), które w warunkach naturalnych może się wahać w szerokich zakresach (Uvarov 2009). W literaturze brakuje jednak danych eksperymentalnych dotyczących wpływu gradientu zagęszczenia dżdżownic na mezofaunę. (3) Reakcje oddzielnych grup mezofauny (wazonkowców i mikrostawonogów) na obecność i zagęszczenie dżdżownic mogą być zupełnie różne (Brown 1995, Eisenhauer 2010, Karaban i Uvarov 2014). Różnice te i udział różnych grup określają zmienność reakcji zespołu mezofauny jako całości. (4) Oddziaływanie dżdżownic i reakcje mezofauny zależą od poziomu profilu glebowego (ściółka i gleba) (5) W końcu, brak standaryzacji eksperymentów opisanych w literaturze powiększa trudności w porównaniu i interpretacji wyników. Stosunkowo nieliczne badania terenowe przeprowadzone były w różnych przyrodniczych i antropogenicznych biotopach oraz na różnych typach gleb. Eksperymenty laboratoryjne charakteryzują się natomiast skrajnym zróżnicowaniem warunków i czasu trwania, oraz często nadmiernie wysokimi (w porównaniu z naturalnymi) zagęszczeniami dżdżownic. Wszystko to określa wysoką zmienność i wykluczanie zarejestrowanych wyników

W związku z powyższym, głównym celem mojej rozprawy doktorskiej jest kompleksowa, wielowymiarowa analiza wpływu dżdżownic na liczebność i strukturę naturalnego zespołu mezofauny. W warunkach maksymalnie zbliżonych do naturalnych, wykonane zostały trzy uzupełniające się wzajemnie eksperymenty, w których analizowany był wpływ zagęszczenia i różnorodności gatunkowej zgrupowań dżdżownic oraz główne typy ich nietroficznej aktywności. Eksperymenty przeprowadzone zostały na gatunkach dżdżownic pospolitych dla Europy, występujących w strefie klimatu umiarkowanego. Wybrałem gatunki reprezentujące trzy najważniejsze grupy ekologiczne *Lumbricus rubellus* (gatunek epigeiczny), *Aporrectodea caliginosa* (gatunek endogeiczny) i *Lumbricus terrestris* (gatunek anecic – żyjący w norach). W eksperymentach analizowany był wpływ tych gatunków w wariantach jedno i wielogatunkowych na poszczególne grupy (wazonkowce, skoczogonki i roztocze) oraz na cały zespół mezofauny na różnych poziomach profilu glebowego (ściółka, gleba i cały profil glebowy).

1. Dżdżownice i mezofauna w glebie – przegląd literatury

1.1. Rola i znaczenie dżdżownic

Karol Darwin w książce *Powstawanie próchnicy w wyniku aktywności dżdżownic oraz obserwacje ich zwyczajów* (Darwin 1881), zwrócił uwagę, że dżdżownice są niezwykle ważne dla formowania gleby. Od tego czasu oddziaływanie dżdżownic na glebę i wzrost roślin było tematem wielu prac naukowych (na przykład: Lee 1985, Edwards i Bohlen 1996, Ilieva-Makulec i Makulec 2007). Dżdżownice zaliczane są do grona organizmów inżynierskich, gdyż swoją działalnością silnie wpływają na strukturę profilu glebowego, fizyko-chemiczne właściwości gleby, tempo procesów w niej zachodzących i na warunki życia innych organizmów (Lee 1985, Jones i inni, 1994, 1997, Lavelle i inni 1997). Dżdżownice zmieniają strukturę gleby, przyspieszają i ułatwiają przesiąkanie wody oraz przenikanie powietrza a także znacznie przyspieszają obieg materii i przepływ energii w skali lokalnej i globalnej (Lee 1985, Lavelle i Spain 2001, Edwards 2004). Poprzez zmianę fizyko-chemicznych właściwości gleby, dżdżownice bezpośrednio i pośrednio oddziałują na funkcjonowanie całego podsystemu glebowego (Ausmus 1977, Edwards i Bohlen 1996, Lavelle i inni 1997).

Dżdżownice zamieszkują większość ekosystemów lądowych na naszej planecie, poza regionami najsuchszymi i najzimniejszymi (Lee 1985, Phillips et al., 2019). Zagęszczenie i skład gatunkowy dżdżownic zależy od wielu czynników i może się wahać od kilku osobników w glebach ubogich i w niesprzyjających warunkach mikroklimatycznych do tysięcy osobników na metr kwadratowy w żyznych glebach z grubą warstwą próchnicy (Lee 1985, Daymond i inni 1997, Lavelle i Spain 2001, Ammer i inni 2006, Eisenhauer i inni 2007). W środowisku naturalnym dżdżownice tworzą zgrupowania różne pod względem składu gatunkowego i zagęszczenia. Najczęściej spotykane są zgrupowania zbudowane z 2 – 6 gatunków, ale w jednym ekosystemie występować może do 15 gatunków dżdżownic z różnych grup ekologicznych (Lee 1985). Jest to możliwe między innymi dzięki temu, że dżdżownice wykształciły przystosowania pozwalające na eksploatowanie w glebie różnych nisz ekologicznych. W związku z tym opracowany został podział dżdżownic na grupy ekologiczne: epigeiczne, endogeiczne i *anecic* (Bouché 1977, Lee 1985, Edwards i Bohlen 1996). Aktywność poszczególnych grup ekologicznych i ich oddziaływanie na funkcjonowanie systemu glebowego są różne (Lee 1985, Brown 1995, Edwards i Bohlen 1996).

Dżdżownice z grupy epigeicznej żyją w ściółce i w górnej warstwie mineralnej gleby. Ich dietę stanowią głównie obumarłe szczątki roślin i odchody zwierząt skolonizowane przez mikroorganizmy (np. Scheu 1987, 1992, Kristufek i inni 1992, Brown 1995). Aktywność tej grupy prowadzi do znacznego zmniejszenia objętości warstwy ściółki i przyspieszenie tempa jej rozkładu przez mikroorganizmy (Lavelle i Spain 2001, Gómez-Brandón i inni 2010). Konsekwencją tego, z jednej strony jest ograniczenie przestrzeni życiowej dla organizmów, które żyją w ściółce i wierzchniej zazwyczaj organicznej warstwie gleby, a z drugiej wpływ na aktywność mikroorganizmów i udział grzybów oraz bakterii w procesach dekompozycji. Ponadto, aktywność tych dżdżownic powoduje znaczne przyspieszenie obiegu materii i energii w ekosystemach jak również transportu biogenów do niższych poziomów profilu glebowego (Lavelle i Spain 2001). Z powodu dużych zagęszczeń i wysokiej aktywności, dżdżownice z grupy epigeicznej mogą stanowić konkurencję dla innych organizmów odżywiających się ściółką (McLean i Parkinson 1998, Cameron i inni 2013, Snyder i inni 2013). Rozdrobnienie materii organicznej i przyspieszenie tempa jej rozkładu wpływa na aktywność mikroorganizmów. Dżdżownice powodują zmiany w udziale grzybów i bakterii w procesach dekompozycji przez to wpływają na bazę pokarmową mezofauny, przede wszystkim bakterio- i grzybożerne.

Dżdżownice endogeiczne przystosowane są do życia w mineralnej warstwie profilu glebowego (Bouché 1977, Lee 1985). Przemieszczając się w poszukiwaniu pokarmu, filtrują glebę wybierając z niej przydatne dla siebie substancje odżywcze (Scheu 2003). Tworzą one rozbudowaną sieć drylosfery, która jest wykorzystywana przez mikro- i mezofaunę glebową do przemieszczania się w głąb profilu glebowego oraz ułatwia wzrost korzeni roślin. Drylosfera jest ważna nie tylko dla gatunków mezofuny endogeicznej, ale także dla osobników z innych grup ekologicznych, które z mineralnej części profilu glebowego szukają schronienia oraz miejsca dla złożenia jaj lub przejścia wylinki (Karaban i inni 2012). Śluz, którym wyścielone są ścianki drylosfery jest łatwo przyswajalnym źródłem substancji pokarmowych, przez co drylosfera stanowi centrum wysokiej aktywności mikrobiologicznej (Brown i inni 2000). Dżdżownice endogeiczne wpływają na strukturę profilu glebowego oraz na stosunki wodno-powietrzne w mineralnej warstwie gleby (Lee 1985, Lipiec i inni 2015). Wpływają również na podniesienie odczynu pH gleby (Trigo i Lavelle 1993, Sackett i inni 2013). Korytarze wytworzone przez tą grupę, mogą być całkowicie lub częściowo zamknięte koprolitami. W obydwóch przypadkach powodują one

heterogenizację profilu glebowego i tworzą przestrzeń, która może być wykorzystywana zarówno przez małe zwierzęta jak i przez korzenie roślin. Pomimo adaptacji do mineralnej warstwy gleby, dżdżownice endogeiczne korzystają również z warstwy organicznej ściółki, nie są jednak od tej warstwy uzależnione, jak pozostałe dwie grupy ekologiczne dżdżownic.

Dżdżownice z grupy ekologicznej „*anecic*” (Bouché 1977) – łączą cechy grup opisanych powyżej. Z uwagi jednak na to, że poszczególne gatunki różnią się pod względem zachowania i aktywności, w moim doktoracie grupa ta jest omawiana na przykładzie najlepiej poznanego reprezentanta tej grupy – *Lumbricus terrestris*. Przez większość czasu przebywają one głęboko w mineralnej warstwie gleby (nawet do 2-3 metrów od powierzchni), która daje im schronienie przed niesprzyjającymi warunkami oraz drapieżnikami. Odżywiają się natomiast szczątkami roślin, które zbierają z powierzchni gleby - dookoła wyjść z norki. Zebrany materiał transportują do swojego korytarza tworząc u wejścia tzw. *middens* – zebrane liście wymieszane z odchodami tych dżdżownic (Butt i Nuutinen 2005, Karaca 2011). Pokarm pobierany jest tak aktywnie, że dżdżownice z tej grupy potrafią całkowicie oczyścić powierzchnię gleby z warstwy liści. Biotopy zamieszkane przez tą grupę często charakteryzują się brakiem warstwy opadłych liści i dużą heterogennością spowodowaną nieregularnie rozmieszczonymi skupiskami koprolitów bogatych w materię organiczną zgromadzonych wokół wyjść z korytarzy tych dżdżownic. W ten sposób dżdżownice te redukują środowisko życia zwierząt epigeicznych i powodują ich skupianie w *middens* (Edwards i Bohlen 1996). Kopce te stanowią więc centra wysokiej aktywności mikrobiologicznej i są pokarmem dla wielu grup fauny glebowej, w tym dla mezofauny i innych gatunków dżdżownic koprofagicznych i grzybo- oraz bakteriożernych (Hamilton i Sillman 1989, Migge-Kleian i inni 2006, Butt i Lowe 2007). Badania pokazują, że niektóre gatunki mezofauny chętniej od innych korzystają z *middens*, co powoduje zmiany w strukturze zespołu fauny glebowej (np. Schlagamerskyi in. 2014). Drylosfera zbudowana przez te dżdżownice jest dużo mniej skomplikowana od tworzonej przez dżdżownice endogeiczne – *anecic* drążą głównie duże pionowe korytarze, które poprawiają przez całe życie, zapewniając ich drożność i odpowiedni rozmiar (Nuutinen i Butt 2005, Eisenhauer 2010). Korytarze te znacznie ułatwiają przesiąkanie wody w głąb gleby oraz wymianę powietrza w profilu glebowym. Ponadto ich ściany wysycone są śluzem dżdżownic, który aktywuje rozwój mikroorganizmów (Lavelle i inni 1997, Tiunov 2007). Wiadomo, że dżdżownice z tej grupy mogą zbierać

nie tylko opadłe liście roślin, ale również ich nasiona. W ten sposób wpływają na relacje pomiędzy roślinami w biotopie nie tylko przez wpływ na tempo uwalniania biogenów z opadłych liści, ale również poprzez wpływ na skład gatunkowy flory - spowalniając tempo kiełkowania z nasion, które zbierają (Shumway i Koide 1994, Eisenhauer i inni 2008, 2009). Wykazano również, że *Lumbricus terrestris*, który jest modelowym przedstawicielem tej grupy, może także podgryzać miękkie części żywych roślin, które następnie transportuje do swoich korytarzy (Griffith i inni 2013).

1.2. Rola i znaczenie mezofauny

Do mezofauny glebowej zalicza się bezkręgowce, których wielkość ciała mieści się w przedziale 0,2 – 2 mm (np. Lavelle 1997, Wojewoda i inni 2002). W skład tej grupy wchodzi niektóre duże gatunki nicieni, wazonkowce, skoczogonki, roztocze, larwy i dorosłe stadia pajęczaków i owadów. Z uwagi na małe rozmiary ciała, większość z nich żyje w przestrzeniach pomiędzy agregatami glebowymi, tylko niektóre – tak jak larwy owadów i wazonkowce są w stanie same tworzyć korytarze w glebie. Organizmy te łączy sieć troficznych zależności – takich jak konkurencja o pokarm i zagrożenie ze strony drapieżników. Mezofauna zajmuje różne nisze troficzne, ale w całości odpowiada za przepływ biogenów z poziomu mikroorganizmów do wyższych pięter detrytusowej sieci troficznej.

Skład gatunkowy i zagęszczenie mezofauny zależą od wielu czynników biotycznych i abiotycznych. Badania pokazały, że istotny wpływ na zagęszczenie organizmów zaliczanych do tej grupy mają: pH gleby (np. Hagvar i Abrahamsen 1980, Loranger i inni 2001), wilgotność i temperatura panujące w glebie (np. Seastedt i Crossley 1981), napowietrzenie i porowatość gleby (np. Vreeken-Buijs i inni 1998), zawartość i skład materii organicznej (np. Merilä i Ohtonen 1997), dostępność składników pokarmowych (np. Brid i inni 2000), typ próchnicy (np. Theenhaus i Schaefer 1995) i roślinność porastająca powierzchnię gleby (np. Paquin i Coderre 1997, Makulec i Olejniczak 2004, Ilieva-Makulec i inni 2006). Fizyko-chemiczne właściwości gleby określają możliwości jej zasiedlenia przez organizmy glebowe i w znacznym stopniu limitują ich zagęszczenie (Burgess i Raw 1967). Skład chemiczny, struktura i rozmiar cząstek budujących profil glebowy limitują ilość i rozmiary przestrzeni, które mogą być wypełnione powietrzem i wodą. Woda glebowa zapewnia warunki konieczne dla życia fauny glebowej (wpływa na mikroklimat w glebie), jest środowiskiem życia mikrofauny oraz mikroorganizmów, które stanowią źródło pożywienia dla wielu

przedstawicieli mezo- i makrofauny. Wielkość i rozmiar przestrzeni glebowych wypełnionych powietrzem ma duże znaczenie, gdyż obszary te mogą być zamieszkiwane przez mezofaunę – głównie stawonogi, które nie potrafią same kopać korytarzy. Przestrzenie te mogą stanowić tymczasowe schronienie lub być zamieszkiwane przez całe życie organizmów (Ghilarov 1949).

Do swoich badań wybrałem trzy grupy należące do mezofauny: wazonkowce (*Enchytraeidae*), skoczogonki (*Collembola*) i roztocze (*Acari*). Rzędy te dominują pod względem zagęszczenia i różnorodności biologicznej w większości ekosystemów lądowych i nazywane są kluczowymi, jeśli chodzi o funkcjonowanie gleby (Petersen i Luxton 1982, Vreeken-Buijs i Brussaard 1996, Makulec 1996, Pilipiuk 1998). Wysoka różnorodność gatunkowa roztoczy, skoczogonków i wazonkowców oraz ich ogromne zagęszczenia liczone często w setkach tysięcy osobników na metr kwadratowy powodują, że mezofauna znacząco wpływa na procesy zachodzące w profilu glebowym. Ponadto mezofauna jest grupą, która szybko reaguje na wszelkie zaburzenia (chemiczne i fizyczne) wywoływane w profilu glebowym, przez co może pełnić rolę organizmów wskaźnikowych/bioindykatorów.

1.2.1. Wazonkowce (*Enchytraeidae*)

Wazonkowce (Oligochaeta: *Enchytraeidae*) są grupą blisko spokrewnioną z dżdżownicami. Są to małe skąposzczety (o długości ciała od 0,5 mm do 50 mm), które zamieszkują zarówno środowisko wodne jak i różne poziomy profilu glebowego (O'Connor 1967). Wazonkowce należą do najliczniej reprezentowanych grup mezofauny glebowej (np. Kasprzak 1981, Didden 1993, Benckiser i inni 1998, Pilipiuk 1998). Zwykle osiągają zagęszczenia od kilkuset osobników do trzystu tysięcy osobników na metr kwadratowy (O'Connor 1967, Petersen i Luxton 1982). Dwoma podstawowymi czynnikami, które ograniczają występowanie wazonkowców, są wilgotność i odczyn pH gleby. Duże zagęszczenia osiągają one w glebach o wysokiej wilgotności i niskim odczynie pH (Abrahamsen 1971, 1972; Huhta 1984, Didden 1993). Wazonkowce najliczniej występują w górnych warstwach profilu glebowego (Springett i inni 1970), w glebach kwaśnych z dużą ilością próchnicy (O'Connor 1967). Grupa ta odżywia się różnymi typami pokarmów, głównie mikroorganizmami i materią organiczną (Dash i inni 1980, Hedlund i Augustsson 1995, Maraun i inni 2003, Hönemann i Nentwig 2009), przez co wazonkowce mogą być konkurentami dla innych grup fauny glebowej – zwłaszcza mikrostawonogów (Didden i inni 1997). Z

drugiej strony wazonkowce rozdrabniając materię organiczną zwiększają jej dostępność dla mikroorganizmów, przez co wpływają na procesy mineralizacji i dekompozycji (np. Persson 1989, Abrahamsen 1990, Cole i inni 2000). Małe rozmiary ciała pozwalają wazonkowcom na selektywne wybieranie grzybów i bakterii, co bezpośrednio wpływa na zagęszczenie i strukturę zespołu mikroorganizmów (Nowak i Piotrowska-Seget 2005, Brussard i inni 2012). Koprolity wydzielane przez wazonkowce stanowią znaczny procent objętości gleby, zwiększają heterogenność profilu glebowego i są źródłem pokarmu dla mikroorganizmów oraz dla różnych grup fauny glebowej. W detrytusowej sieci troficznej wazonkowce stanowią ważne ogniwo pomiędzy mikroorganizmami a drapieżnymi bezkręgowcami. Z jednej strony wpływają na aktywność mikroorganizmów, a z drugiej są pokarmem dla wyższych poziomów detrytusowej sieci troficznej (Didden i inni 1997). Wazonkowce mogą również pełnić rolę organizmów wskaźnikowych, gdyż wyraźnie reagują na zmiany zachodzące w profilu glebowym (Beylich i inni 1995, Didden i inni 1997, Karaban i Uvarov 2014).

1.2.2. Skoczogonki (Collembola)

Skoczogonki (Collembola, Hexapoda) to obok roztoczy najliczniejsze stawonogi glebowe (Górny 1975, Hopkin 1997). Jest to grupa, która zamieszkuje wszystkie ekosystemy lądowe (Hale 1967). Występują one w glebie i w ściółce, na powierzchni gleby i wody a także na roślinach (Sławska 2004). Dotychczas opisano ok. 7000 gatunków (Deharveng 2004). Zagęszczenie i różnorodność gatunkowa skoczogonków zależą od wielu czynników klimatycznych i środowiskowych (Kaczmarek 1975, Ponge 2003, Chernova i Kuznetsova 2000, Sławska 2001, Takeda i Abe 2001, Kuznetsova 2003). W różnych ekosystemach zagęszczenie to może się wahać od kilku tysięcy do kilkuset tysięcy na metr kwadratowy, a różnorodność gatunkowa od 1 do 60 gatunków w jednym biotopie (np. Chernova 1977, Hopkin 1997, Rusek 1998).

Za główny pokarm większości gatunków skoczogonków uważa się strzępki grzybów glebowych (Poole 1959, Hagvar i Kjondal 1981, Takeda i Ichimura 1983, Gunn i Cherrett 1993, Hasegawa i Takeda 1995, Chen i inni 1995, Makeschin 1997, Ponge 1991, 2000). Jednakże badania izotopowe pokazały, że skoczogonki mogą w różnym stopniu korzystać również z innych substratów zawartych w profilu glebowym (Chaghartaghi i inni 2005, Semenina i Tiunov 2011). Poza strzępkami grzybów wiele gatunków ściółkowych odżywia się przetworzonym humusem, odchodami innych zwierząt, martwymi korzeniami roślin, bakteriami, pierwotniakami i pyłkiem roślin

(Gunn i Cherrett 1993, Ponge 2000), a także nicieniami i małymi wazonkowcami, jajami małych bezkręgowców, wykazano również kanibalizm (Chernova 1988, Chernova i inni 2007)

W strefie umiarkowanej przeważająca większość skoczogonków występuje w wierzchniej, organicznej warstwie profilu glebowego, gdzie znajduje się zarówno pokarm jak i przestrzeń pomiędzy agregatami glebowymi (Hopkin 1997). Głębokość, na jakiej poszczególne gatunki skoczogonków występują w profilu glebowym, zależy zarówno od warunków panujących w danym ekosystemie jak również od fizjologiczno-morfologicznych przystosowań poszczególnych gatunków. Na podstawie mikrosiedlisk zajmowanych przez skoczogonki oraz ich potencjalnych źródeł pokarmu został opracowany podział na formy życiowe skoczogonków (Gisin 1943, Christiansen 1964, Stebaeva 1970, 1988, Rusek 1989, 2007). W tej pracy przyjąłem podział opublikowany przez Hopkina (1997), który za Gisinem (1943) wydzielił trzy główne grupy morfo-ekologiczne:

- epedaficzna – gatunki przystosowane do życia na powierzchni gleby i w wierzchnich warstwach ściółki.
- hemiedaficzna – gatunki z tej grupy przystosowane są do życia w ściółce i górnych warstwach mineralnej gleby.
- euedaficzna – grupa ta ma szereg przystosowań do życia w mineralnej warstwie gleby i dolnych warstwach ściółki.

Podział skoczogonków na grupy ekologiczne jest praktyką często stosowaną w badaniach ekologicznych (Chernova 1977, Pflug i Wolters 2002, Kuznetsova 2005, Sterżyńska 2009, Karaban i inni 2012). Skoczogonki przemieszczają się aktywnie w profilu glebowym w poszukiwaniu odpowiednich warunków do życia i rozmnażania (Hassall i inni 1986, Bengtsson i inni 1994). Z tego powodu skoczogonki euedaficzne można spotkać w wierzchniej warstwie profilu glebowego, a przedstawicieli grup epedaficznej i hemipeicznej w mineralnej warstwie profilu glebowego. Na rozmieszczenie grup ekologicznych skoczogonków w profilu glebowym wpływają zarówno warunki siedliskowe jak i procesy biologiczne. Osobniki młode oraz podczas wylinki są szczególnie wrażliwe i narażone na ataki drapieżników czy wysychanie i występują zazwyczaj głębiej niż dorosłe (Karaban i inni 2012).

Skoczogonki wpływają znacząco na funkcjonowanie systemu glebowego (Rusek 1998) pełniąc w nim wiele ważnych funkcji. Poprzez dużą różnorodność gatunkową i wysokie zagęszczenia, skoczogonki bezpośrednio i pośrednio oddziałują na tempo

dekompozycji materii organicznej. Odbywa się to głównie poprzez wpływ na aktywność mikroorganizmów i proporcje pomiędzy ich różnymi grupami (np. Parkinson i Visser 1978, Persson 1989). Z uwagi na małe rozmiary skoczogonki precyzyjnie wybierają odpowiadający im substrat pokarmowy (np. Sławska 2004), regulując tym samym jego dostępność dla innych grup fauny. Część mikroorganizmów nie ulega strawieniu w przewodach pokarmowych skoczogonków. Są one wtedy wydalone wraz z odchodami skoczogonków (Persson 1989, Rusek 1998, Sławska 2004). Odchody skoczogonków stanowią część frakcji budujących profil glebowy. Zawierają one materię organiczną w różnym stadium rozkładu i są źródłem ważnych substancji dla roślin, pożywieniem dla mikroorganizmów oraz organizmów koprofagicznych (Rusek 1998). Same skoczogonki są natomiast źródłem pokarmu dla takich zwierząt jak: drapieżne chrząszcze, pająki, mrówki, a także kręgowce takie jak gady i ptaki (np. sikorki, kosy i rudziki) (Sławska 2004).

1.2.3. Roztocze (Acari)

Roztocze glebowe zamieszkują wszystkie ekosystemy lądowe Ziemi (Boczek i Błaszak 2005). W profilu glebowym stanowią jedną z najliczniejszych i najbardziej różnorodnych grup edafonu (np. Richards 1979, Boczek i Błaszczak 2005). Ich zagęszczenie w zależności od ekosystemu waha się od kilku tysięcy do kilkuset tysięcy na metr kwadratowy (np. Burges i Raw 1967, Walter i Proctor 1999). Najwyższe zagęszczenia i różnorodność osiągają w bogatej w materię organiczną wierzchniej warstwie profilu glebowego. Im głębiej w profilu glebowym tym różnorodność i zagęszczenie roztoczy stają się niższe (np. Richards 1979, Seniczak i inni 2018). Roztocze odznaczają się wysoką różnorodnością gatunkową i ekologiczną. Trudności w ich oznaczaniu do gatunku powodują, że w pracach ekologicznych bardzo często stosowaną praktyką jest określenie ogólnego zagęszczenia roztoczy i oznaczenie ich do rzędów. W swojej pracy również posługuję się takim uproszczonym podziałem odwołując się do klucza opracowanego przez Krantza (1979) i poprawionego przez Evansa (1992). Klucz ten dzieli roztocze na dwie podstawowe grupy: *Acariformes* i *Parasitiformes*. Wśród roztoczy glebowych w grupie *Acariformes* wyróżnia się trzy rzędy: Cryptostigmata (oribatida/mechowce), Prostigmata i Astigmata a w grupie *Parasitiformes* tylko jedną – Mesostigmata (Koehler 1997). Roztocze zaliczane do grup Cryptostigmata i Astigmata w większości zaliczane są do saprobiontów odżywiających się materią organiczną na różnym poziomie dekompozycji, mikroorganizmami a

Prostigmata należą głównie do drapieżników (np. Koehler 1997, Maraun i inni 2011). W większości ekosystemów znacząco dominują mechowce, które mogą stanowić do 90% wszystkich roztoczy. Grupa *Parasitiformes* reprezentowana jest przede wszystkim przez drapieżniki i ektopasożyty. Przedstawiciele rzędu Mesostigmata należą głównie do aktywnych drapieżników, polujących na nicienie, larwy owadów lub na inne organizmy zaliczane do mezofauny (Richards 1979, Koehler 1997). Zagęszczenie i struktura zgrupowania roztoczy zależy od wielu czynników biotycznych i abiotycznych. Znaczenie ma tutaj zarówno mikroklimat panujący w glebie jak i ilość przestrzeni, w których roztocze mogą znajdować schronienie. Ważnym czynnikiem jest też ilość i jakość materii organicznej oraz skład mikroorganizmów, które ją zamieszkują (Seniczak i inni 2018).

1.3. Oddziaływanie dżdżownic na mezofaunę

Pomiędzy organizmami zamieszkującymi glebę występują różnego rodzaju interakcje (konkurencja, drapieżnictwo, mutualizm, protokooperacja i inne), które wpływają na zagęszczenie i skład gatunkowy fauny oraz funkcjonowanie systemu glebowego (np. Brown 1995, Brussaard 1998, Frouz i inni 2006, Huhta 2007, Bernier i Gillet 2012, Thakur i inni 2014). Dżdżownice wpływają na organizmy glebowe zarówno bezpośrednio (bezpośrednia konsumpcja lub konkurencja o zasoby pokarmowe) jak i pośrednio jako organizmy inżynierskie (Jones i inni 1994, 1997, Eisenhauer 2010). Typy inżynierskiej aktywności dżdżownic najczęściej wymieniane w literaturze to:

- tworzenie korytarzy;
- mieszanie gleby i ściółki;
- wydzielanie odchodów;
- rozdrabnianie materii organicznej i zmniejszanie objętości warstwy ściółki
- wydzielanie śluzu oraz tworzenie agregatów glebowych;
- wpływ na skład roślin w biocenozach.

Aktywność ta przekłada się pośrednio na funkcjonowanie systemów glebowych i zagęszczenie oraz różnorodność gatunkową fauny glebowej. Reakcja mezofauny może być związana zarówno ze zmianą fizykochemicznych właściwości gleby, warunków mikroklimatycznych i pokarmowych, jak również ze zmniejszeniem lub zwiększeniem presji innych grup fauny glebowej. Mezofauna zajmuje różne poziomy w detrytusowych sieciach troficznych. Zwierzęta te odżywiają się grzybami, glonami, szczątkami roślin i zwierząt oraz organizmami mniejszymi od siebie (Wojewoda i inni,

2002). W detrytusowej sieci troficznej mezofauna opisywana jest jako grupa przenosząca energię z poziomu mikroorganizmów (którymi wiele gatunków mezofauny się żywi) do poziomu drapieżników (dla których mezofauna stanowi istotne źródło pokarmu). W związku z tym, zmiana w zagęszczeniu jednej grupy mezofauny może spowodować zmianę struktury zespołu mezofauny (Wardle 2002).

Wpływ dżdżownic na mezofaunę może być związany z ich troficzną aktywnością. Zjadanie materii organicznej, skolonizowanej przez mikroorganizmy, powoduje znaczne przyspieszenie tempa dekompozycji i zmniejsza objętość warstwy ściółki, a zatem i środowiska życia hemiepigeicznej mezofauny. W przewodach pokarmowych różnych gatunków dżdżownic znajdowane są także mikroorganizmy (pierwotniaki, grzyby, bakterie), nicienie oraz szczątki mezofauny, choć do tej pory nie potwierdzono celowego polowania dżdżownic na mezofaunę (Lee 1985, Hyvönen i inni 1994, Bonkowski i Schaefer 1997, Curry i Schmidt 2007). Wraz z substratem dżdżownice zjadają mikroorganizmy, przez co wpływają na strukturę zespołu mikroorganizmów i zagęszczenie poszczególnych grup. Badania wykazały, że niektóre gatunki dżdżownic mają wyraźne preferencje pokarmowe w stosunku do grzybów zasiedlających profil glebowy i zjadają je selektywnie, inne zaś unikają (Bonkowski i inni 2000, Maraun i inni 2003). Uszkodzanie oraz zjadanie określonych rodzajów grzybnii może ograniczać bazę pokarmową mezofauny, gdyż znaczna część tych zwierząt jest grzybożerna. Z drugiej strony, część zjedzonych przez dżdżownice mikroorganizmów nie ulega strawieniu w przewodach pokarmowych dżdżownic i jest wydalana wraz z ich koprolitami. Może to stymulować rozwój populacji tych zwierząt, które korzystają z koprolitów dżdżownic i zawartych tam mikroorganizmów. Koncentracja mikroorganizmów w świeżych odchodach dżdżownic wielokrotnie przewyższa zagęszczenie mikroorganizmów w otaczającym środowisku, a stan ich podwyższonej aktywności może utrzymywać się przez wiele tygodni (Kristufek i inni 1992). Mechanizm ten może zatem tłumaczyć pozytywny wpływ dżdżownic na zagęszczenie niektórych grup mezofauny. Poza oddziaływaniem troficznym, dżdżownice wpływają na system glebowy poprzez szereg nietroficznych mechanizmów. Mieszanie gleby i ściółki oraz tworzenie drylosfery powodują wyraźne zmiany w strukturze profilu glebowego. Oddziaływania te wpływają m.in. na zwiększenie ilości przestrzeni pomiędzy agregatami glebowymi i zmianę stosunków wodno-powietrznych w glebie. Wydalanie aktywnych mikrobiologicznie odchodów oraz wydzielanie śluzu na różnych poziomach profilu również wpływa na aktywność mikroorganizmów, które

są źródłem pokarmu dla różnych grup mezofauny. Dżdżownice jako organizmy inżynierskie wpływają także na skład gatunkowy roślin wyrastających z gleby (Brown 1995, Lavelle i inni 1997, Eisenhauer i inni 2007, 2009, 2010a, 2010b, Holdsworth i inni 2007). Często niedocenianym typem oddziaływania, a niewątpliwie ważnym, jest również dekompozycja martwych dżdżownic, jako źródło substancji odżywczych dla mikroorganizmów oraz mikro- i mezofauny. Dżdżownice stanowią bowiem wysokowartościowy i łatwo dostępny substrat (Christensen 1987, Haimi i Huhta 1990, Karaban i Uvarov 2014). Wpływ wymienionych mechanizmów na zespoły mezofauny jest słabo poznany.

1.3.1. Wpływ dżdżownic na wazonkowce

Badania dotyczące relacji pomiędzy dżdżownicami a wazonkowcami sięgają lat 70-tych XX w. Na ten temat prowadzone były zarówno badania terenowe jak i eksperymenty laboratoryjne. Prac na ten temat jest stosunkowo niewiele i pokazują one różne wyniki. Spis prac wraz z kierunkiem oddziaływania dżdżownic na wazonkowce zamieściłem w tabeli 1.

Większość wyników, opartych często o badania w mezoskosmosach, pokazuje zmniejszenie liczebności wazonkowców w obecności dżdżownic (Górny 1984, Lagerhög i Lofs-Holmin 1987, Haimi i Boucelham 1991, Hyvönen i inni 1994, Huhta i Viberg 1999, Makulec i Pilipiuk, 2000; Yli-Oli i Huhta 2000, Rätty 2004; Rätty i Huhta, 2003, Tao i inni 2011, Karaban 2008, Karaban i Uvarov 2014). Istnieją także doniesienia o pozytywnym wpływie dżdżownic na wazonkowce (Dózsa-Farkas 1978, Schlaghamersky i inni 2014, Karaban 2008, Karaban i Uvarov 2014, Nuutinen i inni 2017) oraz o braku oddziaływania (Makulec 2002).

Pozytywne oddziaływanie dżdżownic zaobserwowane zostało w przypadku gatunków z grupy *anecic* - *L. terrestris* w wariantach jednogatunkowym oraz w zespołach złożonych z *Lumbricus polyphemus*, *Fitzingeria platyura depressa* i *Fitzingeria platyura platyura*. Dżdżownice z grupy *anecic* w szybkim czasie oczyszczają powierzchnię gleby z obumarłych szczątków roślin, zgarniając je do swoich korytarzy. Powoduje to nierównomierne występowanie resztek organicznych na powierzchni gleby. Wazonkowce występują najliczniej w wierzchniej warstwie gleby, bogatej w materię organiczną (np. O'Connor 1967). W związku z tym, przedstawiony w pracach dodatni wpływ dżdżownic z grupy *anecic* na wzrost liczebności wazonkowców związany jest z tworzeniem *middens*. W pracach terenowych pobierano próby w

middens i pomiędzy nimi. Zespół pracujący w lasach Minnesoty i Wiskonsin (Schlaghamersky i inni 2014) pokazał, że wpływ inwazyjnego tam *L. terrestris* na zwiększenie biomasy i liczebności wazonkowców ma miejsce na terenach o dużym zagęszczeniu tych dżdżownic. Różnice w zagęszczeniu wazonkowców występują jednak tylko w wierzchnich trzech cm profilu glebowego. W *middens* było trzykrotnie więcej wazonkowców niż w otaczającej glebie. Poniżej górnych trzech cm profilu glebowego nie odnotowano różnic w liczebności wazonkowców. Poza wpływem na biomasę i liczebność wazonkowców, dżdżownice spowodowały również zmiany struktury gatunkowej zespołu wazonkowców. Na terenach wolnych od *L. terrestris* dominowały gatunki z rodzajów *Bryodilus*, *Henlea*, *Hemifridericia* i *Marionina* – osobniki tych gatunków osiągają niewielkie rozmiary i związane są z grubą warstwą materii organicznej. W obecności *L. terrestris* dominowały wazonkowce z rodzajów *Cognettia*, *Enchytraeus*, i *Fridericia*. Zmiany te były tym silniejsze im mocniej widać było następstwa inwazji, wyrażone zarówno zagęszczeniem dżdżownic jak i czasem, który upłynął od początku inwazji (Schlaghamersky i in. 2014). Badacze znaleźli tu podobieństwo ze zmianami opisanymi przez Dózsa-Farkasz (1978), gdzie wraz ze zmianami zagęszczenia w obecności dżdżownic *anecic* nastąpiła zmiana struktury zespołu gatunkowego wazonkowców. Poza pozytywnym oddziaływaniem, w literaturze opisany jest również negatywny wpływ gatunku *L. terrestris*. Odnotowano go w pracach eksperymentalnych przeprowadzonych w mezokosmosach (Lagerh f i Lofsholmin 1987, Karaban 2008) oraz na poletkach w sadach jabłoni (G rny 1984). Badania w mezokosmosach pokazały negatywny wpływ zagęszczenia *L. terrestris* zarówno w wariantach jedno jak i wielogatunkowych. Podobnie w eksperymencie G rniego (1984), cho  nie było tam wariantu z samym tylko *L. terrestris*, to wpływ dwugatunkowego wariantu zło onego z *L. terrestris* i *A. caliginosa* by  zdecydowanie silniejszy ni  wpływ samego *A. caliginosa*. Ponadto wyniki pokazały zmiany w strukturze gatunkowej wazonkowców zale ne od sk adu gatunkowego d d ownic (G rny 1984).

Analiza w pływu d d ownic z grupy endogeicznej i epigeicznej w wi kszo ci przypadk w pokaza a negatywny w pływ d d ownic na zag szczenie wazonkowc w (tab. 1). Tylko nieliczne wyniki (Makulec 2002, Karaban 2008, Karaban i Uvarov 2014) pokaza y brak w pływu d d ownic lub pozytywny w pływ d d ownic z tych grup d d ownic na zag szczenie wazonkowc w. Makulec (2002) przeprowadzi  badania na zmeliorowanych  akach torfowych analizuj c w pływ r  nych zag szcze i gatunku *L.*

rubellus (2, 4 i 6 osobników na izolator). Po miesiącu od założenia eksperymentu, wyższe zagęszczenia dżdżownic powodowały znaczne zmniejszenie liczebności wazonkowców. W kolejnych terminach, we wszystkich wariantach liczebność wazonkowców była niewysoka i nie było różnic pomiędzy analizowanymi wariantami. Karaban (2008) analizował wpływ zagęszczenia dwóch gatunków dżdżownic epigeicznych i dwóch gatunków endogeicznych na zagęszczenie wazonkowców. Trzy z tych gatunków tj. *A. caliginosa*, *A. chlorotica* i *D. octaedra* nie spowodowały zmian w liczebności wazonkowców w skali całego mikrokosmosu niezależnie od zagęszczenia tych gatunków. Natomiast *L. rubellus* spowodował spadek liczebności wazonkowców, a wpływ ten był zależny od zagęszczenia dżdżownic. Karaban i Uvarov (2014) w wynikach innego eksperymentu pokazali pozytywny wpływ gatunku endogeicznego *A. caliginosa* oraz wybranych form aktywności epigeicznego gatunku *L. rubellus* na zagęszczenie wazonkowców. Żywe *A. caliginosa* powodowały wzrost zagęszczenia wazonkowców w górnej warstwie profilu glebowego. W tym samym eksperymencie żywe *L. rubellus* powodowały spadek zagęszczenia wazonkowców (Karaban i Uvarov 2014).

Wpływ dżdżownic na wazonkowce tłumaczony jest różnymi mechanizmami. Pozytywny wpływ dżdżownic *anecic* wynika z tworzenia *middens*, w których są sprzyjające warunki dla określonych gatunków wazonkowców. Wiąże się to z mieszaniami organicznych cząstek roślinnych z odchodami dżdżownic. Zmiany te powodują jednak w skali biotopu przekształcenia zespołu gatunkowego wazonkowców. W literaturze znalazłem dwie prace, w których badano wpływ odchodów dżdżownic epigeicznych na wazonkowce. Makulec (1996) przeprowadził eksperyment, w którym do izolatorów obsianych różnymi gatunkami traw dodawał regularnie odchody dżdżownic *L. rubellus*. W pierwszych dwóch latach liczebność wazonkowców była niewysoka i nie było różnic pomiędzy wariantami. Dopiero w trzecim roku trwania eksperymentu wazonkowców było zdecydowanie więcej w izolatorach, do których dodawano odchody dżdżownic. Karaban i Uvarov (2014) także weryfikowali wpływ dodawania odchodów *L. rubellus* i *A. caliginosa*. Eksperyment trwał pół roku i po tym czasie ANOVA pokazała interakcję, w której dodawanie odchodów *L. rubellus* powodowało wzrost zagęszczenia wazonkowców w warstwie ściółki, a dodawanie odchodów obydwu gatunków dżdżownic likwidowało ten pozytywny wpływ. Wynika z tego, że odchody dżdżownic różnych gatunków różnią się i mogą wpływać korzystnie na zagęszczenie wazonkowców.

W literaturze funkcjonuje również hipoteza o negatywnym, toksycznym wpływie wydzielin dżdżownic takich jak śluz oraz wydzieliny gonad. Wazonkowce umieszczone przez Górnego (1984) w wyciągu wodnym z gleby, w której były dżdżownice *Eisenia fetida*, zginęły w ciągu 2 tygodni, natomiast te umieszczone w wyciągu gleby bez dżdżownic żyły do 3 miesięcy (Górny 1984). Na tej podstawie stwierdzono, że wydzieliny dżdżownic są zabójcze dla wazonkowców. Karaban i Uvarov (2014) zweryfikowali tą hipotezę na innych gatunkach dżdżownic, dodając rozpuszczony w wodzie śluz dżdżownic do mikrokosmosów z mezofauną. Dodatek śluzu spowodował znaczny wzrost liczebności wazonkowców w porównaniu z wariantem kontrolnym.

Mechanizmy oddziaływania dżdżownic na wazonkowce do tej pory były eksperymentalnie analizowane tylko w jednej pracy (Karaban i Uvarov 2014). Wyniki te częściowo są zawarte w tym doktoracie.

Tabela 1. Zestawienie prac, w których autorzy zajmowali się oddziaływaniem dżdżownic na zagęszczenie wazonkowców. Skróty AN, EP i EN oznaczają grupy ekologiczne – odpowiednio *anecic*, *epigeiczne* i *endogeiczne*. Strzałki ukazują kierunek wpływu dżdżownic na zagęszczenie wazonkowców – spadek lub wzrost zagęszczenia. n.s. – brak wpływu

L.p.	Gatunki dżdżownic	Grupa ekologiczna dżdżownic	Eksperyment czy dane naturalne	Kierunek wpływu	Literatura
Jednogatunkowe zgrupowania dżdżownic					
1	<i>Lumbricus terrestris</i>	AN	Eksperyment półnaturalny w mikrokosmosach	↓	Lagerhög i Lofs-Holmin 1987
2	<i>Lumbricus terrestris</i>	AN	Eksperyment w mikrokosmosach – las liściasty	↓	Karaban 2008
3	<i>Lumbricus terrestris inwazyjny</i>	AN	Dane nat. lasy liściaste Ameryki Północnej	↑	Schlaghamersky i inni 2014
4	<i>Lumbricus terrestris introdukcja</i>	AN	Pola uprawne Finlandia	↑	Nuutinen i inni 2017
5	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	EN	Dane nat. – sady	↓	Górny 1984
6	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	EN	Eksperyment w mikrokosmosach – las liściasty	n.s.	Karaban 2008
7	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	EN	Eksperyment w mikrokosmosach, las liściasty dębowo-bukowy	↑	Karaban i Uvarov 2014
8	<i>Allobophora chlorotica</i>	EN	Eksperyment w mikrokosmosach – las liściasty	n.s.	Karaban 2008

9	<i>Lumbricus rubellus</i>	EP	Eksperymenty laboratoryjne i terenowe na glebach leśnych	↓	Haimi i Boucelham 1991
10	<i>Lumbricus rubellus</i>	EP	Eksperyment na torfowiskach – różne zagęszczenie dżdżownic	↓	Makulec 1996
11	<i>Lumbricus rubellus</i>	EP	Eksperyment na łąkach torfowych – różne zagęszczenie dżdżownic	n. s.	Makulec 2002
12	<i>Lumbricus rubellus</i>	EP	Eksperyment w mikrokosmosach, las liściasty dębowo-bukowy	↓	Karaban 2008
13	<i>Lumbricus rubellus</i>	EP	Eksperyment w mikrokosmosach, las liściasty dębowo-bukowy	↓	Karaban i Uvarov 2014
14	<i>Dendrobaena octaedra</i>	EP	Eksperyment laboratoryjny na glebie z lasu iglastego	↓	Hyvönen i inni 1994
15	<i>Dendrobaena octaedra</i>	EP	Las iglasty świerkowy, eksperyment półnaturalny w mikrokosmosach	↓	Huhta i Viberg 1999
16	<i>Dendrobaena octaedra</i>	EP	Eksperyment w mikrokosmosach na glebie z lasu świerkowego oraz sosnowego z dodatkiem ściółki sosnowej i brzoźowej	↓	Yli-Oli i Huhta 2000
17	<i>Dendrobaena octaedra</i>	EP	Eksperyment w mikrokosmosach – las liściasty	n.s.	Karaban 2008
Różnogatunkowe zgrupowania dżdżownic					
18	<i>Lumbricus polyphemus</i> + <i>Fitzingeria platyura depressa</i> + <i>Fitzingeria platyura platyura</i>	AN+AN+AN	Dane nat. las liściasty dębowo-grabowy	↑	Dózsa-Farkasz 1978
19	<i>Aporrectodea caliginosa</i> + <i>Lumbricus terrestris</i>	EN+AN	Dane nat. - sady	↓	Górny 1984
20	<i>Lumbricus rubellus</i> + <i>Aporrectodea caliginosa</i>	EP+EN	Eksperyment w mikrokosmosach, lasy borealne	↓	Räty i Huhta 2003
21	<i>Lumbricus terrestris</i> +	AN + EP	Eksperyment laboratoryjny na	↓	Räty 2004

	<i>Aporrectodea caliginosa</i>		kwaśnej glebie lasu liściastego		
22	<i>Aporrectodea caliginosa</i> , <i>Aporrectodea rosea</i> , <i>Aporrectodea trapezoides</i> , <i>Belladrilus</i> sp. <i>Microscolex phosphoreus</i> .	EN	Pola uprawne, Argentyna	↓	Dominguez i Bedano 2016

1.3.2. Wpływ dżdżownic na skoczogonki

Badania nad wpływem dżdżownic na skoczogonki prowadzone są od ponad 40 lat (tab. 2). Uzyskane rezultaty pokazywały zarówno pozytywną jak i negatywną reakcję skoczogonków na obecność dżdżownic. Różnorodne wyniki uzyskano nawet w obecności tych samych gatunków dżdżownic, często w takich samych biotopach.

Większość badań dotyczy dżdżownic z grupy *anecic* i endogeicznej. Większość prac pokazuje pozytywny wpływ *L. terrestris* na zagęszczenie skoczogonków (Loksa 1978, Hamilton i Sillman 1989, Wickenbrock i Heisler 1997, Migge 2001). Pojedyncze prace pokazują natomiast, że ten gatunek nie wpływa na skoczogonki (Hamilton and Sillman 1989, Eisenhauer i inni 2007, Straube i inni 2009), bądź też wpływa negatywnie (Migge 2001, Milcu i inni 2006). W badaniach terenowych, podobnie jak w przypadku wazonkowców, porównano zagęszczenie skoczogonków w *middens* zbudowanymi przez *L. terrestris* i pomiędzy nimi. Takie porównanie rzeczywiście może dać pozytywny wpływ tego gatunku na liczebność skoczogonków, gdyż warunki do życia skoczogonków w *middens* są lepsze w glebie oczyszczonej ze ściółki przez dżdżownice. Brak szczątków roślinnych na powierzchni gleby spowodowany aktywnością dżdżownic z grupy *anecic* wpływa nie tylko na bazę pokarmową skoczogonków ale także na warunki mikroklimatyczne – skoczogonki są natomiast bardzo narażone na wysychanie. Eksperymenty laboratoryjne w których imitowano biotop lasu liściastego lub łąki pokazują negatywny wpływ *L. terrestris* na skoczogonki. Natomiast te, gdzie imitowano pola uprawne pokazują pozytywny jego wpływ. Podobnie jest w pracy, w której dwa gatunki z grupy *anecic* *L. terrestris* i *A. giardi* umieszczono w humusach o różnym odczynie pH (Salomon i inni 2005). W glebie o odczynie zasadowym i kwaśnym dżdżownice nie spowodowały zmian w zagęszczeniu skoczogonków. Jedynie w glebie o odczynie obojętnym w obecności dżdżownic spowodowała wzrost zagęszczenia skoczogonków.

Dane literaturowe dotyczące oddziaływania dżdżownic z grupy endogeicznej także pokazują różne rezultaty (tab. 2). Gatunek *A. caliginosa* w warunkach eksperymentalnych przy zagęszczeniu 606 osobników na m² nie spowodował spadku zagęszczenia skoczogonków (Friberg i inni 2008). Inni badacze, również analizując wpływ tego gatunku również w eksperymencie laboratoryjnym imitującym łąkę przy zagęszczeniu 128 i 255 osobników na m² uzyskali negatywny wpływ *A. caliginosa* na zagęszczenie skoczogonków (Milcu i inni 2006, Ke i Scheu 2008). Wickenbrock i Heisler (1997) analizując wpływ *A. caliginosa* w eksperymencie laboratoryjnym imitującym pole uprawne przy zagęszczeniu 193 osobniki na m² uzyskali pozytywny wpływ tych dżdżownic na zagęszczenie skoczogonków. Podobnie sytuacja wygląda z gatunkami *O. tyrtaeum* i *H. elisae*. Gatunek *O. tyrtaeum* przy zagęszczeniu 107 osobników na m² w eksperymencie imitującym biotop lasu liściastego spowodował wzrost zagęszczenia skoczogonków (Straube i inni 2009), natomiast przy zagęszczeniu 191 osobników na m² spowodował spadek zagęszczenia skoczogonków (Migge 2001). Negatywny wpływ tego gatunku odnotowano także w warunkach naturalnych, w lesie liściastym przy zagęszczeniu 287 osobników na m² (Eisenchauer i inni 2007). Badania przeprowadzone przez zespół Gutiérreza pokazują głównie negatywny wpływ gatunku *H. elisae* na zagęszczenie skoczogonków (Gutiérrez i inni 2003). Nie można tutaj jednak rozpatrywać wpływu zagęszczenia, gdyż w pracach zagęszczenie tego gatunku wahało się od 131 do 154 osobniki na m².

Oddziaływanie dżdżownic z grupy epigeicznej sprowadza się w literaturze do analizy oddziaływania dwóch gatunków dżdżownic – *D. octaedra* i *H. africanus*. Gatunek *H. africanus* występuje w tropikalnej strefie klimatycznej i porównywanie jego do gatunków europejskich nie ma uzasadnienia z uwagi na różnice w tempie i przebiegu procesów zachodzących w glebie. W związku z tym gatunek ten nie będzie przeze mnie omawiany. Gatunek *D. octaedra* w badaniach przeprowadzonych w naturalnym borze sosnowym powodował zarówno spadek jak i wzrost zagęszczenia skoczogonków (McLean i Parkinson 2000). Natomiast badania laboratoryjne w warunkach imitujących ten sam biotop pokazały brak wpływu *D. octaedra*.

Tabela 2. Zestawienie prac, w których autorzy zajmowali się oddziaływaniem dżdżownic na zagęszczenie skoczogonków. Skróty AN, EP i EN oznaczają grupy ekologiczne – odpowiednio *anecic*, *epigeiczne* i *endogeiczne*. Strzałki ukazują kierunek wpływu dżdżownic na zagęszczenie skoczogonków – spadek, wzrost lub obydwa te kierunki. n.s. – oznacza brak istotnego wyniku. Pogrubiona kreska oddziela gatunki dżdżownic wg grup ekologicznych.

L.p.	Gatunki dżdżownic w wariacie	Grupa ekol. dżdżownic	Eksperyment czy dane naturalne	Wpływ	Literatura
1	<i>L. terrestris</i> – osobniki młode	EP	Dane nat. – pola uprawne	↓	Lagerlöf i Lofs-Holmin 1987
2	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat - las	n. s.	Hamilton i Sillman 1989
3	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	n. s.	Eisenhauer i inni 2007
4	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	n. s.	Straube i inni 2009
5	<i>Aporrectodea giardi</i>	AN	Eksperyment laboratoryjny – las liściasty	↑	Salmon i Ponge 1999
6	<i>Aporrectodea giardi</i>	AN	Eksperyment laboratoryjny – las	↑	Salmon 2004
7	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	↑	Loksa 1978
8	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat - pole uprawne	↑	Hamilton i Sillman 1989
9	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	↑	Maraun i inni 1999
10	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	↑	Tiunov i Kuznetsova 2000
11	<i>L. terrestris</i>	AN	Eksperyment laboratoryjny – pola uprawne	↑	Wickenbrock i Heisler 1997
12	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	↑	Tiunov 2003
13	<i>L. terrestris</i>	AN	Eksperyment laboratoryjny – las liściasty	↓	Migge 2001
14	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	↓	
15	<i>L. terrestris</i>	AN	Eksperyment laboratoryjny – łąka	↓	Milcu i inni 2006
16	<i>L. terrestris</i> + <i>Aporrectodea giardi</i>	AN + AN	Eksperyment laboratoryjny – wapienny humus leśny	n. s.	Salmon i inni 2005
17	<i>L. terrestris</i> + <i>Aporrectodea giardi</i>	AN + AN	Eksperyment laboratoryjny – kwaśny humus leśny	n. s.	
18	<i>L. terrestris</i> + <i>Aporrectodea giardi</i>	AN + AN	Eksperyment laboratoryjny – obojętny humus leśny	↑	

19	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	EN	Eksperyment laboratoryjny – łąki	n. s.	Friberg i inni 2008
20	<i>Hormogaster elisae</i>	EN	Eksperyment laboratoryjny – łąki	n. s.	Gutiérrez i inni 2003
21	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	EN	Eksperyment laboratoryjny – pola uprawne	↑	Wickenbrock i Heisler 1997
22	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	EN	Dane nat. – pola uprawne	↑	
23	<i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN	Dane nat. – las liściasty	↑	Straube i inni 2009
24	<i>Polypheretima elongata</i>	EN	Dane nat. - pastwiska	↑	Loranger i inni 1998
25	<i>Allolobophora chlorotica</i>	EN	Eksperyment laboratoryjny – las	↓	Salmon 2004
26	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	EN	Eksperyment laboratoryjny – łąka	↓	Milcu i inni 2006
27	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	EN	Eksperyment laboratoryjny – pola uprawne	↓	Ke i Scheu 2008
28	<i>Hormogaster elisae</i>	EN	Eksperyment laboratoryjny – łąki	↓	Gutiérrez i inni 2003
29	<i>Hormogaster elisae</i>	EN	Eksperyment laboratoryjny – łąki	↓	Gutiérrez i inni 2008
30	<i>Hormogaster elisae</i>	EN	Eksperyment laboratoryjny – łąki	↓	Gutiérrez i inni 2009
31	<i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN	Dane nat. – las liściasty	↓	Eisenhauer i inni 2007
32	<i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN	Eksperyment laboratoryjny – las liściasty	↓	Migge 2001
33	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	EN	Dane nat. - pastwisko	↕	Marinissen i Bok 1988
34	<i>Aporrectodea caliginosa</i> + <i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN + EN	Dane nat. – las liściasty	n. s.	Migge 2001
35	<i>Aporrectodea caliginosa</i> + <i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN + EN	Eksperyment laboratoryjny – łąka	↓	Kreuzer i inni 2004
36	<i>Aporrectodea caliginosa</i> + <i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN + EN	Eksperyment laboratoryjny – łąka	↕	Scheu i inni 1999
37	<i>Dendrobaena octaedra</i>	EP	Eksperyment laboratoryjny – bór sosnowy	n. s.	McLean i Parkinson 2000
38	<i>Dendrobaena octaedra</i>	EP	Dane nat. – bór sosnowy	↕	

1.3.3. Wpływ dżdżownic na roztocze

Zamieszczona poniżej tab. 3 przedstawia podsumowanie informacji na temat wpływu dżdżownic na zagęszczenie roztoczy. Podobnie jak w przypadku wazonkowców i skoczogonków, wpływ dżdżownic nie jest jednoznaczny.

Wpływ dżdżownic na ogólne zagęszczenie roztoczy (suma roztoczy) przedstawiony był w trzech pracach. W przypadku *A. caliginosa* w eksperymencie laboratoryjnym nie odnotowano wpływu dżdżownic (Friberg i inni 2008), a w przypadku *P. elongata* oraz *L. terrestris* (dane pochodzące z badań terenowych) wpływ był pozytywny (Lagerlöf i Lofs-Holmin 1987, Loranger i inni 1998).

Odnośnie rzędu Astigmata w literaturze istnieją głównie doniesienia o braku oddziaływania dżdżownic. Negatywnie na zagęszczenie tego rzędu oddziaływały gatunki *L. terrestris*, *H. elisae* i *O. tyrtaeum* (tab. 3). *O. tyrtaeum* w zagęszczeniu 110 os. na m² nie spowodowała zmian w zagęszczeniu Astigmata (Straube i in. 2009), natomiast przy trzykrotnie wyższym zagęszczeniu (287 os. na m²) wpływ tego gatunku był negatywny (Eisenhauer i in. 2007). W przypadku oddziaływania gatunku *H. elisae* na zagęszczenie Astigmata, znaczenie miały nie zagęszczenie dżdżownic ale warunki, w jakich przeprowadzony został eksperyment. W przypadku substratów ubogich w materię organiczną, wpływ *H. elisae* na Astigmata był negatywny, natomiast kiedy substrat był bogaty w materię organiczną, to Astigmata nie zmniejszały zagęszczeniu (Gutiérrez i inni 2008). Trzeci w wspomnianych gatunków *L. terrestris* w warunkach eksperymentu laboratoryjnego imitującego las liściasty przy zagęszczeniu 64 os. na m² spowodował spadek zagęszczenia Astigmata (Migge 2001). Przy takim samym zagęszczeniu dżdżownice te występujące w naturalnym lesie liściastym nie powodowały istotnych zmian (Eisenhauer i inni 2007, Straube i inni 2009). Rozbieżność w wynikach podobnie jak przy opisywanych wazonkowcach i skoczogonkach wynikać może z metodyki pobierania prób. W eksperymentach laboratoryjnych punktem odniesienia są mikrokosmosy bez dżdżownic, a w warunkach naturalnych porównuje się *middens* i powierzchnię pomiędzy nimi.

W literaturze znalazłem 13 doniesień na temat wpływu dżdżownic na rząd Prostigmata (tab. 3, L.p. 50 – 62). Informacje zawarte w literaturze są bardzo rozbieżne. Większość rezultatów pokazuje brak wpływu dżdżownic na zagęszczenie rzędu Prostigmata. W jednej pracy pokazany został pozytywny wpływ gatunku *L. terrestris* na polach uprawnych (Hamilton i Sillman 1989), a w dwóch przypadkach *O. tyrtaeum* spowodował spadek zagęszczenia Prostigmata w lesie liściastym oraz eksperymencie

laboratoryjnym imitującym las liściasty (Migge 2001, Eisenhauer i inni 2007). Zagęszczenie *O. tyrtaeum* w tych dwóch przypadkach wynosiło odpowiednio 191 i 287 os. na m². Straube w swojej pracy (Straube i inni 2009) przy niższym zagęszczeniu tego gatunku wynoszącym 107 os na m² w naturalnym lesie liściastym nie odnotował oddziaływania *O. tyrtaeum* na Prostigmata.

Wyniki oddziaływania dżdżownic na rząd Oribatida w dziewięciu przypadkach pokazały brak wpływu dżdżownic, w siedmiu negatywny i w trzech przypadkach wpływ ten był pozytywny (tab. 3). Pozytywny wpływ dotyczył gatunków *L. terrestris* (Bayoumi 1978, Maraun i inni 1999) oraz *O. tyrtaeum* (Straube i inni 2009) w naturalnym lesie liściastym. Pozostałe doniesienia, to informacje o negatywnym wpływie dżdżownic. Te same gatunki, które w jednych warunkach spowodowały wzrost zagęszczenia Oribatida w innych przypadkach powodowały jego spadek (tab. 3). Negatywny wpływ odnotowano dla czterech gatunków dżdżownic – *L. terrestris*, *H. elisae*, *O. tyrtaeum* i *D. octaedra*. Hamilton i Silman (1989) pokazali, że wpływ *L. terrestris* na Oribatida zależy biotopu, a co za tym idzie od siły oddziaływania dżdżownicy na powierzchnię gleby. W lesie liściastym wpływ *L. terrestris* na zagęszczenie Oribatida był negatywny, natomiast na trawniku nie odnotowano wpływu. Migge (2001) w eksperymencie laboratoryjnym imitującym las liściasty również pokazała negatywny wpływ na Oribatida, natomiast w tej samej pracy, dla naturalnego lasu liściastego nie wykazano wpływu (Migge 2001). W przypadku *D. octaedra*, w eksperymencie laboratoryjnym przy zagęszczeniu 320 os. na m² nie pokazano wpływu na Oribatida, natomiast dane pochodzące z terenu, gdzie zagęszczenie tych dżdżownic wynosiło 854 os. na m² wpływ na Oribatida był negatywny (McLean i Parkinson 2000). Może to wskazywać, że zagęszczenie dżdżownic ma wpływ na populację Oribatida w glebie.

W siedmiu pracach znalazłem informacje o braku wpływu dżdżownic na rząd Mesostigmata, a w dziewięciu o negatywnym ich wpływie na ten rząd (tab. 3 Lp. 15-31). Tylko w jednym przypadku uzyskano pozytywny wpływ gatunku *L. terrestris* na zagęszczenie Mesostigmata (Maraun i inni 1999). Duża liczba wyników dokumentujących negatywny wpływ dżdżownic na ten rząd roztoczy pozwala mówić o istotnym znaczeniu dżdżownic dla funkcjonowania rzędu Mesostigmata w zespole mezofauny. Negatywny wpływ na zagęszczenie Mesostigmata wywierały gatunki *L. terrestris*, *H. elisae*, *O. tyrtaeum* i *D. octaedra*. Analizując powyższe wyniki, tylko w przypadku *D. octaedra* zagęszczenie dżdżownic wydaje się mieć istotny wpływ na

liczebność Mesostigmata (McLean i Parkinson 2000). W lesie iglastym przy zagęszczeniu dżdżownic 854 os. na m² liczebność Mesostigmata było niższe niż w kontroli, a w eksperymencie imitującym ten biotop, ale przy niższym zagęszczeniu dżdżownic (320 os. na m²) Mesostigmata nie zareagowały na aktywność dżdżownic (McLean i Parkinson 1998, 2000).

Tabela 3. Zestawienie prac, w których autorzy zajmowali się oddziaływaniem dżdżownic na zagęszczenie roztoczy. Skróty AN, EP i EN oznaczają grupy ekologiczne dżdżownic – odpowiednio *anecic*, *epigeiczne* i *endogeiczne*. Strzałki ukazują kierunek wpływu dżdżownic na zagęszczenie roztoczy – spadek lub wzrost zagęszczenia, n.s. – brak wpływu. Pogrubiona kreska odkreśla rezultaty uzyskane dla poszczególnych rzędów roztoczy.

L.p.	Gatunki dżdżownic w wariancie	Grupa ekol. dżdżownic	Eksperyment/ dane naturalne	Rząd roztoczy	Wpływ	Literatura
1	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	EN	Eksperyment lab. – łąka	Acari	n. s.	Friberg i inni 2008
2	<i>Polypheretima elongata</i>	EN	Dane nat. - pastwiska	Acari	↑	Loranger i inni 1998
3	<i>L. terrestris</i> – osobniki młodociane	EP	Dane nat. – pola uprawne	Acari	↑	Lagerlöf i Lofs-Holmin 1987
4	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	Astigmata	n. s.	Eisenhauer i inni 2007
5	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	Astigmata	n. s.	Straube i inni 2009
6	<i>Hormogaster elisae</i>	EN	Eksperyment lab. – łąki	Astigmata	n. s.	Gutiérrez i inni 2003
7	<i>Hormogaster elisae</i>	EN	Eksperyment lab.– łąki	Astigmata	n. s.	Gutiérrez i inni 2009
8	<i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN	Eksperyment I lab.– las liściasty	Astigmata	n. s.	Migge 2001
9	<i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN	Dane nat. – las liściasty	Astigmata	n. s.	Straube i inni 2009
10	<i>Dendrobaena octaedra</i>	EP	Eksperyment lab.– bór sosnowy	Astigmata	n. s.	McLean i Parkinson 2000
11	<i>Dendrobaena octaedra</i>	EP	Dane nat. – bór sosnowy	Astigmata	n. s.	McLean i Parkinson 2000
12	<i>L. terrestris</i>	AN	Eksperyment lab.– las liściasty	Astigmata	↓	Migge 2001
13	<i>Hormogaster elisae</i>	EN	Eksperyment lab. – łąki	Astigmata	↓	Gutiérrez i inni 2008
14	<i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN	Dane nat. – las liściasty	Astigmata	↓	Eisenhauer i inni 2007
15	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat - pole uprawne	Mesostigmata	n. s.	Hamilton and Sillman 1989
16	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	Mesostigmata	n. s.	Migge 2001
17	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	Mesostigmata	n. s.	Eisenhauer i inni 2007

18	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	Mesostigmata	n. s.	Straube i inni 2009
19	<i>Hormogaster elisae</i>	EN	Eksperyment lab. – łąki	Mesostigmata	n. s.	Gutiérrez i inni 2003
20	<i>Aporrectodea caliginosa + Octolasion tyrtaeum</i>	EN + EN	Dane nat. – las liściasty	Mesostigmata	n. s.	Migge 2001
21	<i>Dendrobaena octaedra</i>	EP	Eksperyment lab. – bór sosnowy	Mesostigmata	n. s.	McLean i Parkinson 2000
22	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	Mesostigmata	↑	Maraun i inni 1999
23	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat – las	Mesostigmata	↓	Hamilton and Sillman 1989
24	<i>L. terrestris</i>	AN	Eksperyment lab. – las liściasty	Mesostigmata	↓	Migge 2001
25	<i>Hormogaster elisae</i>	EN	Eksperyment lab. – łąka	Mesostigmata	↓	Gutiérrez i inni 2003
26	<i>Hormogaster elisae</i>	EN	Eksperyment lab. – łąka	Mesostigmata	↓	Gutiérrez i inni 2008
27	<i>Hormogaster elisae</i>	EN	Eksperyment lab. – łąka	Mesostigmata	↓	Gutiérrez i inni 2009
28	<i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN	Dane nat. – las liściasty	Mesostigmata	↓	Eisenhauer i inni 2007
29	<i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN	Eksperyment lab. – las liściasty	Mesostigmata	↓	Migge 2001
30	<i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN	Dane nat. – las liściasty	Mesostigmata	↓	Straube i inni 2009
31	<i>Dendrobaena octaedra</i>	EP	Dane nat. – bór sosnowy	Mesostigmata	↓	McLean i Parkinson 2000
32	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat - pole uprawne	Ortibatida	n. s.	Hamilton i Sillman 1989
33	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	Ortibatida	n. s.	Migge 2001
34	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	Ortibatida	n. s.	Eisenhauer i inni 2007
35	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	Ortibatida	n. s.	Straube i inni 2009
36	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	Ortibatida	n. s.	Tiunov 2003
37	<i>Hormogaster elisae</i>	EN	Eksperyment lab. – łąki	Ortibatida	n. s.	Gutiérrez i inni 2009
38	<i>Aporrectodea caliginosa + Octolasion tyrtaeum</i>	EN + EN	Dane nat. – las liściasty	Ortibatida	n. s.	Migge 2001
39	<i>Dendrobaena octaedra</i>	EP	Eksperyment lab. – bór sosnowy	Ortibatida	n. s.	McLean i Parkinson 2000
40	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	Ortibatida	↑	Bayoumi 1978
41	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	Ortibatida	↑	Maraun i inni 1999

42	<i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN	Dane nat. – las liściasty	Ortibatida	↑	Straube i inni 2009
43	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat – las	Ortibatida	↓	Hamilton and Sillman 1989
44	<i>L. terrestris</i>	AN	Eksperyment lab. – las liściasty	Ortibatida	↓	Migge 2001
45	<i>Hormogaster elisae</i>	EN	Eksperyment lab. – łąki	Ortibatida	↓	Gutiérrez i inni 2003
46	<i>Hormogaster elisae</i>	EN	Eksperyment lab. – łąki	Ortibatida	↓	Gutiérrez i inni 2008
47	<i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN	Dane nat. – las liściasty	Ortibatida	↓	Eisenhauer i inni 2007
48	<i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN	Eksperyment lab. – las liściasty	Ortibatida	↓	Migge 2001
49	<i>Dendrobaena octaedra</i>	EP	Dane nat. – bór sosnowy	Ortibatida	↓	McLean i Parkinson 2000
50	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat – las	Prostigmata	n. s.	Hamilton i Sillman 1989
51	<i>L. terrestris</i>	AN	Eksperyment lab. – las liściasty	Prostigmata	n. s.	Migge 2001
52	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	Prostigmata	n. s.	Eisenhauer i inni 2007
53	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat. – las liściasty	Prostigmata	n. s.	Straube i inni 2009
54	<i>Hormogaster elisae</i>	EN	Eksperyment lab. – łąki	Prostigmata	n. s.	Gutiérrez i inni 2003
55	<i>Hormogaster elisae</i>	EN	Eksperyment lab. – łąki	Prostigmata	n. s.	Gutiérrez i inni 2008
56	<i>Hormogaster elisae</i>	EN	Eksperyment lab. – łąki	Prostigmata	n. s.	Gutiérrez i inni 2009
57	<i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN	Dane nat. – las liściasty	Prostigmata	n. s.	Straube i inni 2009
58	<i>Dendrobaena octaedra</i>	EP	Eksperyment lab. – bór sosnowy	Prostigmata	n. s.	McLean i Parkinson 2000
59	<i>Dendrobaena octaedra</i>	EP	Dane nat. – bór sosnowy	Prostigmata	n. s.	McLean i Parkinson 2000
60	<i>L. terrestris</i>	AN	Dane nat - pole uprawne	Prostigmata	↑	Hamilton i Sillman 1989
61	<i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN	Dane nat. – las liściasty	Prostigmata	↓	Eisenhauer i inni 2007
62	<i>Octolasion tyrtaeum</i>	EN	Eksperyment lab. – las liściasty	Prostigmata	↓	Migge 2001

1.3.4. Podsumowanie

Rezultaty uzyskane przez różnych autorów, dotyczące wpływu tych samych gatunków dżdżownic w takich samych biotopach, często pokazują sprzeczne wyniki. W różny sposób reagują nie tylko przedstawiciele różnych grup mezofauny, ale nawet te same

grupy. Na podstawie takich danych trudno jest jednoznacznie odpowiedzieć na pytania, o siłę i kierunek oddziaływania dżdżownic na mezofaunę. Dane pochodzące ze środowiska naturalnego często nie uwzględniają szeregu czynników, które poza dżdżownicami mogą bezpośrednio, lub pośrednio wpływać na zagęszczenie analizowanych grup mezofauny. Z drugiej strony, eksperymenty laboratoryjne w wielu przypadkach nie uwzględniają prawdziwej różnorodności biologicznej zespołu mezofauny, co również może mieć konsekwencje w uzyskanych wynikach.

Jednym z aspektów oddziaływania dżdżownic na mezofaunę, poza przynależnością gatunków do grup ekologicznych jest zagęszczenie dżdżownic. Najlepiej zbadany pod względem oddziaływania na mezofaunę wydaje się być *L. terrestris*. Eisenchauer (2010) stwierdził, że wpływ tego gatunku na zagęszczenie mezofauny w odróżnieniu do gatunków endogeicznych nie zależy od jego zagęszczenia i biomasy. Natomiast, w przypadku gatunków takich jak *D. octaedra* i *O. tyrtaeum* można przypuszczać, że ich wpływ może być zależny od liczebności dżdżownic. Wyższa liczebność, to silniejsze oddziaływanie na glebę i potencjalnie wyższa konkurencja z mezofauną o zasoby. Jeśli nawet dżdżownice i mezofauna korzystają z różnych substratów, to wpływ dżdżownic na mezofaunę może objawiać się zmianą bazy pokarmowej, co może być konsekwencją aktywności dżdżownic. Wiadomo, że zagęszczenie dżdżownic wpływa na tempo rozkładu materii organicznej a także na aktywność mikrobiologiczną i wydzielanie dwutlenku węgla przez system glebowy (np. Uvarov 2016, 2017). Zmiana aktywności mikrobiologicznej może stymulować rozwój tych gatunków mezofauny, które korzystają z aktywowanych mikroorganizmów jako bazy pokarmowej i ograniczać w rozwoju tych, których baza pokarmowa jest niedostępna, bądź ograniczona. Co interesujące, zagęszczenie dżdżownic może wpływać negatywnie także na dżdżownice. Gatunek *A. caliginosa* reaguje na wyższe zagęszczenie zmniejszeniem masy składanych kokonów, a *L. rubellus* podwyższoną śmiertelnością (Uvarov i inni 2019). Na podstawie danych literaturowych, nie da się wybrać prac, w których w takich samych warunkach występował by gradient zagęszczenia konkretnych gatunków dżdżownic. W związku z tym, temat oddziaływania zagęszczenia dżdżownic na mezofaunę wymaga dalszych szczegółowych badań, najlepiej w warunkach eksperymentalnych maksymalnie zbliżonych do warunków naturalnych.

Dżdżownice tworzą w glebie wielogatunkowe zgrupowania. Pomiedzy gatunkami mogą zachodzić natomiast różnego rodzaju interakcje, które wpływają m.in.

na ich tempo wzrostu, dojrzewanie i rozmnażanie, aktywność przemieszczania się i tworzenie drylosfery (np. Uvarov 2009, Uvarov i inni 2019). Wpływ międzygatunkowych interakcji na funkcjonowanie dżdżownic może być zarówno pozytywny jak i negatywny (Uvarov 2009). Poza wpływem na funkcjonowanie dżdżownic, międzygatunkowe interakcje wpływają na funkcjonowanie gleby, tj. tempo dekompozycji, obieg biogenów, tworzenie agregatów i zbiorowiska roślinne (Shaw i Pawluk 1986 a, b). Na przykład interakcje pomiędzy *A. caliginosa* i *L. terrestris* powodują przyspieszenie rozkładu materii organicznej i wpływają na zwiększenie aktywności bakterii, co przekłada się na przyspieszenie mineralizacji (Postma-Blauuw i inni 2006). Dodanie do tego układu *L. rubellus* nieznacznie wpłynęło na podwyższenie aktywności bakterii w glebie. Zagadnienie interakcji w odniesieniu do biologii i ekologii dżdżownic jest bardzo słabo zbadane. Tym bardziej, brakuje informacji o oddziaływaniu tych interakcji na funkcjonowanie zespołów mezofauny. W literaturze znaleźć można pojedyncze prace, które traktują, o wpływie dwu- czy trzygatunkowego zespołu dżdżownic na mezofaunę (tab 1-3). Z tych prac nie da się jednak wywnioskować, jaki jest wpływ poszczególnych gatunków dżdżownic i czy pomiędzy gatunkami dżdżownic zachodzą interakcje, które powodują zmiany w oddziaływaniu poszczególnych gatunków dżdżownic na mezofaunę. Badania takie przeprowadzić można wyłącznie na podstawie eksperymentów, które uwzględniały będą zarówno różnogatunkowe kombinacje zespołów dżdżownic, jak również naturalny zespół mezofauny, złożony z gatunków współwystępujących ze sobą w proporcjach zbliżonych do tych ze środowiska naturalnego.

Dżdżownice oddziałują na glebę przez szereg mechanizmów. Za pozytywne uważa się: napowietrzanie gleby i wpływ na warunki wodne w glebie, stymulowanie korzeni roślin do wydzielania eksudatów, mieszanie profilu glebowego, zwiększanie ilości mikrosiedlisk poprzez tworzenie drylosfery, wydzielanie śluzu i odchodów, fragmentację i transport ściółki (np. Eisenchauer 2010). Z drugiej strony dżdżownice mogą oddziaływać negatywnie przez mechanizmy takie jak: konkurencja o zasoby i zmniejszanie warstwy organicznej w glebie, zmniejszanie aktywności i biomasy mikroorganizmów, zjadanie pierwotniaków oraz mikro- i mezofauny, zmianę fizyko-chemicznych właściwości gleby (np. Eisenchauer 2010). Brown (1995) podjął się kompleksowego przeglądu oddziaływania dżdżownic na mikroflorę i faunę glebową. Wśród szeregu mechanizmów, które wymienił, trzy jego zdaniem są najważniejsze – zjadanie materii organicznej, kopanie korytarzy i wydalanie odchodów. W swojej pracy

nie podał jednak, jak te mechanizmy wpływają na zagęszczenie mezofauny. Dokonał tam tylko podsumowania istniejącej na ten czas wiedzy. Rok później ukazała się praca Makulca poświęcona wzajemnym relacjom dżdżownic i wazonkowców (Makulec 1996). W dyskusji autor sugerował, że negatywny wpływ dżdżownic na wazonkowce spowodowany był wysoką konkurencją o pokarm oraz być może negatywnym wpływem składników wchodzących w skład śluzu dżdżownic i wydzielin ich gruczołów płciowych (Makulec 1996). Inne mechanizmy – jak dodawanie odchodów dżdżownic nie powodowały zmian w zagęszczeniu wazonkowców (Makulec 1996). Piętnaście lat później Eisenhauer (2010) na podstawie dostępnych danych literaturowych podjął się próby wyjaśnienia wpływu różnych mechanizmów aktywności dżdżownic na mikrostawonogi. Z pracy tej wynika, że dżdżownice z grupy *anecic* wywierają więcej pozytywnych oddziaływań na mikrostawonogi, niż dżdżownice endogeiczne, których aktywność jest częściej negatywna. Wynik pozytywnego wpływu dżdżownic *anecic* połączył z pozytywnym wpływem *middens* na mikrostawonogi – przede wszystkim na skoczogonki. Powyższe prace przytaczają wyniki różnych badań, wykonanych w różnych warunkach i przy udziale różnych grup fauny glebowej. Poza pracą dotyczącą mechanizmów oddziaływania dżdżownic na wazonkowce (Karaban i Uvarov 2014) brak jest eksperymentalnych prac, które analizowały by oddziaływanie mechanizmów aktywności dżdżownic na zespół mezofauny. Poznanie mechanizmów oddziaływania dżdżownic na mezofaunę pozwoliło by na lepsze zrozumienie relacji pomiędzy kluczowymi przedstawicielami fauny glebowej. Aby takiej analizy dokonać, należy wykonać szczegółowe badania na podstawie eksperymentów przeprowadzonych w porównywalnych warunkach i na naturalnym zespole mezofauny glebowej. Analizy takie pozwolą na wyjaśnienie roli i znaczenia troficznych i niotroficznych (inżynierskich) form aktywności dżdżownic i ich wpływu na zespół mezofauny.

2. Cele i hipotezy badawcze

2.1. Cele badawcze

Głównym celem badań prowadzonych w ramach mojej rozprawy doktorskiej, jest wielowątkowa analiza wpływu dżdżownic na liczebność i strukturę zespołów mezofauny.

Sprawdzone zostaną siła i kierunek oddziaływania trzech gatunków dżdżownic w naturalnym gradiencie zagęszczenia ich populacji, na naturalne zespoły mezofauny.

W literaturze nie ma informacji dotyczących porównawczej analizy dla dżdżownic należących do różnych grup ekologicznych

Ponadto przeprowadzona zostanie analiza wpływu różnogatunkowych zgrupowań dżdżownic w celu poszukiwania interakcji, które mogą modyfikować wpływ poszczególnych gatunków dżdżownic na mezofaunę. Pomiedzy gatunkami dżdżownic występują interakcje, które mogą powodować zmiany w ich aktywności (np. Uvarov 2009, 2017, Uvarov i inni 2019). Znaczenie tej informacji jest szczególnie ważne w ekosystemach, gdzie pojawiają się nowe – inwazyjne gatunki dżdżownic. W literaturze brakuje informacji o bezpośrednim i pośrednim oddziaływaniu międzygatunkowych interakcji w wielogatunkowych zespołach dżdżownic na zespoły mezofauny glebowej.

Podjęta zostanie także analiza oddziaływania najważniejszych mechanizmów inżynierskiej aktywności dżdżownic (mieszanie substratu, wydalenie odchodów, wydzielanie śluzu, rozkład martwych osobników). W literaturze brakuje porównania znaczenia troficznych i nietroficznych mechanizmów oddziaływania dżdżownic na naturalne zespoły mezofauny.

2.2. Hipotezy badawcze

1. Obecność dżdżownic powoduje zmiany w zagęszczeniu i strukturze zespołu mezofauny glebowej.
2. Wpływ dżdżownic na mezofaunę zależy od (a) zagęszczenia (biomasy) zgrupowania dżdżownic oraz (b) przynależności poszczególnych gatunków dżdżownic do grup ekologicznych.
3. W przypadku wielogatunkowych zgrupowań dżdżownic, ich wpływ na mezofaunę nie jest sumą oddziaływania poszczególnych gatunków, ale jest modyfikowany międzygatunkowymi interakcjami.
4. Nietroficzny wpływ inżynierskiej aktywności dżdżownic na mezofaunę przejawia się różnorodnymi mechanizmami: mieszanie ściółki i gleby, wydzielanie śluzu, wydalenie koprolitów oraz formowanie centrów mikrobiologicznej aktywności po śmierci dżdżownic.
5. Nietroficzne formy aktywności dżdżownic (ich aktywność inżynierska) mają równie istotny wpływ na zespoły mezofauny jak troficzna aktywność dżdżownic.

3. Metodyka badań i opis eksperymentów

Wyniki wykorzystane w mojej rozprawie doktorskiej pochodzą z trzech uzupełniających się wzajemnie eksperymentów, wykonanych w ramach projektów finansowanych przez MNiSW. Dwa eksperymenty dotyczą wpływu zagęszczenia (eksperyment A) i różnorodności gatunkowej (eksperyment B) zgrupowań dżdżownic na zagęszczenie i strukturę zespołu mezofauny. Eksperymenty te przeprowadzone zostały w ramach projektu badawczego finansowanego przez MNiSW: *Interakcje w zespołach dżdżownic - wpływ różnorodności oraz konsekwencje zmian klimatycznych*. Kierownikiem projektu był promotor pomocniczy tej rozprawy dr. Alexei V. Uvarov (pracownik Instytutu Ekologii i Ewolucji Rosyjskiej Akademii Nauk w Moskwie). Trzeci eksperyment (C) dotyczył reakcji zespołów mezofauny na żywe dżdżownice (z dwóch grup ekologicznych) oraz na poszczególne składowe ich nietroficznej aktywności (mieszane substratu, dodawanie odchodów, dodawanie śluzu oraz dekompozycja martwych osobników). Był to jeden z kilku eksperymentów przeprowadzonych w ramach projektu finansowanego przez MNiSW: *Mechanizmy interakcji pomiędzy mezofauną a dżdżownicami w systemie glebowym* (kierownik projektu mgr. Kamil Karaban)

3.1. Wybór i przygotowanie substratu użytego w eksperymentach

Ściółka, gleba oraz organizmy glebowe wykorzystywane we wszystkich trzech eksperymentach zbierane były na Pojezierzu Mazurskim (północno-wschodnia Polska : 53°43'N i 21°36'E). Jest to las bukowo-dębowy z dodatkiem lipy. Substraty do eksperymentu były pobierane wiosną, w tym roku, w którym wynonane miały być kolejne eksperymenty. Ściółka w miejscu pobierania substratu sięgała do głębokości 2 – 4 cm. Była ona słabo rozwarstwiona (L+F/H) i głównie złożona z liści dębu, buka i lipy. Zgodnie z wytycznymi FAO (*Food and Agriculture Organization UNESCO*) gleba w miejscu pobierania substratów do eksperymentu sklasyfikowana została jako gleba rdzawa właściwa (*haplic arenosol*). Głębokość profili glebowych A, Bv i BvC mieściła się odpowiednio w przedziałach 0-15, 15-40 i 40-90 cm, a pH (H₂O) tych warstw miało odczyn odpowiednio 5.5, 5.3 i 5.8. Zawartość procentowa węgla i azotu dla ściółki wynosiła odpowiednio 49.9 % i 2.0 % a dla gleby (w warstwie A) 2.7 % i 0.17 %. Profil glebowy został opisany przez dr hab. Jarosława Lasotę i dr inż. Macieja Zwzydaka (Uniwersytet Rolniczy w Krakowie).

Zebrane substraty (ściółka i gleba warstwa A do głębokości 15cm) przewiezione zostały na teren Stacji Hydrobiologicznej w Mikołajkach, gdzie nastąpiło ich przygotowywanie do eksperymentu. Ściółka została przebijana ręcznie. Usuwano twarde, obumarłe części roślin, młode siewki roślin, oraz dżdżownice i duże drapieżniki dżdżownic. Materiał, przeznaczony do eksperymentów dokładnie wymieszano i podzielono na porcje, które następnie podczas tworzenia profilu glebowego umieszczono w przygotowanych mezokosmosach.

Gleba została przesiana przez sito o średnicy oczek 4 mm w celu ujednolicenia jej struktury. Ten zabieg pozwolił na szybkie usunięcie korzeni roślin, kamieni, twardych obumarłych części roślin, oraz dżdżownic i dużych drapieżników dżdżownic.

Dżdżownice były zebrane w otaczających lasach 2-3 tygodnie przed rozpoczęciem eksperymentu. Do czasu rozpoczęcia eksperymentu przechowywano je w 4-lirowych pojemnikach w temperaturze 4 °C. Gatunek *L. terrestris* (L., 1758), był zbierany przy użyciu 0,15 % roztworu formaliny wstrzykiwanego bezpośrednio do korytarzy dżdżownic. Gatunki *L. rubellus* (Hoffmeister 1843) i *Aporrectodea caliginosa* (Savigny 1826) przez ręczne sortowanie gleby i ściółki.

Mezofauna użyta w eksperymencie została dodana do mikrokosmosów wraz z substratami. W związku z tym można założyć, że na początku eksperymentu struktura i zagęszczenie poszczególnych grup zespołu mezofauny były zbliżone do naturalnego.

3.2. Eksperymenty terenowe A i B

Eksperymenty A i B założone zostały w tym samym czasie. Czas trwania eksperymentów obejmował pięć pełnych miesięcy - od lipca do listopada 2006 roku. Plastikowe mezokosmosy z utworzonym profilem glebowym ustawione zostały w lesie bukowo-dębowym znajdującym się na terenie Stacji Hydrobiologicznej PAN w Mikołajkach. Las ten pod względem składu gatunkowego drzew odpowiadał miejscu, z którego pobrane były substraty do eksperymentu. Do budowy mezokosmosów wykorzystano plastikowe rury o średnicy 20 cm i wysokości 60 cm zabezpieczone od dołu siatką o średnicy oczek 60µm a od góry szczelnie dopasowaną plastikową pokrywką, w której wycięty został i zaklejony siatką otwór, doprowadzający powietrze. W każdym mezokosmosie utworzono profil glebowy z wcześniej przygotowanych substratów. Do każdego mezokosmosu wsypano 9,5 l gleby i 100 g ściółki. Mezokosmosy wkopano w profil glebowy w taki sposób, aby poziomy profilu glebowego wewnątrz mezokosmosów znajdowały się na poziomie tych samych warstw

gleby wokół eksperymentu. Sposób wyboru i metodyka przygotowania substratu opisane są w podrozdziale 3.1. Przez cały czas trwania eksperymentu przy użyciu elektronicznych mierników mierzona była temperatura oraz wilgotność gleby. Średniomiesięczne temperatury w trakcie trwania eksperymentu wynosiły 17,9 (lipiec), 16, 14,2 10,5 i 5,2 °C (listopad). Wilgotność na początku eksperymentu wynosiła 70% pojemności wodnej gleby. Przez cały okres trwania eksperymentu, do mezokosmosów dodawano wodę w celu utrzymania korzystnych warunków dla dżdżownic. Ilość dodanej wody odpowiadała sumie opadów lato/jesień 2006.

W eksperymencie A badany był wpływ zagęszczenia jednogatunkowych populacji dżdżownic na zagęszczenie i strukturę zespołu mezofauny. Trzy gatunki dżdżownic należące do różnych grup ekologicznych (*Lumbricus rubellus* – epigeiczny, *Aporrectodea caliginosa* – endogeiczny i *Lumbricus terrestris* – anecic) umieszczone zostały w mezokosmosach w gradiencie wzrostu zagęszczenia. Zagęszczenie na mezokosmos i na m² podane są w tabeli 4. Dla gatunków *L. rubellus* i *A. caliginosa* użyte były trzy zagęszczenia, a dla gatunku *L. terrestris* z uwagi na rozmiar osobników i ekologię tego gatunku tylko dwa. Zagęszczenia dżdżownic użyte w eksperymencie odpowiadają umiarkowanemu-wysokiemu zagęszczeniu tych gatunków w warunkach naturalnych. Przed umieszczeniem w eksperymencie, dżdżownice były odstawione na 24 godziny do pojemników z samą tylko bibułą filtracyjną zwilżoną wodą w celu opróżnienia układów pokarmowych. Dzięki temu można było określić masę dżdżownic i tak dobrać osobniki, aby w każdym powtórzeniu biomasa dżdżownic była porównywalna.

Tabela 4. Układ eksperymentu terenowego A. Mk – oznacza zagęszczenie gatunku na mezokosmos, m² – oznacza zagęszczenie gatunku na metr kwadratowy. BRAK - przypadku gatunku *L. terrestris* nie możliwe było uzyskanie średniego zagęszczenia.

Warianty	Kontrola		Zagęszczenie dżdżownic					
			Minimalne		Średnie		Maksymalne	
Gatunki dżdżownic	Mk	m ²	Mk	m ²	Mk	m ²	Mk	m ²
<i>L. rubellus</i>	0		3	96	9	287	15	478
<i>A. caliginosa</i>	0		3	96	9	287	15	478
<i>L. terrestris</i>	0		2	64	Brak		3	96

W eksperymencie B badany był wpływ różnorodności gatunkowej zgrupowania dżdżownic na zagęszczenie i strukturę zespołu mezofauny. Użyte zostały te same gatunki dżdżownic, co w eksperymencie A, w jednym tylko zagęszczeniu, we

wszystkich możliwych wariantach: trzy jednogatunkowe, trzy dwugatunkowe i jeden trzygatunkowy (tab. 5).

Tabela 5. Układ eksperymentu terenowego B. Mk – oznacza mezokosmos, m² – oznacza metr kwadratowy, Razem – suma dżdżownic w wariancie

Warianty	Kontrola	Zgrupowania						
		1-gatunkowe			2-gatunkowe			3-gat.
		L.r	A.c	L.t	Lr+A.c	L.r+L.r	A.c+L.t	L.r+A.c+L.t
		Mk/m ²	Mk/m ²	Mk/m ²	Mk/m ²	Mk/m ²	Mk/m ²	Mk/m ²
<i>L.rubellus</i> (L.r)	0	3/ 96	0	0	3 / 96	3 / 96	0	3 / 96
<i>A.caliginosa</i> (A.c)	0	0	3/ 96	0	3 / 96	0	3 / 96	3 / 96
<i>L.terrestris</i> (L.t)	0	0	0	2 / 64	0	2 / 64	2 / 64	2 / 64
Razem	0	3/ 96	3/ 96	2 / 64	6/ 191	5/ 159	5/ 159	8/ 255

3.3. Eksperyment C

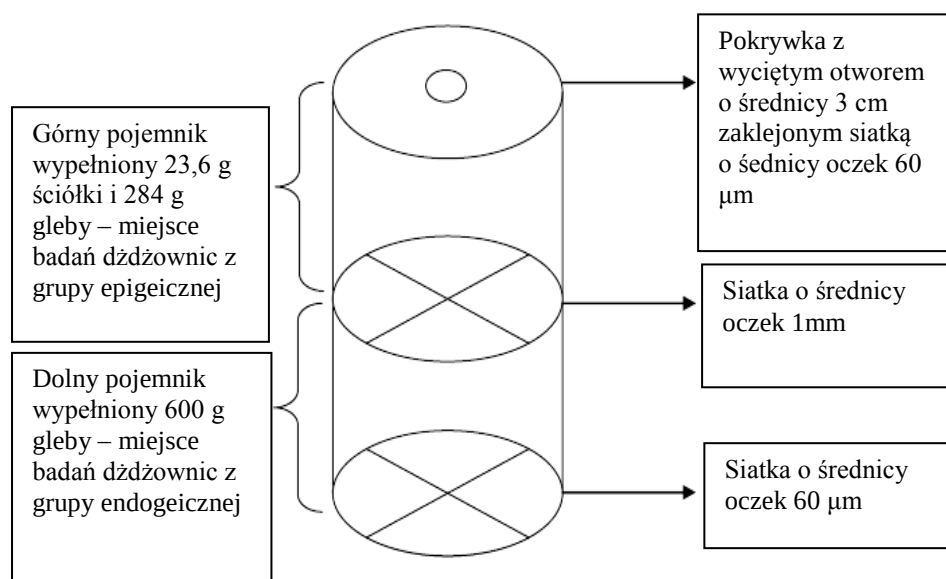
Eksperyment ten został wykonany, jako uzupełnienie eksperymentów A i B. Stanowi on próbę porównania wpływu troficznych i niotroficznych mechanizmów oddziaływania dżdżownic na wybrane grupy mezofauny (np. Brown 1995, Eisenhauer 2010, Karaban i Uvarov 2014). Analiza literatury dostarczyła wielu informacji wskazujących na szereg potencjalnych niotroficznych mechanizmów oddziaływania dżdżownic, ale do tej pory nikt nie podjął próby ich eksperymentalnego porównania. Eksperyment ten jest więc pierwszą usystematyzowaną, eksperymentalną próbą sprawdzenia, jak wybrane, główne mechanizmy inżynierskiej aktywności dżdżownic wpływają na mezofaunę. W eksperymencie C wpływ różnych niotroficznych form aktywności dżdżownic (bioturbacji, wydzielania odchodów i śluzu oraz dekompozycji martwych dżdżownic) porównywany był z wpływem żywych dżdżownic oraz z wariantem kontrolnym bez dżdżownic. Sposoby imitacji niotroficznych form aktywności dżdżownic zostały opracowane na podstawie danych zawartych w literaturze.

Do eksperymentu wybrano dwa z trzech gatunków dżdżownic użytych w eksperymentach A i B - *L. rubellus* i *A. caliginosa*. Gatunki te spotykane są w tych samych środowiskach i jednocześnie reprezentują dwie grupy ekologiczne. Dzięki temu, można było zweryfikować wpływ dżdżownic zajmujących różne nisze ekologiczne.

3.3.1. Konstrukcja mikrokosmosów

Eksperyment C przeprowadzony został w dwu-litrowych mikrokosmosach zaprojektowanych i wykonanych specjalnie dla tego eksperymentu (rys. 1). Mikrokosmosy zbudowane były z dwóch 1-litrowych plastikowych pojemników (górnego i dolnego) o średnicy 13 cm każdy. Pojemniki te były ze sobą połączone w sposób, który zapewniał ciągłość utworzonego wewnątrz profilu glebowego i jednocześnie pozwalał na ich rozłączanie w celu prowadzenia zaplanowanych prac (mieszanie substratu, dodawanie śluzu i odchodów oraz martwych dżdżownic). Połączenie uniemożliwiało również ucieczkę mezofauny oraz dżdżownic z mikrokosmosów. Mikrokosmosy wypełnione zostały glebą i ściółką w taki sposób, aby po połączeniu tworzyły model jednolitego profilu glebowego. Górne pojemniki zawierały 23,6 g ściółki i 284 g gleby, a dolne były w całości wypełnione glebą - 600 g gleby (w przeliczeniu na suchą masę). Substrat do utworzenia profilu glebowego pobrany został z tego samego miejsca i przygotowany w taki sam sposób, co w eksperymentach A i B. Część górna mikrokosmosów oddzielona była od dolnej poziomo przy użyciu nylonowej siatki o średnicy oczek 1mm. Siatka ta pełniła następujące funkcje:

1. Po rozdzieleniu górnej i dolnej części mikrokosmosów utrzymywała substrat w górnym pojemniku i pozwalała na prowadzenie manipulacji eksperymentalnych w dolnej części mikrokosmosu.
2. Nie stanowiła bariery dla mezofauny, dzięki czemu zwierzęta należące do tej grupy mogły przemieszczać się swobodnie w całym profilu glebowym.
3. Nie ograniczała przesiąkania wody i przepływu powietrza wewnątrz systemu glebowego.
4. Nie pozwalała żywym dżdżownicom z wariantu kontrolnego na opuszczanie poziomu profilu glebowego, w którym zostały na początku eksperymentu umieszczone (epigeiczne w górnej części a endogeiczne w dolnej części).



Rys. 1. Schemat budowy mikrokosmosu w eksperymencie C

Od góry mikrokosmosy były zamykane szczelnie dopasowaną pokrywką z wyciętym otworem o średnicy 3 cm zaklejonym siatką. Pokrywa z siatką zabezpieczała przed ucieczką fauny i jednocześnie umożliwiała wymianę powietrza i odparowywanie wody. Podstawa dolnego pojemnika była usunięta i zastąpiona nylonową siatką, która zabezpieczała układ przed ucieczką fauny i jednocześnie umożliwiała odpływ nadmiaru wody. Konstrukcja mikrokosmosów pozwalała mezofaunie na swobodne przemieszczanie się wewnątrz utworzonego w mikrokosmosach profilu glebowego. W przeciwieństwie do mezofauny, dżdżownice używane w wariantcie z żywymi dżdżownicami nie mogły zmieniać części profilu glebowego, w którym zostały umieszczone. Rozdzielanie elementów mikrokosmosów dawało możliwość badania integralnych odpowiedzi mezofauny glebowej na manipulacje wykonywane w górnej i/lub dolnej części mikrokosmosów.

3.3.2. Opis eksperymentu C

Eksperyment C trwał 5 miesięcy od lipca do października 2010 r. Przeprowadzony został w komorach klimatycznych w stałej temperaturze (15 °C) i wilgotności (60% pojemności wodnej mikrokosmosu). Wilgotność była monitorowana poprzez ważenie mikrokosmosów. W dwuczęściowych mikrokosmosach badano wpływ oddziaływania różnych form aktywności epigeicznych (*Lumbricus rubellus* - LR) i/lub endogeicznych (*Aporrectodea caliginosa* - AC) gatunków dżdżownic na mezofaunę w różnych

poziomach systemu glebowego (tab. 6). Kontrola (ND) był to wariant bez zaburzeń i bez dżdżownic. W warunkach eksperymentu badano wpływ żywych dżdżownic (ŻD), gdzie dodano po 2 osobniki każdego gatunku, co dawało zagęszczenie 150 osobników każdego gatunku na metr kwadratowy. Dżdżownice wybrane do eksperymentu były dojrzałe płciowo i maksymalnie zbliżone pod względem masy - dodane *L. rubellus* miały średnią masę 0,7 g/osobnika a *A. caliginosa* 0,65 g/osobnika. Poza tym w eksperymencie testowano wpływ pięciu wariantów badających nietroficzną aktywność dżdżownic: mieszanie substratów (MS), dodawanie odchodów dżdżownic (DO), dodawanie śluzu dżdżownic (DŚ), połączenie trzech wyżej wymienionych oddziaływań dżdżownic (MS+DO+DŚ = SUMA), dodawanie martwych dżdżownic (MD). Eksperyment przeprowadzony został w 105 mikrokosmosach, każdy wariant był powtarzany 5 razy. Układ eksperymentu przedstawiony jest w Tabeli 6.

Na potrzeby eksperymentu laboratoryjnego opracowane zostały specjalne metody, dzięki którym naśladowano w eksperymencie formy nietroficznego oddziaływania dżdżownic na system glebowy.

Tabela 6. Układ eksperymentu C. Przerywane linie oznaczają siatkę pomiędzy górną i dolną częścią mikrokosmosów. Słowo *Nie* oznacza, że w danej części mikrokosmosu nie prowadzono żadnych działań. Skrót *LR* oznacza, że w górnej części mikrokosmosu umieszczone były żywe dżdżownice *Lumbricus rubellus* (wariant ŻD) lub imitowano poszczególne formy aktywności tego gatunku. Skrót *AC* oznacza że, w dolnej części mikrokosmosu umieszczone były żywe dżdżownice *Aporrectodea caliginosa* (wariant ŻD) lub imitowano poszczególne formy tego gatunku. ND – kontrola, ŻD –żywe dżdżownice, MS – mieszanie substratów, DŚ – dodawanie śluzu dżdżownic, DO – dodawanie odchodów dżdżownic, SUMA – MS+DŚ+DO, MD – dodawanie martwych dżdżownic.

	Część mikrokosmosu	ND	ŻD	MS	DŚ	DO	SUMA	MD
1	Góra	Nie	LR	LR	LR	LR	LR	LR
	Dół	Nie	Nie	Nie	Nie	Nie	Nie	Nie
2	Góra	Nie	Nie	Nie	Nie	Nie	Nie	Nie
	Dół	Nie	AC	AC	AC	AC	AC	AC
3	Góra	Nie	LR	LR	LR	LR	LR	LR
	Dół	Nie	AC	AC	AC	AC	AC	AC

a. Mieszanie substratów

Mieszanie substratów w obu częściach mikrokosmosów wykonywane było tak, aby jak najwierniej naśladować aktywność przemieszczania się dżdżownic. Substrat mieszano przy pomocy mieszadła składającego się z trzech metalowych drutów o średnicy

odpowiadającej średnicy ciała dżdżownic (5 mm) i długości 150 mm każdy. Druty wygięte były w kształcie litery „C”. Mieszanie dokonywane było jeden raz w tygodniu. Za każdym razem mieszadło wbijano w substrat dwa razy – w określoną część mikrokosmosu (górną, dolną lub w obydwie – w zależności od wariantu). Substrat osadzający się na mieszadle był dokładnie zdejmowany i odkładany do mikrokosmosu za pomocą pęsety, a mieszadło po każdym użyciu myte i osuszane aby nie przenosić substratu pomiędzy mikrokosmosami. Jednorazowe mieszanie powodowało wytworzenie kanałów o długości 30 – 48 cm, co w czasie trwania całego eksperymentu daje 4,8 – 7,7 m w każdej części. Wynik ten mieści się w zakresie podanym przez Scheu (1987) i Schrader (1993). Autorzy sprawdzali prędkość przemieszczania się gatunku *A. caliginosa* i uzyskali wynik 3,1 do 6,2 cm długości na 1 g żywej masy dżdżownic na dzień, co w przeliczeniu na czas trwania eksperymentu C daje od 6,2 do 11,7 m. Wynik ten, jest więc zbliżony z długością korytarzy, które były wytwarzane w wariacie mieszanie w eksperymencie C. Długość ta mieści się w przedziałach średniej prędkości lokomocyjnej gatunku. Martin (1982) oraz Dittbrenner i inni (2011) podali, że *A. caliginosa* w ciągu dnia może wytworzyć korytarze o długości od 17 do 60 cm na gram żywej masy, natomiast Langmaack i inni (1999) oraz Jegou i inni (2001) podają wartości dużo niższe od 0,3 do 0,65 cm na g żywej masy na dzień.

Gatunek *L. rubellus* porusza się w wierzchniej warstwie gleby wolniej niż *A. caliginosa* (Martin 1982; Francis i inni 2001; Felten i Emmerling 2009). Z drugiej strony nikt nie badał tempa przemieszczania się tego gatunku w warstwie ściółki. W związku z tym, dla porównania wpływu mieszania obydwóch gatunków przyjęta została taka sama metodyka jak dla *A. caliginosa*.

b. Dodawanie odchodów dżdżownic.

Świeże odchody dżdżownic były dodawane do odpowiednich (górnej i/lub dolnej) części mikrokosmosów regularnie - dwa razy w tygodniu. Odchody pozyskiwane były od dżdżownic przetrzymywanych w laboratorium. Dżdżownice (obu gatunków używanych w eksperymencie) przetrzymywano w 12 pojemnikach z dużą ilością substratu pokarmowego w temperaturze i wilgotności odpowiadającej warunkom w eksperymencie. Dwa razy w tygodniu z kolejnych pojemników wybierano dżdżownice, które następnie myto i wykładano do woreczków z siatki o średnicy oczek 1mm. Po 24 godzinach dżdżownice odkładano z powrotem do hodowli a odchody, które zostały przez nie wydalone, zbierano pęsetą do pojemnika. Zebrane odchody były ważone a

następnie dzielne na równe porcje i dodawane do mikrokosmosów. Odchody dżdżownic za każdym razem dodawane były w różnych miejscach w mikrokosmosie. Odchody gatunku *L. rubellus* były dodawane w górnej części mikrokosmosu na granicy gleby i ściółki, a odchody *A. caliginosa* w dolnym pojemniku w pionowych nacięciach na głębokości ok. 1,5 - 2 cm poniżej powierzchni gleby.

W czasie trwania eksperymentu na wariant dodane zostało ok. 8 g odchodów *L. rubellus* i ok 10 g odchodów *A. caliginosa* (w przeliczeniu na suchą masę). Według wyliczeń, masa odchodów dodana do każdego wariantu była porównywalna z ilością odchodów wydalaných przez żywe dżdżownice przetrzymywane w wariancie kontrolnym. *L. rubellus* odżywia się substratem bogatym w materię organiczną. Policzone, że 1 g żywych dżdżownic wytwarza ok 2,6 mg suchej masy odchodów dziennie otrzymując jako pokarm tylko liście (Dickschen i Topp, 1987) i 0,08 do 0,47 mg otrzymując do jedzenia liście i glebę (Shipitalo i inni, 1988; Flegel i inni, 1998; Zorn et al., 2008). W oparciu o te dane można wyliczyć, że dwie dorosłe dżdżownice w trakcie 110 dni trwania eksperymentu mogły wydalić od 0,4 do 71 g. odchodów. Tak więc, modelowana była umiarkowana aktywność gatunku *L. rubellus*.

Ilość odchodów *A. caliginosa* użyta w eksperymencie odpowiada raczej niskiej ilości odchodów, podanych dla tego gatunku. Z danych Jegou i inni (1998) oraz Whallen i inni (2004) wynika, że 1 g żywych dżdżownic może wydalić od 31 do 142 mg suchej masy odchodów dziennie, co w przeliczeniu na 2 dorosłe dżdżownice daje od 4 do 20 g suchej masy odchodów przez 110 dni. Niektórzy autorzy podają, że 1 g żywych *A. caliginosa* może wydalić dziennie od 1 do 4,7 g odchodów (Martin, 1982; Scheu, 1987; Curry i inni, 1995; Pommersche i Løes, 2009), co przy przeliczeniach na warunki eksperymentu daje 140 do 680 g na 110 dni. Taka objętość nie mogła zostać zaakceptowana, gdyż z jednej strony nie miała by odniesienia do odchodów *L. rubellus*, a z drugiej strony nie pomieściła by się w mikrokosmosach.

c. Dodawanie śluzu dżdżownic.

W literaturze występują tylko nieliczne informacje na temat wydzielania śluzu przez dżdżownice. Scheu (1991) opisał, że endogiczny gatunek *Octolasion lacteum* przez powierzchnię ciała oraz wraz z odchodami wydziela dziennie 0,7% węgla wchodzącego w skład osobnika. Dodając do tego informację, że ciało dżdżownic zawiera 82 % (Pokarzhevskii, 1985) a w suchej masie dżdżownic znajduje się 48,6 % węgla (Karaban i Uvarov 2014) można wyliczyć, że dwa żywe *A. caliginosa* użyte w eksperymencie

mogą w trakcie 110 dni trwania eksperymentu tracić 86 mg węgla. *L. rubellus* zawiera ok 84% wody a w suchej masie ciała znajduje się ok 45,5 % węgla. Powoduje to, że w trakcie trwania eksperymentu dwie dżdżownice tego gatunku mogły wudzielić do gleby wraz ze śluzem ok 80mg węgla (Karaban i Uvarov 2014) Takie wyliczenia zostały wykonane dla określenia objętości śluzu dodawanego w eksperymencie C. Innych informacji na temat wydzielania śluzu przez dżdżownice nie udało mi się znaleźć.

Pobieranie śluzu dżdżownic, odbywało się zgodnie z metodą opracowaną specjalnie dla tego eksperymentu. W możliwie krótkim czasie i bez szkody dla dżdżownic trzeba było pozyskać duże ilości śluzu od każdego z analizowanych gatunków dżdżownic. Do pobierania śluzu za każdym razem używano po 15 dżdżownic każdego gatunku. Wybierano tylko dorosłe i aktywne osobniki. Dżdżownice wyjmowano z hodowli, myto i pozostawiano na 24 godziny w workach z siatki o średnicy oczek 1 mm celu opróżnienia przewodów pokarmowych. Następnie dżdżownice jeszcze raz były myte aby nie zanieczyścić pobieranego śluzu, umieszczane w szklanym krystalizatorze i zalewane 100 ml wody destylowanej. Do wody z dżdżownicami wkładano na 3 sekundy elektrody, przez które płynął prąd stały z baterii o napięciu 9 V. Podczas tego procesu dżdżownice wydzielają bardzo duże ilości śluzu, który następnie był zlewany do szklanej kolby. Dżdżownice opłukiwano, a następnie znowu drażniono prądem. Proces był powtarzany trzy razy, po czym dżdżownice umieszczano z powrotem w hodowli. Metoda ta okazała się bardzo skuteczna. Pozwalała ona zebrać duże ilości czystego skoncentrowanego roztworu śluzu oraz w przeciwieństwie do innych testowanych metod nie powodowała żadnej śmiertelności u dżdżownic. Pobrany śluz był przechowywany w chłodziarce w temperaturze 4°C i wyjmowany tylko na czas dodawania do eksperymentu. Śluz dodawano do określonych wariantów eksperymentu dwa razy w tygodniu. Za każdym razem za pomocą pipety automatycznej dodawano cztery porcje śluzu, po 0,5ml każda. Śluz wstrzykiwano w różnych miejscach mikrokosmosu na granicy ściółki gleby w górnej części mikrokosmosu oraz na głębokości ok. 1,5 – 2 cm poniżej powierzchni gleby w dolnej części mikrokosmosu. W czasie trwania eksperymentu do mikrokosmosów wraz ze śluzem *A. caliginosa* dodano 54 – 90 mg węgla (dolny pojemnik), a ze śluzem *L. rubellus* 48 – 102 mg węgla (górny pojemnik). Zawartości dodane w trakcie trwania eksperymentu odpowiadają wyliczeniom ilości śluzu wydzielonego przez żywe dżdżownice w wariantcie kontrolnym.

d. Wariant z sumą oddziaływań

Wariant *SUMA* łączył w sobie trzy opisane powyżej warianty: mieszanie substratów oraz dodawanie odchodów i śluzu dżdżownic. Każda z czynności w tym wariacie wykonywana była zgodnie z harmonogramem stosowanym w odpowiednich wariantach. Mieszanie odbywało się raz w tygodniu, a dodawanie odchodów i śluzu dżdżownic dwa razy w tygodniu. Wariant ten był najpełniejszym odwzorowaniem niefitotycznej działalności dżdżownic, ponieważ badał łącznie najważniejsze składowe ich fizyko-chemicznego oddziaływania na system glebowy.

e. Dodawanie martwych dżdżownic.

Martwe dżdżownice dodawano dwa razy – na początku i 55 dniach (w połowie) trwania eksperymentu. Za każdym razem dodawane były po dwie dorosłe dżdżownice z odpowiedniego gatunku. Przed dodaniem do mikrokosmosów dżdżownice były przetrzymywane przez 24 godziny w pudełkach wyłożonych wilgotnym filtrem papierowym w celu naturalnego oczyszczenia przewodów pokarmowych. Osobniki z pustymi przewodami pokarmowymi były myte, delikatnie osuszane z nadmiaru wody i ważone. Wybierano dorosłe osobniki o masie ciała zbliżonej do żywych dżdżownic dodanych do wariantu kontrolnego (ŻD). Uśmiercanie dżdżownic odbywało się poprzez zanurzenie każdego osobnika na 1 sekundę w wodzie o temperaturze bliskiej wrzeniu. Metoda ta, błyskawicznie uśmiercała dżdżownice. Od razu po uśmierceniu dżdżownice umieszczano w odpowiedniej dla gatunku części mikrokosmosów: na granicy warstw ściółki i gleby (*L. rubellus* w górnej części) i na głębokości ok. 1,5 – 2 cm poniżej górnej powierzchni gleby (*A. caliginosa* w dolnej części).

3.4. Ekstrakcja mezofauny i opracowywanie prób

Po zakończeniu eksperymentów A, B i C, gleba i ściółka były dzielone na podpróby i przeznaczone do odpowiednich analiz. W eksperymentach A i B profil glebowy podzielony został na warstwę ściółki oraz warstwę gleby. W eksperymencie C profil podzielony został na część górną (górna część mikrokosmosu) i dolną (dolna części mikrokosmosu). Po uzyskaniu wyników dla poszczególnych części, zagęszczenie mezofauny zostało przeliczone aby uzyskać zagęszczenie na cały profil glebowy utworzony w mezo- i mikrokosmosach. Z uwagi na to, że podstawową jednostką jest mikro- i mezoskosmos, zagęszczenie mezofauny nie było przeliczane na metr kwadratowy.

Wazonkowce wypłaszane były przy użyciu zmodyfikowanej metody O'Connora. Próby ściółki i gleby (oddzielnie) wykładano na plastikowe sita o średnicy oczek 1 mm i umieszczano w szklanych lejках wypełnionych wodą. Następnie nad każdym lejkiem umieszczano żarówkę o mocy 40 W. Wazonkowce unikając światła i wzrostu temperatury przemieszczały się na dno lejka, a następnie zsuwały się do szklanych próbek, które były zamocowane na zakończeniach lejków. Po 5 godzinach ekstrakcji próbki z wypłoszonymi wazonkowcami były odłączane od lejków i przenoszone do chłodziarki. Czas ekstrakcji został określony na podstawie wykonania serii prób pochodzących z substratu pozostałego przy zakładaniu eksperymentu. Wazonkowce były liczone przy użyciu mikroskopu stereoskopowego jako suma. Po policzeniu wazonkowce zostały zakonserwowane, aby mogły służyć jako materiał dowodowy, bądź do dalszych analiz.

Roztocze i skoczogonki wypłaszano z próbek ściółki i gleby (oddzielnie) przy użyciu wysoko gradientowego aparatu MacFadyena. Próby wykładano do plastikowych wiader, w których dno było zastąpione siatką o średnicy oczek 2 mm. Wiaderka następnie umieszczono na lejках, do których od dołu przyłączone były pojemniczki z alkoholem o stężeniu 75 %. Ekstrakcja mikrostawonogów trwała 8 dni. Każdego dnia temperatura powietrza w górnej części ekstraktora (w którym umieszczone były próby) była podnoszona, aby uzyskać gradient od 22,5 °C pierwszego dnia do 45 °C dnia ostatniego. Podczas gdy w górnej części urządzenia temperatura była podnoszona, to w strefie, w której umieszczone były lejki (którymi mikrosawonogi mogły schodzić w dół do pojemników z alkoholem), temperatura była obniżana dzięki czemu wytworzony był pionowy gradient temperatury. Mikrostawonogi konserwowano w trwałych preparatach mikroskopowych przy użyciu płynu Faure. Po wyschnięciu preparatów, mikrostawonogi liczono oraz oznaczano do odpowiednich jednostek taksonomicznych. Skoczogonki były liczone jako suma oraz oznaczane do rodziny, gatunku oraz do grupy ekologicznej z wykorzystaniem kluczy Hopkinsa (2007), Fjellberga (1998, 2007), Pomorskiego (1998) i Potapowa (2001). Roztocze natomiast były liczone jako suma i oznaczane do rzędów z wykorzystaniem klucza (Niedbała 1980).

3.5. Analizy statystyczne

Układ wszystkich trzech eksperymentów jeszcze przed ich wykonaniem był zaplanowany dla obliczeń za pomocą odpowiednich analiz statystycznych. Analizy wykonywane były przy użyciu pakietów STATISTICA oraz IBM SPSS.

Eksperyment A został zaplanowany dla obliczenia za pomocą jednoczynnikowej analizy wariancji (ANOVA). W związku z tym w pierwszej kolejności testem Shapiro-Wilka badany był rozkład danych a następnie testem Lavena rozkład wariancji. Przy braku spełnienia założeń, dane były logarytmizowane aby ponownie sprawdzić założenia dla wykonania ANOVA. W przypadku braku możliwości wykonania analizy wariancji wykonywany był test Kruskala-Wallisa, który jest nieparametrycznym odpowiednikiem ANOVA. Dla istotnych wyników ANOVA wykonywany był test *Post Hoc* Dunnetta, który pozwala porównywać poszczególne warianty eksperymentu z wariantem kontrolnym. W przypadku istotnego wyniku Kruskala-Wallisa wykonywany był test porównywania parami z poprawką Bonferroniego. Badanymi czynnikami były różne poziomy zagęszczenia gatunków dżdżownic (MIN – MED – MAX) a zmienną zależną zagęszczenie grup mezofauny.

Eksperyment B zaplanowany został dla obliczeń trzyczynnikową analizą wariancji. Czynnikiem była obecność lub brak każdego z trzech gatunków dżdżownic, a zmienną zależną zagęszczenie mezofauny. Trzy gatunki dżdżownic były umieszczone w mezokosmosach we wszystkich możliwych kombinacjach (warianty jedno-, dwu- i trzygatunkowe). Jeśli spełnione były założenia ANOVA, to obliczenia wykonywane były za pomocą tego testu. W przypadku wykrycia przez ANOVA interakcji pomiędzy dżdżownicami wykonywany był test *post hoc* Tukey'a HSD. Zamieszczone zostały również wykresy pokazujące przebieg interakcji. Jeśli dane nie spełniały warunków ANOVA, analizy wykonywane były przy użyciu testu Kruskala-Wallisa, co jest oznaczone zarówno w tekście jak i w tabelkach. Dla istotnych wyników tego testu wykonywany był test porównywania parami z poprawką Bonferroniego.

Eksperyment C zaplanowany został dla obliczeń za pomocą dwuczynnikowej ANOVA. Czynnikiem w analizach były obecność żywych dżdżownic (wariant ZD) lub stosowane zabiegi imitujące ich nietoficzną aktywność (warianty MS, DS., DO, SUMA, MD; patrz tab. 6). Zmienną zależną było zagęszczenie sumy lub poszczególnych grup mezofauny. Dla istotnych wyników testu ANOVA wykonywany był test *Post Hoc* Tukeya. W razie braku spełnionych założeń dla wykonania testu ANOVA obliczenia wykonywane były przy pomocy testu Kruskala-Wallisa. Dla istotnych wyników tego testu wykonywany był test porównywania parami z poprawką Bonferroniego.

Dla eksperymentów A i B wykonano dodatkowo analizy dotyczące zmian w strukturze zespołu mezofauny. Analizowano zmiany w udziale procentowym czterech głównych grup mezofauny: wazonkowców, skoczogonków oraz Oribatida i

Mesostigmata. W pierwszej kolejności wyliczony został udział procentowy poszczególnych grup w analizowanych poziomach profilu glebowego: ściółka, gleba i cały mezokosmos. Następnie badano zmiany udziału poszczególnych grup w wariantach eksperymentu za pomocą testu chi-kwadrat udostępnionego na stronie internetowej <http://www.quantpsy.org/chisq/chisq.htm>. Dla istotnych wyników testu, na podstawie metody z książki (Zar 1996) wykonywany był test porównujący więcej niż dwie proporcje. Następnie obliczane były wielowymiarowe porównania dla proporcji, które pozwalają na określenie różnic pomiędzy porównywanymi wariantami. Jest to procedura analogiczna do testu Tukeya lub Studenta-Newmana-Keulsa.

4. Wyniki

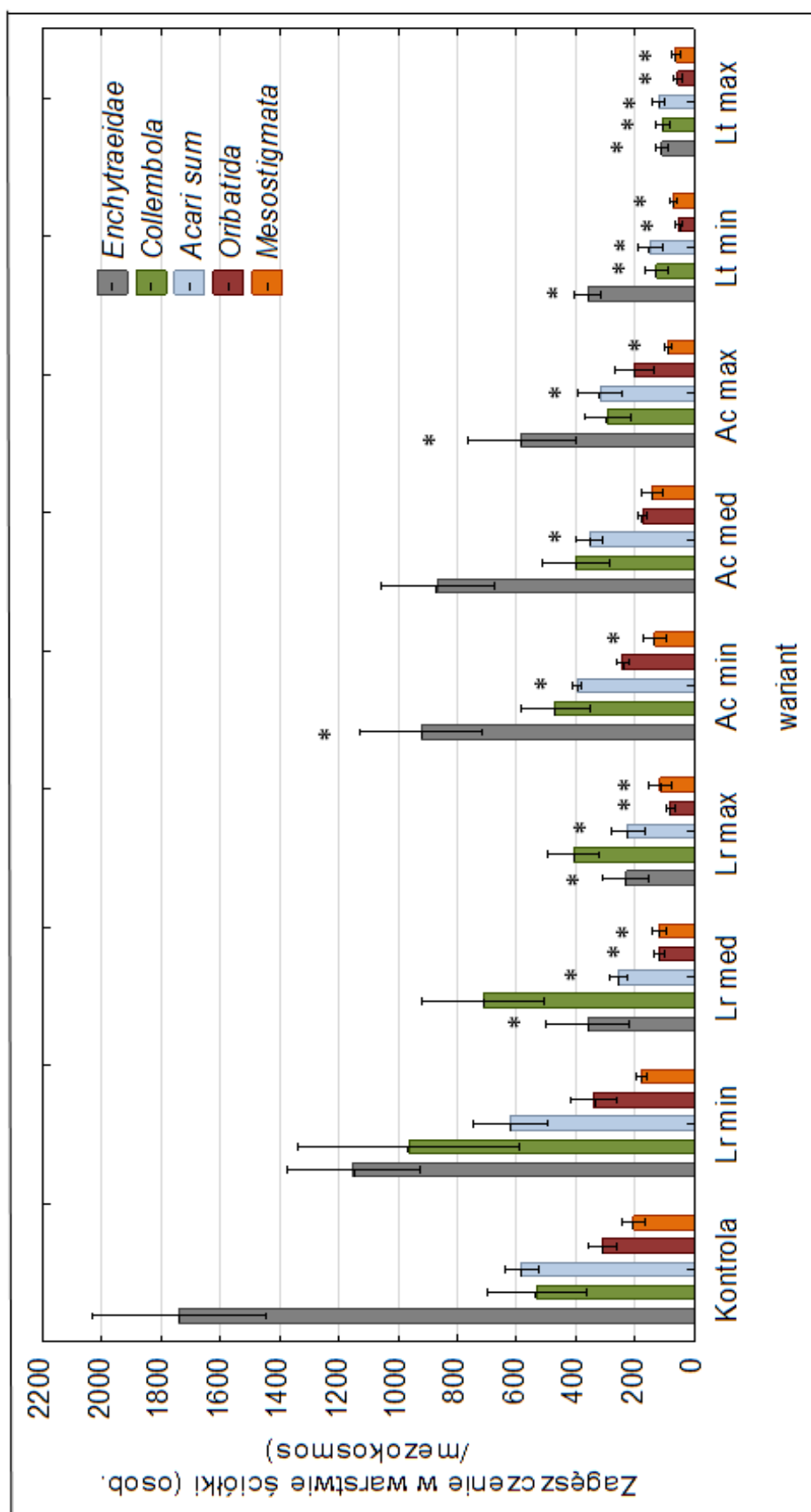
4.1. Eksperyment A. Wpływ zagęszczenia dżdżownic na zespoły mezofauny.

W tym podrozdziale zawarte zostały wyniki dotyczące wpływu zagęszczenia jednogatunkowych zgrupowań trzech gatunków dżdżownic (*L. rubellus*, *L. terrestris* i *A. caliginosa*) na zagęszczenie wazonkowców, roztoczy i skoczogonków. Wazonkowce analizowane są bez podziału na jednostki taksonomiczne. Roztocze analizowane były zarówno jako jednolita grupa (suma roztoczy,) jak również zostały oznaczone do 4 rzędów – Oribatida, Mesostigmata, Prostigmata i Astigmata. Skoczogonki analizowane były również jako jednolita grupa (suma skoczogonków) oraz przyporządkowane zostały do wyższych taksonów (Isotomidae, Entomobryidae, Onychiuridae, Poduromorpha i Symphypleona) i grup ekologicznych (epigeiczne, hemiepigeiczne, euedaficzne). Wszystkie skoczogonki w tym eksperymencie oznaczone zostały do gatunku, a gatunki dominujące (*Desoria tigrina*, *Parisotoma notabilis*, *Isotomiella minor* i *Protaphorura subarmata*) zostały poddane analizie statystycznej. W ostatnim kroku zanalizowany został wpływ jednogatunkowych zgrupowań dżdżownic na strukturę zespołu mezofauny. Zmiany zachodzące w zagęszczeniu i strukturze mezofauny zespołu analizowano na różnych poziomach systemu glebowego. Oddzielne obliczenia wykonane zostały dla poziomów ściółki oraz mineralnej części gleby, a także po przeliczeniu dla całych mezokosmosów (odniesienie do systemu glebowego). Dla porównania wpływu różnych gatunków dżdżownic, zagęszczenie mezofauny analizowane było w określonej objętości substratów: 40g suchej masy ściółki i 150 g gleby co odpowiadało średniej masie substratów użytych do wypłaszania mezofauny.

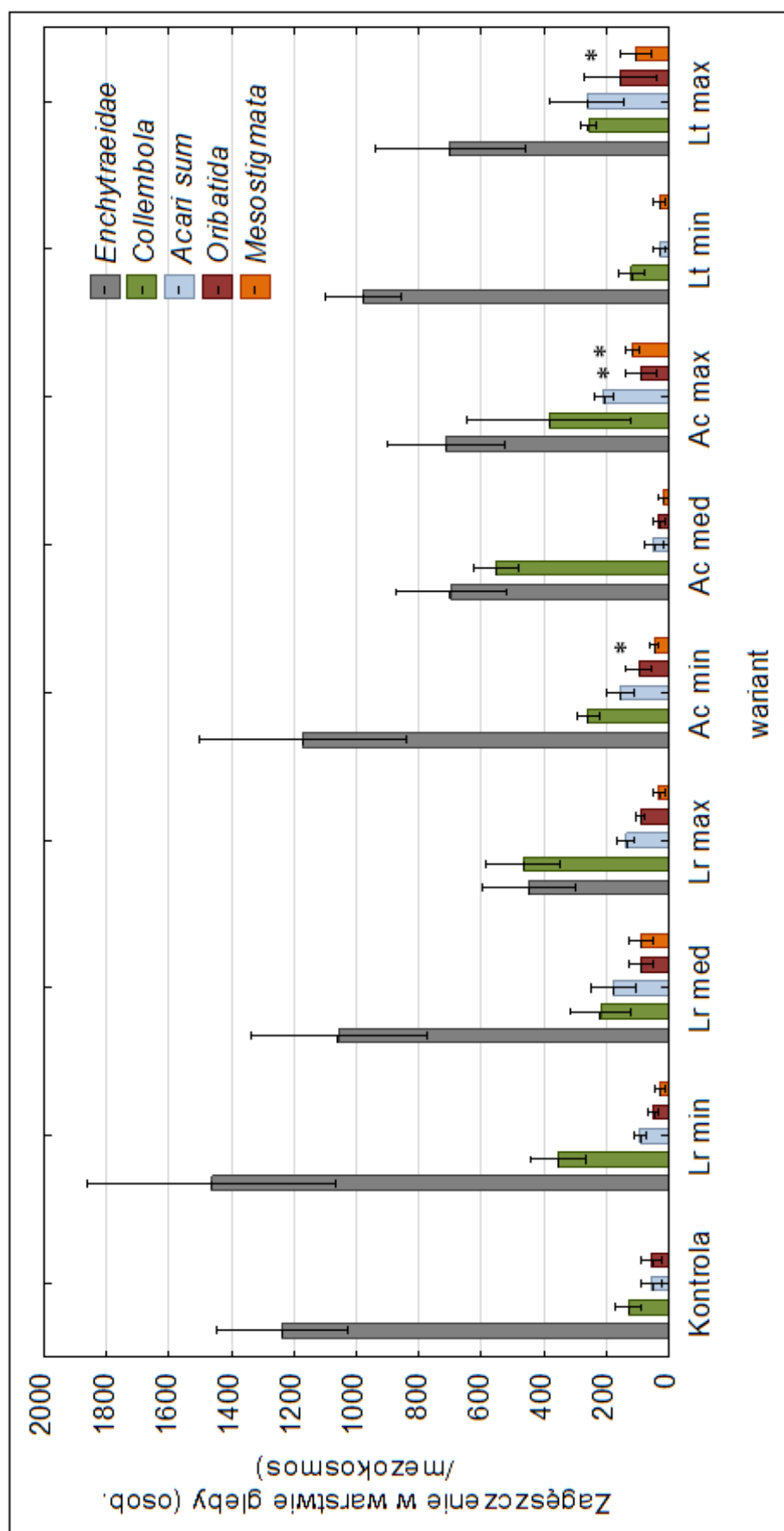
4.1.1. Wpływ zagęszczenia *L. rubellus* na mezofaunę

a. Zagęszczenie wazonkowców

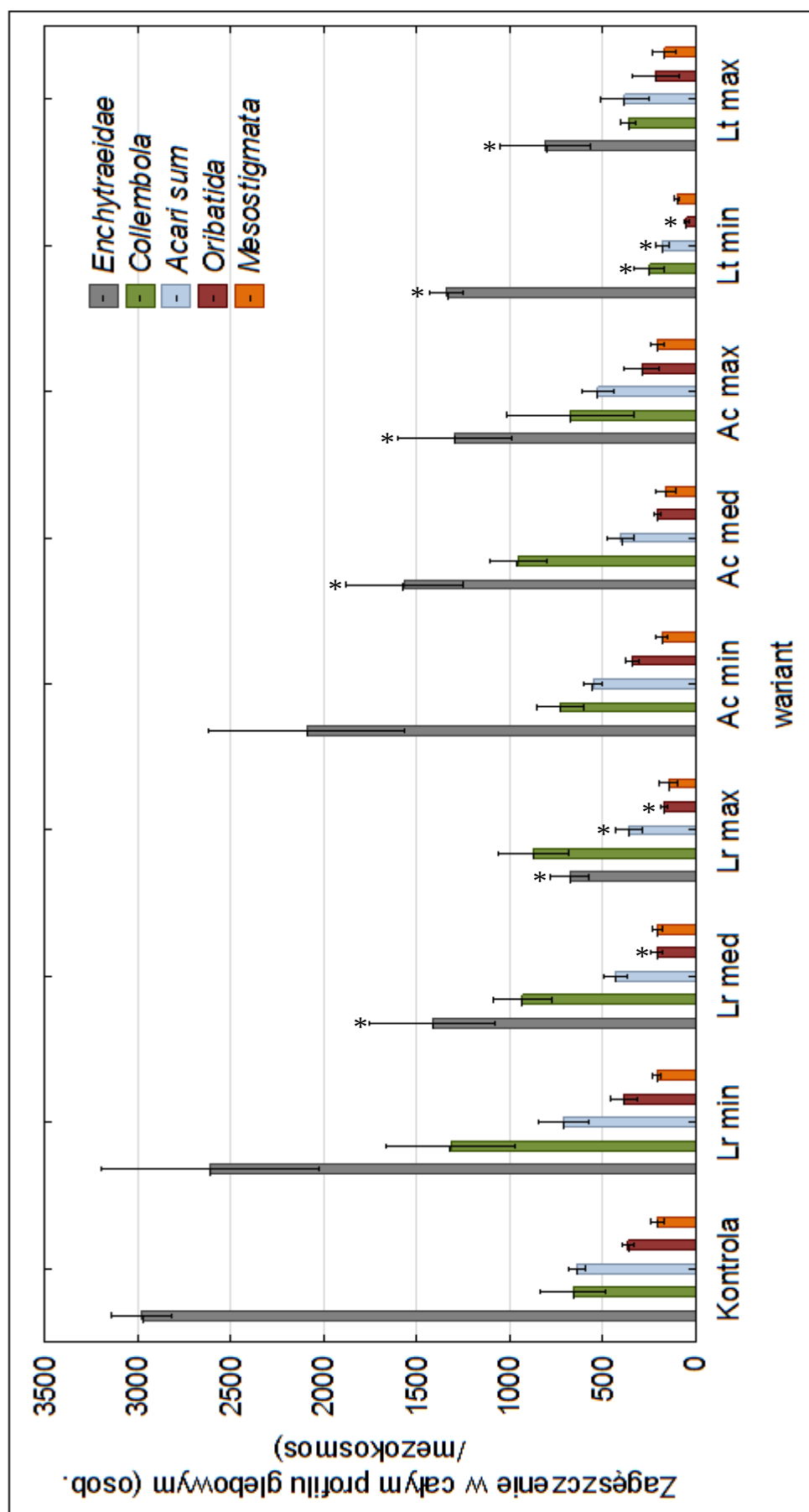
Gatunek *L. rubellus* spowodował spadek zagęszczenia wazonkowców w zarówno w warstwie ściółki ($F_{(3,13)} = 18,817$ $p = 0,0001$) jak i w skali całego profilu glebowego ($F_{(3,13)} = 10,591$ $p = 0,0009$) (rys. 2 i 4). Dla poziomu ściółki test *post-hoc* Dunnetta pokazał brak istotnych różnic pomiędzy wariantem kontrolnym i minimalnym zagęszczeniem dżdżownic ($p=0,059$). Istotne różnice wystąpiły natomiast pomiędzy wariantem kontrolnym a średnim ($p=0,001$) i maksymalnym zagęszczeniem ($p=0,006$) *L. rubellus*. Te zależności widoczne są na rys. 2 – zagęszczenie wazonkowców zależy od liczby dżdżownic *L. rubellus* umieszczonych w mezokosmosach. Dla całego mezokosmosu test *post-hoc* również pokazał istotne różnice tylko pomiędzy kontrolą i wariantem ze średnim ($p=0,026$) oraz maksymalnym ($p=0,0005$) zagęszczeniem dżdżownic. Tutaj również zagęszczenie wazonkowców związane jest z liczbą *L. rubellus* umieszczonych w mezokosmosach (rys. 4). W warstwie gleby analizy nie pokazały istotnych wyników wpływu *L. rubellus* na zagęszczenie wazonkowców (rys. 3).



Rys. 2. Wpływ zagęszczenia dżdżownic na zagęszczenie mezofauny w warstwie ściółki – średnia i błąd standardowy. Lr – *L. rubellus*, Ac – *A. caliginosa*, Lt – *L. terrestris*, zagęszczenia dżdżownic: min – minimalne, med. – średnie, max – maksymalne. * oznacza istotną różnicę pomiędzy kontrolą a wskazanym wariantem



Rys. 3. Wpływ zagęszczenia dżdżownic na zagęszczenie mezofauny w warstwie gleby – średnia i błąd standardowy. Lr – *L. rubellus*, Ac – *A. caliginosa*, Lt – *L. terrestris*, zagęszczenia dżdżownic: min – minimalne, med. – średnie, max – maksymalne. * oznacza istotną różnicę pomiędzy kontrolą a wskazanym wariantem



Rys. 4. Wpływ zagęszczenia dżdżownic na zagęszczenie mezofauny w całym profilu glebowym – średnia i błąd standardowy. Lr – *L. rubellus*, Ac – *A. caliginosa*, Lt – *L. terrestris*, zagęszczenia dżdżownic: min – minimalne, med. – średnie, max – maksymalne. * oznacza istotną różnicę pomiędzy kontrolą a wskazanym wariantem

b. Zagęszczenie roztoczy

W warstwie ściółki obecność *L. rubellus* spowodowała spadek zagęszczenia sumy roztoczy oraz spadek zagęszczenia Oribatida, Mesostigmata i Astigmata (rys.2; tab. 7). W glebie analizy statystyczne nie pokazały wpływu *L. rubellus* na zagęszczenie roztoczy. W skali całego profilu glebowego stwierdzono zmniejszanie zagęszczania sumy roztoczy oraz rzędu Oribatida (rys. 4; tab. 7). Testy *post-hoc* Dunnetta wykonane dla istotnych wyników ANOVA pokazały brak istotnych różnic pomiędzy kontrolą a wariantem z minimalnym zagęszczeniem dżdżownic. Występowały natomiast istotne różnice pomiędzy kontrolą a wariantami z średnim i maksymalnym zagęszczeniem *L. rubellus* (tab. 8).

Tabela 7. Wpływ zagęszczenia dżdżownic *L. rubellus* na zagęszczenie (całkowite i głównych rzędów) roztoczy w eksperymencie terenowym A. Jednoczynnikowa analiza wariancji (F) i Kruskala-Wallisa (H). Czynniki – zagęszczenie *L. rubellus*; zmienna zależna - zagęszczenie czterech rzędów roztoczy i całkowite zagęszczenie (suma) roztoczy w poziomach profilu glebowego.

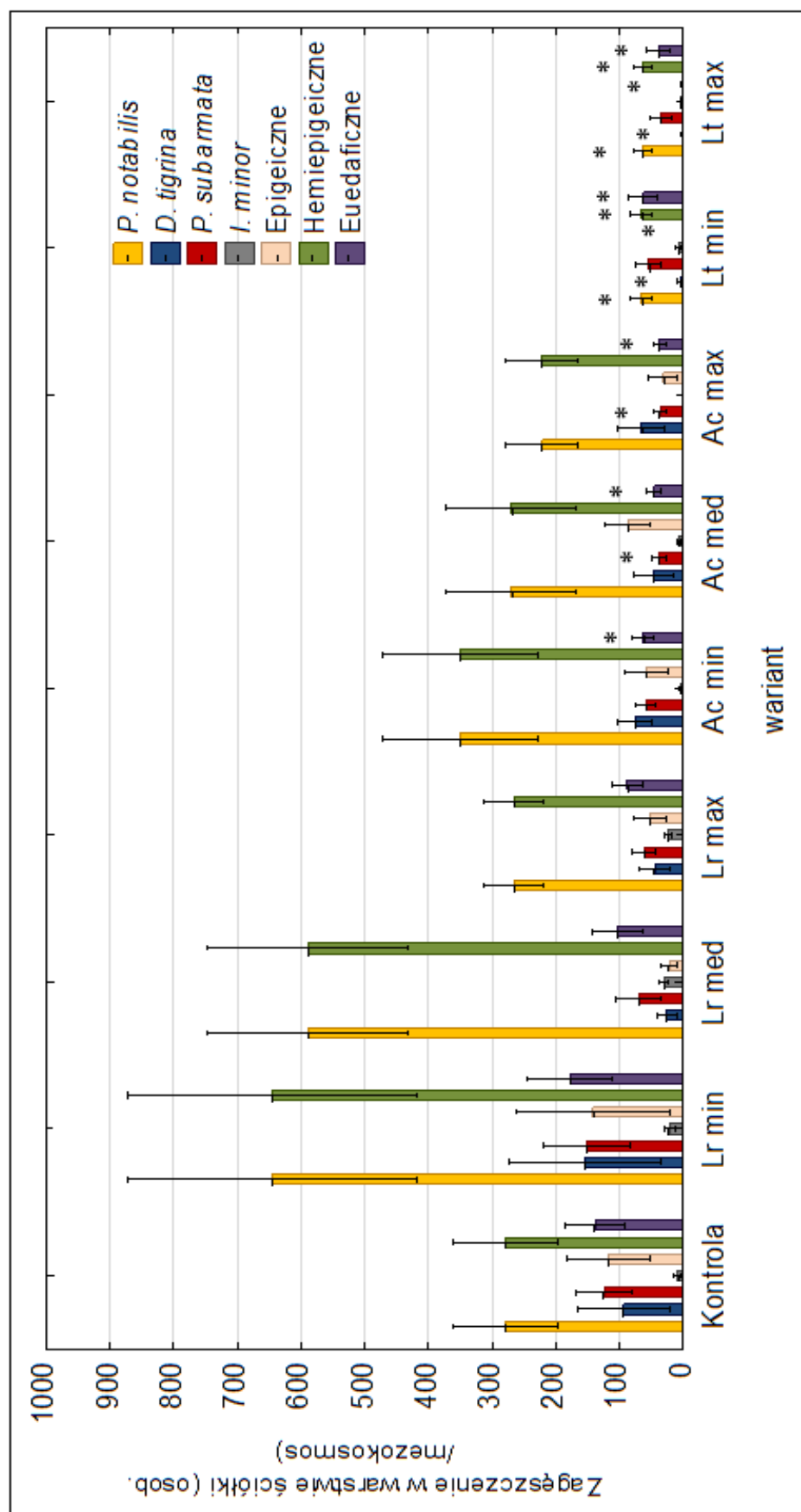
	Warstwa ściółki		Warstwa gleby		Cały mezokosmos (ściółka + gleba)	
	F _(3,13) =	p	F _(3,13) =	p		p
Suma roztoczy	15,652	<0,001	1,534	0,253	F _(3,13) = 4,008	0,032
Oribatida	15,089	<0,001	0,727	0,554	F _(3,13) = 6,596	0,006
Astigmata	3,614	0,0428	1,105	0,383	H _(3, N=17) = 1,713	0,634
Mesostigmata	6,271	0,0073	2,987	0,070	F _(3,13) = 0,642	0,602
Prostigmata	0,854	0,4889	1,105	0,383	H _(3, N=17) = 5,831	0,120

Tabela 8. Porównanie wpływu *L. rubellus* przy różnych poziomach zagęszczenia (minimalne, średnie i maksymalne) z kontrolą (test *post-hoc* Dunnetta dla istotnych wyników przedstawionych w tab. 7): wyniki dla istotności p.

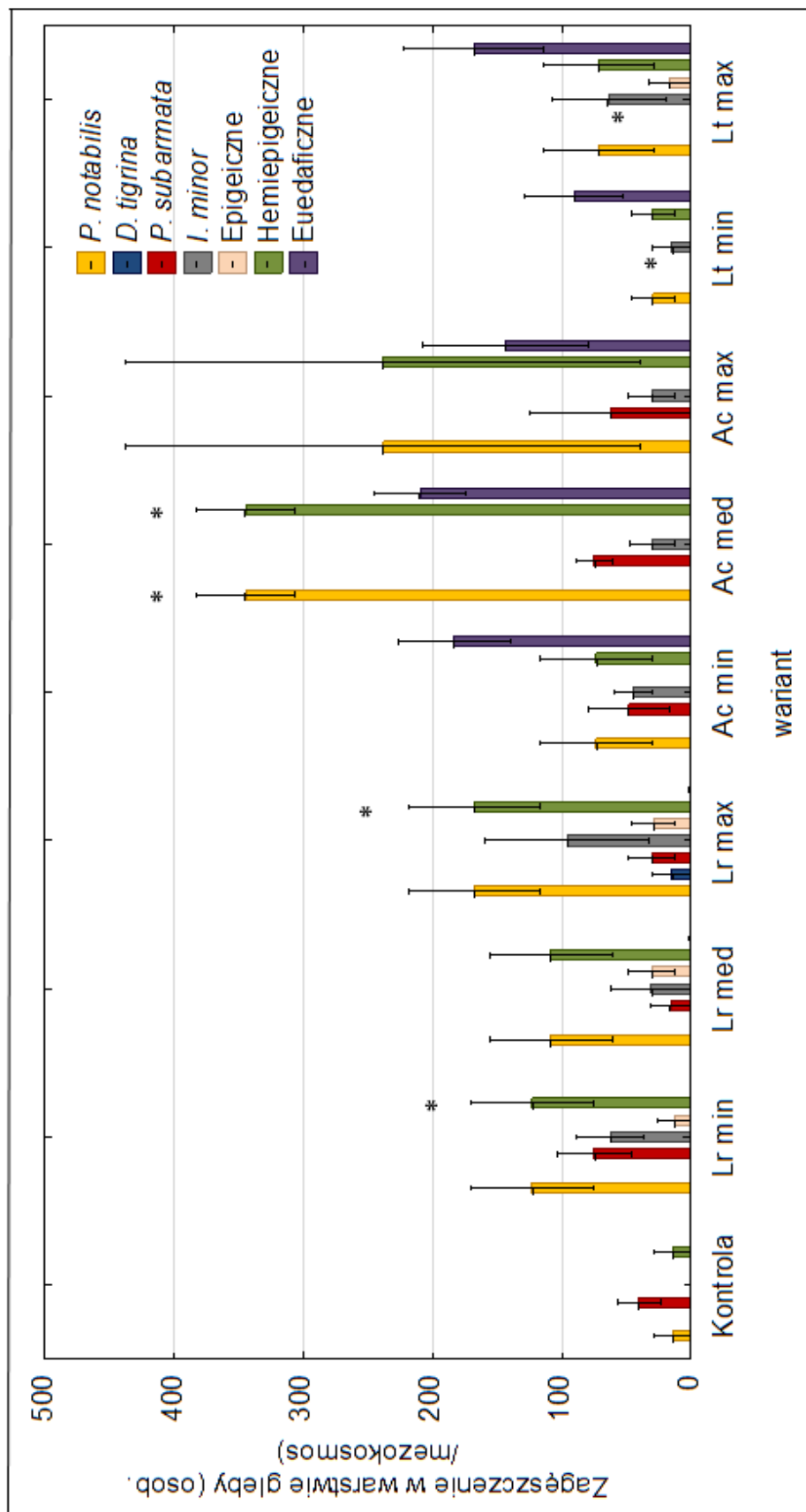
Wariant	Suma roztoczy/ ściółka	Oribatida/ ściółka	Mesostigmata/ ściółka	Astigmata/ ściółka	Suma roztoczy/ mezokosmos	Oribatida/ mezokosmos
Minimalne	0,396	0,592	0,375	0,904	0,988	0,999
Średnie	0,001	0,002	0,018	0,078	0,195	0,038
Maksymalne	<0,001	<0,001	0,005	0,043	0,034	0,008

c. Zagęszczenie skoczogonków

Analiza pokazała brak wpływu zagęszczenia *L. rubellus* na zagęszczenie skoczogonków w ściółce oraz w całym profilu glebowym. Jedynym istotnym wynikiem było zwiększenie zagęszczenia skoczogonków hemiepigeicznych w mineralnej warstwie gleby (F_(3,13) = 5,869 p = 0,009). Test *post-hoc* Dunnetta pokazał istotną różnicę pomiędzy wariantem kontrolnym a wariantem z minimalnym (p = 0,038) i maksymalnym (p = 0,01) zagęszczeniem dżdżownic (rys. 6).



Rys. 5. Wpływ zagęszczenia dżdżownic na zagęszczenie skoczogonków w warstwie ściółki – średnia i błąd standardowy. Lr – *L. rubellus*, Ac – *A. caliginosa*, Lt – *L. terrestris*, zagęszczenia dżdżownic: min – minimalne, med – średnie, max – maksymalne. * oznacza istotną różnicę pomiędzy kontrolą a wskazanym wariantem



Rys. 6. Wpływ zagęszczenia dżdżownic na zagęszczenie skoczogonków w warstwie gleby – średnia i błąd standardowy. Lr – *L. rubellus*, Ac – *A. caliginosa*, Lt – *L. terrestris*, zagęszczenia dżdżownic: min – minimalne, med. – średnie, max – maksymalne. * oznacza istotną różnicę pomiędzy kontrolą a wskazanym wariantem

d. Struktura zespołu mezofauny

Gatunek *L. rubellus* spowodował zmiany w zagęszczeniu analizowanych grup mezofauny. W konsekwencji zmianie uległa również struktura zespołu mezofauny (Rys 7). Test chi-kwadrat wykonany dla poszczególnych poziomów mezokosmosu pokazał istotny wpływ zagęszczenia *L. rubellus* udziały procentowe analizowanych grup mezofauny w ściółce (X^2 : 32,663, $p < 0,001$), glebie (X^2 : 60,226, $p < 0,001$) oraz całym profilu glebowym (X^2 : 89,725; $p < 0,001$). W związku z tym wykonane zostały dodatkowe analizy reakcji poszczególnych grup mezofauny na różne zagęszczenia *L. rubellus*.

Testy chi-kwadrat dla ściółki pokazały istotne zmiany udziałów procentowych wazonkowców, skoczogonków i roztoczy z rzędu Oribatida (rys. 7; tab. 9). Dla tych trzech grup wykonany został test typu *post-hoc*. Analiza pokazała istotne zmniejszenie udziału procentowego wazonkowców i zwiększenie udziału procentowego skoczogonków wraz ze zwiększaniem zagęszczenia *L. rubellus*, a także zmniejszenie udziału procentowego Oribatida w średnim i maksymalnym zagęszczeniu dżdżownic w porównaniu z kontrolą (tab. 10).

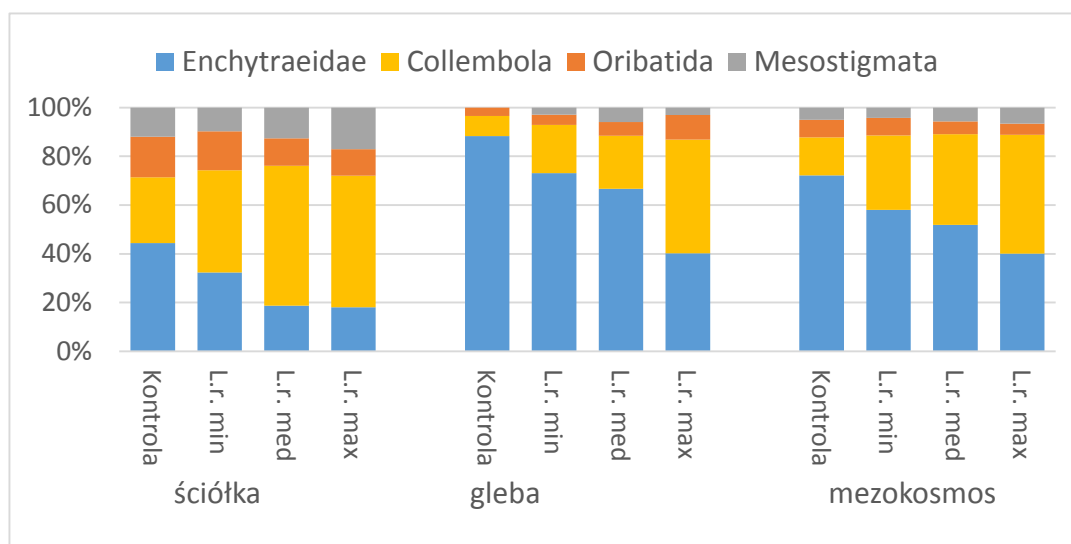
Gradient zagęszczenia *L. rubellus* spowodował istotnie zmiany w udziałach procentowych wazonkowców i skoczogonków w mineralnej warstwie gleby oraz w całym mezokosmosie (tab. 9). Nastąpiło zmniejszenie udziału procentowego wazonkowców i wzrost udziału procentowego skoczogonków – zmiany te zależne były od zagęszczenia dżdżownic (rys. 7; tab. 10).

Tabela 9. Wpływ zagęszczenia *L. rubellus* na zmianę struktury zespołu mezofauny. W tabeli ukazane są wartości chi kwadrat. Wartości wyższej niż 7,815 uważa się za istotne statystycznie.

	Warstwa ściółki	Warstwa gleby	Cały profil glebowy
Enchytraeidae	387,92	712,34	699,886
Oribatida	20,75	5,596	5,247
Mesostigmata	5,569	2,985	3,659
Collembola	691,28	368,442	669,268

Tabela 10. Test *post hoc* dla istotnych wyników odnośnie ściółki, gleby i mezokosmosu zawartych w tab. 9; K. – kontrola bez dżdżownic; Min. – minimalne zagęszczenie *L. rubellus*; Med. – średnie zagęszczenie *L. rubellus*; Maks. – maksymalne zagęszczenie *L. rubellus*. W tabeli zawarte są wartości testu *q* – jeśli wartość jest wyższa niż 3,633 to można odrzucić hipotezę zerową o braku różnic pomiędzy wariantami. Czerwony kolor oznacza wyniki istotne statystycznie. NS – brak istotności w tab. 9 skutkuje brak możliwości wykonania porównań.

		Ściółka			Mineralna gleba			Mezokosmos		
		Min.	Maks.	Maks.	Min.	Śred.	Maks.	Min.	Śred.	Maks.
Enchytraeidae	K.	8,3	-91,9	-41,4	-95,7	-107,7	-134,8	45,8	62,3	117,9
	Min.		-99,3	-47,6		-18,4	-54,9		21,9	82,9
	Med.			-35,3			-36,5			58,8
Oribatida	K.	-2,2	-38,4	-35,8	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	Min.		-36,7	-34,3		NS	NS		NS	NS
	Med.			-2,1			NS			NS
Collembola	K.	67,8	110,6	84,5	-61,8	-38,1	-139,7	-77,4	-85,7	-133,7
	Min.		53,6	34,7		21,7	-87,2		-16,9	-73,3
	Med.			10,9			-101,9			-53,9



Rys 7. Eksperyment terenowy A. Wpływ zagęszczeniu *L. rubellus* na strukturę zespołu mezofauny w ściółce, glebie oraz w całym mezokosmosie.

4.1.2. Wpływ zagęszczenia *A. caliginosa* na mezofaunę

a. Zagęszczenie wazonkowców

Obecność *A. caliginosa* spowodowała spadek zagęszczenia wazonkowców w warstwie ściółki ($F_{(3,13)} = 5,490$ $p = 0,012$) oraz w całym mezokosmosie ($F_{(3,13)} = 5,218$ $p = 0,014$). Zmniejszenie zagęszczenia wazonkowców jest zależne od zagęszczenia *A. caliginosa* (rys. 2 i 4). W ściółce test *post-hoc* Dunnetta pokazał istotne różnice pomiędzy wariantem kontrolnym a wariantami z minimalnym ($p = 0,047$) i maksymalnym ($p = 0,009$) zagęszczeniem dżdżownic (rys. 2). Na poziomie całego mezokosmosu test ten pokazał różnice pomiędzy wariantem kontrolnym a wariantem ze

średnim ($p = 0,025$) i maksymalnym ($p = 0,008$) zagęszczeniem *A. caliginosa* (rys. 4). W warstwie gleby, pomimo zmian w średnim zagęszczeniu wazonkowców (rys. 3) analizy nie pokazały istotnych zmian w zagęszczeniu wazonkowców. Jest to ważny wynik, z uwagi na to, że *A. caliginosa* jest gatunkiem endogeicznym.

b. Zagęszczenie roztoczy

Obecność *A. caliginosa* spowodowała zmniejszenie zagęszczenia sumy roztoczy w warstwie ściółki (rys. 2; tab. 11). Test *post-hoc* Dunnetta pokazał różnice pomiędzy wariantem kontrolnym a wszystkimi trzema wariantami z różnymi zagęszczeniami dżdżownic (minimalne $p = 0,026$; średnie $p = 0,045$; maksymalne $p = 0,005$). Istotnie zmniejszyło się również zagęszczenie Mesostigmata i Astigmata (rys. 2; tab. 11). W przypadku Mesostigmata test *post hoc* pokazał istotne różnice pomiędzy kontrolą a wariantem z minimalnym ($p = 0,031$) i maksymalnym ($p = 0,009$) zagęszczeniem dżdżownic, natomiast w przypadku Astigmata wyłącznie pomiędzy kontrolą a minimalnym ($p = 0,01$) zagęszczeniem *A. caliginosa*.

Na poziomie mineralnej gleby analiza wariancji pokazała odwrotną sytuację – wyższe zagęszczenie gatunku *A. caliginosa* spowodowało zwiększenie zagęszczenia sumy roztoczy oraz roztoczy z rzędu Mesostigmata (rys. 3; tab. 11). Dla sumy roztoczy test Dunnetta pokazał różnicę pomiędzy kontrolą a wariantem z maksymalnym zagęszczeniem dżdżownic ($p = 0,027$), a w przypadku Mesostigmata pomiędzy kontrolą a wariantem z minimalnym ($p = 0,033$) i maksymalnym ($p = 0,0002$) zagęszczeniem *A. caliginosa*. Analiza zagęszczenia roztoczy w całym profilu glebowym (w całym mezokosmosie) nie pokazała istotnych zmian (zarówno sumy wszystkich roztoczy, jak i poszczególnych rzędów (tab. 11).

Tabela 11. Wpływ zagęszczenia *A. caliginosa* na zagęszczenie roztoczy (całkowite i głównych rzędów). Jednoczynnikowa analiza wariancji. Czynniki – zagęszczenie *A. caliginosa*; zmienna zależna - zagęszczenie roztoczy w poszczególnych poziomach profilu glebowego; Kolorem czerwonym oznaczyłem istotne statystycznie wyniki. H – oznacza wyniki nieparametrycznego testu Kruskala-Wallisa. - oznacza brak roztoczy z rzędu Prostigmata w warstwie gleby.

	Poziom ściółki		Poziom gleby		Cały mezokosmos	
	F _(3,13) =	p	F, H	p	F, H	p
Suma roztoczy	5,825	0,009	F _(3,13) = 5,0867	0,015	F _(3,13) = 2,674	0,091
Oribatida	2,753	0,085	F _(3,13) = 0,562	0,650	F _(3,13) = 1,938	0,173
Mesostigmata	4,949	0,017	H _(3,N=17) = 10,782	0,013	F _(3,13) = 0,555	0,654
Prostigmata	2,010	0,162	-	-	H _(3, N= 17) = 5,100	0,165

Astigmata	4,367	0,025	$F_{(3,13)} = 1,105$	0,383	$F_{(3,13)} = 1,202$	0,348
-----------	-------	-------	----------------------	-------	----------------------	-------

c. Zagęszczenie skoczogonków

Obecność *A. caliginosa* spowodowały spadek zagęszczenia skoczogonków z grupy euedaficznej w warstwie ściółki (rys. 5; tab. 12). Test *post-hoc* Dunneta pokazał istotne różnice pomiędzy wariantem kontrolnym a wariantami z minimalnym ($p = 0,033$), średnim ($p = 0,021$) i maksymalnym ($p = 0,005$) zagęszczeniem *A. caliginosa*. Istotnie zmniejszyło się również zagęszczenie gatunku *P. subarmata*, dominującego gatunku zaliczanego do skoczogonków euedaficznych (rys. 5; tab. 12). Test Dunneta pokazał istotne różnice dla tego gatunku pomiędzy wariantem kontrolnym a wariantem ze średnim ($p = 0,027$) i maksymalnym ($p = 0,020$) zagęszczeniem dżdżownic.

W mineralnej glebie obecność dżdżownic spowodowała wzrost zagęszczenia gatunku *P. notabilis* i skoczogonków z grupy hemiepigeicznej. Test Kruskala-Wallisa (tab. 12) pokazał różnice pomiędzy kontrolą a wariantem ze średnim zagęszczeniem dżdżownic (istotność skorygowana $p = 0,027$). Na poziomie całego profilu glebowego analizy nie pokazały wpływu *A. caliginosa* na zagęszczenie skoczogonków.

Tabela 12. Wpływ zagęszczenia *A. caliginosa* na zagęszczenie skoczogonków (całkowite i dominujących gatunków i grup ekologicznych). Jednoczynnikowa analiza wariancji. Czynniki – zagęszczenie *A. caliginosa*; zmienna zależna – zagęszczenie skoczogonków w poziomach profilu glebowego; H – oznacza wyniki nieparametrycznego testu Kruskala-Wallisa.

	Poziom ściółki		Poziom gleby		Cały mezokosmos	
	$F_{(3,13)} =$	p		P		p
Suma skoczogonków	1,945	0,172	$H_{(3, N=17)} = 7,665$	0,054	0,842	0,495
Skoczogonki epigeiczne	1,221	0,342	$H_{(3, N=17)} = 0,000$	1,000	1,042	0,407
Skoczogonki hemiepigeiczne	0,178	0,908	$H_{(3, N=17)} = 8,407$	0,038	0,951	0,445
Skoczogonki euedaficzne	6,06	0,008	$F_{(3,13)} = 1,031$	0,411	0,758	0,538
<i>P. notabilis</i>	0,178	0,908	$H_{(3, N=17)} = 8,406$	0,038	0,951	0,445
<i>D. tigrina</i>	0,924	0,457	$H_{(3, N=17)} = 0,000$	1,000	0,494	0,494
<i>P. subarmata</i>	4,461	0,023	$H_{(3, N=17)} = 1,619$	0,655	1,822	0,193
<i>I. minor</i>	1,812	0,195	$H_{(3, N=17)} = 4,538$	0,209	1,570	0,244

d. Struktura zespołu mezofauny

Test chi-kwadrat pokazał istotny wpływ zagęszczenia dżdżownic *A. caliginosa* na strukturę zespołu mezofauny w ściółce (X^2 : 1192,859, $p < 0,001$), glebie (X^2 : 24494,877, $p < 0,001$) oraz całym profilu glebowym (X^2 : 8874,736; $p < 0,001$). Testy chi-kwadrat dla ściółki pokazały reakcję wazonkowców, skoczogonków i Oribatida (tab. 13). Dla tych trzech grup test *post hoc* pokazał istotne różnice pomiędzy większością porównanych wariantów. Dla wazonkowców nie występowała równica pomiędzy wariantem z minimalnym i maksymalnym zagęszczeniem dżdżownic, dla Oribatida pomiędzy kontrolą a wariantem z minimalnym zagęszczeniem dżdżownic a dla skoczogonków pomiędzy wariantem z minimalnym i średnim zagęszczeniem dżdżownic *A. caliginosa* (tab. 14).

Na poziomie mineralnej gleby na zagęszczenie dżdżownic zareagowały wazonkowce, Mesostigmata oraz skoczogonki (tab. 13). U tych grup występowały istotne różnice pomiędzy wszystkimi testowanymi wariantami zagęszczenia dżdżownic (tab. 14).

W skali całego mezokosmosu istotna reakcja dotyczyła wazonkowców, Oribatida i skoczogonków. U wazonkowców i Oribatida istotne różnice występowały we wszystkich możliwych wariantach porównań. U skoczogonków istotne różnice nie występowały wyłącznie pomiędzy wariantami z minimalnym i średnim zagęszczeniem *A. caliginosa*.

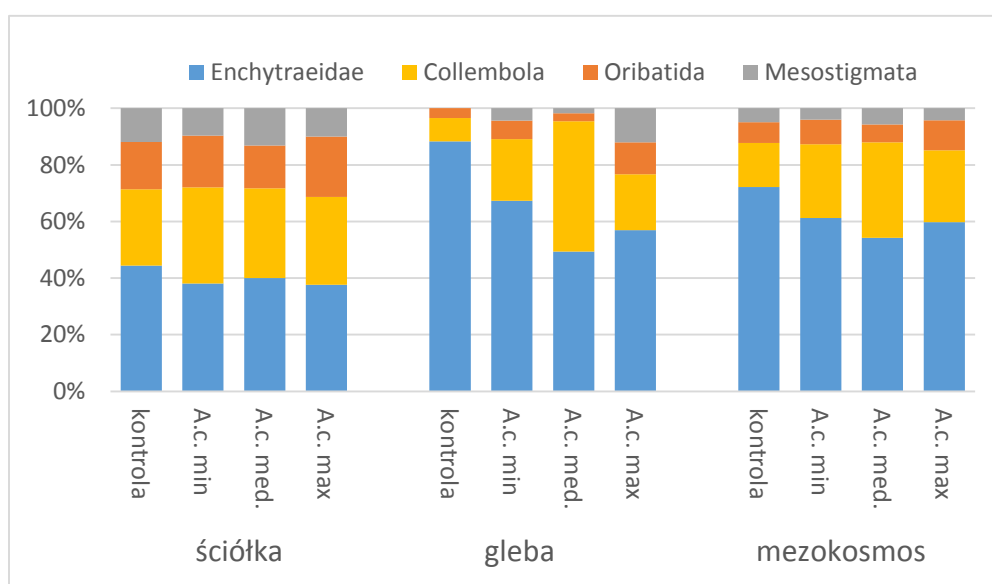
Zmiany w udziale procentowym mezofauny, które zostały opisane powyżej zobrazowane są na rys. 8. Na każdym z analizowanych poziomów profilu glebowego wraz ze wzrostem zagęszczenia dżdżownic zmniejsza się udział procentowy wazonkowców, a wzrasta udział procentowy skoczogonków. Roztocze reagowały tylko w wybranych poziomach – Oribatida w ściółce i w całym profilu glebowym, a Mesostigmata w glebie. Ich reakcja również jest związana z zagęszczeniem dżdżownic.

Tabela 13. Wpływ zagęszczenia *A. caliginosa* na zagęszczenie mezofauny. W tabeli pokazane są wyniki testu chi-kwadrat. Wartości chi-kwadrat wyższej niż 7,815 uważa się za istotne statystycznie.

	Warstwa ściółki	Warstwa gleby	Cały profil glebowy
Enchytraeidae	15,462	607,948	240,389
Oribatida	12,797	3,889	14,333
Mesostigmata	2,165	9,453	4,048
Collembola	21,055	462,868	278,951

Tabela 14. Test *post hoc* dla istotnych wyników odnośnie ściółki, mineralnej gleby i całego profilu glebowego zawartych w tab. 14; K. – kontrola bez dżdżownic; Min. – minimalne zagęszczenie *A. caliginosa*; Med. - średnie zagęszczenie *A. caliginosa*; Maks. – maksymalne zagęszczenie *A. caliginosa*. Wartości umieszczone w tabeli - wartość testu q – jeśli jest wyższa niż 3,633 to można odrzucić hipotezę zerową o braku różnic pomiędzy wariantami. Czerwony kolor oznacza wyniki istotne statystycznie. NE – oznacza brak istotnego wyniku analizy ch- kwadrat i w związku z tym brak analizy *post hoc*.

Poziom profilu glebowego	VS	Ściółka			Mineralna gleba			Mezokosmos		
		Min.	Med.	Maks.	Min.	Med.	Maks.	Min.	Med.	Maks.
Enchytraeidae	K.	15,5	9,7	14,5	52,3	115,9	91,9	24,2	63,1	45,5
	Min.		-4,3	1,2		66,9	43,8		39,4	23,4
	Med.			4,9			-20,6			-13,6
Oribatida	K.	-3,4	12,6	-23,1	NE	NE	NE	32,9	-21,6	35,8
	Min.		14,9	-19,3		NE	NE		-17,7	-3,9
	Med.			-31,4			NE			-49,4
Mesostigmata	K.	NE	NE	NE	-289,6	-243,9	-328,5	NE	NE	NE
	Min.		NE	NE		35,3	-58,8		NE	NE
	Med.			NE			-89,8			NE
Collembola	K.	-23,1	-18,1	-6,9	-49,9	-149,8	-67,0	-97,1	-27,0	-65,5
	Min.		2,9	12,3		-103,9	-20,7		1,6	-32,1
	Med.			8,9			77,5			61,0



Rys. 8. Wpływ zagęszczenia dżdżownic *A. caliginosa* na strukturę zespołu mezofauny w ściółce, glebie i całym mezokosmosie

4.1.3. Wpływ zagęszczenia *L. terrestris* na mezofaunę

a. Zagęszczenie wazonkowców

Obecność *L. terrestris* spowodował wyraźny spadek zagęszczenia wazonkowców w ściółce ($F_{(3,13)} = 79,861$ $p < 0,001$) oraz w całym profilu glebowym ($F_{(3,13)} = 13,953$ $p = 0,001$) (rys. 2 i 4). Dla ściółki test *post-hoc* Dunneta pokazał istotne różnice pomiędzy

kontrolą a wariantem z minimalnym ($p < 0,001$) i maksymalnym ($p < 0,001$) zagęszczeniem dżdżownic. Na poziomie całego mezokosmosu test post-hoc również pokazał istotne różnice pomiędzy kontrolą a wariantem z minimalnym ($p=0,03$) i maksymalnym ($p=0,001$) zagęszczeniem *L. terrestris*. Zmniejszenie zagęszczenia wazonkowców było zależne od zagęszczenia dżdżownic (rys. 2). Nie uzyskałem istotnych wyników świadczących o wpływie *L. terrestris* na wazonkowce w mineralnej glebie.

b. Zagęszczenie roztoczy

Obecność *L. terrestris* spowodowała znaczne zmniejszenie zagęszczenia roztoczy (sumy wszystkich osobników) w ściółce i w całym profilu glebowym (rys. 2 i 4; tab. 15). Zmniejszyło się Oribatida, Mesostigmata i Astigmata. Test *post hoc* Dunnetta dla Oribatida i Mesostigmata w ściółce pokazał istotne różnice pomiędzy kontrolą a wariantem z minimalnym i maksymalnym zagęszczeniem *L. terrestris* (tab. 16). Test *post hoc* dla Astigmata pokazał istotną różnicę pomiędzy kontrolą a wariantem maksymalnym zagęszczeniem dżdżownic *L. terrestris* ($p=0,009$).

W glebie pokazano wzrost zagęszczenia Mesostigmata w obecności dżdżownic *L. terrestris*. Test Dunnetta pokazał istotną różnicę pomiędzy kontrolą a wariantem z maksymalnym zagęszczeniem dżdżownic (rys. 3; tab. 16).

Na poziomie całego profilu glebowego utworzonego w mezokosmosach wpływ gatunku *L. terrestris* okazał się negatywny dla sumy roztoczy oraz dla rzędów Oribatida i Astigmata (rys. 4; tab. 15). Dla sumy roztoczy oraz dla rzędu Oribatida test *post hoc* Dunnetta pokazał istotne różnice pomiędzy kontrolą a wariantem z minimalnym zagęszczeniem *L. terrestris*. Dla rzędu Astigmata test ten pokazał istotne różnice pomiędzy kontrolą a wariantem z minimalnym i maksymalnym zagęszczeniem dżdżownic (tab. 16).

Tabela 15. Wpływ zagęszczenia *L. terrestris* na zagęszczenie roztoczy (całkowite i głównych rzędów). Jednoczynnikowa analiza wariancji. Czynniki – zagęszczenie *L. terrestris*; zmienna zależna – zagęszczenie roztoczy w poszczególnych poziomach profilu glebowego; NS – wynik nieistotny statystycznie – $p < 0,05$. H – oznacza wynik testu nieparametrycznego Kruskala Wallisa.

- brak roztoczy w próbie

Zagęszczenie roztoczy	Poziom ściółki		Poziom gleby		Cały mezokosmos	
		<i>p</i>	$F_{(2,10)} =$	<i>P</i>	$F_{(2,10)} =$	<i>P</i>
Suma roztoczy	$F_{(2,10)} = 50,749$	$< 0,001$	2,590	0,124	5,0325	0,031
Rząd Oribatida	$F_{(2,10)} = 33,033$	$< 0,001$	1,938	0,194	8,4123	0,007

Rząd Mesostigmata	$F_{(2,10)} = 21,772$	< 0,001	4,509	0,040	1,716	0,229
Rząd Prostigmata	$F_{(2,10)} = 0,873$	0,447	-	-	0,627	0,554
Rząd Astigmata	$H_{(2,N=13)} = 9,500$	0,009	-	-	14,724	0,001

Tabela 16. Wyniki testu *post hoc* Dunnetta dla istotnych wyników przedstawionych w tab. 15. Kontrola – brak dżdżownic; Minimalne i maksymalne – zagęszczenie dżdżownic *L. terrestris* (opis liczebności w opisie eksperymentu – rozdział wcześniej).

Wariant	Suma roztoczy ściółka	Oribatida ściółka	Mesostigmata ściółka	Mesostigmata gleba	Suma roztoczy mezokosmos	Oribatida mezokosmos	Astigmata mezokosmos
Minimalne	< 0,001	< 0,001	0,002	0,417	0,020	0,004	0,012
Maksymalne	< 0,001	< 0,001	< 0,001	0,025	0,151	0,097	0,001

c. Zagęszczenie skoczogonków

Obecność *L. terrestris* wpłynęła istotnie na zmniejszenie zagęszczenia sumy skoczogonków oraz wszystkich grup ekologicznych skoczogonków w ściółce (rys. 2 i 5; tab. 17). Zagęszczenie grupy epigeicznej spadło do zera zarówno w wariancie z minimalnym jak i z maksymalnym zagęszczeniem dżdżownic. Reakcja grupy epigeicznej pokrywa się z reakcją gatunku *D. tigrina*, który był dominującym reprezentantem grupy epigeicznej (rys.5). Reakcja grupy euedaficznej pokrywa się natomiast z reakcją dominującego przedstawiciela tej grupy gatunku *P. subarmata*. Zmniejszeniu uległo również zagęszczenie *P. notabilis* (rys.5). *Isotomiella minor* jako jedyny wśród gatunków dominujących nie zareagował na obecność i zagęszczenie dżdżownic *L. terrestris*. Test *post hoc* Dunnetta pokazał istotne różnice pomiędzy kontrolą a wariantem z minimalnym i maksymalnym zagęszczeniem w przypadku sumy skoczogonków, grupy hemiepigeicznej i *P. notabilis* (tab. 18). W odniesieniu do skoczogonków z grupy euedaficznej i *P. subarmata* test ten pokazał różnice pomiędzy kontrolą a wariantem z maksymalnym zagęszczeniem dżdżownic (tab. 18).

W mineralnej części profilu glebowego na obecność i zagęszczenie dżdżownic *L. terrestris* zareagował jedynie *P. subarmata*. Zagęszczenie tego gatunku zmniejszyło się do zera w wariantach z obydwooma testowanymi zagęszczeniami *L. terrestris*. (rys. 6; tab. 17).

W skali całego mezokosmosu obecność *L. terrestris* obniżyła zagęszczenie skoczogonków z grupy epigeicznej oraz zagęszczenie należące do tej grupy *D.*

tigrina. Obecność *L. terrestris* spowodował również zmniejszenie zagęszczenia *P. subarmata* oraz sumy wszystkich skoczogonków (rys. 2). Test *post hoc* Dunnetta pokazał różnice pomiędzy kontrolą a wariantem z minimalnym zagęszczeniem dżdżownic dla sumy skoczogonków oraz pomiędzy kontrolą i wariantem z maksymalnym zagęszczeniem dżdżownic dla gatunku *P. subarmata* (tab. 18).

Tabela 17. Wpływ zagęszczenia *L. terrestris* na zagęszczenie skoczogonków (całkowite oraz dominujących gatunków i grup ekologicznych). Jednoczynnikowa analiza wariancji. Czynniki jakościowy – zagęszczenie *L. terrestris*; zmienna zależna – zagęszczenie skoczogonków w poszczególnych poziomach profilu glebowego; H – oznacza wynik testu nieparametrycznego Kruskala Wallisa; - brak zwierząt w próbach

	Poziom ściółki		Poziom gleby		Cały mezokosmos	
		<i>p</i>	$F_{(2,10)} =$	<i>P</i>		<i>p</i>
Suma skoczogonków	$F_{(2,10)} = 13,200$	0,002	2,534	0,128	$F_{(2,10)} = 4,742$	0,036
Skoczogonki epigeiczne	$H_{(2, N=13)} = 10,286$	0,006	1,154	0,354	$H_{(2, N=13)} = 7,955$	0,019
Skoczogonki hemiepigiczne	$F_{(2,10)} = 5,848$	0,021	0,976	0,410	$F_{(2,10)} = 1,124$	0,363
Skoczogonki euedaficzne	$F_{(2,10)} = 7,692$	0,009	0,671	0,532	$F_{(2,10)} = 0,768$	0,490
<i>P. notabilis</i>	$F_{(2,10)} = 5,848$	0,021	0,976	0,410	$F_{(2,10)} = 1,124$	0,363
<i>D. tigrina</i>	$H_{(2, N=13)} = 10,286$	0,006	-	-	$H_{(2, N=13)} = 10,286$	0,005
<i>P. subarmata</i>	$F_{(2,10)} = 7,828$	0,009	4,582	0,039	$F_{(2,10)} = 7,927$	0,009
<i>I. minor</i>	$F_{(2,10)} = 0,243$	0,789	1,886	0,202	$F_{(2,10)} = 0,180$	0,838

Tabela 18. Wyniki testu *post hoc* Dunnetta dla istotnych wyników przedstawionych w tab. 17. Kontrola – brak dżdżownic; Minimalne i maksymalne – zagęszczenie dżdżownic *L. terrestris*

Wariant	Suma skoczogonków /ściółka	Hemiepigiczne /ściółka	Euedaficzne /ściółka	<i>P. notabilis</i> /ściółka	<i>P. subarmata</i> /ściółka	<i>P. subarmata</i> /gleba	Suma skoczogonków /mezokosmos	<i>P. subarmata</i> /mezokosmos
Minimalne	0,006	0,043	0,089	0,043	0,081	0,050	0,022	0,058
Maksymalne	0,001	0,041	0,006	0,021	0,006	0,050	0,256	0,006

d. Struktura zespołu mezofauny

Test chi-kwadrat wykonany dla poszczególnych poziomów mezokosmosu pokazał istotny wpływ zagęszczenia *L. terrestris* na strukturę zespołu mezofauny w ściółce (X^2 : 1901,416, $p < 0,001$), glebie (X^2 : 15336, 058 $p < 0,001$) oraz całym profilu glebowym (X^2 : 7211,996; $p < 0,001$).

Na poziomie ściółki na zagęszczenie *L. terrestris* zareagowały wszystkie grupy mezofauny (tab. 19). Testy *post hoc* dla istotnych wyników pokazały istotne różnice dla wszystkich grup mezofauny w obydwu analizowanych zagęszczeniach *L. terrestris* (tab. 20). Przy minimalnym zagęszczeniu *L. terrestris* zwiększył się średni udział procentowy wazonkowców i Mesostigmata, a przy maksymalnym zagęszczeniu dżdżownic udział wazonkowców się zmniejszył na korzyść pozostałych grup (rys.9). Widoczny jest wzrost udziału procentowego Mesostigmata wraz ze wzrostem zagęszczenia *L. terrestris*.

Na poziomie mineralnej gleby analizy pokazały istotne różnice pomiędzy udziałem wazonkowców, mechowców i skoczogonków (tab. 19). Dla tych grup testy *post hoc* pokazały istotne różnice w udziale procentowym pomiędzy wariantami. Pomimo tego proporcje udziału procentowego poszczególnych grup nie zmieniały się aż tak znacznie jak w ściółce (rys. 9) . Gradient zagęszczenia *L. terrestris* powodował spadek udziału procentowego wazonkowców i roztoczy na korzyść skoczogonków.

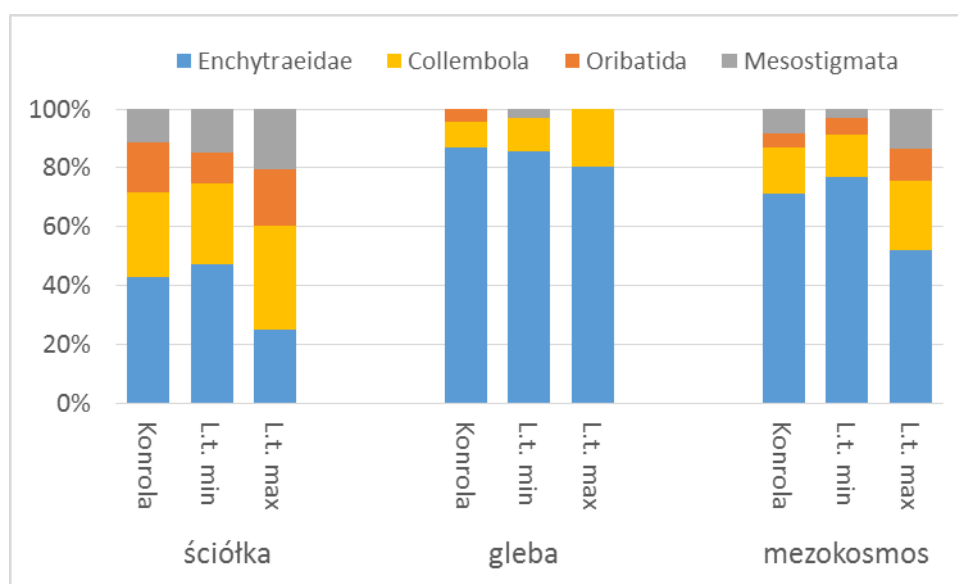
W całym mezokosmosie stwierdziłem istotną reakcję wszystkich grup mezofauny (tab. 19). Testy *post hoc* dla analizy chi kwadrat pokazały istotne różnice w udziale procentowym mezofauny w zależności od zagęszczenia *L. terrestris* (tab. 20). Jedynym nieistotnym wynikiem okazało się porównanie udziału procentowego Mesostigmata w kontroli i wariantie z minimalnym zagęszczeniu *L. terrestris* (tab. 20). W całym mezokosmosie, podobnie jak w ściółce, w odniesieniu do kontroli przy minimalnym zagęszczeniu dżdżownic kosztem mikrostawonogów wzrastał udział wazonkowców, natomiast przy maksymalnym zagęszczeniu *L. terrestris* spadał udział wazonkowców, a wzrasta udział pozostałych grup – głównie roztoczy (rys 9).

Tabela 19. Wpływ zagęszczenia *L. terrestris* na udział procentowy wybranych grup mezofauny. W tabeli pokazane są wyniki chi kwadrat. Wartości wyższe niż 5,991 uważa się za istotne statystycznie.

	Warstwa ściółki	Warstwa gleby	Cały profil glebowy
Enchytraeidae	79,908	403,078	588,755
Oribatida	8,919	17,044	37,769
Mesostigmata	8,396	5,393	9,178
Collembola	8,675	39,877	56,245

Tabela 20. Test *post hoc* dla istotnych wyników odnośnie ściółki, mineralnej gleby i całego profilu glebowego zawartych w tab. 19. K. – kontrola bez dżdżownic; Min. – minimalne zagęszczenie *L. terrestris*; Maks. – maksymalne zagęszczenie *L. terrestris*. Wartości zawarte w tabeli – wartość testu *q*, jeśli jest wyższa niż 3,314, to można odrzucić hipotezę zerową o braku różnic pomiędzy wariantami. Czerwony kolor oznacza wyniki istotne statystycznie. Minus oznacza, że pierwszy porównywany wariant ma niższą wartość niż wariant drugi. NS – oznacza brak istotnego wyniku analizy chi kwadrat i w związku z tym nie robiono analizy *post hoc*.

Grupa mezofauny		Ściółka		Mineralna gleba		Mezokosmos	
		Min.	Maks.	Min.	Maks.	Min.	Maks.
Enchytraeidae	K.	-27,5	27,3	71,9	173,6	-17,8	78,6
	Min.		41,9		93,2		81,9
Oribatida	K.	29,5	-7,4	147,6	-71,6	-17,8	78,6
	Min.		-26,5		-210,6		81,9
Mesostigmata	K.	-15,8	-30,1	NS	NS	1,8	-42,7
	Min.		-14,5		NS		-37,9
Collembola	K.	-15,8	-30,1	-16,8	-66,7	26,6	-15,9
	Min.		-14,5		-46,3		-35,9



Rys. 9. Wpływ zagęszczenia dżdżownic *L. terrestris* na strukturę zespołu mezofauny

4.1.4. Wpływ jednogatunkowych zgrupowań dżdżownic na mezofaunę - podsumowanie.

Tabela 21 przedstawia podsumowanie wyników uzyskanych w eksperymencie A. Pokazuje ona, jak w poszczególnych poziomach systemu glebowego (ściółka, gleba i cały profil glebowy) zagęszczenie dżdżownic wpływało na zagęszczenie mezofauny. Takie zestawienie wyników pozwala na całościową ocenę wpływu zagęszczenia dżdżownic oraz reakcji grup mezofauny. W tabeli zaznaczone zostały tylko statystycznie istotne wyniki. Na podstawie wyników opisanych powyżej i zawartych w

tab. 21 można formułować wnioski dotyczących wpływu badanych gatunków dżdżownic na mezofaunę:

- Oddziaływanie dżdżownic na zagęszczenie mezofauny przejawia się przede wszystkim w ściółce, niezależnie od ekologicznej grupy dżdżownic.
- Wszystkie istotne reakcje zagęszczenia mezofauny na obecność dżdżownic zarejestrowane w ściółce oraz na poziomie całego mezokosmosu były negatywne, natomiast w glebie przeważały reakcje pozytywne. Wyjaśniona została specyfika reakcji poszczególnych grup mezofauny i efektów poszczególnych gatunków dżdżownic. W ściółce oraz w całym mezokosmosie zagęszczenie wazonkowców w obecności dżdżownic zmniejszało się niezależnie od ekologicznej grupy dżdżownic. Taką samą reakcję na obecność dżdżownic można zaobserwować w ściółce dla sumy roztoczy oraz dla rzędów Oribatida (oprócz *A. caliginosa*) i Mesostigmata.
- W obecności *L. terrestris* zarówno w ściółce jak i w całym mezokosmosie zmniejszało się zagęszczenie wszystkich grup mezofauny (wazonkowców, roztoczy i skoczogonków). Dodatkowo w ściółce zmniejszało się zagęszczenie wszystkich ekologicznych grup skoczogonków, oraz roztoczy z rzędów Oribatida, Mesostigmata i Astigmata.
- Glebowy gatunek *A. caliginosa* i ściółkowy *L. rubellus* wykazywały szerokie spektrum oddziaływania na mezofaunę. Oddziaływanie to ma miejsce zarówno w ściółce jak i w glebie dla każdego z tych gatunków dżdżownic, niezależnie od ekologicznej specjalizacji każdego z nich.
- Wpływ *L. rubellus* na zagęszczenie wazonkowców i roztoczy w warstwie ściółki oraz w całym mezokosmosie jest zależny od zagęszczenia tego gatunku. Przy minimalnym zagęszczeniu *L. rubellus* nie odnotowano wpływu na zagęszczenie wazonkowców i roztoczy, a przy średnim i maksymalnym zagęszczeniu wpływ ten był istotny statystycznie. W obecności *A. caliginosa*, w ściółce zmniejszało się zagęszczenie wazonkowców, sumy roztoczy, Mesostigmata i glebowych skoczogonków, w glebie odwrotnie, następował wzrost zagęszczenia Oribatida, Mesostigmata i skoczogonków hemiepigeicznych.
- Nie odnotowano reakcji roztoczy z rzędu Prostigmata na obecność dżdżownic.
- W obecności dowolnego z gatunków dżdżownic pojawiały się istotne zmiany struktury zespołu mezofauny. Zmiany występowały zarówno w ściółce jak i w

glebie i zależały od liczebności dżdżownic, aczkolwiek zależności nie konieczne były liniowe.

Tabela 21. Wpływ zagęszczenia dżdżownic na zagęszczenie mezofauny. Znak - na żółtym polu oznacza spadek zagęszczenia, a znak + na zielonym polu wzrost zagęszczenia wskazanych grup.

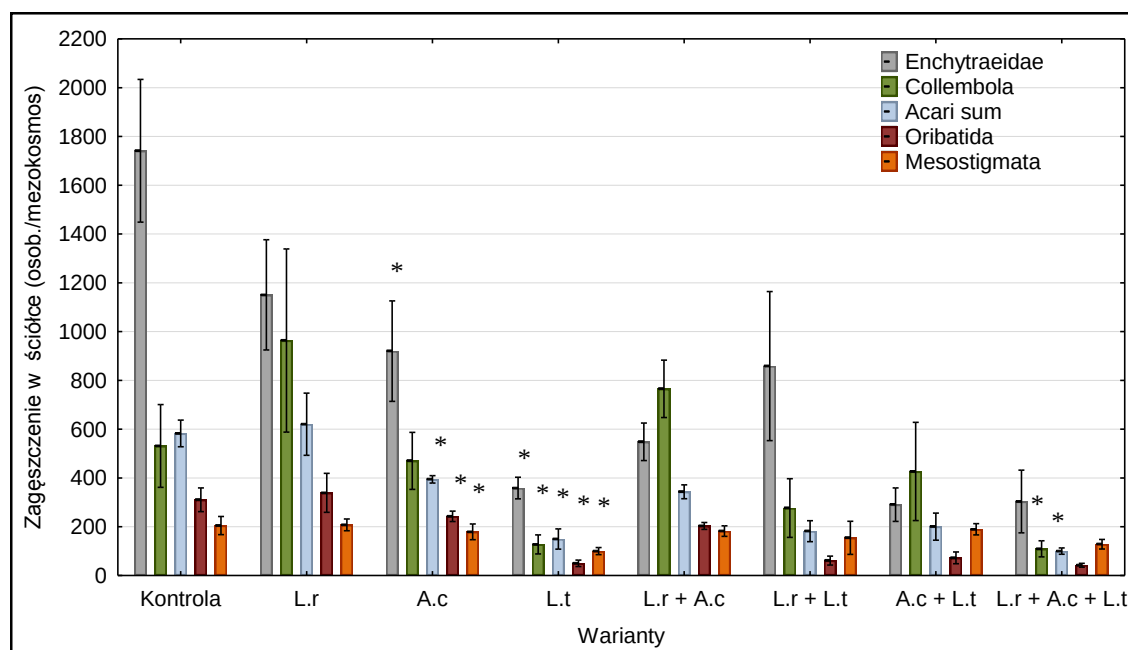
		Wazonkowce	Roztocze suma	Oribatida	Mesostigmata	Prostigmata	Astigmata	Skoczogonki suma	P. notabilis	D. tigrina	P subarmata	I. minor	epigeiczne	hemiepigiczne	endogeiczne
Ściółka	<i>L. rubellus</i> min														
	<i>L. rubellus</i> med.	-	-	-	-		-								
	<i>L. rubellus</i> max	-	-	-	-		-								
	<i>A. caliginosa</i> min	-	-		-		-								-
	<i>A. caliginosa</i> med.		-								-				-
	<i>A. caliginosa</i> max	-	-		-						-				-
	<i>L. terrestris</i> min	-	-	-	-			-	-	-			-	-	-
	<i>L. terrestris</i> max	-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-
Gleba	<i>L. rubellus</i> min													+	
	<i>L. rubellus</i> med.													+	
	<i>L. rubellus</i> max													+	
	<i>A. caliginosa</i> min				+									+	
	<i>A. caliginosa</i> med.								+					+	
	<i>A. caliginosa</i> max			+	+										
	<i>L. terrestris</i> min										-				
	<i>L. terrestris</i> max				+						-				
Mezokosmos	<i>L. rubellus</i> min														
	<i>L. rubellus</i> med.	-		-											
	<i>L. rubellus</i> max	-	-	-											
	<i>A. caliginosa</i> min														
	<i>A. caliginosa</i> med.	-													
	<i>A. caliginosa</i> max	-													
	<i>L. terrestris</i> min	-	-	-			-	-		-			-		
	<i>L. terrestris</i> max	-					-			-	-		-		

4.2. Eksperyment B. Wpływ różnorodności gatunkowej w zgrupowaniach dżdżownic na mezofaunę.

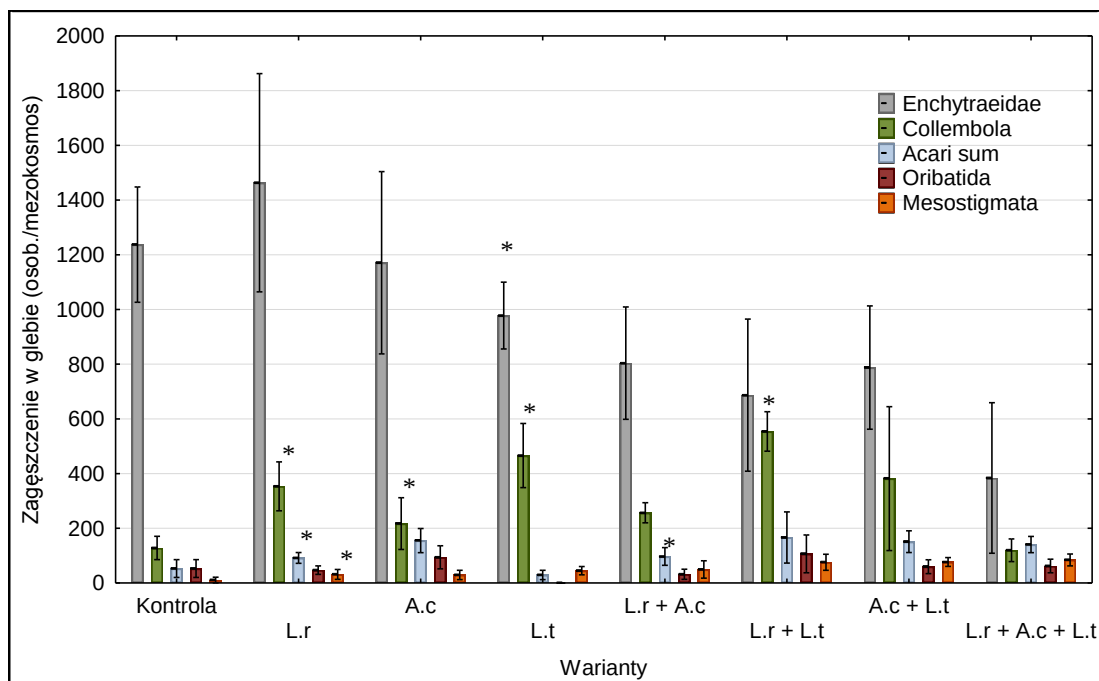
4.2.1. Wpływ różnogatunkowych zespołów dżdżownic na zagęszczenie mezofauny

a. Wpływ na wazonkowce

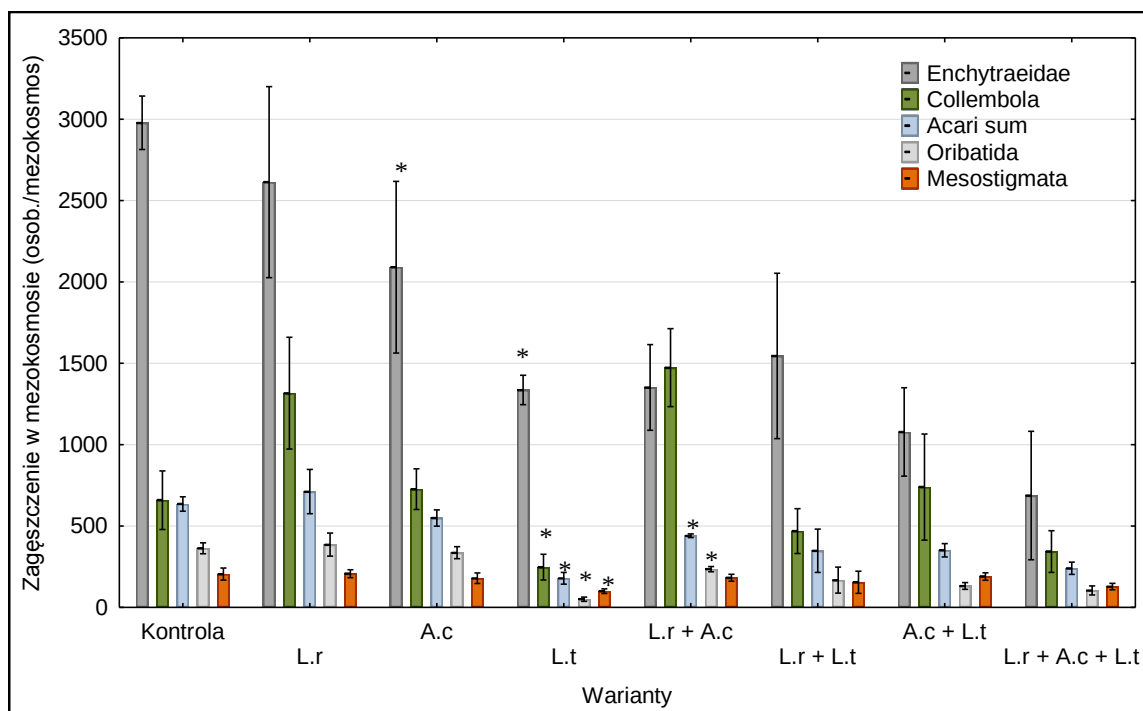
Obecność *A. caliginosa* spowodowała zmniejszenie zagęszczenia wazonkowców w ściółce (rys. 10) i w całym mezokosmosie (rys. 12). *Lumbricus terrestris* spowodował zmniejszenie zagęszczenia wazonkowców w ściółce (rys. 10), w glebie (rys. 11) i w całym mezokosmosie (tab. 22). Obecność *L. rubellus* przy testowanym w tym eksperymencie zagęszczeniu nie spowodowała istotnych zmian w zagęszczeniu wazonkowców. Analiza nie pokazała interakcji pomiędzy gatunkami dżdżownic, które spowodowałyby zmiany w zagęszczeniu wazonkowców (tab. 22).



Rys. 10. Wpływ różnogatunkowych zgrupowań dżdżownic na zagęszczenie mezofauny w warstwie ściółki – średnia i błąd standardowy. Lr – *L. rubellus*, Ac – *A. caliginosa*, Lt – *L. terrestris*; * - oznacza istotny wpływ w porównaniu z kontrolą, a wariantach dwugatunkowych interakcję



Rys. 11. Wpływ różnogatunkowych zgrupowań dżdżownic na zagęszczenie mezofauny w warstwie gleby – średnia i błąd standardowy. Lr – *L. rubellus*, Ac – *A. caliginosa*, Lt – *L. terrestris*; * - oznacza istotny wpływ w porównaniu z kontrolą, a wariantach dwugatunkowych interakcję



Rys. 12. Wpływ różnogatunkowych zgrupowań dżdżownic na zagęszczenie mezofauny w całym mezokosmosie – średnia i błąd standardowy. Lr – *L. rubellus*, Ac – *A. caliginosa*, Lt – *L. terrestris*; * - oznacza istotny wpływ w porównaniu z kontrolą a wariantach dwugatunkowych interakcję

Tabela 22. Wpływ różnogatunkowych zespołów dżdżownic na zagęszczenie wazonkowców w poziomach ściółki i gleby oraz w całym profilu utworzonym w mezokosmosach. Obliczenia wykonane za pomocą trzyczynnikowej ANOVA. Czynniki jakościowe – obecność gatunków dżdżownic: *L. rubellus*, *A. caliginosa*, *L. terrestris*; zmienna zależna - zagęszczenie wazonkowców w poszczególnych poziomach profilu glebowego; kolor czerwony oznacza istotne różnice $p < 0,05$.

	Ściółka		Gleba		Cały mezokosmos	
	$F_{(1,25)}$	p	$F_{(1,25)}$	p	$F_{(1,25)}$	p
<i>L. rubellus</i>	0,381	0,543	3,505	0,073	2,578	0,121
<i>A. caliginosa</i>	18,982	$p < 0,001$	3,165	0,087	8,603	0,007
<i>L. terrestris</i>	28,284	$p < 0,001$	5,760	0,024	13,653	0,001
<i>L. rubellus</i> + <i>A. caliginosa</i>	0,255	0,618	0,753	0,394	0,882	0,357
<i>L. rubellus</i> + <i>L. terrestris</i>	3,002	0,096	2,032	0,166	0,093	0,763
<i>A. caliginosa</i> + <i>L. terrestris</i>	0,023	0,880	0,141	0,710	0,035	0,852
<i>L.r.</i> + <i>A.c.</i> + <i>L.t.</i>	1,607	0,217	0,021	0,887	0,375	0,546

b. Wpływ zespołów dżdżownic na roztocze

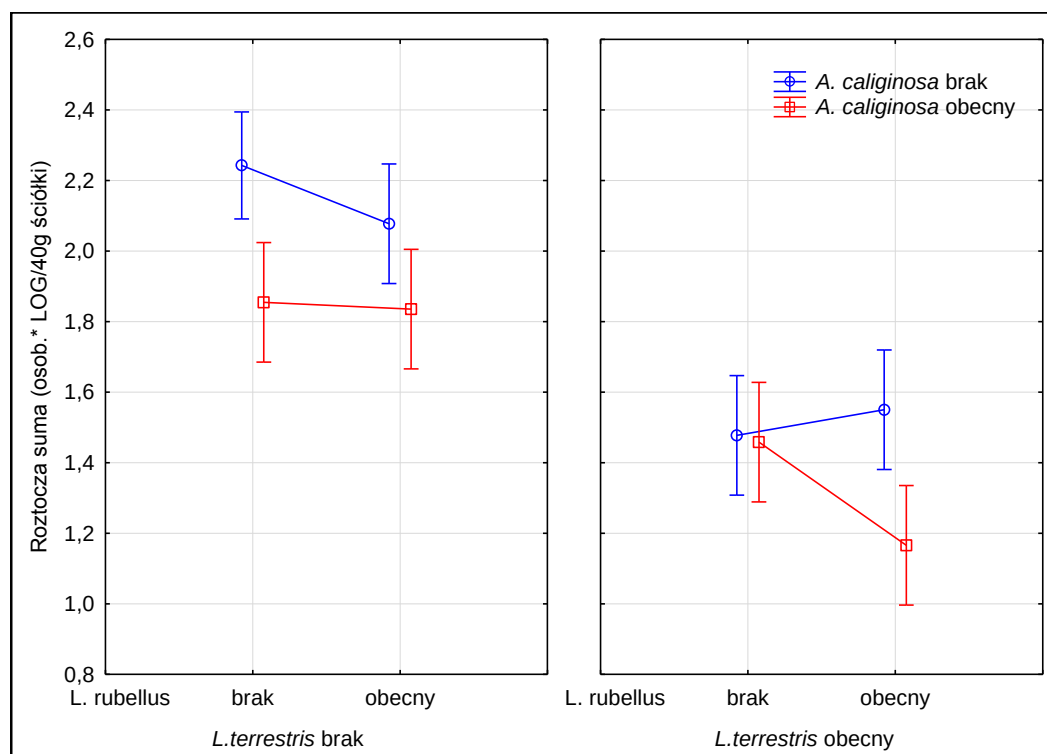
Analiza pokazała spadek zagęszczenia Oribatida, Mesostigmata i Astigmata oraz sumy roztoczy w ściółce w obecności *A. caliginosa* i *L. terrestris* (Rys 10; tab. 23).

L. rubellus w warstwie ściółki spowodował istotne zmniejszenie zagęszczenia Prostigmata (tab. 23). Ponadto ANOVA pokazała, że pomiędzy gatunkami dżdżownic występują interakcje, które wpływają na zagęszczenie roztoczy. Zagęszczenie Astigmata zależy od interakcji pomiędzy *L. terrestris* i *A. caliginosa* (tab. 23). Interakcje międzygatunkowe dżdżownic wpływają również na ogólne zagęszczenie roztoczy (tab. 23), które zmienia się znacząco w zależności od obecności poszczególnych gatunków dżdżownic w zespole (tab. 23, rys. 13). Na poziomie gleby zaobserwować można pozytywny wpływ *A. caliginosa* na zagęszczenie Mesostigmata oraz sumy roztoczy (rys. 11; tab. 24). Jednakże, towarzystwo *L. rubellus* wyraźnie zmniejszało to pozytywne oddziaływanie *A. caliginosa* na zagęszczenie roztoczy (tab. 24, rys. 14).

Obliczenia wykonane dla całego mezokosmosu pokazały istotny ujemny wpływ *L. rubellus* na zagęszczenie rzędu Prostigmata oraz ujemny wpływ *L. terrestris* na zagęszczenie Oribatida, Mesostigmata i Astigmata oraz sumy roztoczy (rys. 12; tab. 25). Ponadto występowała interakcja pomiędzy gatunkami *L. rubellus* i *A. caliginosa*, która spowodowała zmiany w zagęszczeniu Oribatida oraz sumy roztoczy (tab. 25). Rysunek dla tej interakcji (rys. 15) pokazuje, że kierunek oddziaływania każdego gatunku dżdżownicy zmienia się na odwrotny w porównaniu z wariantami jednogatunkowymi.

Tabela 23. Wpływ różnogatunkowych zespołów dżdżownic na zagęszczenie roztoczy (całkowite i głównych rzędów) w ściółce. Obliczenia wykonane za pomocą trzyczynnikowej ANOVA. Czynniki jakościowe – obecność gatunków dżdżownic: L.r. - *L. rubellus*, A.c. - *A. caliginosa*, L.t. - *L. terrestris*; zmienna zależna - zagęszczenie roztoczy oraz rzędów roztoczy w warstwie ściółki. Kolor czerwony oznacza rezultaty istotne statystycznie, $p < 0,05$

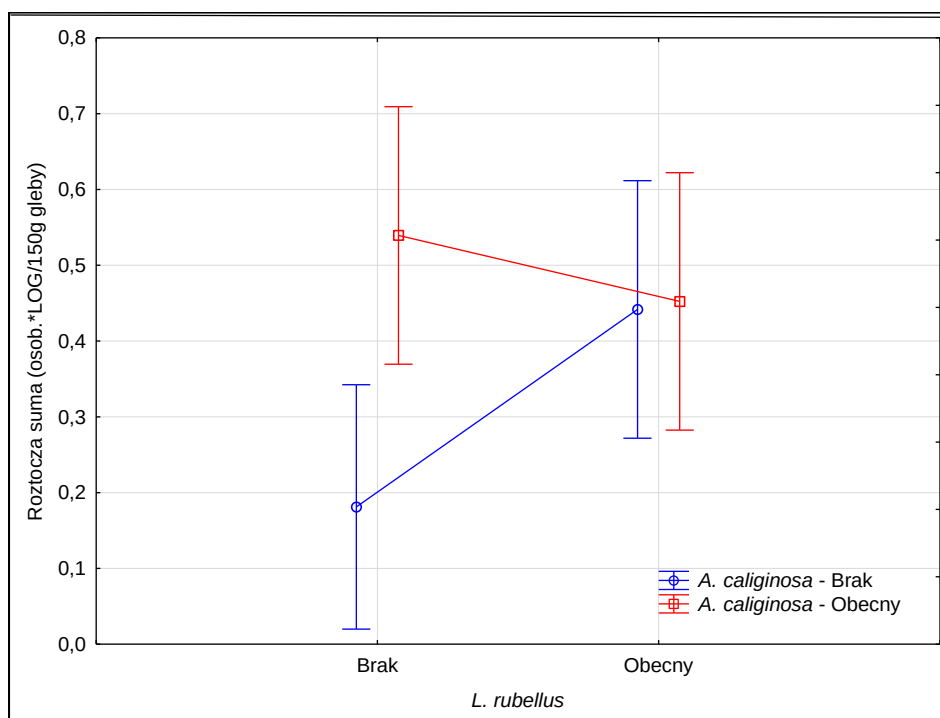
Warstwa ściółki	Suma roztoczy		Oribatida		Mesostigmata		Astigmata		Prostigmata	
	$F_{(1,24)}$	p	$F_{(1,24)}$	P	$F_{(1,24)}$	P	$F_{(1,24)}$	p	$F_{(1,24)}$	P
L. r.	3,091	0,091	1,513	0,230	1,156	0,293	0,082	0,777	6,082	0,021
A.c.	20,235	$p < 0,001$	7,827	0,010	14,868	0,001	6,026	0,021	0,178	0,677
L. t.	105,298	$p < 0,001$	122,52	$p < 0,001$	30,418	$p < 0,001$	18,670	$p < 0,001$	2,463	0,129
L.r.+A.c.	0,906	0,350	0,237	0,631	0,092	0,765	0,270	0,608	0,872	0,359
L.r.+L.t.	0,023	0,881	0,009	0,927	0,001	0,969	0,566	0,459	1,117	0,301
A.c.+L.t.	0,973	0,333	0,663	0,423	0,442	0,512	4,801	0,040	0,976	0,333
L.r.+ A.c.+L.t.	4,947	0,035	1,861	0,185	4,139	0,053	1,248	0,274	0,226	0,639



Rys 13. Wpływ interakcji pomiędzy trzema gatunkami dżdżownic (*L. rubellus*, *L. terrestris* i *A. caliginosa*) na zagęszczenie sumy roztoczy w warstwie ściółki. Zagęszczenie roztoczy na osi pionowej w skali logarytmicznej.

Tabela 24. Wpływ różnogatunkowych zespołów dżdżownic na zagęszczenie roztoczy (całkowite i głównych rzędów) w mineralnej glebie. Analiza wykonana za pomocą trzyczynnikowej ANOVA. Czynniki jakościowe – obecność gatunków dżdżownic: *L. rubellus*, *A. caliginosa*, *L. terrestris*, zmienna zależna – zagęszczenie sumy roztoczy oraz rzędów roztoczy w warstwie mineralnej gleby. Kolor czerwony oznacza rezultaty istotne statystycznie $p < 0,05$. Rząd Prostigmata nie występował w tej warstwie systemu glebowego i nie został przedstawiony w tabeli.

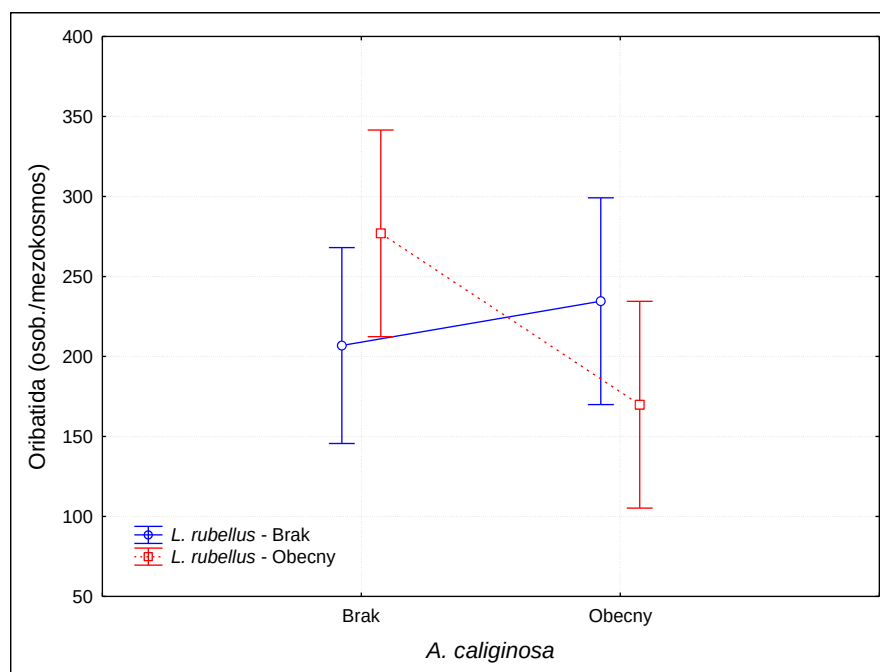
Warstwa gleby	Suma roztoczy		Oribatida		Mesostigmata		Astigmata	
	$F_{(1,24)}$	p	$F_{(1,24)}$	p	$F_{(1,24)}$	p	$F_{(1,24)}$	P
<i>L. rubellus</i>	1,135	0,297	0,382	0,542	0,932	0,344	0,344	0,563
<i>A. caliginosa</i>	5,124	0,033	0,734	0,399	12,515	0,002	0,344	0,563
<i>L. terrestris</i>	0,218	0,644	0,034	0,855	4,094	0,054	0,448	0,510
<i>L. rubellus</i> + <i>A. caliginosa</i>	4,552	0,043	3,236	0,084	0,713	0,406	3,198	0,086
<i>L. rubellus</i> + <i>L. terrestris</i>	0,663	0,423	2,669	0,115	0,732	0,400	0,284	0,599
<i>A. caliginosa</i> + <i>L. terrestris</i>	0,153	0,699	0,176	0,679	0,033	0,858	0,284	0,599
<i>L.r.</i> + <i>A.c.</i> + <i>L.t.</i>	0,004	0,949	0,115	0,738	0,002	0,962	0,448	0,510



Rys. 14. Wpływ interakcji pomiędzy gatunkami *L. rubellus* i *A. caliginosa* na zagęszczenie sumy roztoczy w warstwie gleby. Zagęszczenie roztoczy na pionowej osi w skali logarytmicznej.

Tabela 25. Wpływ różnogatunowych zespołów dżdżownic na zagęszczenie roztoczy (całkowite i głównych rzędów) całym mezokosmosie. Obliczenia wykonane przy użyciu trzyczynnikowej ANOVA. Czynniki jakościowe – obecność gatunków dżdżownic: *L. rubellus*, *A. caliginosa*, *L. terrestris*, zmienna zależna - zagęszczenie roztoczy oraz rzędów roztoczy w całym mezokosmosie. Kolor czerwony oznacza rezultaty istotne statystycznie, $p < 0,05$

Profil glebowy (ściółka + gleba)	Suma roztoczy		Oribatida		Mesostogmata		Astigmata		Prostigmata	
	F _(1,24)	P	F _(1,24)	P	F _(1,24)	P	F _(1,24)	P	F _(1,24)	p
<i>L. rubellus</i>	0,016	0,902	0,008	0,931	0,0001	0,991	0,441	0,513	5,400	0,029
<i>A. caliginosa</i>	1,977	0,172	1,644	0,212	0,015	0,903	3,560	0,071	0,076	0,785
<i>L. terrestris</i>	34,102	p<0,001	48,988	p<0,001	4,271	0,049	5,421	0,028	3,245	0,084
<i>L. rubellus</i> + <i>A. caliginosa</i>	4,979	0,035	4,741	0,039	1,398	0,248	1,415	0,245	0,420	0,523
<i>L. rubellus</i> + <i>L. terrestris</i>	0,1912	0,666	1,853	0,186	0,017	0,898	0,338	0,566	2,042	0,165
<i>A. caliginosa</i> + <i>L. terrestris</i>	4,099	0,054	2,511	0,126	1,376	0,252	1,845	0,187	0,384	0,541
<i>L.r.</i> + <i>A.c.</i> + <i>L.t.</i>	0,204	0,655	0,031	0,862	1,414	0,246	0,388	0,539	0,061	0,807



Rys. 15. Wpływ interakcji pomiędzy gatunkami *L. rubellus* i *A. caliginosa* na zagęszczenie roztoczy z rzędu Oribatida w całym mezokosmosie.

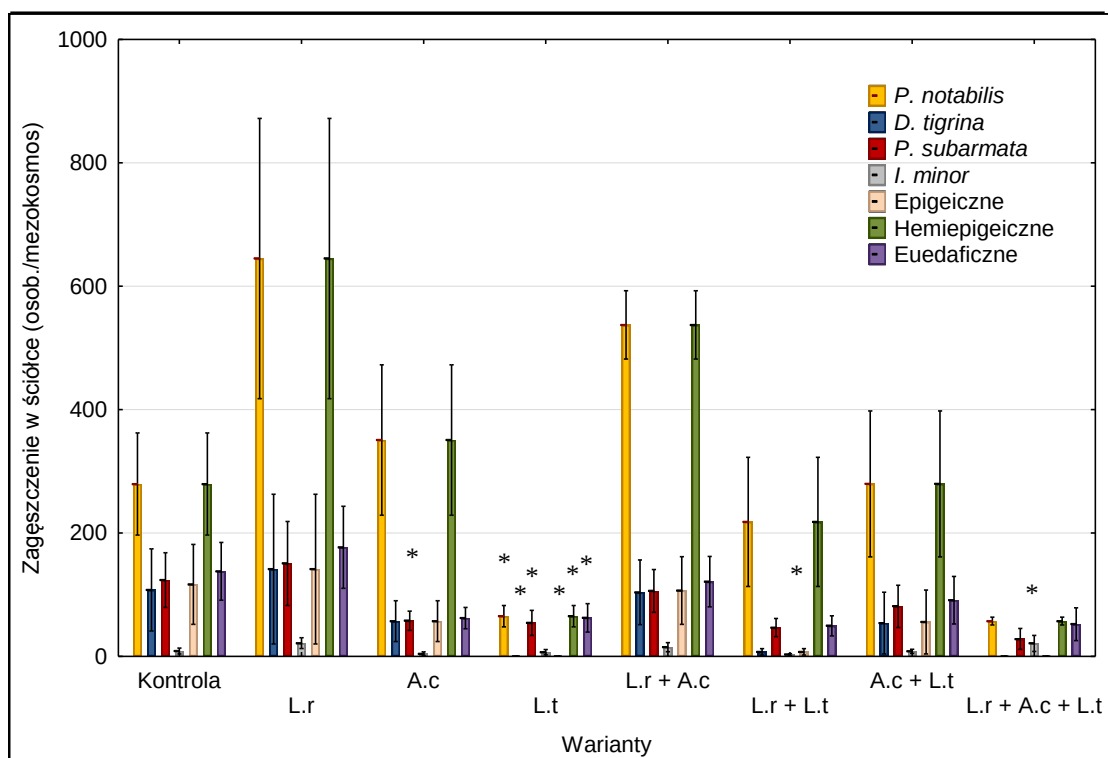
c. Wpływ zespołów dżdżownic na skoczogonki

Analiza pokazała istotny, ujemny wpływ *L. terrestris* na zagęszczenie sumy skoczogonków oraz na zagęszczenie wszystkich grup ekologicznych skoczogonków w warstwie ściółki (rys. 16; tab. 26). *Lumbricus terrestris* spowodował również spadek zagęszczenia takich gatunków, jak *D. tigrina*, *P. notabilis* i *P. subarmata*. Ten ostatni gatunek w ściółce zareagował negatywnie również na obecność *A. caliginosa* (rys. 16;

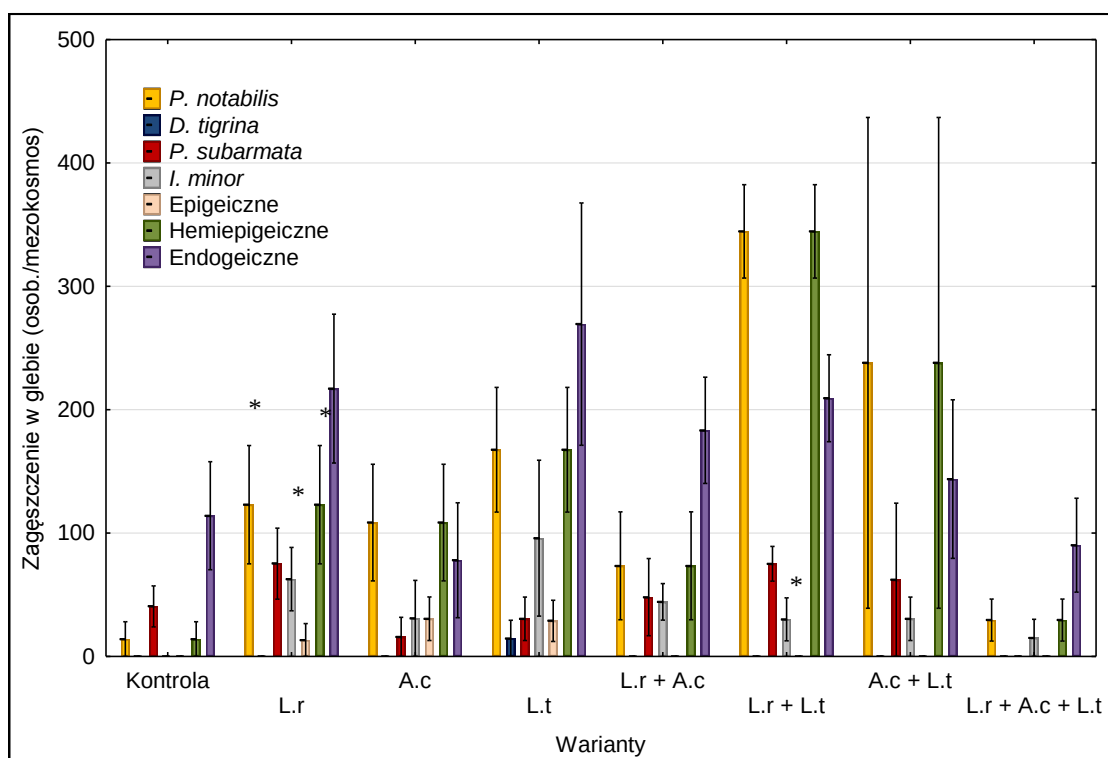
tab. 27). W przypadku sumy skoczogonków oraz skoczogonków z grupy epigeicznej w ściółce miały miejsce skomplikowane interakcje pomiędzy wszystkimi trzema gatunkami dżdżownic (tab. 26). Oddziaływania *L. rubellus* i *A. caliginosa* (razem i oddzielnie) na sumę skoczogonków różnią się od siebie w zależności od tego, czy w zespole występuje gatunek *L. terrestris*. Interesujące jest to, że współwystępowanie *A. caliginosa* i *L. rubellus* może wzmocnić a oddzielne osłabić negatywny wpływ *L. terrestris* na skoczogonki (rys. 18 i 19).

W mineralnej glebie wpływ dżdżownic był odwrotny niż w ściółce. Wszystkie trzy gatunki dżdżownic spowodowały wzrost zagęszczenia sumy skoczogonków w glebie (rys. 17; tab. 28). Ponadto *L. rubellus* spowodował wzrost zagęszczenia skoczogonków hemiepigeicznych (rys. 17; tab. 28) oraz dominujących gatunków *P. notabilis* i *P. subarmata* (tab. 29). ANOVA pokazała również występowanie interakcji pomiędzy *L. rubellus* i *L. terrestris*, które wpłynęły na zagęszczenie sumy skoczogonków oraz skoczogonków z grupy epigeicznej (rys. 20; tab. 28). Pozytywny wpływ *L. rubellus* wobec skoczogonków epigeicznych znika w towarzystwie *L. terrestris* (rys. 20). Analiza wpływu różnogatunkowych zgrupowań dżdżownic na zagęszczenie dominujących gatunków skoczogonków w glebie pokazała pozytywny wpływ *L. rubellus* na zagęszczenie *P. notabilis* i *I. minor* (rys. 17; tab. 29).

W skali całego mezokosmosu charakter oddziaływania dżdżownic na ogólne zagęszczenie skoczogonków oraz zagęszczenie grup ekologicznych jest zbieżny z oddziaływaniem dżdżownic w warstwie ściółki. Analiza pokazała negatywny wpływ *L. terrestris* na zagęszczenia sumy skoczogonków oraz wszystkich grup ekologicznych skoczogonków (tab. 30). Pozostałe gatunki dżdżownic nie spowodowały istotnych zmian w zagęszczeniu skoczogonków. ANOVA pokazała również interakcję pomiędzy wszystkimi trzema badanymi gatunkami dżdżownic, które spowodowała zmiany w zagęszczeniu skoczogonków epigeicznych (tab. 30; rys. 21). Analiza wpływu różnogatunkowych zespołów dżdżownic na dominujące gatunki skoczogonków pokazała negatywny wpływ *L. terrestris* na *D. tigrina*, *P. notabilis* oraz *P. subarmata* (tab. 30). Zagęszczenie *D. tigrina* również zależało od interakcji pomiędzy trzema analizowanymi gatunkami dżdżownic (tab. 31; rys. 22). Na zmianę zagęszczenia tego gatunku istotnie oddziaływały stosunki pomiędzy *L. rubellus* i *A. caliginosa*, charakter których zmieniał zdecydowanie się w obecności *L. terrestris* (rys. 22).



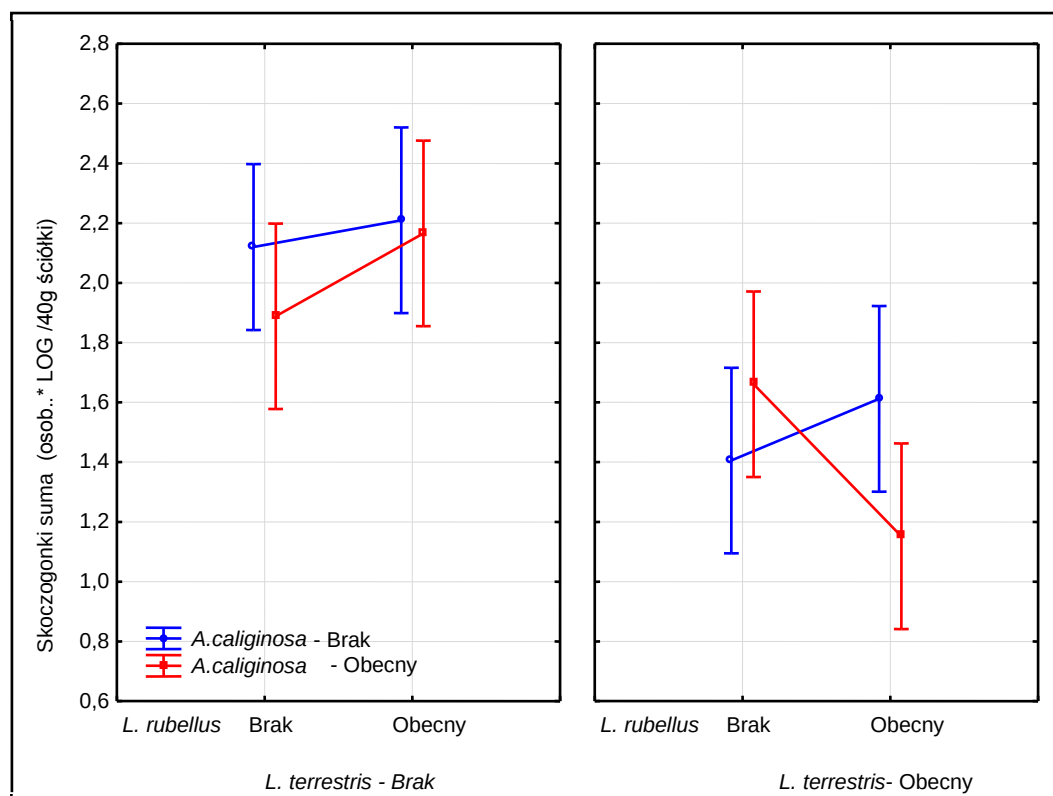
Rys. 16. Wpływ różnogatunkowych zespołów dżdżownic na zagęszczenie skoczogonków w warstwie ściółki – średnia i błąd standardowy. Lr – *L. rubellus*, Ac – *A. caliginosa*, Lt – *L. terrestris*



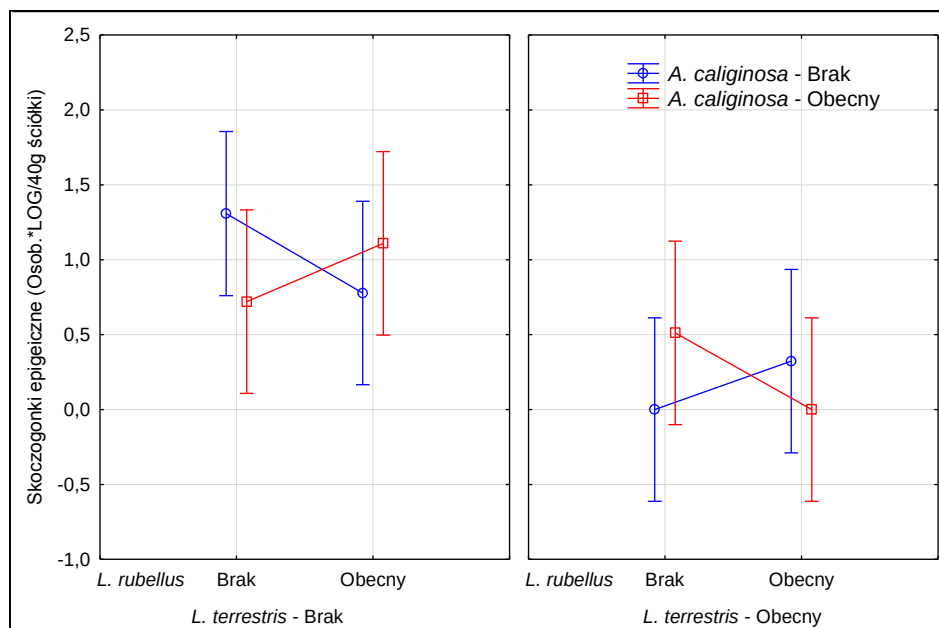
Rys. 17. Wpływ różnogatunkowych zespołów dżdżownic na zagęszczenie skoczogonków w warstwie gleby – średnia i błąd standardowy. Lr – *L. rubellus*, Ac – *A. caliginosa*, Lt – *L. terrestris*

Tabela 26. Wpływ różnogatunkowych zespołów dżdżownic na zagęszczenie skoczogonków (całkowite i dominujących gatunków oraz grup ekologicznych) w warstwie ściółki. Wyniki trzyczynnikowej ANOVA. Czynniki jakościowe – obecność gatunków dżdżownic: *L. rubellus*, *A. caliginosa*, *L. terrestris*, zmienna zależna - zagęszczenie sumy skoczogonków oraz grup ekologicznych skoczogonków. Kolor czerwony oznacza rezultaty istotne statystycznie, $p < 0,05$.

	Suma skoczogonków		Grupa epigeiczna		Grupa hemiepigeiczna		Grupa endogeiczna	
	$F_{(1,24)}$	p	$F_{(1,24)}$	p	$F_{(1,24)}$	p	$F_{(1,24)}$	p
<i>L. rubellus</i>	0,023	0,880	0,157	0,695	0,494	0,489	0,248	0,623
<i>A. caliginosa</i>	1,302	0,265	0,007	0,934	0,209	0,651	4,199	0,051
<i>L. terrestris</i>	36,767	$p < 0,001$	13,764	0,001	32,007	$p < 0,001$	10,781	0,003
<i>L. rubellus</i> + <i>A. caliginosa</i>	1,569	0,222	0,010	0,920	3,572	0,070	0,086	0,772
<i>L. rubellus</i> + <i>L. terrestris</i>	2,525	0,125	0,003	0,955	3,153	0,088	1,824	0,189
<i>A. caliginosa</i> + <i>L. terrestris</i>	0,029	0,867	0,288	0,597	0,018	0,893	0,365	0,552
<i>L.r. + A.c. + L.t.</i>	4,600	0,042	4,462	0,045	3,879	0,060	1,666	0,209



Rys 18. Wpływ interakcji pomiędzy *A. caliginosa*, *L. rubellus* i *L. terrestris* na zagęszczenie sumy skoczogonków w ściółce. Wartości logarytmowane.



Rys 19. Wpływ interakcji pomiędzy *A. caliginosa*, *L. rubellus* i *L. terrestris* na zagęszczenie skoczogonków epigeicznych ściółce. Warości logarytmowane.

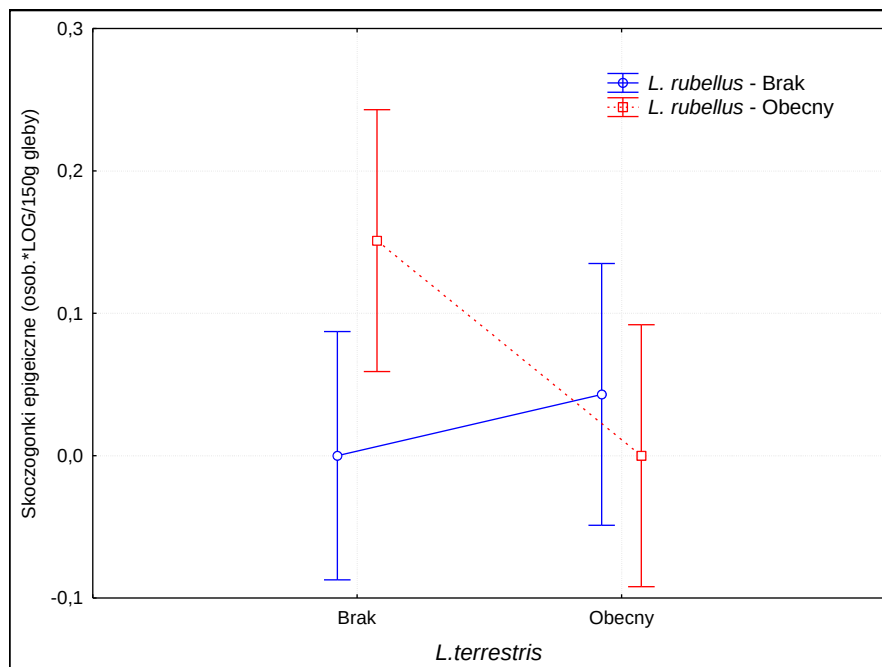
Tabela 27. Wpływ różnogatunkowych zespołów dżdżownic na dominujące gatunki skoczogonków w ściółce. Wyniki trzyczynnikowej ANOVA. Czynniki jakościowe – obecność gatunków dżdżownic: *L. rubellus*, *A. caliginosa*, *L. terrestris*, zmienna zależna - zagęszczenie sumy skoczogonków oraz grup ekologicznych skoczogonków. Kolor czerwony oznacza rezultaty istotne statystycznie, $p < 0,05$.

	<i>Desoria tigrina</i>		<i>Parisotoma notabilis</i>		<i>Protaphorura subarmata</i>		<i>Isotomiella minor</i>	
	$F_{(1,24)}$	p	$F_{(1,24)}$	p	$F_{(1,24)}$	p	$F_{(1,24)}$	p
<i>L. rubellus</i>	0,079	0,780	0,494	0,489	0,825	0,373	0,763	0,391
<i>A. caliginosa</i>	<0,001	0,985	0,209	0,651	4,254	0,0497	0,023	0,881
<i>L. terrestris</i>	12,639	0,002	32,007	$p < 0,001$	10,723	0,003	1,136	0,297
<i>L. rubellus</i> + <i>A. caliginosa</i>	<0,001	0,989	3,572	0,070	0,008	0,932	0,734	0,401
<i>L. rubellus</i> + <i>L. terrestris</i>	0,025	0,876	3,153	0,088	1,636	0,213	0,731	0,401
<i>A. caliginosa</i> + <i>L. terrestris</i>	0,177	0,678	0,018	0,893	<0,000	0,990	1,512	0,230
<i>L.r.</i> + <i>A.c.</i> + <i>L.t.</i>	3,869	0,060	3,879	0,060	3,041	0,094	0,316	0,579

Tabela 28. Wpływ różnogatunkowych zespołów dżdżownic na zagęszczenie sumy skoczogonków i grup ekologicznych w warstwie gleby. Wyniki trzyczynnikowej ANOVA. Czynniki jakościowe – obecność gatunków dżdżownic: *L. rubellus*, *A. caliginosa*, *L. terrestris*; zmienna zależna - zagęszczenie sumy skoczogonków oraz grup ekologicznych skoczogonków. Kolor czerwony oznacza rezultaty istotne statystycznie $p < 0,05$

	Suma skoczogonków		Grupa epigeiczna		Grupa hemiepigeiczna		Grupa endogeiczna	
	$F_{(1,24)}$	p	$F_{(1,24)}$	p	$F_{(1,24)}$	p	$F_{(1,24)}$	p
<i>L. rubellus</i>	6,904	0,015	1,501	0,232	9,416	0,005	1,077	0,309
<i>A. caliginosa</i>	6,599	0,017	1,941	0,176	2,735	0,111	1,751	0,198
<i>L. terrestris</i>	4,582	0,042	1,501	0,232	2,685	0,114	1,728	0,201
<i>L. rubellus</i> + <i>A. caliginosa</i>	0,800	0,380	0,174	0,680	0,001	0,983	1,015	0,323

<i>L.rubellus</i> + <i>L.terrestris</i>	4,572	0,043	4,844	0,037	3,828	0,062	1,058	0,314
<i>A.caliginosa</i> + <i>L.terrestris</i>	0,919	0,347	0,174	0,680	1,858	0,185	0,018	0,895
<i>L.r.</i> + <i>A.c.</i> + <i>L.t.</i>	0,613	0,441	1,941	0,176	0,538	0,470	0,151	0,701



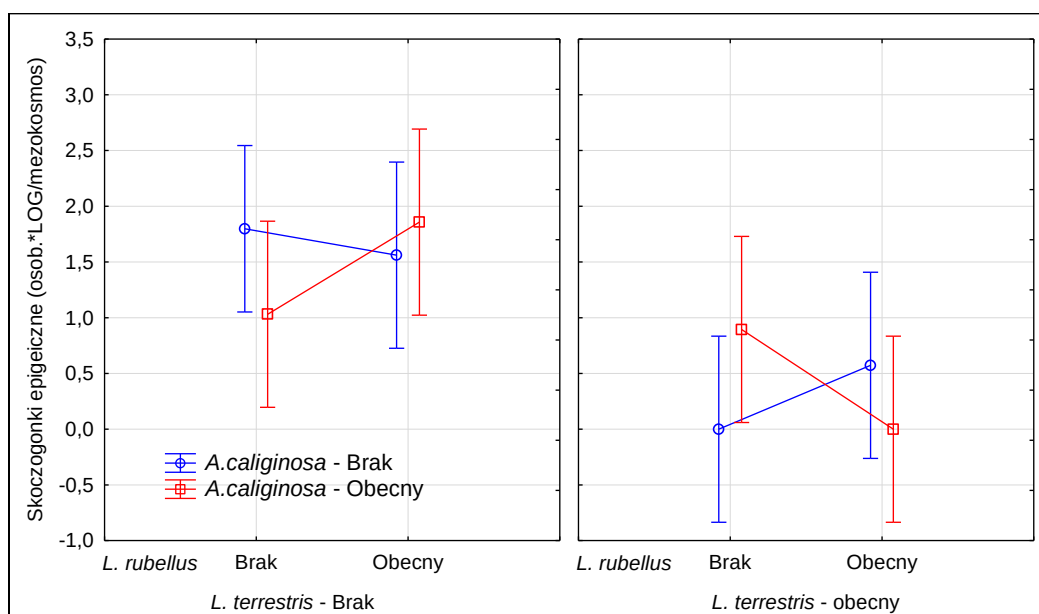
Rys 20. Wpływ interakcji pomiędzy *L. rubellus* i *L. terrestris* na zagęszczenie skoczogonków epigeicznych w glebie. Wartości logarytmowane.

Tabela 29. Wpływ różnogatunkowych zespołów dżdżownic na zagęszczenie dominujących gatunków skoczogonków w warstwie gleby. Wyniki trzyczynnikowej ANOVA. Czynniki jakościowe – obecność gatunków dżdżownic: *L. rubellus*, *A. caliginosa*, *L. terrestris*, zmienna zależna - zagęszczenie sumy skoczogonków oraz grup ekologicznych skoczogonków. Kolor czerwony oznacza rezultaty istotne statystycznie $p < 0,05$

	Desoria tigrina		Parisotoma notabilis		Protaphorura subarmata		Isotomiella minor	
	$F_{(1,24)}$	P	$F_{(1,24)}$	P	$F_{(1,24)}$	P	$F_{(1,24)}$	P
<i>L. rubellus</i>	0,143	0,709	9,416	0,005	2,944	0,099	4,702	0,040
<i>A.caliginosa</i>	1,994	0,170	2,735	0,111	2,086	0,161	2,831	0,105
<i>L. terrestris</i>	0,143	0,709	2,685	0,114	1,958	0,174	3,052	0,093
<i>L.rubellus</i> + <i>A.caliginosa</i>	0,143	0,709	0,001	0,983	0,292	0,594	0,015	0,905
<i>L.rubellus</i> + <i>L.terrestris</i>	1,994	0,170	3,828	0,062	0,271	0,607	1,241	0,276
<i>A.caliginosa</i> + <i>L.terrestris</i>	0,143	0,709	1,858	0,185	0,627	0,436	0,457	0,505
<i>L.r.</i> + <i>A.c.</i> + <i>L.t.</i>	1,994	0,170	0,538	0,470	1,145	0,295	1,342	0,258

Tabela 30. Wpływ różnogatunkowych zespołów dżdżownic na zagęszczenie sumy skoczogonków oraz grup ekologicznych skoczogonków w całym mezokosmosie. Obliczenia wykonane za pomocą trzyczynnikowej ANOVA. Czynniki jakościowe – obecność gatunków dżdżownic: *L. rubellus*, *A. caliginosa*, *L. terrestris*, zmienna zależna - zagęszczenie sumy skoczogonków oraz grup ekologicznych skoczogonków. Kolor czerwony oznacza rezultaty istotne statystycznie $p < 0,05$

	Suma skoczogonków		Grupa epigeiczna		Grupa hemiepigeiczna		Grupa endogeiczna	
	$F_{(1,24)}$	P	$F_{(1,24)}$	P	$F_{(1,24)}$	P	$F_{(1,24)}$	P
<i>L. rubellus</i>	2,991	0,096	0,056	0,815	2,525	0,125	1,129	0,298
<i>A. caliginosa</i>	1,682	0,207	0,017	0,897	0,936	0,343	1,545	0,225
<i>L. terrestris</i>	23,894	$p < 0,001$	17,829	$p < 0,001$	12,260	0,002	6,339	0,019
<i>L. rubellus</i> + <i>A. caliginosa</i>	2,851	0,104	0,126	0,725	1,879	0,183	1,188	0,286
<i>L. rubellus</i> + <i>L. terrestris</i>	3,778	0,063	0,648	0,428	2,488	0,127	1,857	0,185
<i>A. caliginosa</i> + <i>L. terrestris</i>	0,162	0,691	0,489	0,491	0,038	0,847	0,926	0,345
<i>L.r. + A.c. + L.t.</i>	2,780	0,108	4,996	0,035	0,945	0,340	0,852	0,365

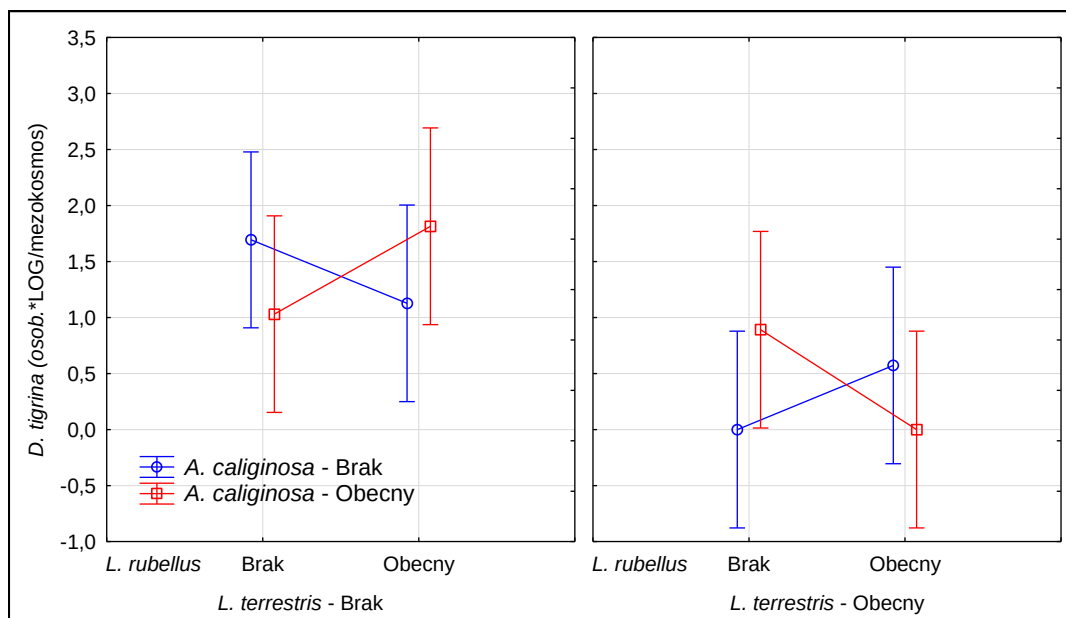


Rys 21. Wpływ interakcji pomiędzy trzema gatunkami dżdżownic *L. rubellus*, *L. terrestris* i *A. caliginosa* na zagęszczenie skoczogonków epigeicznych w całym mezokosmosie. Wartości logarytmowane.

Tabela 31. Wpływ różnogatunkowych zespołów dżdżownic na zagęszczenie dominujących gatunków skoczogonków w całym mezokosmosie. Wyniki trzyczynnikowej ANOVA. Czynniki jakościowe – obecność gatunków dżdżownic: *L. rubellus*, *A. caliginosa*, *L. terrestris*, zmienna zależna - zagęszczenie sumy skoczogonków oraz grup ekologicznych skoczogonków. Kolor czerwony oznacza rezultaty istotne statystycznie, $p < 0,05$.

	Desoria tigrina		Parisotoma notabilis		Protaphorura subarmata		Isotomiella minor	
	$F_{(1,24)}$	P	$F_{(1,24)}$	P	$F_{(1,24)}$	P	$F_{(1,24)}$	P
<i>L. rubellus</i>	0,007	0,932	2,525	0,125	0,184	0,672	3,606	0,069
<i>A. caliginosa</i>	0,083	0,776	0,936	0,343	0,000	0,988	2,966	0,097
<i>L. terrestris</i>	12,462	0,002	12,260	0,002	7,805	0,010	3,011	0,095

<i>L.rubellus</i> + <i>A.caliginosa</i>	0,009	0,925	1,879	0,183	0,654	0,426	0,330	0,571
<i>L.rubellus</i> + <i>L.terrestris</i>	0,203	0,657	2,488	0,127	1,875	0,183	0,690	0,414
<i>A.caliginosa</i> + <i>L.terrestris</i>	0,061	0,807	0,038	0,847	1,252	0,274	0,0004	0,984
<i>L.r.</i> + <i>A.c.</i> + <i>L.t.</i>	5,589	0,026	0,945	0,340	3,463	0,075	1,293	0,266



Rys 22. Wpływ interakcji pomiędzy trzema gatunkami dżdżownic *L. rubellus*, *L. terrestris* i *A. caliginosa* na zagęszczenie *D. tigrina* w całym mezokosmosie. Wartości logarytmowane.

4.2.2. Wpływ zespołów dżdżownic na strukturę zespołu mezofauny

Test chi kwadrat pokazał istotny wpływ obecności różnogatunkowych zgrupowań dżdżownic na strukturę zespołu mezofauny w ściółce ($\chi^2 = 14540,12$ $p < 0,001$), glebie ($\chi^2 = 42219,3$ $p < 0,001$) oraz całym profilu glebowym ($\chi^2 = 36695,0$ $p < 0,001$). Istotnie zmienił się udział procentowy wszystkich analizowanych grup mezofauny (Tab. 32).

W ściółce, uzyskano istotne różnice w udziale wszystkich grup mezofauny pomiędzy prawie wszystkimi wariantami zgrupowań dżdżownic oraz informacje o interakcjach pomiędzy tymi gatunkami (tab. 33). Tylko w trzech przypadkach analiza nie pokazała różnicy w porównaniu z kontrolą: *L. rubellus* nie spowodował zmian w udziale Oribatida, *L. terrestris* nie wpłynął na udział skoczogonków oraz dwugatunkowy zespół *A. caliginosa* i *L. terrestris* nie spowodował zmian w udziale procentowym wazonkowców. Bardzo interesującą sytuacją jest brak różnicy w udziale wszystkich grup mezofauny w porównaniu wariantu jednogatunkowego z *A. caliginosa* i trzygatunkowego z *L. rubellus* + *A. caliginosa* + *L. terrestris*. W porównaniach wariantu z *L. terrestris* z wariantami dwugatunkowymi i trzygatunkowym również

istnieje kilka nieistotnych wyników. Negatywny wpływ gatunku *L. terrestris* na procentowy udział Mesostigmata i Oribatida nie zmieniał się w obecności pozostałych gatunków dżdżownic. Zmiany udziału procentowego zespołu mezofauny w ściółce przedstawione są na wykresie rys. 23. W wariantach jednogatunkowych główne różnice dotyczą zmian pomiędzy udziałem wazonkowców i skoczogonków. *L. rubellus* powoduje większy udział skoczogonków, a *L. terrestris* większy udział wazonkowców. *A. caliginosa* wpływa natomiast na proporcje Oribatida i skoczogonków. W wariantach dwugatunkowych z *A. caliginosa* (*A. caliginosa* + *L. rubellus* i *A. caliginosa* + *L. terrestris*) wpływ na udział procentowy mezofauny jest bardzo podobny. Różnice występują tylko w Oribatida i Mesostigmata (rys. 23). W wariantcie trzygatunkowym struktura zespołu mezofauny przedstawia się tak samo, jak w wariantcie z samym tylko *L. terrestris* (rys. 23).

Dla mineralnej gleby uzyskałem istotne wyniki wyłącznie w przypadku wazonkowców i skoczogonków. Zmniejszanie udziału jednej z grup powodowało wzrost udziału procentowego drugiej grupy. Uzyskałem tu tylko trzy nieistotne wyniki (tab. 33). Brak różnic pomiędzy wpływem *A. caliginosa* i wpływem zespołu trzygatunkowego zarówno w odniesieniu do wazonkowców, jak i skoczogonków. Co ciekawe, jest to kolejny po ściółce brak rezultatu przy porównaniu tych wariantów. Rezultat ten potwierdza to, że zmiany wywołane przez sam gatunek *A. caliginosa* są tak silne, że obecność pozostałych dwóch gatunków dżdżownic nie powoduje dodatkowych zmian. Brak różnic stwierdziłem ponadto w przypadku skoczogonków przy porównaniu wariantów *L. terrestris* i *L. rubellus* + *L. terrestris*. Obydwa gatunki miały negatywny wpływ w wariantach jednogatunkowych. Brak różnic w opisanym powyżej przypadku wskazuje na to, że wpływ *L. terrestris* jest silniejszy, a dodanie drugiego gatunku nie powoduje kolejnych zmian. Pozostałe porównania pokazały zmiany w udziale procentowym skoczogonków i wazonkowców w warstwie gleby, co w konsekwencji wpływa na strukturę zespołu mezofauny w glebie. W wariantach jednogatunkowych *L. rubellus* i *A. caliginosa* spowodowały zmniejszenie udziału procentowego wazonkowców i wzrost udziału skoczogonków (rys. 24). W wariantach dwugatunkowych wpływ wariantu *L. rubellus* + *A. caliginosa* na wzrost udziału skoczogonków kosztem zmniejszenia udziału wazonkowców był dużo silniejszy niż w wariantach jednogatunkowych tych dżdżownic, co sugeruje, że ich wpływy się sumują (rys. 24). Wpływ wariantu *L. rubellus* + *L. terrestris* na zmiany udziału procentowego grup mezofauny były słabszy od wariantu z samym *L. rubellus* oraz od wariantu *L.*

terrestris + *A. caliginosa*. Najsilniejsze zmiany w strukturze zespołu mezofauny widoczne są w trzygatunkowym zespole dżdżownic – występuje tu znaczny udział roztoczy i najniższy udział wazonkowców (rys. 24).

W skali całego mezokosmosu analiza pokazała brak różnic w udziale procentowym Mesostigmata. W przypadku pozostałych grup, w większości przypadków analiza pokazała istotne różnice pomiędzy analizowanymi wariantami (tab. 33). Brak różnic odnotowany został w kilku przypadkach. Dla Skoczogonków pomiędzy kontrolą a wariantem z *A. caliginosa*. Dla Oribatida pomiędzy kontrolą a wariantem z *L. terrestris* oraz pomiędzy wariantami z *A. caliginosa* i z *L. terrestris* a dwugatunkowym wariantem *L. terrestris* + *L. rubellus* i 3-gatunkowym wariantem. W odniesieniu do całego mezokosmosu, podobnie jak dla warstwy ściółki stwierdziłem brak istotnej różnicy w udziale procentowym wszystkich grup mezofauny pomiędzy wariantem z gatunkiem *A. caliginosa* i 3-gatunkowym wariantem dżdżownic (tab. 33). To pozwala sugerować, że wpływ *A. caliginosa* na strukturę zespołu mezofauny był silniejszy od pozostałych gatunków dżdżownic. W skali całego mezokosmosu w wariantach jednogatunkowych *L. rubellus* i *A. caliginosa* spowodowały podobny spadek udziału procentowego wazonkowców (rys. 25). W wariacie z *A. caliginosa* w porównaniu z kontrolą zwiększył się nie tylko udział skoczogonków, ale także Oribatida. W dwugatunkowych wariantach największe zmiany (zmniejszenie udziału wazonkowców i wzrost udziału skoczogonków) występują w obecności *A. caliginosa* (rys. 25). Interesujące, że wariant dwugatunkowy *L. rubellus* + *L. terrestris* zawiera podobne proporcje mezofauny jak w kontroli i samym tylko *L. terrestris* (rys. 25).

Tabela 32. Wpływ różnogatunkowych zgrupowań dżdżownic na udział procentowy grup mezofauny. W tabeli pokazane są wyniki testu chi kwadrat. Wyniki o wartości wyższej niż 14,067 są istotne statystycznie.

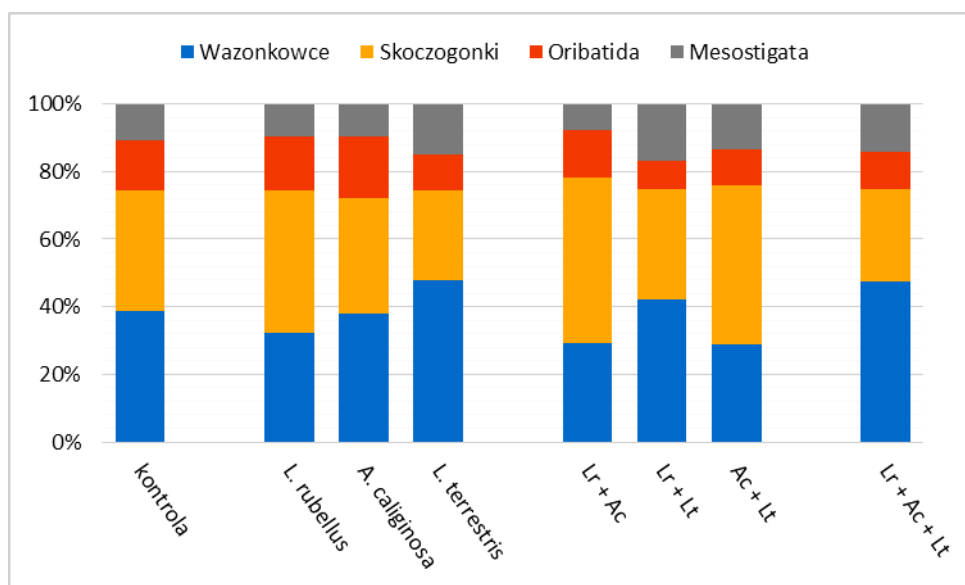
	Warstwa ściółki	Warstwa gleby	Cały profil glebowy
Enchytraeidae	401,361	1250,578	1445,673
Oribatida	39,176	8,934	36,019
Mesostigmata	14,999	11,178	10,011
Collembola	551,850	724,306	1175,285

Tabela 33. Test *post hoc* dla istotnych wyników odnośnie ściółki, mineralnej gleby i całego profilu glebowego zawartych w tab. 32. K. – kontrola bez dżdżownic, L.r – *L. rubellus*; A. c – *A. caliginosa*; L.t – *L. terrestris*; W tabeli zawarte są wartości *q* –

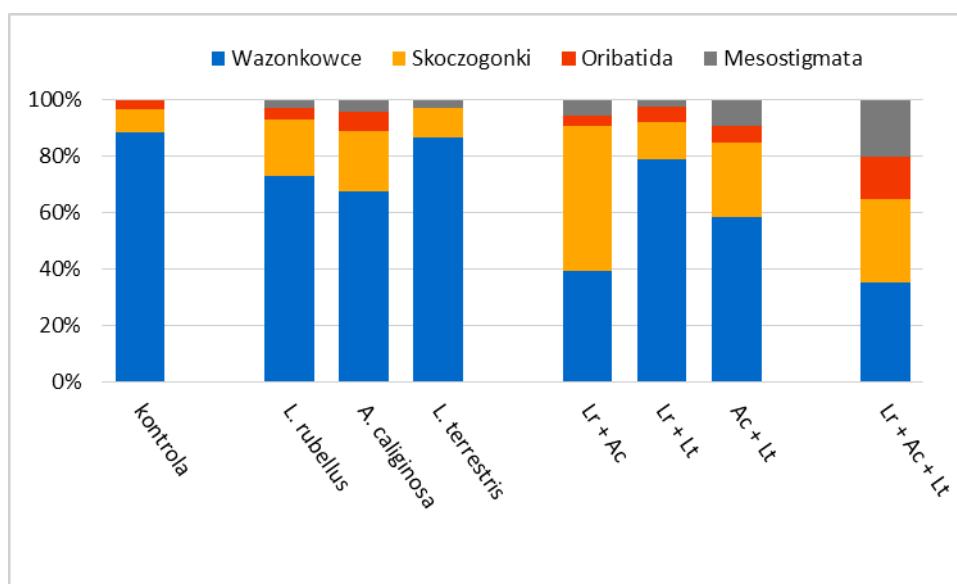
wartość testu, jeśli jest ona wyższa niż 4,268, to można odrzucić hipotezę zerową o braku różnic pomiędzy wariantami. Czerwony kolor oznacza wyniki istotne statystycznie. Minus oznacza, że pierwszy porównywany wariant ma niższą wartość niż wariant drugi.

Poziom profilu glebowego		Enchytraeidae						
		L. r	A. c	L. t	L. r + A.c	L.r+L.t	A.c +L.t	L.r+A.c+L.t
Ściółka	K.	52,6	15,5	-11,1	42,1	4,6	-2,0	-33,1
	L. r		-33,7	-43,5	-7,3	-32,7	-40,4	-66,3
	A. c			-20,7	25,1	-6,9	-13,6	-0,3
	L. t				37,8	12,8	8,1	-17,1
	L.r+A.c					-26,4	-33,6	-59,8
	L.r+L.t						-5,4	-34,9
	A.c +L.t							-27,1
		Collembola						
		L. r	A. c	L. t	L. r + A.c	L.r+L.t	A.c +L.t	L.r+A.c+L.t
	K.	-56,9	-23,1	3,5	-75,4	-21,9	-94,4	16,1
	L. r		30,1	38,6	-22,1	18,4	-53,1	51,9
	A. c			18,3	-49,2	-4,3	-73,6	0,2
	L. t				-51,7	-19,3	-72,1	9,8
	L.r+A.c					33,8	-34,8	64,9
	L.r+L.t						-58,1	33,5
	A.c +L.t							83,9
		Oribatida						
		L. r	A. c	L. t	L. r + A.c	L.r+L.t	A.c +L.t	L.r+A.c+L.t
	K.	3,1	-70,2	29,5	26,2	45,4	38,9	32,9
	L. r		-73,5	27,7	23,4	43,3	36,8	30,9
	A. c			73,9	91,5	95,4	90,5	0,5
	L. t				-12,1	8,5	2,9	2,2
	L.r+A.c					24,8	18,0	14,9
	L.r+L.t						-6,3	-6,9
	A.c +L.t							-0,6
		Mesostigmata						
		L. r	A. c	L. t	L. r + A.c	L.r+L.t	A.c +L.t	L.r+A.c+L.t
	K.	23,8	13,8	-15,8	34,6	-17,4	-6,7	4,4
	L. r		-8,4	-30,4	12,3	-34,3	-24,5	-10,5
	A. c			-24,2	19,5	-26,9	-16,8	-0,03
	L. t				37,6	0,6	8,8	16,0
	L.r+A.c					-42,1	-32,4	-18,2
	L.r+L.t						9,1	18,7
	A.c +L.t							8,8
Mineralna gleba		Wazonkowce						
		L. r	A. c	L. t	L. r + A.c	L.r+L.t	A.c +L.t	L.r+A.c+L.t
	K.	111,0	118,6	65,8	204,9	104,0	144,9	157,9
	L. r		12,7	-33,6	106,1	-5,4	46,9	74,2
	A. c			-43,6	89,9	-17,7	33,9	0,4
	L. t				125,2	28,4	72,5	94,9
	L.r+A.c					-109,4	-51,1	-11,2
	L.r+L.t						51,1	90,6
	A.c +L.t							31,7
		Skoczogonki						
		L. r	A. c	L. t	L. r + A.c	L.r+L.t	A.c +L.t	L.r+A.c+L.t
	K.	-61,8	-49,9	-16,8	-163,7	-23,2	-77,1	-84,9
	L. r		10,1	39,6	-111,9	40,2	-22,4	-38,0
	A. c			29,3	-116,9	28,6	-30,7	-0,3
	L. t				-135,9	-4,1	-56,2	-66,7
	L.r+A.c					147,8	79,7	50,5
	L.r+L.t						-58,2	-79,9
	A.c +L.t							-17,7

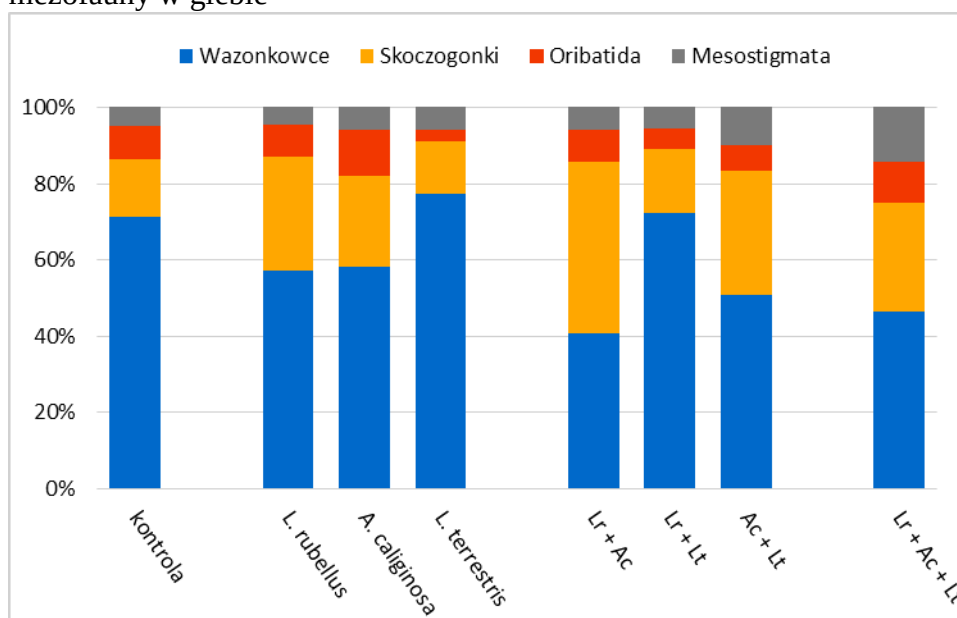
Cały mezokosmos		Wazonkowce						
		L. r	A. c	L. t	L. r + A.c	L.r+L.t	A.c +L.t	L.r+A.c+L.t
	K.	45,8	24,2	-53,5	106,4	-29,9	52,4	26,5
	L. r		-19,7	-89,9	65,0	-71,4	15,2	-5,8
	A. c			-71,7	80,2	-51,1	30,9	0,03
	L. t				136,7	25,4	91,4	65,8
	L.r+A.c					-124,9	-39,3	-52,01
	L.r+L.t						74,3	54,5
	A.c +L.t							-16,8
		Skoczogonki						
		L. r	A. c	L. t	L. r + A.c	L.r+L.t	A.c +L.t	L.r+A.c+L.t
	K.	16,9	-3,9	94,1	41,1	48,9	49,3	19,9
	L. r		-20,5	82,8	25,9	35,1	36,1	8,2
	A. c			95,7	43,9	51,5	51,6	0,1
	L. t				-59,9	-47,8	-43,5	-58,2
	L.r+A.c					10,8	13,2	-10,5
	L.r+L.t						2,7	-21,2
	A.c +L.t							-20,2
		Oribatida						
		L. r	A. c	L. t	L. r + A.c	L.r+L.t	A.c +L.t	L.r+A.c+L.t
	K.	22,2	5,1	1,8	11,508	4,642	-30,596	-34,708
	L. r		-16,4	-15,4	-9,691	-14,981	-49,829	-51,078
	A. c			-2,3	6,303	0,000	-34,307	-0,164
	L. t				7,370	2,137	-26,970	-31,488
	L.r+A.c					-5,814	-39,748	-42,607
	L.r+L.t						-32,212	-41,341
	A.c +L.t							-7,718



Rys.23 Wpływ różnogatunkowych zgrupowań dżdżownic na strukturę zespołu mezofauny w ściółce



Rys.24 Wpływ różnogatunkowych zgrupowań dżdżownic na strukturę zespołu mezofauny w glebie



Rys.25 Wpływ różnogatunkowych zgrupowań dżdżownic na zespół mezofauny w całym systemie glebowym

4.2.3. Podsumowanie eksperymentu B.

Przedstawiona poniżej Tabela 34 zawiera podsumowanie istotnych rezultatów uzyskanych w eksperymencie B.

- Nie tylko jedno-, ale i wielogatunkowe zgrupowania dżdżownic wpływają na zagęszczenie mezofauny. W wielogatunkowych zgrupowaniach zauważalne są oddziaływania pojedynczych gatunków, ale można również wskazać na wspólne oddziaływanie dwóch lub trzech gatunków dżdżownic.

- Interakcje pomiędzy gatunkami dżdżownic mogą zmieniać charakter ich indywidualnego wpływu na zespoły mezofauny. Na te zmiany nakładają się reakcje zespołu mezofauny na wszystkich poziomach jego organizacji – od zagęszczenia oddzielnych gatunków i dużych taksonów do grup ekologicznych i zespołu jako całości.
- Wszystkie analizowane dwu- i trzygatunkowe zgrupowania dżdżownic wpływały na zagęszczenie i strukturę zespołu mezofauny.
- Zmiany w zagęszczeniu roztoczy i skoczogonków spowodowane interakcjami pomiędzy dżdżownicami były zarejestrowane we wszystkich analizowanych poziomach profilu glebowego. W odróżnieniu od nich, dla wazonkowców podobne reakcje nie występowały.
- Międzygatunkowe interakcje badanych gatunków dżdżownic wpływają na strukturę zespołów mezofauny. Najlepiej zauważalne są reakcje mezofauny w mineralnej warstwie gleby – występuje zmiana udziału wazonkowców i skoczogonków.

Tabela 34. Wpływ różnogatunkowych zgrupowań dżdżownic na zagęszczenie mezofauny. Wyniki trzyczynnikowej ANOVA. Znak – na żółtym polu oznacza spadek zagęszczenia, znak + na zielonym polu oznacza wzrost, +/- na niebieskim polu oznacza interakcje w ramach której korzystny wpływ jednego gatunku jest zerowany w zespole dwugatunkowym, +/- na czerwonym polu oznacza interakcje w ramach której korzystny wpływ jednego gatunku jest zmieniany na negatywny w zespole dwugatunkowym

	Wariant	Wazonkowce	Roztocze suma	Oribatida	Mesostigmata	Prostigmata	Astigmata	Skoczogonki suma	P. notabilis	D. tigrina	P subarmata	I. minor	epigeiczne	hemiepigiczne	endogiczne
Ściółka	<i>L. rubellus</i>					-									
	<i>A. caliginosa</i>	-	-	-	-		-				-				
	<i>L. terrestris</i>	-	-	-	-		-	-	-	-	-		-	-	-
	<i>L.r + L.t</i>												-		
	<i>L.r + A.c</i>														
	<i>A.c + L.t</i>						-								
	<i>L.r + A.c + L.t</i>		-					-					-		
Gleba	<i>L. rubellus</i>							+	+			+		+	
	<i>A. caliginosa</i>		+		+			+							
	<i>L. terrestris</i>	-						+							
	<i>L.r + L.t</i>							+/-					+/-		
	<i>L.r + A.c</i>		+												
	<i>A.c + L.t</i>														
	<i>L.r + A.c + L.t</i>														

Mezokosmos	<i>L. rubellus</i>					-									
	<i>A. caliginosa</i>	-													
	<i>L. terrestris</i>	-	-	-	-		-	-	-	-	-		-	-	-
	<i>L.r + L.t</i>														
	<i>L.r + A.c</i>		+/-	+/-											
	<i>A.c + L.t</i>														
	<i>L.r + A.c + L.t</i>								-				-		

4.3. Eksperyment C. Analiza głównych mechanizmów wpływu dżdżownic na mezofaunę

Opisane w tym rozdziale wyniki, są próbą wyjaśnienia charakteru i stopnia oddziaływania najważniejszych mechanizmów wpływu inżynierskiej aktywności dżdżownic *L. rubellus* (gatunek epigeiczny) i *A. caliginosa* (gatunek endogeiczny) na mezofaunę, a także próba porównania względnego znaczenia ich troficznego i niotroficznego oddziaływania na mezofaunę. Eksperyment obejmował imitację ich aktywności – mieszanie gleby i ściółki (bioturbacje), wydzielanie odchodów, wydzielanie śluzu, rozkład martwych dżdżownic – w porównaniu z wpływem żywych dżdżownic.

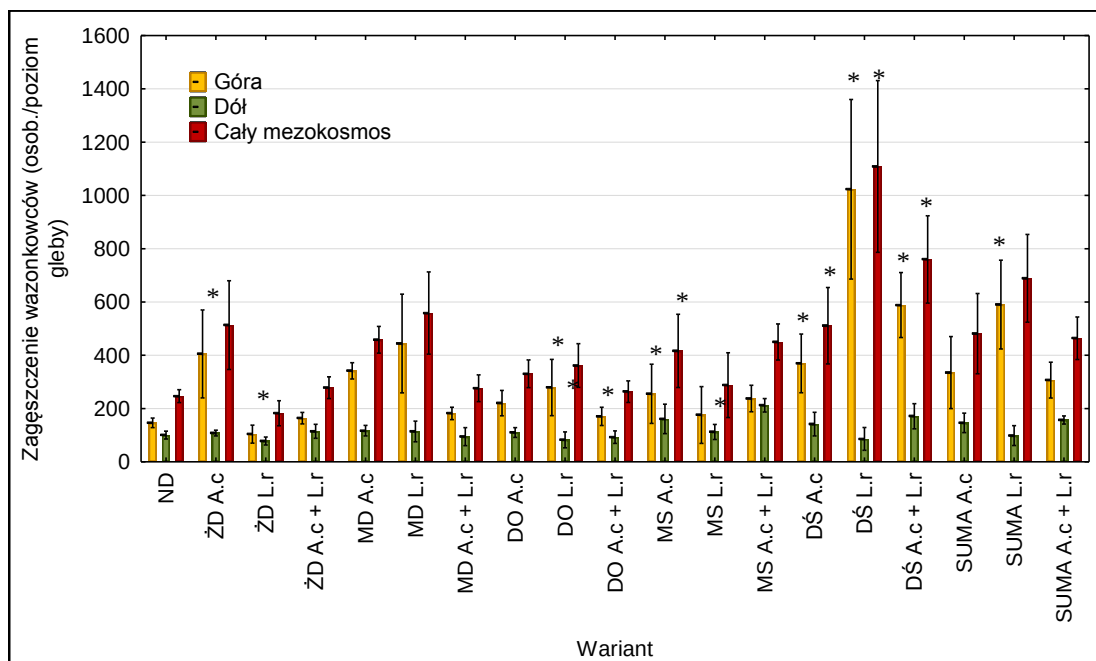
4.3.1 Wpływ żywych dżdżownic

a. Zagęszczenie wazonkowców

Żywe dżdżownice *A. caliginosa* spowodowały wzrost a *L. rubellus* spadek zagęszczenia wazonkowców w górnej części mikrokosmosu (rys.26; tab. 35). Nie uzyskano istotnych wyników ani w dolnej części mikrokosmosu ani w całym mikrokosmosie. Nie stwierdzono również żadnych interakcji pomiędzy gatunkami dżdżownic, które wpływałyby na zagęszczenie wazonkowców.

Tabela 35. Wpływ żywych dżdżownic *L. rubellus* i *A. caliginosa* na zagęszczenie wazonkowców. Wynik dwuczynnikowej analizy wariancji. Czynniki jakościowe – obecność gatunków dżdżownic: *L. rubellus*, *A. caliginosa*, zmienna zależna - zagęszczenie wazonkowców w górnej i dolnej części mikrokosmosu. Z powodu braku normalnego rozkładu danych w skali Dane z całego mikrokosmosu nie spełniały warunków ANOVA, dla w tym przypadku wykonano test Kruskala-Wallisa.

	<i>L. rubellus</i>		<i>A. caliginosa</i>		<i>L.rubellus + A.caliginosa</i>	
		<i>p</i>		<i>p</i>	<i>F</i> (1,21)	<i>p</i>
Wazonkowce w górnej części mikrokosmosu	<i>F</i> (1,21) = 7,216	0,014	<i>F</i> (1,21) = 11,050	0,003	0,293	0,594
Wazonkowce w dolnej części mikrokosmosu	<i>F</i> (1,21) = 1,471	0,238	<i>F</i> (1,21) = 1,425	0,245	1,082	0,310
Wazonkowce w całym mikrokosmosie	<i>H</i> (3, N= 26) = 5,762 <i>p</i> =0,124					



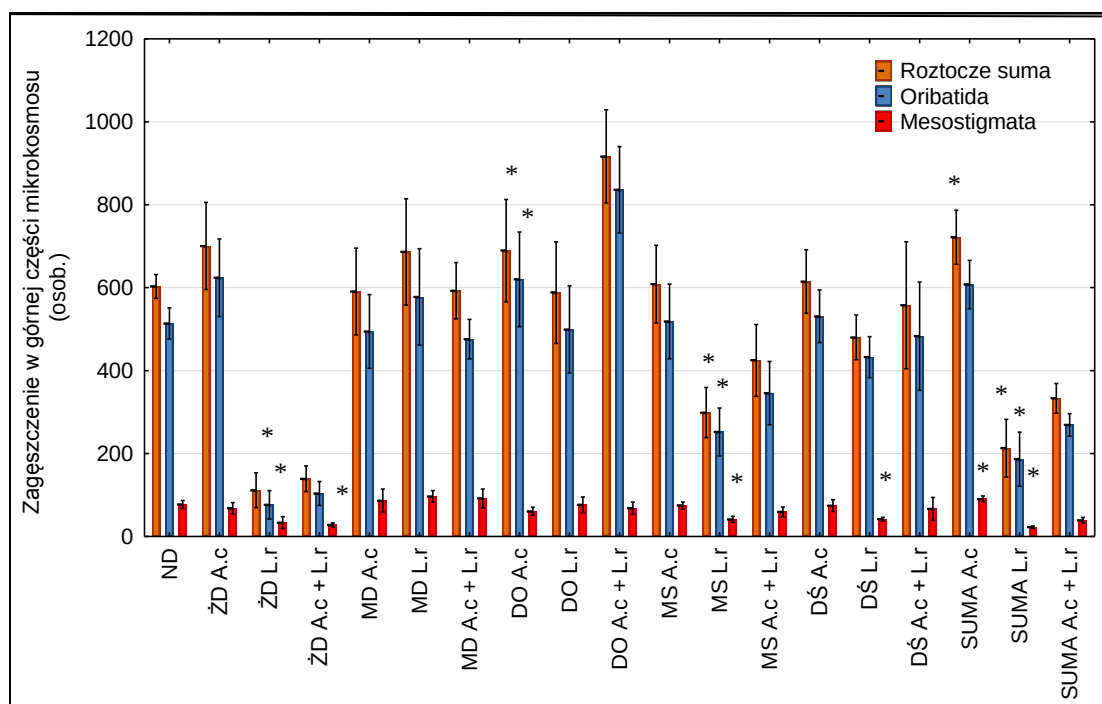
Rys. 26. Zagęszczenie wazonkowców (średnia i błąd standardowy) w oddzielnych częściach mezokosmosu (Góra i Dół) oraz w całym mezokosmosie w wariantach eksperymentu C. Skrót L.r oznacza, że w górnej części mikrokosmosu umieszczone były żywe dżdżownice *Lumbricus rubellus* (wariant ŻD) lub imitowano poszczególne formy aktywności tego gatunku. Skrót A.c oznacza że, w dolnej części mikrokosmosu umieszczone były żywe dżdżownice *Aporrectodea caliginosa* (wariant ŻD) lub imitowano poszczególne formy tego gatunku. ND – kontrola bez dżdżownic, ŻD – żywe dżdżownice, MS – mieszanie substratów, DŚ – dodawanie śluzu dżdżownic, DO – dodawanie odchodów dżdżownic, SUMA – MS+DŚ+DO, MD – dodawanie martwych dżdżownic; * - istotna różnica pomiędzy kontrolą a wskazanym wariantem, bądź interakcja w wariantcie dwugatunkowym.

b. Zagęszczenie roztoczy

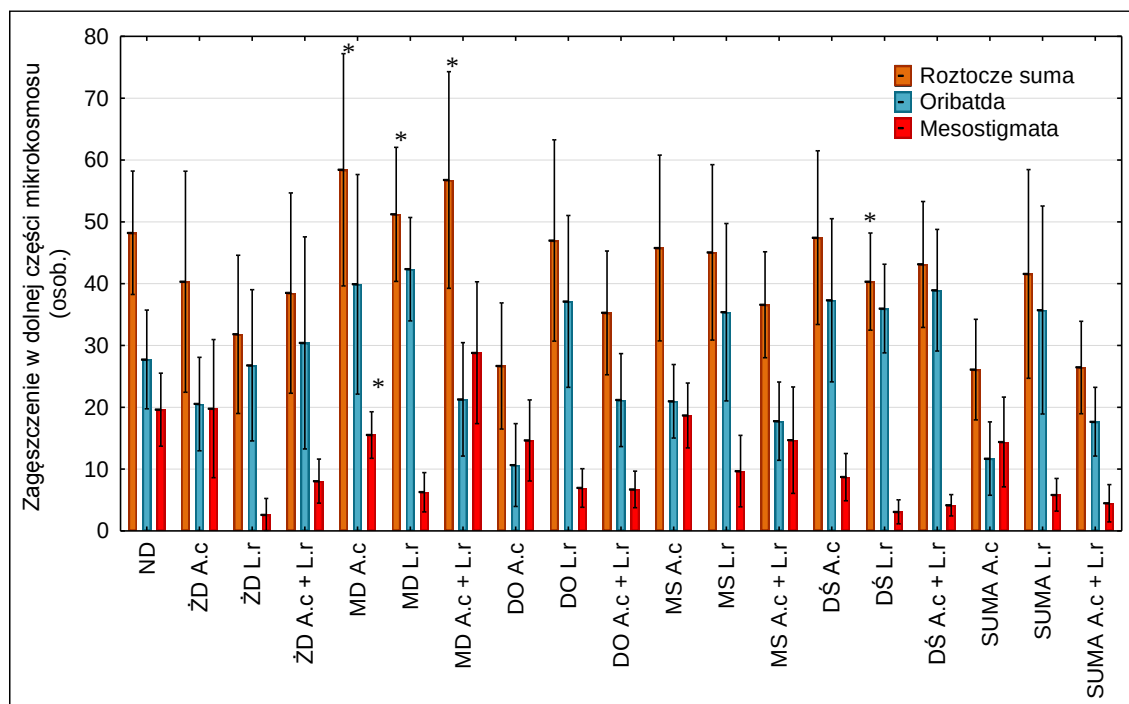
W górnej części mikrokosmosu obecność dżdżownic *L. rubellus* miała istotny wpływ na zagęszczenie sumy roztoczy ($H_{(3, N=25)} = 17,81785$ $p = 0,0005$) oraz roztoczy z rzędu Oribatida ($H_{(3, N=25)} = 17,791$ $p = 0,0005$) i Mesostigmata ($H_{(3, N=25)} = 10,465$ $p = 0,015$) (rys. 27). Porównanie parami dla sumy roztoczy pokazało negatywny wpływ *L. rubellus* w porównaniu z kontrolą oraz wariantem z *A. caliginosa*. Wpływ *L. rubellus* był negatywny także w wariantcie dwugatunkowym (*L. rubellus* + *A. caliginosa*), który różnił się istotnie w porównaniu z kontrolą oraz wariantem jednogatunkowym z *A. caliginosa*. Nie było różnic pomiędzy kontrolą a wariantem z samym tylko *A. caliginosa*. Różnice pomiędzy wariantami dla sumy roztoczy są takie same jak dla roztoczy z rzędu Oribatida. Wyniki analizy różnią się nieznacznie (tab. 36). Porównanie parami dla Mesostigmata pokazało tylko jedną istotną różnicę – negatywny wpływ dwugatunkowego wariantu w porównaniu z kontrolą (tab. 36).

W dolnej części mikrokosmosu nie stwierdzono istotnych statystycznie rezultatów.

W skali całego mikrokosmosu powtórzyły się rezultaty osiągnięte dla górnej części mikrokosmosu. *L. rubellus* (zarówno w wariancie jedno- jak i dwugatunkowym) spowodował spadek zagęszczenia sumy roztoczy ($H_{(3, N=25)} = 17,798$ $p = 0,0005$) oraz roztoczy z rzędów Oribatida ($H_{(3, N=25)} = 17,781$ $p = 0,0005$) i Mesostigmata ($H_{(3, N=25)} = 10,055$ $p = 0,018$). Porównanie parami dla wyników w całym mezokosmosie powtórzyło rezultaty z górnej części mikrokosmosu. *L. rubellus* ma negatywny wpływ na sumę roztoczy oraz rząd Oribatida i dzieje się tak zarówno w wariancie jedno- jak i dwugatunkowym. *A. caliginosa* nie wywiera żadnego wpływu na roztocze w skali całego mikrokosmosu (tab. 36).



Rys. 27. Zagęszczenie sumy roztoczy, Oribatida i Mesostigmata (średnia i błąd standardowy) w górnej części mikrokosmosu w wariantach eksperymentu C. Skrót L.r oznacza, że w górnej części mikrokosmosu umieszczone były żywe dżdżownice *Lumbricus rubellus* (wariant ŻD) lub imitowano poszczególne formy aktywności tego gatunku. Skrót A.c oznacza, że w dolnej części mikrokosmosu umieszczone były żywe dżdżownice *Aporrectodea caliginosa* (wariant ŻD) lub imitowano poszczególne formy tego gatunku. ND – kontrola bez dżdżownic, ŻD – żywe dżdżownice, MS – mieszanie substratów, DŚ – dodawanie śluzu dżdżownic, DO – dodawanie odchodów dżdżownic, SUMA – MS+DŚ+DO, MD – dodawanie martwych dżdżownic; * - istotna różnica pomiędzy kontrolą a wskazanym wariantem, bądź interakcja w wariancie dwugatunkowym.



Rys. 28. Zagęszczenie sumy roztoczy, Oribatida i Mesostigmata (średnia i błąd standardowy) w dolnej części mikrokosmosu w wariantach eksperymentu C. Opis oznaczeń na wykresie taki jak na rys. 27; * - istotna różnica pomiędzy kontrolą a wskazanym wariantem, bądź interakcja w wariancie dwugatunkowym.

Tabela 36. Porównanie wpływu *L. rubellus* i *A. caliginosa* w jedno- i dwugatunkowych zgrupowaniach na zagęszczenie roztoczy w górnej części i całym mikrokosmosie – porównanie parami dla istotnych wyników testu Kruskal-Wallisa

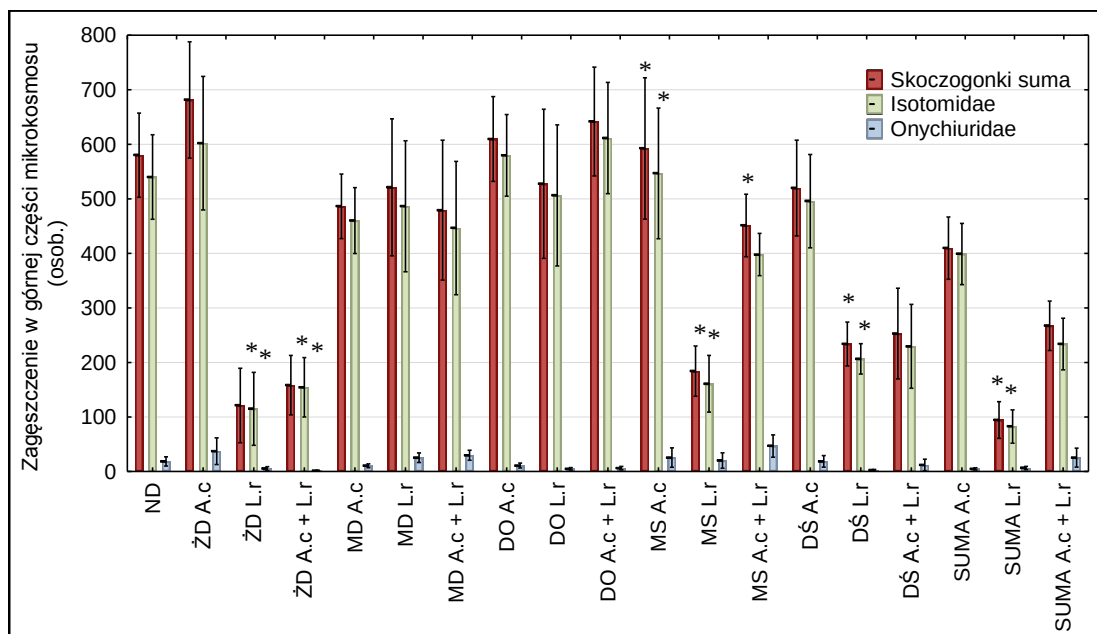
porównanie parametrów dla istotnych wyników testu Kruskal-Wallis									
	Suma roztoczy			Oribatida			Mesostigmata		
	Górna część mikrokosmosu								
	Lr	Ac	Lr+Ac	Lr	Ac	Lr+Ac	Lr	Ac	Lr+Ac
Kontrola	0.019	1.000	0.008	0.019	1.000	0.017	0.229	1.000	0.013
<i>L. rubellus</i> (Lr)		0.031	1.000		0.014	1.000		1.000	1.000
<i>A.caliginosa</i> (Ac)			0.017			0.012			0.203
	Cały mikrokosmos								
Kontrola	0.017	1.000	0.009	0.016	1.000	0.017	0.203	1.000	0.012
<i>L. rubellus</i> (Lr)		0.027	1.000		0.014	1.000		0.864	1.000
<i>A.caliginosa</i> (Ac)			0.019			0.015			0.148

c. Zagęszczenie skoczogonków

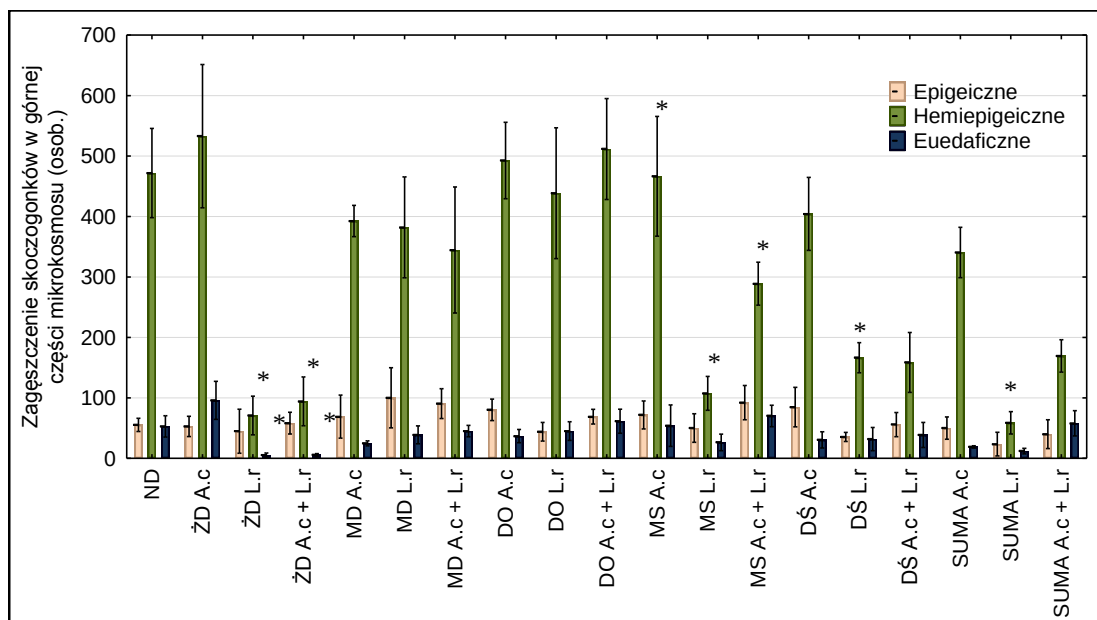
W górnej części mikrokosmosu w obecności dżdżownic *L. rubellus* zmniejszyło się istotnie zagęszczenie sumy skoczogonków ($H_{(3, N = 25)} = 16,214$ $p = 0,001$), oraz przedstawicieli Onychiuridae ($H_{(3, N = 25)} = 11,914$ $p = 0,008$) i Isotomidae ($H_{(3, N = 25)} = 16,147$ $p = 0,001$) (rys. 29). W tej warstwie systemu glebowego zmniejszyło się również zagęszczenie skoczogonków hemiepigicznych ($H_{(3, N = 25)} = 17,452$ $p = 0,0006$) oraz

euedaficznych ($H_{(3, N=25)} = 10,869$ $p = 0,013$) (rys. 30). Porównanie parami dla tych wyników przeprowadzone dla sumy skoczogonków pokazało negatywny wpływ *L. rubellus* w wariancie jedno- i dwugatunkowym względem wariantu z *A. caliginosa* i kontroli (tab. 37). Takie same wyniki uzyskałem dla skoczogonków Isotomidae oraz grup hemiepigicznej i euedaficznej. Ponadto *L. rubellus* w porównaniu z kontrolą miał negatywny wpływ na zagęszczenie skoczogonków Isotomidae (rys. 29). W przypadku Onychiuridae stwierdziłem różnicę tylko pomiędzy wariantami jednogatunkowymi. *L. rubellus* obniżył zagęszczenia Onychiuridae w porównaniu do wariantu z *A. caliginosa*. W dolnej części mikrokosmosu nie stwierdziłem żadnych istotnych rezultatów.

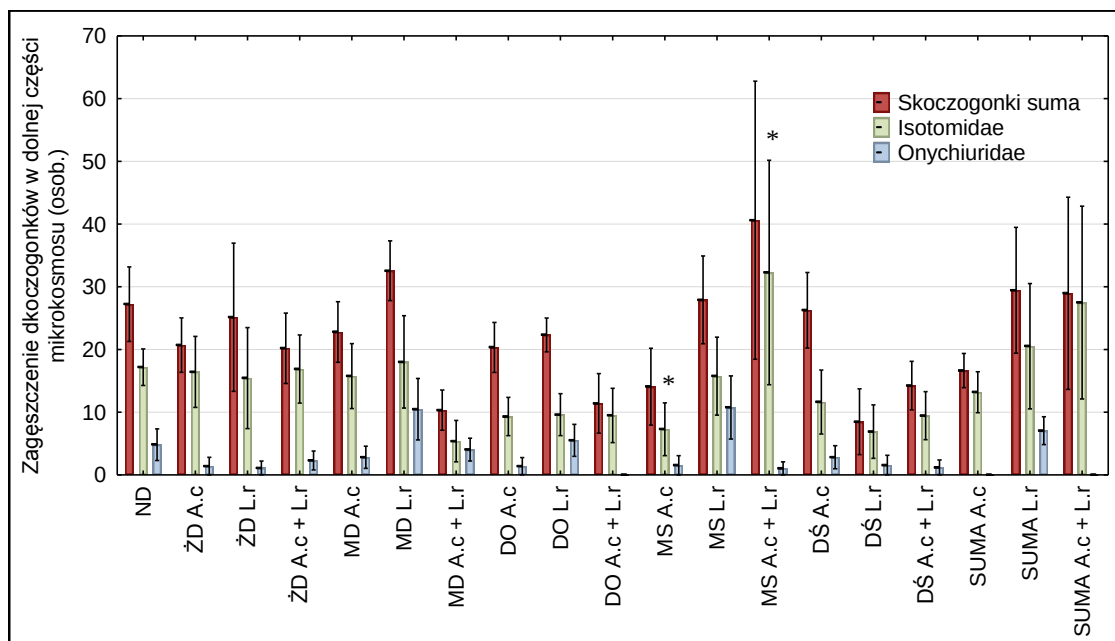
W skali całego mikrokosmosu analiza ujawniła negatywną reakcję sumy skoczogonków ($H_{(3, N=25)} = 16,563$ $p = 0,0009$) oraz skoczogonków Isotomidae ($H_{(3, N=25)} = 15,633$ $p = 0,001$) i Onychiuridae ($H_{(3, N=25)} = 8,730$ $p = 0,033$). Żywe dżdżownice wpłynęły negatywnie również na zagęszczenie skoczogonków hemiedaficznych ($H_{(3, N=25)} = 17,398$ $p = 0,0006$) oraz euedaficznych ($H_{(3, N=25)} = 9,933$ $p = 0,019$). Porównania parami dla tych wyników pokazały następujące zależności. *L. rubellus* w porównaniu z wariantem kontrolnym oraz wariantem z *A. caliginosa* miał negatywny wpływ na sumę skoczogonków. Dwugatunkowy zespół dżdżownic także wpływał negatywnie na sumę skoczogonków, w porównaniu z wariantem jednogatunkowym z *A. caliginosa* i kontrolą (tab. 37). Pomimo istotnego wyniku testu Kruskala–Wallisa porównanie parami Isotomidae i Onychiuridae nie dały istotnych różnic (tab. 37). W przypadku grupy hemiepigicznej stwierdziłem negatywny wpływ *L. rubellus* w wariancie jedno- i dwugatunkowym w porównaniu do kontroli. Występują różnice pomiędzy wariantem jednogatunkowym z *A. caliginosa* a dwugatunkowym (tab. 37). Dżdżownice w wariancie dwugatunkowym w porównaniu do wariantu z *A. caliginosa* miały negatywny wpływ na skoczogonki z grupy euedaficznej.



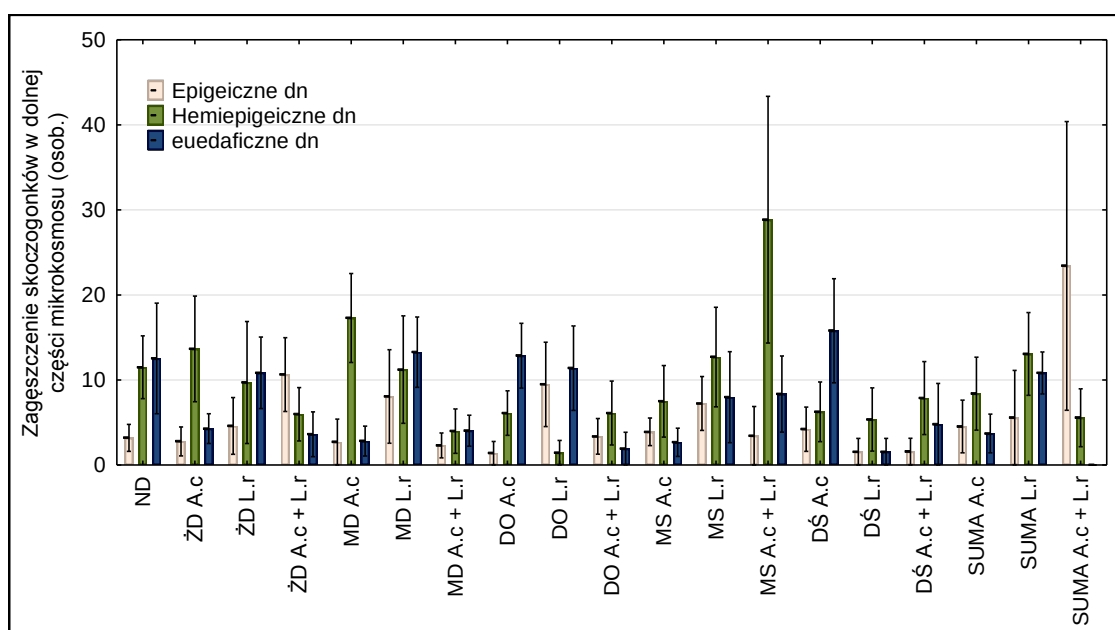
Rys. 29. Zagęszczenie sumy skoczogonków oraz rodzin Isotomidae i Onychiuridae (średnia i błąd standardowy) w górnej części mikrokosmosu w wariantach eksperymentu C. Skrót L.r oznacza, że w górnej części mikrokosmosu umieszczone były żywe dżdżownice *Lumbricus rubelus* (wariant ŻD) lub imitowano poszczególne formy aktywności tego gatunku. Skrót A.c oznacza że, w dolnej części mikrokosmosu umieszczone były żywe dżdżownice *Aporrectodea caliginosa* (wariant ŻD) lub imitowano poszczególne formy tego gatunku. ND – kontrola bez dżdżownic, ŻD – żywe dżdżownice, MS – mieszanie substratów, DŚ – dodawanie śluzu dżdżownic, DO – dodawanie odchodów dżdżownic, SUMA – MS+DŚ+DO, MD – dodawanie martwych dżdżownic; * - istotna różnica pomiędzy kontrolą a wskazanym wariantem, bądź interakcja w wariancie dwugatunkowym.



Rys. 30. Zagęszczenie skoczogonków epigeicznych, hemiepigeicznych i euedaficznych (średnia i błąd standardowy) w górnej części mikrokosmosu w wariantach eksperymentu C. Legenda do skrótów na wykresie Rys 29; * - istotna różnica pomiędzy kontrolą a wskazanym wariantem, bądź interakcja w wariancie dwugatunkowym.



Rys. 31. Zagęszczenie sumy skoczogonków oraz rodzin Isotomidae i Onychiuridae (średnia i błąd standardowy) w dolnej części mikrokosmosu w wariantach eksperymentu C. Legenda do skrótów na wykresie Rys 29; * - istotna różnica pomiędzy kontrolą a wskazanym wariantem, bądź interakcja w wariancie dwugatunkowym.



Rys. 32. Zagęszczenie skoczogonków epigeicznych, hemiepigeicznych i euedaficznych (średnia i błąd standardowy) w dolnej części mikrokosmosu w wariantach eksperymentu C. Legenda do skrótów na wykresie Rys 29; * - istotna różnica pomiędzy kontrolą a wskazanym wariantem, bądź interakcja w wariancie dwugatunkowym.

Tabela 37. Porównanie wpływu *L. rubellus* i *A. caliginosa* w jedno- i dwugatunkowych zgrupowaniach na zagęszczenie skoczogonków w górnej części i w całym mikrokosmosie – porównanie parami dla istotnych wyników testu Kruskal-Wallisa

	Suma Skoczogonków			Isotomidae			Onychiuridae			Grupa hemiedaficzna			Grupa euedaficzna		
	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>
	Górna część mikrokosmosu														
Kontrola	0,053	1,000	0,075	0,049	1,000	0,076	0,124	1,000	0,344	0,037	1,000	0,013	0,182	1,000	0,178
<i>L. rubellus</i> (<i>L.r</i>)		0,021	1,000		0,031	1,000		0,024	1,000		0,067	1,000		0,023	1,000
<i>A. caliginosa</i> (<i>A.c</i>)			0,030			0,049			0,068			0,033			0,020
	Cały mikrokosmos														
Kontrola	0,039	1,000	0,056	0,052	1,000	0,069	0,473	1,000	0,208	0,032	1,000	0,015	0,308	1,000	0,102
<i>L. rubellus</i> (<i>L.r</i>)		0,021	1,000		0,046	1,000		0,133	1,000		0,060	1,000		0,053	1,000*
<i>A. caliginosa</i> (<i>A.c</i>)			0,019			0,064			0,052			0,037			0,014

4.3.2. Wpływ dodawania odchodów dżdżownic

a. Wpływ na zagęszczenie wazonkowców

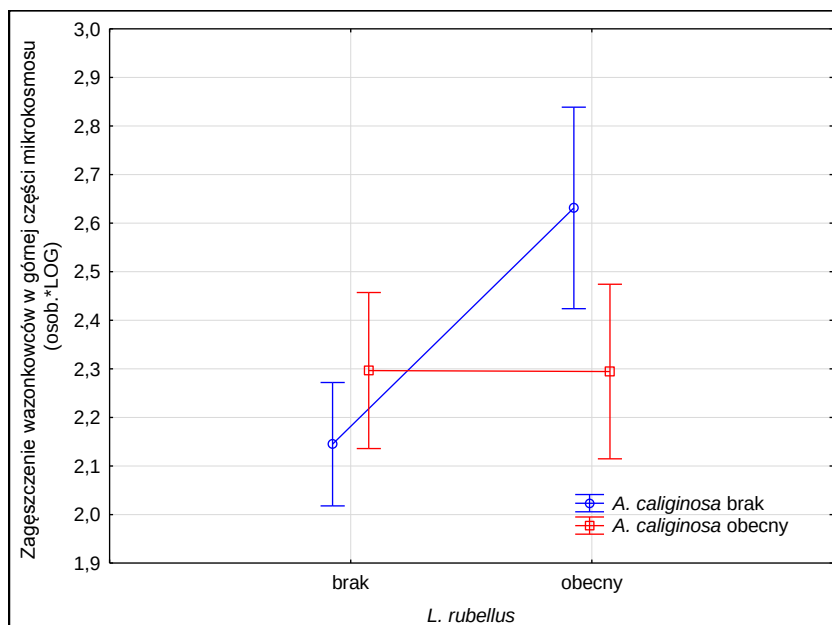
Dodawanie odchodów *L. rubellus* w wariancie jednogatunkowym miało pozytywny wpływ na zagęszczenie wazonkowców w górnej części mikrokosmosu i negatywny wpływ na zagęszczenie wazonkowców w dolnej części mikrokosmosu (rys. 26; tab. 38). Miała również miejsce interakcja pomiędzy dodawaniem odchodów *A. caliginosa* i *L. rubellus*, której efektem były zmiany w zagęszczeniu wazonkowców w górnej części mikrokosmosu oraz w całym mikrokosmosie. Test *post hoc* Tukeya wykonany dla tych interakcji pokazał różnice pomiędzy kontrolą a wariantami z dodawaniem odchodów *L. rubellus*. Ilustracja interakcji przedstawiona jest na rys. 33. Dodawanie odchodów *L. rubellus* spowodowało wzrost zagęszczenia wazonkowców w górnej części mikrokosmosu, a dodawanie odchodów *L. rubellus* wraz z odchodami *A. caliginosa* nie dało tego wyniku (tab. 39). Tak samo wygląda interakcja uzyskana dla całego mikrokosmosu. Test *post hoc* oraz wykres pokazały te same zależności – dlatego też nie zamieszczam ich w tekście pracy.

Tabela 38. Wpływ dodawania odchodów dżdżownic *L. rubellus* i *A. caliginosa* na zagęszczenie wazonkowców w poszczególnych częściach mikrokosmosów. Wynik dwuczynnikowej analizy wariancji. Czynniki jakościowe – dodawanie odchodów dżdżownic: *L. rubellus*, *A. caliginosa*, zmienna zależna - zagęszczenie wazonkowców w górnej i dolnej części mikrokosmosu.

	<i>L. rubellus</i>		<i>A. caliginosa</i>		<i>L.rubellus</i> * <i>A.caliginosa</i>	
	F (1,21)	p	F (1,21)	p	F (1,21)	p
Wazonkowce w górnej części mikrokosmosu	8,997	0,009	1,315	0,268	9,144	0,008
Wazonkowce w dolnej części mikrokosmosu	5,760	0,027	1,492	0,238	1,450	0,244
Wazonkowce w całym mikrokosmosie	2,577	0,128	1,077	0,315	6,591	0,021

Tabela 39. Wpływ interakcji pomiędzy dodawaniem odchodów dżdżownic *L. rubellus* i *A. caliginosa* na zagęszczenie wazonkowców w górnej części mikrokosmosu. Wyniki testu *post hoc* Tukeya dla interakcji między wariantami z dodawaniem odchodów w górnej i dolnej części mikrokosmosu.

Warianty	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>
Kontrola (K)	0,003	0,423	0,493
<i>L. rubellus</i> (LR)		0,068	0,082
<i>A.caliginosa</i> (Ac)			0,999



Rys. 33. Wpływ dodawania odchodów dżdżownic na zagęszczenie wazonkowców w górnej części mikrokosmosu. Ilustracja interakcji między wariantami

b. Wpływ na zagęszczenie roztoczy

Dodawanie odchodów *A. caliginosa* spowodowało wzrost ogólnego zagęszczenia roztoczy ($F_{(1,19)} = 6,595$, $p = 0,019$) oraz roztoczy z rzędu Oribatida ($F_{(1,19)} = 5,004$, $p = 0,037$) w górnej części mikrokosmosu (rys. 27). W dolnej części mikrokosmosu analizy nie dały istotnych statystycznie zmian. Dodawanie odchodów *A. caliginosa* miało również pozytywny wpływ na zagęszczenie sumy roztoczy ($F_{(1, 19)} = 4,905$, $p = 0,039$) oraz roztoczy z rzędu Oribatida w całym mikrokosmosie ($F_{(1, 19)} = 6,072$, $p = 0,024$). Pozostałe rzędy roztoczy nie zareagowały na dodawanie odchodów dżdżownic.

Dodawanie odchodów *L. rubellus* nie powodowało zmian w zagęszczeniu roztoczy.

c. Wpływ na zagęszczenie skoczogonków

Dodawanie odchodów dżdżownic nie spowodowało zmian w zagęszczeniu skoczogonków w żadnej z części mikrokosmosu.

4.3.3. Wpływ mieszania substratu

a. Wpływ na zagęszczenie wazonkowców

Mieszanie substratu w dolnej części mikrokosmosu (imitacja bioturbacji *A. caliginosa*) spowodowało wzrost zagęszczenia wazonkowców w górnej części mikrokosmosu oraz w całym mikrokosmosie (rys. 26; tab. 40). Nie wpłynęło to istotnie

na zagęszczenie wazonkowców w dolnej części – tam gdzie wykonywano mieszanie substratu (rys. 26). Mieszanie w górnej części (imitacja bioturbacji *L. rubellus*) nie spowodowało zmian w zagęszczeniu wazonkowców.

Tabela 40. Wpływ mieszania substratów imitujące aktywności *L. rubellus* i *A. caliginosa* na zagęszczenie wazonkowców w różnych częściach mikrokosmosów. Wynik dwuczynnikowej analizy wariancji. Czynniki jakościowe – mieszanie substratów w górnej i dolnej części mikrokosmosu, zmienna zależna - zagęszczenie wazonkowców w górnej i dolnej części mikrokosmosu.

	<i>L. rubellus</i>		<i>A. caliginosa</i>		<i>L.rubellus</i> * <i>A.caliginosa</i>	
	F _(1,21)	P	F _(1,21)	p	F _(1,21)	P
Wazonkowce w górnej części mikrokosmosu	0,006	0,938	5,160	0,037	0,000	0,997
Wazonkowce w dolnej części mikrokosmosu	0,606	0,446	3,329	0,084	1,547	0,229
Wazonkowce w całym mikrokosmosie	0,067	0,799	7,696	0,014	0,055	0,818

b. Wpływ na zagęszczenie roztoczy

Mieszanie substratów w górnej części mikrokosmosu (wpływ *L. rubellus*) spowodowało spadek zagęszczenia Oribatida ($F_{(1,19)} = 12.537$, $p = 0,002$), Mesostigmata ($F_{(1,19)} = 8,124$, $p = 0,010$) i sumy roztoczy (Test Kruskala-Wallisa: $H_{(3, N= 23)} 11,061$ $p = 0,011$) w górnej części mikrokosmosu (rys. 27).

W dolnej części mikrokosmosu nie stwierdzono istotnych różnic.

W skali całego mikrokosmosu mieszanie substratu w górnej części mikrokosmosu powoduje spadek zagęszczenia Oribatida ($F_{(1,19)} = 11.529$, $p = 0,003$) i Mesostigmata ($F_{(1,19)} = 5.972$, $p = 0,024$) oraz sumy roztoczy ($F_{(1,19)} = 13,936$, $p = 0,001$). Mieszanie w dolnej części mikrokosmosu (wpływ *A. caliginosa*) nie powodowało istotnych zmian w zagęszczeniu roztoczy (rys. 28).

c. Wpływ na zagęszczenie skoczogonków.

Siła i kierunek oddziaływania mieszania substratów na skoczogonki w górnej części mikrokosmosu zależały od tego, w której części mikrokosmosu mieszanie było wykonywane. Imitacja aktywności *L. rubellus* w górnej części spowodowała w tej spadek ogólnego zagęszczenia skoczogonków ($F_{(1,19)} = 12,343$, $p = 0,002$) (rys. 29) oraz skoczogonków z rodziny Isotomidae (rys. 29) i grupy hemiepigicznej ($F_{(1,19)} = 24,615$ $p < 0,001$) (rys. 30). Natomiast, mieszanie substratu w dolnej części mikrokosmosu (imitujące aktywności *A. caliginosa*) spowodowało w górnej części wzrost sumy skoczogonków ($F_{(1,19)} = 5,647$; $p = 0,028$) oraz skoczogonków

hemiepigicznych ($F_{(1,19)} = 7,113$; $p = 0,015$). Pomędzy efektami mieszania substratów w dolnej i górnej części mikrokosmosu zachodziła interakcja, która powodowała zmiany w sumie skoczogonków ($F_{(1,19)} = 7,011$; $p = 0,016$) oraz skoczogonków hemiedaficznych ($F_{(1,19)} = 8,474$; $p = 0,009$) w górnej części mikrokosmosu (rys. 35 i 36). Testy *post hoc* Tukeya wykonane dla tych interakcji pokazały takie same zależności (tab. 41 i 42). Mieszanie w górnej części mikrokosmosu powodowało spadek zagęszczenia sumy skoczogonków i skoczogonków hemiedaficznych w porównaniu kontrolą i mieszaniem tylko w dolnej części oraz równoczesnym mieszaniem w górnej i dolnej części (rys 35 i 36). Mieszanie substratu w dolnej części mikrokosmosu usłowa negatywny wpływ mieszania w górnej części (rys. 35 i 36).

Mieszanie substratów spowodowało także zmiany zagęszczenia skoczogonków z rodziny Isotomidae (test Kruskala-Wallisa: $H_{(3, N=23)} = 11,098$ $p = 0,011$). Wpływ mieszania substratu w dolnej części mikrokosmosu był negatywny w porównaniu do kontroli ($p = 0,014$) oraz do równoczesnego mieszania w dolnej i w górnej części mikrokosmosu ($p = 0,031$). W dolnej części mikrokosmosu na zagęszczenie Isotomide wpłynęło jednoczesne mieszanie substratów w obydwu częściach mikrokosmosu ($F_{(1,19)} = 5,180$, $p = 0,035$). Mieszanie w dolnej części mikrokosmosu spowodowało spadek zagęszczenia skoczogonków z rodziny Isotomidae, a mieszanie substratów w obydwóch częściach mikrokosmosów spowodował zwiększenie zagęszczenia Isotomidae (rys. 31 i 37; tab. 43)

W skali całego mikrokosmosu mieszanie w górnej części spowodowało spadek zagęszczenia sumy skoczogonków ($F_{(1,19)} = 11,237$, $p = 0,003$) oraz skoczogonków z hemiepigicznych ($F_{(1,19)} = 22,278$, $p < 0,001$). Mieszanie w dolnej części mikrokosmosu spowodowało natomiast odwrotny skutek - wzrost zagęszczenia sumy skoczogonków ($F_{(1,19)} = 5,364$, $p = 0,032$) oraz skoczogonków z grupy hemiepigicznej ($F_{(1,19)} = 6,862$, $p = 0,017$). Wobec tych obydwu grup skoczogonków stwierdzono występowanie interakcji między mieszaniem w górnej i dolnej części mikrokosmosu. Zarówno w przypadku sumy skoczogonków ($F_{(1,19)} = 7,068$, $p = 0,016$) jak i w przypadku skoczogonków z grupy hemiepigicznej ($F_{(1,19)} = 8,372$, $p = 0,001$) mieszanie w górnej części mikrokosmosu zmniejszyło zagęszczenie skoczogonków (rys. 38 i 39). Negatywny wpływ mieszania nie występuje jednak w wariantach z jednoczesnym mieszaniem w obydwóch częściach mikrokosmosu (tab. 44 i 45).

Tabela 41. Wpływ mieszania substratów na zagęszczenie skoczogonków w górnej części mikrokosmosu. Wyniki testu *post hoc* Tukeya dla interakcji między wariantami z mieszaniem substratu w górnej i dolnej części mikrokosmosu.

Warianty	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>
Kontrola (K)	0,997	0,001	0,831
<i>L. rubellus</i> (LR)		0,004	0,936
<i>A.caliginosa</i> (Ac)			0,015

Tabela 42. Wpływ interakcji pomiędzy mieszaniem substratów na zagęszczenie skoczogonków z grupy hemiepigicznej w górnej części mikrokosmosu. Wyniki testu *post hoc* Tukeya dla interakcji między wariantami z mieszaniem substratu w górnej i dolnej części mikrokosmosu.

Warianty	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>
Kontrola (K)	0,998	0,0002	0,345
<i>L. rubellus</i> (LR)		0,001	0,526
<i>A.caliginosa</i> (Ac)			0,007

Tabela 43. Wpływ mieszania substratów na zagęszczenie skoczogonków z rodziny Isotomidae w dolnej części mikrokosmosu. Wyniki testu *post hoc* Fishera dla interakcji między wariantami z mieszaniem substratu w górnej i dolnej części mikrokosmosu.

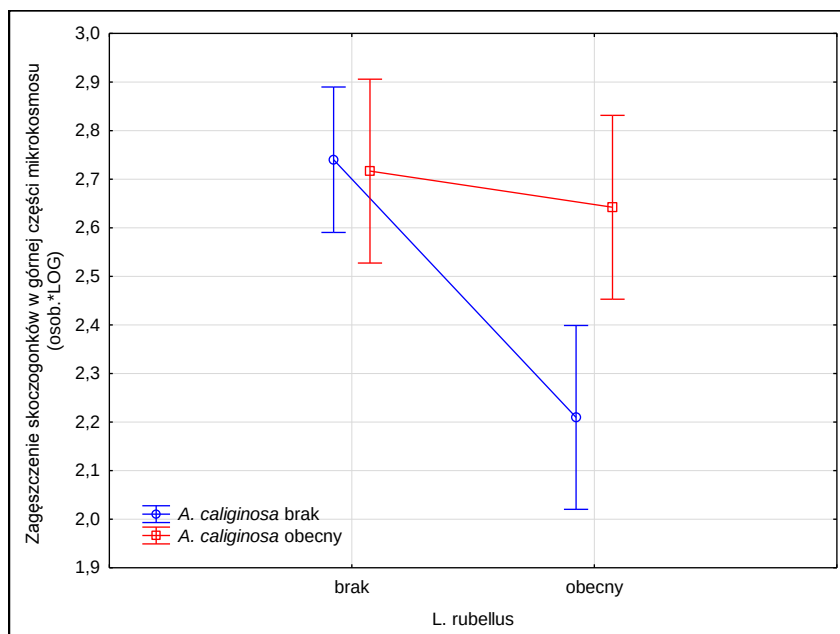
Warianty	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>
Kontrola (K)	0,029	0,650	0,576
<i>L. rubellus</i> (LR)		0,102	0,016
<i>A.caliginosa</i> (Ac)			0,365

Tabela 44. Wpływ mieszania substratów na całkowite zagęszczenie skoczogonków w całych mikrokosmosach. Wyniki testu *post hoc* Tukeya dla interakcji między wariantami z mieszaniem substratu w górnej i dolnej części mikrokosmosu.

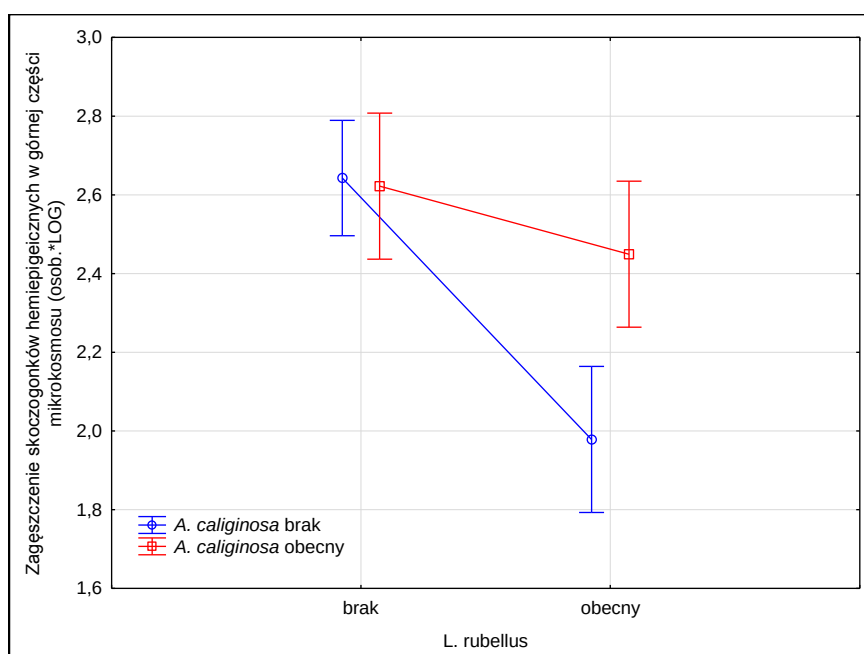
Warianty	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>
Kontrola (K)	0,994	0,002	0,865
<i>L. rubellus</i> (LR)		0,006	0,966
<i>A.caliginosa</i> (Ac)			0,016

Tabela 45. Wpływ mieszania substratów na zagęszczenie skoczogonków z grupy hemiepigicznej w całych mikrokosmosach. Wyniki testu *post hoc* Tukey'a dla interakcji między wariantami z mieszaniem substratu w górnej i dolnej części mikrokosmosu.

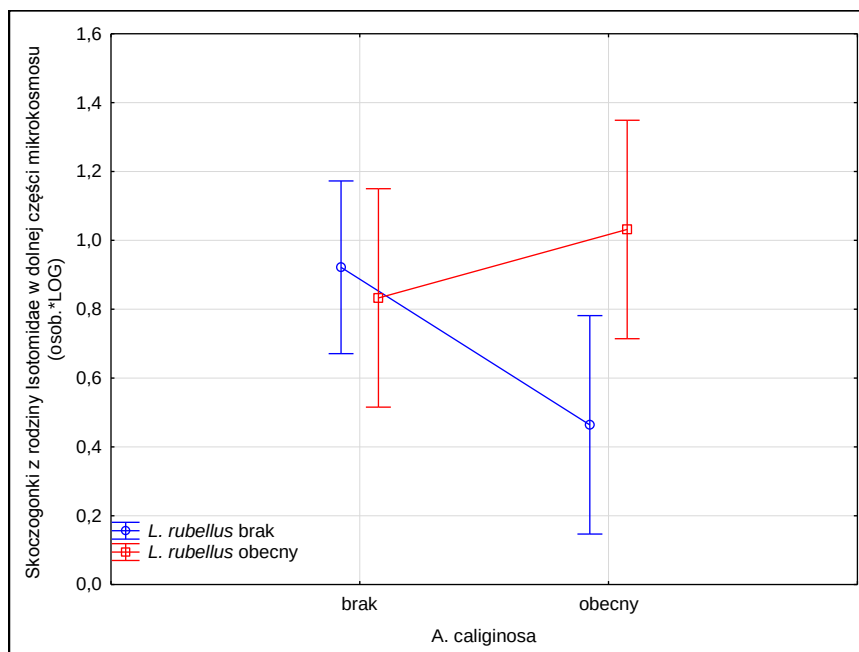
Warianty	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>
Kontrola (K)	0,997	0,0002	0,419
<i>L. rubellus</i> (LR)		0,001	0,617
<i>A.caliginosa</i> (Ac)			0,008



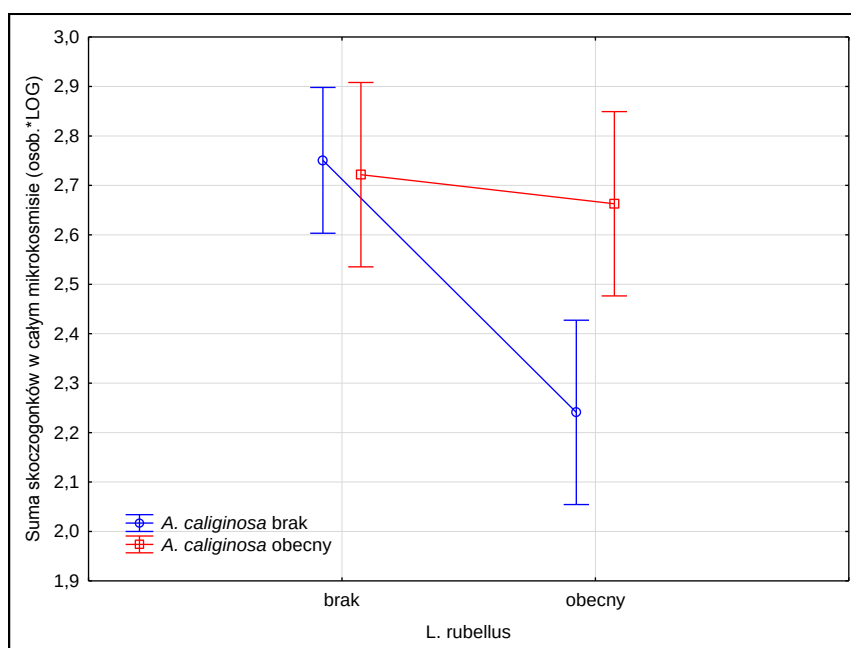
Rys. 35. Wpływ mieszania substratu imitującego działalność dżdżownic na zagęszczenie skoczogonków w górnej części mikrokosmosu. Ilustracja interakcji między wariantami.



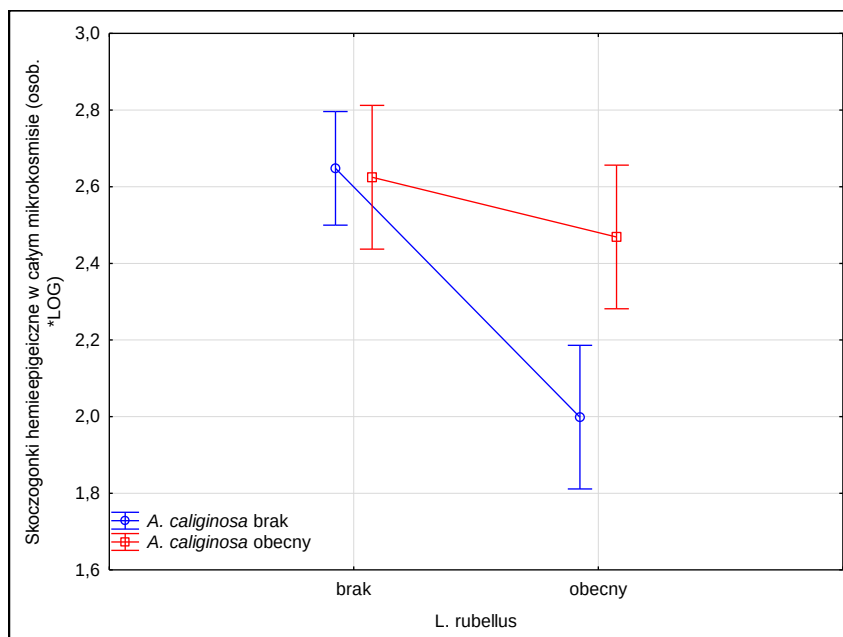
Rys. 36. Wpływ mieszania substratu imitującego działalność dżdżownic na zagęszczenie skoczogonków z grupy hemipigeicznej w górnej części mikrokosmosu. Ilustracja interakcji między wariantami



Rys. 37. Wpływ mieszania substratu imitującego działalność dżdżownic na zagęszczenie skoczogonków z rodziny Isotomidae w dolnej części mikrokosmosu. Ilustracja interakcji między wariantami



Rys. 38. Wpływ mieszania substratu imitującego działalność dżdżownic na zagęszczenie skoczogonków w całym mikrokosmosie. Ilustracja- interakcji między wariantami.



Rys. 39. Wpływ mieszania substratu imitującego działalność dżdżownic na zagęszczenie skoczogonków z grupy hemiepigicznej w całym mikrokosmosie. Ilustracja interakcji między wariantami.

4.3.4. Wpływ śluzu dżdżownic

a. Wpływ na zagęszczenie wazonkowców

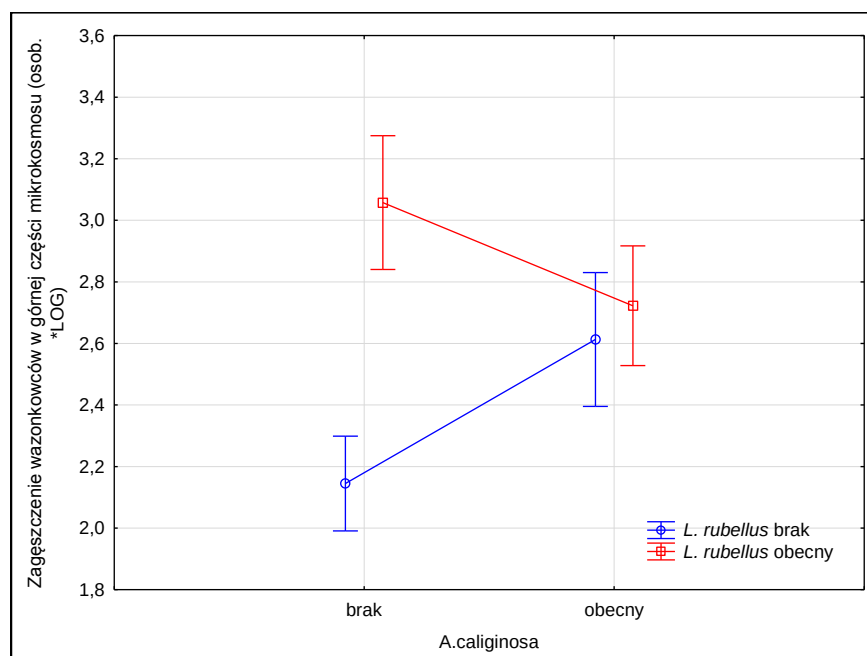
Dodawanie śluzu *L. rubellus* w górnej części mikrokosmosu spowodowało wzrost zagęszczenia wazonkowców w górnej części ($F_{(1,17)} = 29,847$, $p < 0,001$) oraz w całym mikrokosmosie ($F_{(1,17)} = 21,787$, $p = 0,0002$) (rys. 26). Pomędzy wynikiem dodawania śluzu dżdżownic w górnej i dolnej części mikrokosmosu zachodziła interakcja, która wpływała na zagęszczenie wazonkowców w górnej części mikrokosmosu ($F_{(1,17)} = 18,418$, $p < 0,001$) i w całym mikrokosmosie ($F_{(1,17)} = 12,848$, $p = 0,002$). Test *post hoc* dla tej interakcji pokazuje różnice pomiędzy kontrolą a wszystkimi wariantami eksperymentu, oraz pomiędzy dodawaniem śluzu w górnej i dolnej części oddzielnie (tab. 46). Rysunek przedstawiający tę interakcję (rys. 40) pokazuje, że dodawanie śluzu dżdżownic zarówno w dolnej jak i w górnej części powoduje wzrost zagęszczenia wazonkowców w górnej części mikrokosmosu. Silniejszy jest wpływ dodawania w części górnej, ale w wariancie dwugatunkowym silny dodatni wpływ śluzu *L. rubellus* jest osłabiany przez wpływ dodawania śluzu *A. caliginosa*. Dla całego mikrokosmosu wykres wygląda tak samo, ale test *post hoc* Tukeya pokazuje różnice tylko między kontrolą a wszystkimi wariantami eksperymentu (tab. 47). Wazonkowców z dolnej części mikrokosmosu nie zareagowały na dodawanie śluzu dżdżownic.

Tabela 46. Wpływ dodawanie śluzu na zagęszczenie wazonkowców w górnej części mikrokosmosu. Wyniki testu *post hoc* Tukeya dla interakcji między wariantami z dodawaniem śluzu dżdżownic w górnej i dolnej części mikrokosmosu.

Warianty	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>
Kontrola (K)	0,0002	0,009	0,001
<i>L. rubellus</i> (LR)		0,033	0,110
<i>A.caliginosa</i> (Ac)			0,857

Tabela 47. Wpływ dodawania śluzu zagęszczenie wazonkowców w całym mikrokosmosie. Wyniki testu *post hoc* Tukeya dla interakcji między wariantami z dodawaniem śluzu dżdżownic w górnej i dolnej części mikrokosmosu.

Warianty	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>
Kontrola (K)	0,0002	0,043	0,005
<i>L. rubellus</i> (LR)		0,058	0,168
<i>A.caliginosa</i> (Ac)			0,882



Rys. 40. Wpływ dodawania śluzu dżdżownic na zagęszczenie wazonkowców w górnej części mikrokosmosu. Ilustracja interakcji między wariantami.

b. Wpływ na zagęszczenie roztoczy

Dodawanie śluzu dżdżownic *L. rubellus* wpłynęło negatywnie na zagęszczenie rzędu Mesostigmata ($F_{(1,19)} = 4,686$, $p = 0,043$) górnej części mikrokosmosu (rys. 27).

W dolnej części mikrokosmosu ANOVA pokazała, że dodawanie śluzu *L. rubellus* spowodowało spadek zagęszczenia sumy roztoczy ($F_{(1,19)} = 5,754$ $p = 0,027$) (rys. 28).

W skali całego mikrokosmosu dodawanie śluzu *L. rubellus* spowodowało zmniejszenie zagęszczenia roztoczy z rzędu Mesostigmata ($F_{(1,19)} = 6,307$, $p = 0,021$).

Dodawanie śluzu *A. caliginosa* nie spowodowało istotnych zmian w zagęszczeniu roztoczy.

c. Wpływ na zagęszczenie skoczogonków

W górnej części mikrokosmosu dodawanie śluzu *L. rubellus* miało negatywny wpływ na zagęszczenie sumy skoczogonków ($F_{(1,19)} = 20,492$, $p < 0,001$) (rys. 29). W tej części mikrokosmosu negatywnie zareagowały również skoczogonki Isotomidae ($F_{(1,19)} = 22,749$, $p < 0,001$) oraz skoczogonki hemiepigeiczne ($F_{(1,19)} = 29,329$, $p < 0,001$) (rys. 29 i 30).

W dolnej części mikrokosmosu nie uzyskałem istotnych wyników dla dodawanie śluzu *A. caliginosa* (rys. 31-32).

W skali całego mikrokosmosu dodawanie śluzu dżdżownic *L. rubellus* spowodowało spadek zagęszczenia sumy skoczogonków ($F_{(1,19)} = 21,395$, $p < 0,001$) oraz skoczogonków z rodziny Isotomidae ($F_{(1,19)} = 22,567$, $p < 0,001$) i skoczogonków hemiepigeicznych ($F_{(1,19)} = 28,645$, $p < 0,001$).

4.3.5. Wpływ sumy niefitoficznych oddziaływań dżdżownic

a. Wpływ na zagęszczenie wazonkowców

Kombinacja niefitoficznej aktywności dżdżownic wykonywana w górnej części mikrokosmosu (imitacja aktywności *L. rubellus*) spowodowała wzrost zagęszczenia wazonkowców w górnej części mikrokosmosu ($F_{(1,19)} = 5,761$, $p = 0,027$) (rys. 26).

W dolnej części mikrokosmosu i w całym mikrokosmosie nie stwierdzono istotnych zależności pomiędzy sumą oddziaływań a zagęszczeniem wazonkowców.

b. Wpływ na zagęszczenie roztoczy

Zabiegi wykonywane w górnej części mikrokosmosu spowodowały spadek ogólnego zagęszczenia roztoczy ($F_{(1,19)} = 62,926$, $p < 0,001$), roztoczy z rzędów Oribatida ($F_{(1,19)} = 46,662$, $p < 0,001$) i Mesostigmata ($F_{(1,19)} = 61,694$, $p < 0,001$) w górnej części mikrokosmosu (rys. 27). Natomiast zabiegi wykonywane w dolnej części mikrokosmosu spowodowały w górnej części mikrokosmosu wzrost ogólnego zagęszczenia roztoczy ($F_{(1,19)} = 5,925$, $p = 0,025$) oraz roztoczy z rzędu Mesostigmata ($F_{(1,19)} = 7,748$, $p = 0,013$) (rys. 28).

Zabiegi wykonywane w eksperymencie nie spowodowały istotnych zmian w zagęszczeniu roztoczy w dolnej części mikrokosmosu.

W skali całego mikrokosmosu zabiegi wykonywane w jego górnej części spowodowały spadek ogólnego zagęszczenia roztoczy ($F_{(1,19)} = 62,293$, $p < 0,001$), zagęszczenia rzędów Oribatida ($F_{(1,19)} = 45,349$, $p < 0,001$) i Mesostigmata ($F_{(1,19)} = 62,568$, $p < 0,001$). Zabiegi wykonywane natomiast w dolnej części mikrokosmosu powodowały w całym mikrokosmosie wzrost ogólnego zagęszczenia roztoczy ($F_{(1,19)} = 5,709$, $p = 0,027$) oraz roztoczy z rzędu Mesostigmata ($F_{(1,19)} = 5,607$, $p = 0,029$).

c. Wpływ na zagęszczenie skoczogonków

Zabiegi wykonywane w górnej części mikrokosmosu spowodowały spadek zagęszczenia sumy skoczogonków ($F_{(1,19)} = 22,311$, $p < 0,001$) oraz Isotomidae ($F_{(1,19)} = 21,901$; $p < 0,001$) i skoczogonków hemiepigicznych ($F_{(1,19)} = 24,734$; $p < 0,001$) (rys. 29 i 30). ANOVA pokazała występowanie interakcji pomiędzy zabiegami w górnej i dolnej części mikrokosmosu, które wpłynęły na zagęszczenie sumy skoczogonków ($F_{(1,19)} = 6,669$; $p = 0,018$) oraz skoczogonków z rodziny Isotomidae ($F_{(1,19)} = 4,832$; $p = 0,041$) w górnej części mikrokosmosu. Testy *post hoc* Tukeya pokazały, że zarówno w przypadku sumy skoczogonków (tab. 48), jak i w przypadku Isotomidae (tab. 49) mamy do czynienia z takimi samymi różnicami. Różnice występują pomiędzy zabiegami wykonywanymi w górnej części a kontrolą oraz zabiegami wykonywanymi w dolnej części mikrokosmosu, a także pomiędzy kontrolą a wariantem z zabiegami wykonywanymi w obydwóch częściach mikrokosmosu (tab. 48 i 49). W interakcji tej silny negatywny wpływ zabiegów wykonywanych w górnej części mikrokosmosu jest osłabiany przez zabiegi wykonywane w dolnej części mikrokosmosu (rys. 41).

W dolnej części mikrokosmosu uzyskałem istotne rezultaty pokazujące negatywny wpływ zabiegów na zagęszczenie skoczogonków z rodziny Onychuridae (Kruskal-Wallis test: $H_{(3, N=23)} = 10,062$ $p = 0,018$) oraz grupy euedaficznej (Kruskal-Wallis test: $H_{(3, N=23)} = 9,046$ $p = 0,029$) (rys. 31 i 32). Porównanie parami dla rodziny Onychuridae pokazało różnicę pomiędzy wariantem z zabiegami wykonywanymi w górnej i dolnej części mikrokosmosu ($p = 0,009$) – pozytywny wpływ zabiegów wykonywanych w górnej części i zmniejszenie zagęszczenia przez zabiegi w części dolnej (rys. 31). Dla rodziny euedaficznej również występują różnice pomiędzy wariantem z zabiegami w górnej części mikrokosmosu a wariantami z zabiegami w obydwóch częściach mikrokosmosu ($p = 0,027$).

W skali całego mikrokosmosu z powodu zabiegów wykonywanych w jego górnej części spadło ogólne zagęszczenie skoczogonków ($F_{(1,19)} = 22,626$, $p = 0,0001$)

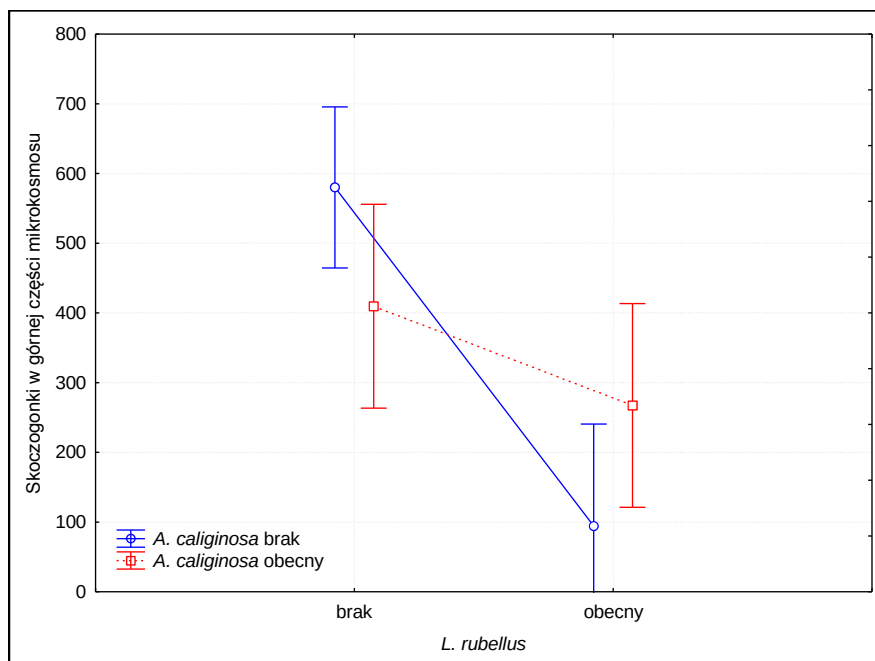
a także zagęszczenia skoczogonków z rodziny Isotomidae ($F_{(1,19)} = 21,828$, $p = 0,0002$) i grupy hemiepigicznej ($F_{(1,19)} = 24,845$, $p = 0,0001$). Ponadto miały miejsce interakcje pomiędzy zabiegami wykonywanymi w górnej i w dolnej części mikrokosmosu, które wpłynęły na ogólne zagęszczenie skoczogonków ($F_{(1,19)} = 7,103$, $p = 0,016$) oraz skoczogonków z rodziny Isotomidae ($F_{(1,19)} = 5,119$, $p = 0,036$). Przebieg interakcji dla obydwóch przypadków jest taki sam, a test Tukeya wskazuje różnice pomiędzy tymi samymi wariantami, dlatego w pracy podaję tylko jeden rysunek (rys. 42; tab. 50 i 51). Testy *post hoc* pozwoliły stwierdzić różnice między kontrolą, a obydwoima wariantami, w których wykonywane były zabiegi imitujące aktywność *L. rubellus*. Ponadto testy pokazały różnice pomiędzy wariantem, z zabiegami w górnej i dolnej części mikrokosmosu. Z ilustracji tych interakcji wynika, że wykonywanie zabiegów w dolnej części mikrokosmosu osłabia negatywny wpływ zabiegów wykonywanych w górnej części (rys. 42).

Tabela 48. Wpływ sumy niefitrycznych oddziaływań dżdżownic na całkowite zagęszczenie skoczogonków w górnej części mikrokosmosu. Wyniki testu *post hoc* Tukeya dla interakcji między wariantami z sumą niefitrycznych aktywności dżdżownic.

Warianty	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>
Kontrola (K)	0,255	0,0003	0,012
<i>L. rubellus</i> (LR)		0,023	0,491
<i>A.caliginosa</i> (Ac)			0,327

Tabela 49. Wpływ sumy niefitrycznych oddziaływań dżdżownic na zagęszczenie skoczogonków z rodziny Isotomidae w górnej części mikrokosmosu Wyniki testu *post hoc* Tukeya dla interakcji między wariantami z sumą niefitrycznych aktywności dżdżownic..

Warianty	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>
Kontrola (K)	0,410	0,001	0,014
<i>L. rubellus</i> (LR)		0,022	0,366
<i>A.caliginosa</i> (Ac)			0,440



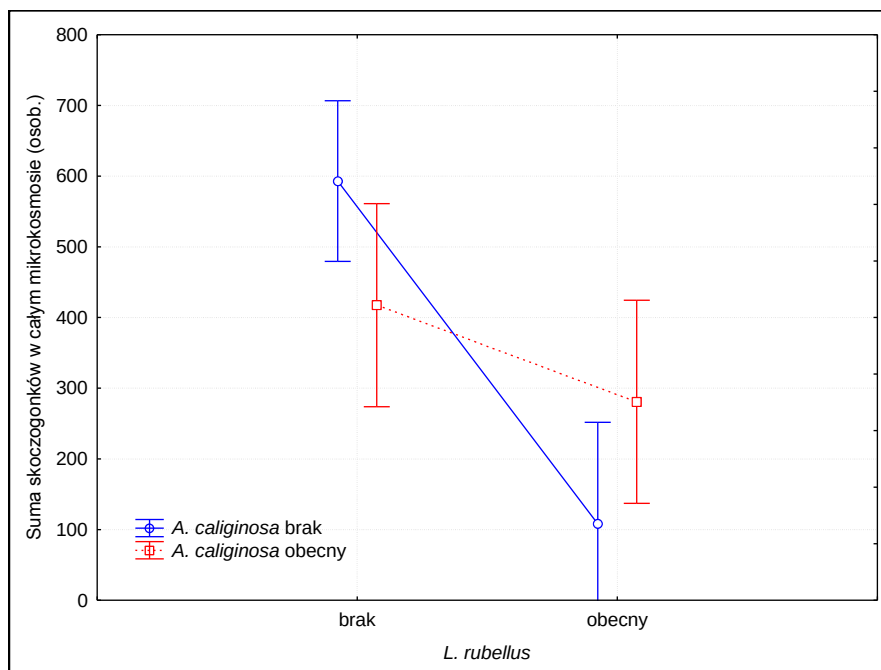
Rys. 41. Wpływ interakcji pomiędzy sumą nitruficznych aktywności dżdżownic na zagęszczenie sumy skoczogonków w górnej części mikrokosmosu.

Tabela 50. Wpływ sumy nitruficznych oddziaływań dżdżownic na zagęszczenie skoczogonków w całym mikrokosmosie Wyniki testu *post hoc* Tukeya dla interakcji między wariantami z sumą nitruficznych aktywności dżdżownic..

Warianty	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>
Kontrola (K)	0,221	0,0003	0,010
<i>L. rubellus</i> (LR)		0,023	0,510
<i>A.caliginosa</i> (Ac)			0,313

Tabela 51. Wpływ sumy nitruficznych oddziaływań dżdżownic na zagęszczenie skoczogonków z rodziny Isotomidae w całym mikrokosmosie. Wyniki testu *post hoc* Tukeya dla interakcji między wariantami z sumą nitruficznych aktywności dżdżownic.

Warianty	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>
Kontrola (K)	0,389	0,0004	0,014
<i>L. rubellus</i> (LR)		0,022	0,391
<i>A.caliginosa</i> (Ac)			0,412



Rys. 42. Wpływ interakcji pomiędzy sumą nietroficznych aktywności dżdżownic na zagęszczenie skoczogonków w całym mikrokosmosie.

4.3.6 Wpływ dodawanie martwych dżdżownic

a. Zagęszczenie wazonkowców

Dodawanie martwych dżdżownic nie wpłynęło na zagęszczenie wazonkowców w analizowanych częściach mikrokosmosu (rys. 26).

b. Wpływ na zagęszczenie roztoczy

Dodawanie martwych dżdżownic nie spowodowało żadnych zmian w zagęszczeniach roztoczy w górnej części mikrokosmosu (rys. 27).

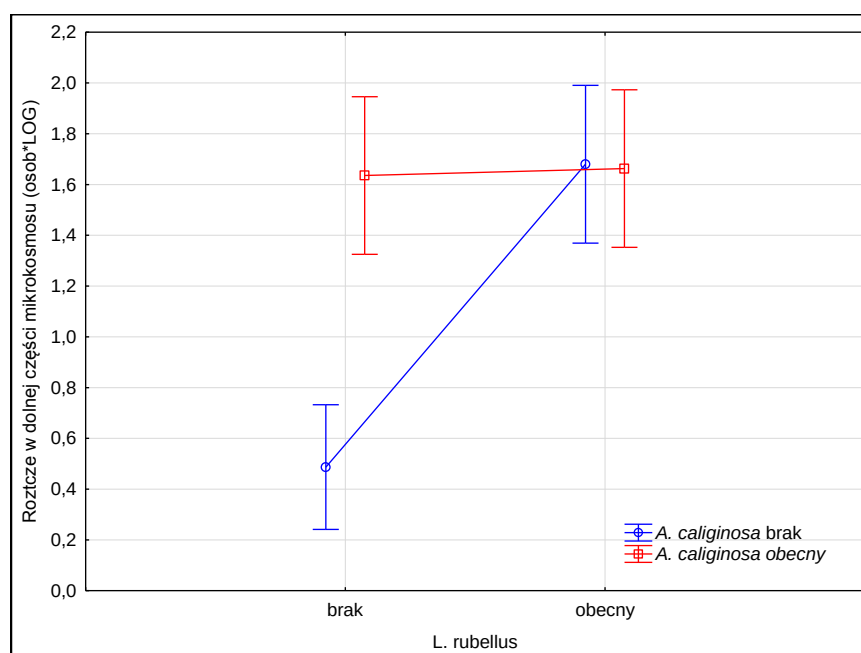
W dolnej części mikrokosmosu, dodawanie martwych dżdżownic zwiększyło zagęszczenie sumy roztoczy (rys. 28). Pozytywnie na sumie roztoczy wpłynęło zarówno dodawanie martwych *L. rubellus* ($F = 18,659$, $p < 0,001$) jak i *A. caliginosa* ($F = 16,047$, $p = 0,001$). Wobec sumy roztoczy miały miejsce interakcji ($F = 17,044$, $p = 0,001$). Test *post hoc* Tukeya pozwolił stwierdzić różnice między wariantem kontrolnym (bez dodawania martwych dżdżownic) a wszystkimi wariantami z dodawaniem dżdżownic zarówno w wariantach jedno- jak i dwugatunkowym. (rys. 43; tab. 55).

Dodawanie martwych *A. caliginosa* miało pozytywny wpływ na zagęszczenie rzędu Mesostigmata w dolnej części mikrokosmosu ($F = 7,038$, $p = 0,016$) (rys. 28). Pozostałe rzędy roztoczy nie zareagowały na dodawanie martwych dżdżownic.

W całym mikrokosmosie roztocze nie zareagowały istotnie na dodawanie martwych dżdżownic.

Tabela 55. Wpływ dodawania martwych dżdżownic *L. rubellus* i *A. caliginosa* na zagęszczenie sumy roztoczy w dolnej części mikrokosmosu. Wyniki testu post hoc Tukeya .

Warianty	<i>Lr</i>	<i>Ac</i>	<i>Lr+Ac</i>
Kontrola (K)	0,0002	0,0002	0,0002
<i>L. rubellus</i> (LR)		0,997	0,999
<i>A. caliginosa</i> (Ac)	0,997		0,999



Rys. 43. Wpływ interakcji pomiędzy dodawaniem martwych dżdżownic na zagęszczenie roztoczy w górnej części mikrokosmosu.

c. Wpływ na zagęszczenie skoczogonków

W odniesieniu do skoczogonków nie uzyskałem żadnych istotnych rezultatów w żadnej z analizowanych części mikrokosmosu.

4.4. Podsumowanie wyników eksperymentu C

Istotne wyniki eksperymentu C zebrałem w formie zbiorczych tabel oddzielnie dla każdego z poziomów mikrokosmosów (góra i dół oraz cały mikrokosmos) (tab. 56, 57 i 58). Wyniki, gdzie nastąpił spadek zagęszczenia mezofauny oznaczone są minusem i kolorem żółtym, a wyniki gdzie nastąpił wzrost zagęszczenia mezofauny plusem i kolorem zielonym. Ponadto analiza pokazała kilka interakcji które w zależności od jej przebiegu oznaczone zostały w odpowiednio kolorami i symbolami opisanymi przy

tabelach. Najwięcej istotnych wyników uzyskałem dla górnej części mikrokosmosu (tab. 56) a najmniej dla dolnej warstwy (tab. 57). Wyniki dla całego mikrokosmosu w znacznym stopniu potwierdzały rezultaty wykazane dla części górnej (tab. 58).

- Żywe dżdżownice gatunku *L. rubellus* zarówno w wariancie jedno- jak i dwugatunkowym powodowały spadek zagęszczenia analizowanych grup mezofauny. Gatunek *A. caliginosa* tylko w jednym przypadku spowodował istotne zmiany w zagęszczeniu mezofauny - wzrost zagęszczenia wazonkowców w górnej części mezokosmosu.
- Spośród czynników imitujących nietroficzną aktywność *L. rubellus*, niektóre potwierdzały negatywny wpływ żywych dżdżownic, a inne odwrotnie – powodowały wzrost zagęszczenia wybranych grup mezofauny. Negatywny wpływ na mikrostawonogi miało mieszanie substratu oraz dodawanie śluzu dżdżownic. Wazonkowce w górnej części mikrokosmosu zareagowały zwiększeniem zagęszczenia na dodawanie odchodów i śluzu *L. rubellus*. Interesujące, że w wariancie z dodawaniem odchodów *L. rubellus* nastąpił spadek zagęszczenia wazonkowców w dolnej części mikrokosmosu, co wskazywać by mogło na ich migrację do części górnej.
- Analiza nietroficznych form oddziaływania *A. caliginosa* pokazała, że odchody i martwe dżdżownice oraz mieszanie substratu mogą wpływać pozytywnie na zagęszczenie mikrostawonogów. Ponadto dodawanie śluzu i mieszanie substratu powoduje wzrost zagęszczenia wazonkowców
- Mieszanie substratu w górnej części mikrokosmosu spowodowało spadek zagęszczenia skoczogonków w tej części mikrokosmosu i w całym mikrokosmosie. Odwrotnie – mieszanie substratu w części dolnej spowodowało wzrost zagęszczenia skoczogonków w ww. warstwach.
- Reakcja wazonkowców różniła się często od reakcji mikrostawonogów zarówno w wariantach z żywymi dżdżownicami jak i w wariantach imitujących ich aktywność. Na przykład dodawanie śluzu dżdżownic spowodowało wzrost zagęszczenia wazonkowców a pozostałe grupy nie reagowały albo reagowały negatywnie. W wariancie SUMA oddziaływań *L. rubellus* – nastąpił wzrost zagęszczenia wazonkowców a zmniejszyło się zagęszczenie mikrostawonogów. Na mieszanie substratu w górnej części mikrokosmosu wazonkowce nie zareagowały, a u mikrostawonogów zagęszczenie zmniejszyło się. Wpływ

żywych dżdżownic oraz wariantów imitujących poszczególne formy ich oddziaływania wychodziły poza poziom profilu glebowego, w którym występował dany czynnik. Czynniki testowane w dolnej części mikrokosmosu powodowały zmiany zagęszczenia mezofauny w górnej części - i odwrotnie – czynniki testowane w górnej części powodowały zmiany w dolnej części mikrokosmosu. Wynik ten może być tłumaczony migracją mezofauny w kierunku warunków korzystnych lub w celu uniknięcia niekorzystnych.

- Pomiędzy niektórymi wariantami eksperymentu zachodziły zależności, które powodowały zmiany w zagęszczeniu mezofauny. W skali całego mikrokosmosu mieszanie substratu w górnej części mikrokosmosu (wpływ *L. rubellus*) powodowało spadek zagęszczenia skoczogonków, natomiast w wariancie z mieszaniem w górnej i dolnej części (wpływ *L. rubellus* + *A. caliginosa*) ten negatywny efekt nie występował.
- Porównanie reakcji mezofauny w wariantach imitujących różne formy nietroficznej aktywności dżdżownic z wariantami z żywymi dżdżownicami (nietroficzna + troficzna aktywność) pozwala stwierdzić, że troficzna i nietroficzna aktywność dżdżownic ma porównywalną siłę oddziaływania. Charakter troficznych i nietroficznych oddziaływań dżdżownic na mezofaunę i jej oddzielne grupy nie zawsze jest taki sam. Ta prawidłowość odnosi się zarówno do ściółkowego gatunku *L. rubellus*, jak i do glebowego *A. caliginosa*.
- Porównania reakcji mezofauny w wariantach imitujących poszczególne formy nietroficznej aktywności dżdżownic z wariantami SUMA (mieszanie + śluz + odchody dżdżownic), pozwalają sugerować nie addytywny charakter ich wpływu na mezofaunę, tj. występowanie zależności pomiędzy poszczególnymi formami nietroficznych oddziaływań.

Tabela 56. Wpływ żywych dżdżownic oraz niotroficznych form ich aktywności na zagęszczenie mezofauny w górnej części mikrokosmosu. Znak „-” na żółtym polu oznacza ujemny wpływ wariantu na zagęszczenie mezofauny, znak „+” na zielonym polu oznacza dodatni wpływ wariantu na zagęszczenie mezofauny, znak „+/0” na czerwonym polu oznacza interakcję, w której imitacja *L. rubellus* powoduje wzrost zagęszczenia, a z równoczesną imitacją *A. caliginosa* nie ma różnic pomiędzy tym wariantem a kontrolą (bez imitacji), znak „-/0” na czerwonym polu oznacza, że imitacja *L. rubellus* powodowała spadek zagęszczenia a w wariacie z równoczesną imitacją *A. caliginosa* nie ma różnic pomiędzy tym wariantem a kontrolą (bez imitacji)

Wariant		Wazonkowce	Roztocze suma	Oribatida	Mesostigmata	Prostigmata	Astigmata	Skoczogonki suma	Isotomidae	Onychiuridae	Poduromorpha	Symphleona	epigeiczne	hemiepigiczne	endogiczne
Żywe dżdżownice	L.r.	-	-	-				-	-			-		-	-
	A.c.	+													
	L.r. * A.c.				-			-	-					-	-
Martwe dżdżownice	L.r.														
	A.c.														
	L.r. * A.c.														
Odchody dżdżownic	L.r.	+													
	A.c.		+	+											
	L.r. * A.c.	+/-													
Mieszanie Substratu	L.r.		-	-	-			-	-					-	
	A.c.	+						+	+					+	
	L.r. * A.c.							-/-						-/-	
Śluz dżdżownic	L.r.	+			-			-	-					-	
	A.c.	+													
	L.r. * A.c.	+													
Wariant suma	L.r.	+	-	-	-			-	-					-	
	A.c.		+		+										
	L.r. * A.c.														

Tabela 57. Wpływ żywych dżdżownic oraz niotroficznych form ich aktywności na zagęszczenie mezofauny w dolnej części mikrokosmosu. Znak „-” na żółtym polu oznacza ujemny wpływ wariantu na zagęszczenie mezofauny, znak „+” na zielonym polu oznacza dodatni wpływ wariantu na zagęszczenie mezofauny, Znak „+/-” na czerwonym polu oznacza interakcję, w której imitacja gatunku *L. rubellus* powoduje spadek zagęszczenia a w wariacie z równoczesną imitacją *A. caliginosa* następuje wzrost zagęszczenia.

Wariant		Wazonkowce	Roztocze suma	Oribatida	Mesostigmata	Prostigmata	Astigmata	Skoczogonki suma	Isotomidae	Onychiuridae	Poduromorpha	Symphleona	epigeiczne	hemiepigiczne	endogiczne
Żywe dżdżownice	L.r.														
	A.c.														
	L.r. * A.c.														

Martwe dżdżownice	L.r.		+												
	A.c.		+		+										
	L.r. * A.c.		+												
Odchody dżdżownic	L.r.	-													
	A.c.														
	L.r. * A.c.														
Mieszanie Substratu	L.r.	+													
	A.c.														
	L.r. * A.c.								-/+						
Śluz dżdżownic	L.r.		-												
	A.c.														
	L.r. * A.c.														
Wariant suma	L.r.														
	A.c.														
	L.r. * A.c.														

Tabela 58. Wpływ żywych dżdżownic oraz niefitoficznych form ich aktywności na zagęszczenie mezofauny w całych mikrokosmosach. Znak „-” na żółtym polu oznacza ujemny wpływ wariantu na zagęszczenie mezofauny, znak „+” na zielonym polu oznacza dodatni wpływ wariantu na zagęszczenie mezofauny, znak „+/0” na czerwonym polu oznacza interakcję, w której imitacja *L. rubellus* powoduje wzrost zagęszczenia, a z równoczesną imitacją *A. caliginosa* nie ma różnic pomiędzy tym wariantem a kontrolą (bez imitacji), znak „-/0” na czerwonym polu oznacza, że imitacja *L. rubellus* powodowała spadek zagęszczenia a w wariantcie z równoczesną imitacją *A. caliginosa* nie ma różnic pomiędzy tym wariantem a kontrolą (bez imitacji)

Wariant		Wazonkowce	Roztocze suma	Oribatida	Mesostigmata	Prostigmata	Astigmata	Skoczogonki suma	Isotomidae	Onychiuridae	Poduromorpha	Symphleona	epigeiczne	hemiepigiczne	endogiczne
Żywe dżdżownice	L.r.		-	-				-						-	
	A.c.														
	L.r. * A.c.		-	-	-									-	-
Martwe dżdżownice	L.r.														
	A.c.														
	L.r. * A.c.	+/0													
Odchody dżdżownic	L.r.														
	A.c.		+	+											
	L.r. * A.c.														
Mieszanie Substratu	L.r.		-	-	-			-	-	-				-	
	A.c.	+						+	+	+					
	L.r. * A.c.							-/0						-/0	
Śluz dżdżownic	L.r.	+			-			-	-					-	
	A.c.	+													
	L.r. * A.c.	+													
Wariant Suma	L.r.		-	-	-	-	-	-						-	
	A.c.		+		+										
	L.r. * A.c.														

5. Dyskusja

Analiza aktywności dżdżownic, przeprowadzona w tej dysertacji pokazała różne aspekty ich oddziaływania na liczebność i strukturę zespołów mezofauny. Przedstawione przeze mnie rezultaty, uzyskane z eksperymentów wykonanych w warunkach maksymalnie zbliżonych do naturalnych potwierdziły znaczenie dżdżownic jako grupy mającej kluczowe znaczenie w kształtowaniu systemu glebowego. Wpływ dżdżownic związany jest z modyfikacją struktury organizmów glebowych, co zostało pokazane na podstawie mezofauny, odgrywającej istotną rolę w regulowaniu aktywności mikrobiologicznej w glebie. Przedstawione w doktoracie wyniki zwracają uwagę na różne aspekty oddziaływania populacji dżdżownic na mezofaunę:

- oddziaływanie współwystępowania w glebie wielogatunkowych populacji zbudowanych z najważniejsze ekologicznych grup dżdżownic;
- oddziaływanie wzrostu zagęszczenia każdego z badanych gatunków dżdżownic
- rezultaty interakcji dżdżownic w 2-3 gatunkowych zespołach;
- wyniki nietroficznych (inżynierskich) mechanizmów aktywności dżdżownic;
- analiza porównawcza troficznych i nietroficznych oddziaływań;
- oddziaływanie dżdżownic na różnych poziomach organizacji zespołu mezofauny od wyższych taksonów do poszczególnych gatunków i grup ekologicznych;
- specyfika reakcji kluczowych grup mezofauny na oddziaływanie dżdżownic.

5.1. Obecność i liczebność dżdżownic z różnych grup ekologicznych wpływa na zagęszczenie i strukturę zespołu mezofauny.

Gatunki dżdżownic należące do różnych grup ekologicznych nie tylko w różny sposób wpływają na zagęszczenie mezofauny, ale robią to także z różną siłą. Siła i kierunek oddziaływania dżdżownic jest związana z ich zagęszczeniem i może być różna w zależności od analizowanej warstwy profilu glebowego. Wpływ ten jest różny także w odniesieniu do analizowanych grup mezofauny (podsumowanie wyników eksperymentu A - tab. 21).

Gatunek *L. rubellus*, przy minimalnym zagęszczeniu (96 os./m²) nie powodował żadnych istotnych zmian w zagęszczeniu mezofauny w ściółce oraz w całym mezokosmosie. Przy średnim (287 os./m²) i maksymalnym (478 os./m²) zagęszczeniu tego gatunku wpływ jego na zagęszczenie wazonkowców i roztoczy w ściółce był negatywny. Oddziaływanie było tym silniejsze im więcej dżdżownic było w wariancie. W literaturze jest bardzo mało informacji na temat oddziaływania tego gatunku na

mezofaunę. Wpływ zagęszczenia *L. rubellus* na zmniejszenie zagęszczenia wazonkowców obserwował na łąkach torfowych Makulec (1992). Wpływ dżdżownic był zauważalny jednak tylko na początku eksperymentu, przy stosunkowo dużych zagęszczeniach wazonkowców. Efekt, który przedstawiam w mojej pracy był zanotowany po zakończeniu eksperymentu – po 6 miesiącach.

Na gradient zagęszczenia *L. rubellus* w eksperymencie A wśród roztoczy zareagowały wszystkie rzędy poza Prostigmata. Podobny wynik uzyskali McLean i Parkinson (2009), kiedy analizowali wpływ epigeicznego gatunku *D. octaedra* na zagęszczenie mezofauny. Autorzy zarówno w eksperymencie laboratoryjnym (320 os./m²) jak i w terenowym (854 os./m²) odnotowali brak reakcji Prostigmata na obecność dżdżownic nawet w tak wysokich zagęszczeniach. Pozostałe analizowane przez tych badaczy rzędy mezofauny reagowały częściej na wyższe zagęszczenie dżdżownic. Pozwala to wnioskować, że zagęszczenie dżdżownic epigeicznych powoduje zmiany w zespole mezofauny.

W eksperymencie A analizy pokazały brak wpływu gradientu zagęszczenia *L. rubellus* na zagęszczenie skoczogonków. Może to być spowodowane specyficzną reakcją skoczogonków widoczną na rys. 2-4, gdzie przy minimalnym zagęszczeniu *L. rubellus* średnie zagęszczenie skoczogonków było wyższe niż w kontroli, a następnie wraz ze wzrostem zagęszczenia tego gatunku zmniejszało się. Wynik ten również potwierdza, że przedstawiciele mezofauny w różny sposób reagują na obecność i zagęszczenie dżdżownic.

Poza oddziaływaniem gradientu zagęszczenia dżdżownic, w wynikach eksperymentu A można również zaobserwować inny typ oddziaływania (wyniki zebrane w tab. 21). W wariantach z *A. caliginosa* w warstwie ściółki zagęszczenie wazonkowców i Mesostigmata zmniejszyło się w wariantach z minimalnym i maksymalnym zagęszczeniem dżdżownic. W glebie odwrotnie – zagęszczenie Mesostigmata i skoczogonków hemiepigeicznych wzrosło w wariantach z minimalnym i maksymalnym zagęszczeniem dżdżownic. Reakcja ww. grup mezofauny związana była wyraźnie z gatunkiem dżdżownic użytym w eksperymencie. *A. caliginosa* spowodował zmiany w zagęszczeniu Mesostigmata, a *L. rubellus* w zagęszczeniu skoczogonków hemiepigeicznych. Przy średnim zagęszczeniu *A. caliginosa* oraz *L. rubellus* dane miały większy rozrzut i w związku z tym analiza nie pokazała istotnych różnic.

Najwięcej istotnych zmian w zagęszczeniu mezofauny w ściółce oraz w całym mezokosmosie spowodował gatunek *L. terrestris*. Jego wpływ w tych warstwach zawsze był negatywny. Badania dotyczące oddziaływania *L. terrestris* na mezofaunę prowadzone były przez wielu badaczy zarówno w formie eksperymentów laboratoryjnych i terenowych, jak i prób pobieranych z terenu. Zagęszczenie tego gatunku wynosiło od 50 do 128 osobników na metr kwadratowy. Niezależnie od zagęszczenia, wpływ *L. terrestris* na zagęszczenie skoczogonków był negatywny (Migge 2001, Milcu i inni 2006, Straube 2009). W warunkach eksperymentów prowadzonych w mezokosmosach gatunek ten zawsze powodował spadek zagęszczenia mezofauny (Eisenchauer i inni 2010). W badaniach z mojego doktoratu, w eksperymencie A w warstwie ściółki *L. terrestris* powoduje spadek zagęszczenia roztoczy z rzędu Astigmata i skoczogonków z gat. *I. minor* tylko w wariancie z maksymalnym (96 os./m²) zagęszczeniem. W glebie również, tylko przy wyższym zagęszczeniu *L. terrestris* nastąpiła zmiana w zagęszczeniu Mesostigmata. Pokazuje to, że w przypadku niektórych grup mezofauny w zależności od poziomu profilu glebowego wpływ *L. terrestris* może być zależny od zagęszczenia - wyższe zagęszczenie daje silniejszy efekt. W skali całego mezokosmosu uzyskałem jeszcze bardziej interesujące rezultaty – minimalne (64 os./m²) zagęszczenie *L. terrestris* powodowało spadek zagęszczenia sumy roztoczy i skoczogonków oraz Oribatida, a maksymalne zagęszczenie (96 os./m²) nie dało tego rezultatu (podsumowanie wyników eksperymentu A zebrane w tab. 21).

Powyższe wyniki przedstawiają różnice w reakcji zespołu mezofauny na dżdżownice reprezentujące różne grupy ekologiczne. W literaturze, wyników dotyczących oddziaływania dżdżownic epigeicznych na mezofaunę jest bardzo mało. Dostępne wyniki pokazują negatywną korelację pomiędzy zagęszczeniem tej grupy ekologicznej a spadkiem zagęszczenia mikrostawonogów (McLean i Parkinson 1998, 2000). Negatywny wpływ na mikrostawonogi tłumaczony jest silnym przekształcaniem ściółki w koprolity, co z jednej strony powoduje zmniejszenie objętości ściółki, a z drugiej wpływa na tempo dekompozycji i aktywność mikroorganizmów (Brown 1995, McLean i Parkinson 2000). Według metaanalizy wykonanej przez Eisenchauera (2010) dżdżownice *anecic* zazwyczaj powodują spadek zagęszczenia wszystkich rzędów roztoczy i wzrost zagęszczenia skoczogonków, a dżdżownice endogeiczne wpływają negatywnie na zagęszczenie całego zespołu mezofauny. W przypadku grupy endogeicznej metaanaliza pokazała silną negatywną korelację pomiędzy zagęszczeniem

dżdżownic a zagęszczeniem Oribatida i Mesostigmata. Autor objaśnia tę korelację silnymi zmianami struktury gleby, niepokojeniem mikrostawonogów poprzez drażnienie korytarzy oraz niszczenie jaj mikrostawonogów. Ponadto wysoka aktywność dżdżownic endogeicznych powoduje silne zagęszczenie warstwy organicznej gleby i wymieszanie jej z warstwą mineralną, co z kolei powoduje redukcję przestrzeni życiowych mikrostawonogów (Migge 2001, Eisenhauer i in. 2007). Ponadto, czynnikiem powodującym spadek zagęszczenia mikrostawonogów w obecności dżdżownic endogeicznych może być konkurencja o zasoby bądź amensalizm. Gutierrez i inni (2008) w eksperymencie laboratoryjnym, do mikrokosmosów zawierających taką samą liczbę dżdżownic endogeicznych dodali substraty o różnej zawartości materii organicznej. Tam gdzie zawartość materii organicznej była wyższa, negatywny wpływ dżdżownic na mikrostawonogi nie występował. Wynik ten może świadczyć zatem o występowaniu konkurencji o pokarm pomiędzy dżdżownicami a mezofauną.

Analizy oddziaływania grupy *anecic* potwierdzają, że wpływ na mikrostawonogi w organicznej warstwie gleby przeważnie jest negatywny, natomiast w warstwie mineralnej może być pozytywny (Eisenhauer 2010). Wpływ ten nie jest jednak powiązany z zagęszczeniem, gdyż przedstawiciele tego gatunku prezentują w pewnym sensie terytorializm, co wyznacza maksymalny poziom zagęszczenia tych dżdżownic w środowisku (Edwards i Bohlen 1996, Eisenhauer 2008). W związku z tym, negatywny wpływ *anecic* spowodowany jest znacznym zmniejszaniem objętości warstwy organicznej i wprowadzaniem odchodów bogatych w materię organiczną w głąb mineralnej gleby. Na powierzchni gleby powstają *middens*, wokół których skupia się duże bogactwo fauny glebowej, ale ogólne zagęszczenie mikrostawonogów w ekosystemie zmniejsza się (np. Eisenhauer i in. 2007). W mineralnej warstwie gleby następuje aktywacja mikroorganizmów i zwiększenie dostępności zasobów pokarmowych dla fauny endogeicznej. Redukcja warstwy organicznej gleby do *middens* powoduje dużą heterogenizację środowiska życia mezofauny, co daje możliwości współwystępowania większej ilości gatunków. Z drugiej strony następuje znaczne zmniejszenie przestrzeni życiowej mikrostawonogów, co przekłada się na ich spadek zagęszczenia w skali ekosystemu (Maraun i in. 1999). Tworzona przez tą grupę drylosfera umożliwia mikrostawonogom dostęp do głębszych warstw profilu glebowego, gdzie mogą unikać drapieżnictwa i poszukiwać lepszych warunków mikroklimatycznych do składania jaj i przechodzenia wylinki (Salomon i Ponge 1999, Salomon i in. 2005, Karaban i in. 2012).

Wyniki przedstawione w mojej rozprawie pokazują, że zagęszczenie dżdżownic to istotny czynnik wpływający na zagęszczenie i strukturę zespołu mezofauny. Gatunki dżdżownic należące do różnych grup ekologicznych, różnią się siłą i kierunkiem oddziaływania na mezofaunę. Ich wpływ jest zależny nie tylko od zagęszczenia, ale także od grup mezofauny i poziomów profilu glebowego.

5.2. Interakcje w różnogatunkowych zgrupowaniach dżdżownic zmieniają charakter oddziaływania poszczególnych gatunków na zespoły mezofauny.

Ważnym, a w literaturze praktycznie nieporuszonym, jest zagadnienie interakcji w różnogatunkowych zespołach dżdżownic i ich wpływ na mezofaunę. Wpływ kilkogatunkowych zespołów dżdżownic na mezofaunę analizowany był niezwykle rzadko (podsumowanie literatury w tab. 1-3). Na przykład Górny (1984) zauważył, że zagęszczenie wazonkowców w obecności zespołu złożonego z gatunków *A. caliginosa* i *L. terrestris* jest zdecydowanie niższe niż w obecności samego *L. terrestris*. Wynik ten niekoniecznie jednak musi być spowodowany interakcją pomiędzy gatunkami dżdżownic. Żeby tak było, należy wykazać, że gatunek dżdżownicy w zespole różnogatunkowym powoduje inne zmiany od tego samego gatunku żyjącego w zespole jednogatunkowym. Räty i Huhta (2003) w eksperymencie laboratoryjnym również badali wpływ *A. caliginosa* tym razem w parze z *L. rubellus*. Obydwa gatunki wywierały silny wpływ na zagęszczenie większości gatunków wazonkowców, jednak wpływ wariantu z dwoma gatunkami dżdżownic nie różnił się istotnie od wpływu jednogatunkowych populacji. W literaturze udało mi się znaleźć 7 prac w których odnotowano wpływ 2-3 gatunkowych zgrupowań dżdżownic, na zagęszczenie wazonkowców lub mikrostawonogów (Dózsa-Farkasz 1978, Górny 1984, Lagerlof i Lofs-Holmin 1987, Scheu i inni 1999, Räty i Huhta 2003, Kreuzer i inni 2004, Dominguez i Bedano 2016). W badaniach tych analizowano łączny wpływ różnych gatunków dżdżownic na wskazaną grupę mezofauny, nie da się jednak wydzielić wpływu oddzielnych gatunków.

W eksperymencie B, badany był wpływ międzygatunkowych interakcji w zgrupowaniach dżdżownic na zespoły mezofauny. Na podstawie otrzymanych wyników wykazałem występowanie kilku typów interakcji pomiędzy gatunkami dżdżownic (podsumowanie wyników w tab. 34). Interakcje polegają na tym, że wpływy poszczególnych gatunków dżdżownic w zespołach dwu- lub trzygatunkowych jest inny od wpływu tych gatunków występujących pojedynczo. Wobec wazonkowców

trzyczynnika ANOVA nie pokazała występowania interakcji pomiędzy badanymi gatunkami dżdżownic, natomiast wobec mikrostawonogów (roztoczy i skoczogonków) interakcje takie występowały. Część z nich, podobnie jak w cytowanej literaturze polega na nakładaniu się na siebie negatywnego lub pozytywnego oddziaływania dżdżownic, co w konsekwencji powoduje spadek lub wzrost zagęszczenia mikrostawonogów. W tym wypadku wpływ dwóch gatunków dżdżownic jest większy, niż ten powodowany przez pojedyncze gatunki. W ściółce, w zespole *L. rubellus* + *L. terrestris* zmniejszyło się zagęszczenie skoczogonków hemiepigeicznych, a w zespole *A. caliginosa* + *L. terrestris* spadło zagęszczenie Astigmata. Analiza pokazała również występowanie interakcji w trzygatunkowym zgrupowaniu dżdżownic i ich wpływie na zmniejszenie zagęszczenia sumy roztoczy i skoczogonków oraz skoczogonków epigeicznych w warstwie ściółki. Negatywny wpływ tej interakcji na skoczogonki epigeiczne oraz gatunek *D. tigrina* spowodował zmniejszenie ich zagęszczenia w skali całego mezokosmosu. Negatywne interakcje wskazane przez trzyczynnika ANOVA mogą być wynikiem silniejszej presji dżdżownic. Każdy z użytych w eksperymencie B gatunków dżdżownic zajmuje bowiem inną niszę ekologiczną. Konkurencja międzygatunkowa dżdżownic może powodować pełniejsze wykorzystanie przez dżdżownice zasobów, lub silniejsze zmiany w profilu glebowym. Interakcje mogą wpływać także na aktywność dżdżownic tj. na przeżywalność i rozmnażanie (Uvarov 2017) lub aktywność mikrobiologiczną gleby, co jest wyznacznikiem tempa procesów w niej zachodzących (Uvarov i inni 2019).

Poza negatywnym oddziaływaniem interakcji, ANOVA pokazała również występowanie interakcji, które powodują wzrost zagęszczenia mezofauny. W obecności zespołu *A. caliginosa* + *L. terrestris* nastąpił wzrost ogólnego zagęszczenia roztoczy w mineralnej części profilu glebowego. Tego typu interakcje można tłumaczyć umożliwieniem mikrostawonogom kolonizacji gleby poprzez drylosferę dżdżownic, zwłaszcza w sytuacji, kiedy organiczna warstwa profilu glebowego została silnie zredukowana przez dżdżownice *anecic*.

Innym typem interakcji wskazanym przez ANOVA jest wygaszanie oddziaływania jednego gatunku w obecności drugiego, bądź zmianę kierunku oddziaływania z pozytywnego na negatywny. Gatunki *L. rubellus* i *L. terrestris* osobno powodowały wzrost zagęszczenia sumy skoczogonków i skoczogonków epigeicznych w mineralnej warstwie gleby, natomiast w wariantcie dwugatunkowym ten efekt nie występował. Zagęszczenie skoczogonków było takie samo jak w kontroli. Inny typ

interakcji zaobserwowany był pomiędzy *L. rubellus* i *A. caliginosa*. Gatunki te osobno powodowały wzrost zagęszczenia sumy roztoczy i Oribatida, natomiast w wariancie dwugatunkowym następował spadek zagęszczenia tych grup.

Dżdżownice występują w glebie w różnogatunkowych zespołach, a informacje na temat interakcji, które modyfikują aktywność kluczowych grup fauny glebowej jest niezbędna dla pełnego rozumienia jak funkcjonuje system glebowy. Jest to bardzo ważne choćby w perspektywie globalnych zmian klimatycznych i inwazji dżdżownic na tereny wcześniej od nich wolne (np. Eisenhauer 2007).

5.3. Nietroficzne formy aktywności dżdżownic powodują zmiany w zespołach mezofauny

Dżdżownice jako organizmy inżynierskie powodują w glebie wiele zmian: budują drylosferę, mieszają warstwy budujące profil glebowy, zjadają i przetwarzają materię organiczną, wydzielają śluz i odchody, a martwe są źródłem biogenów powodujących lokalny wzrost aktywności biologicznej. Wymienione formy aktywności bezpośrednio wpływają na zespoły mikroorganizmów i na procesy glebowe, i mogą powodować zmiany w zagęszczeniu mezofauny. W literaturze znajdują się pojedyncze prace podejmujące zagadnienie oddziaływania wybranych form aktywności dżdżownic na wybranych reprezentantów mezofauny (Górny 1984, Brown 1995, Salmon 2001, Eisenhauer 2010, Karaban i Uvarov 2014, Kos et al. 2017). Wazonkowce umieszczone w wyciągu z gleby, w której uprzednio żyły dżdżownice i w takim, gdzie dżdżownic nie było, miały różną przeżywalność. W wyciągu glebowym z dżdżownicami wazonkowce ginęły bardzo szybko i na tej podstawie Górny (1984) stwierdził, że wydzieliny dżdżownic – głównie śluz, powodują śmierć wazonkowców. Brown (1995) i Eisenhauer (2010) dokonali podsumowania informacji na temat oddziaływania dżdżownic na organizmy glebowe i wskazali potencjalne mechanizmy oddziaływania dżdżownic na mezofaunę. Według posiadanej przeze mnie informacji dopiero Karaban i Uvarov (2014) opisali szczegółowo, jak różne mechanizmy inżynierskiej aktywności dżdżownic wpływają na zagęszczenie wazonkowców. Część tych wyników jest prezentowana w tym doktoracie. W literaturze nie udało mi się znaleźć bardziej aktualnych danych na temat eksperymentalnych badań mechanizmów oddziaływania dżdżownic na mezofaunę.

Na podstawie wyników uzyskanych w eksperymencie C dotyczących wpływu nietroficznych (inżynierskich) aktywności dżdżownic na zespół mezofauny można wskazać, które z form aktywności dżdżownic wpływają na zagęszczenie analizowanych grup mezofauny. W eksperymencie tym żywe dżdżownice *L. rubellus* powodowały spadek zagęszczenia mezofauny w górnej części mikrokosmosu i w całym mikrokosmosie. Gatunek ten wpływał negatywnie na wazonkowce, roztocze i skoczogonki. Interesującym wynikiem jest, że *L. rubellus* w wariancie jednogatunkowym nie powodował zmian w zagęszczeniu Mesostigmata, natomiast w wariancie *L. rubellus* + *A. caliginosa* nastąpił spadek zagęszczenia tych roztoczy. *A. caliginosa* w wariancie jednogatunkowym spowodował tylko jeden istotny efekt – wzrost zagęszczenia wazonkowców w górnej części mikrokosmosu.

Negatywny wpływ na mikrostawonogi uzyskałem w wariantach z mieszaniem substratu oraz w wariancie z dodawaniem śluzu *L. rubellus*. Te dwa czynniki występowały również w wariancie SUMA i tam także negatywny efekt był widoczny. W tych trzech wariantach nastąpił spadek całkowitego zagęszczenia skoczogonków i roztoczy oraz dominujących przedstawicieli tych grup (podsumowanie rezultatów eksperymentu C w tab. 56 i 58). Więcej istotnych wyników uzyskałem w odniesieniu dla mieszania substratu, co mogłoby wskazywać, że ta składowa aktywności *L. rubellus* bardziej niszczy populację mikrostawonogów niż dodawanie śluzu dżdżownic. Mieszanie substratów w górnej części mikrokosmosu i dodawanie śluzu dżdżownic wywołało natomiast negatywną reakcję skoczogonków i roztoczy. Z literatury wynika, że tworzenie drylosfery oraz fragmentacja ściółki przez dżdżownice epigeiczne mogą wpływać pozytywnie na zagęszczenie mikrostawonogów (Eisenhauer 2010). Ponadto, wydzielanie śluzu również jest traktowane jako czynniki mogący wpływać pozytywnie na zagęszczenie mikrostawonogów (Ponge 1991, Salmon i Ponge 2001).

Wazonkowce na te dwa warianty zareagowały zupełnie inaczej niż mikrostawonogi. Mieszanie substratu w górnej części mikrokosmosów nie spowodowało żadnych zmian w zagęszczeniu wazonkowców w tej części, a w dolnej nastąpił wzrost ich zagęszczenia. Mieszanie substratu w części dolnej (imitacja *A. caliginosa*) spowodowało natomiast wzrost zagęszczenia wazonkowców i skoczogonków w części górnej i w całym mikrokosmosie. Omawiając ten wynik należy podkreślić, że wzrostowi zagęszczenia w górnej części nie towarzyszył spadek w dolnej (tam gdzie następowało mieszanie), w związku z tym należy odrzucić założenie, że bioturbacje mogłyby powodować ucieczkę wazonkowców i skoczogonków z części dolnej

mikrokosmosu. W wariancie z mieszaniem, ANOVA pokazała występowanie interakcji, które miały wpływ na zagęszczenie sumy skoczogonków w obydwóch poziomach profilu glebowego. W górnej części mikrokosmosu oraz w całym mikrokosmosie mieszanie naśladujące aktywność *L. rubellus* powodowało spadek zagęszczenia skoczogonków, a w wariancie z mieszaniem w dwóch częściach mikrokosmosu jednocześnie (*L. rubellus* + *A. caliginosa*) negatywny efekt nie występował. Można więc wnioskować, że dżdżownice udostępniły skoczogonom głębsze warstwy gleby (dolna część mikrokosmosu) i w ten sposób osłabiony został negatywny wpływ bioturbacji wykonywanych w górnej warstwie profilu glebowego. Dżdżownice tworzą przestrzeń do życia dla mikrostawonogów, a jednocześnie, podczas tworzenia korytarzy niszczą grzybnie uszkadzając ją i powodują zmiany aktywności mikroorganizmów, które są pokarmem dla znacznej części mezofauny (McLean i Parkinson 2000; Tuffen i inni 2002). Zmiany w składzie mikroorganizmów glebowych mogą wpływać na oparte na nich sieci troficzne – czyli na zagęszczenie mikrostawonogów. Ponadto, negatywny wpływ dżdżownic na mikrostawonogi może być związany z faktem niepokojenia ich poprzez tworzenie korytarzy oraz bezpośrednio (zjadanie) lub pośrednio (zmiana warunków abiotycznych) niszczeniem jaj (Migge 2001; Maraun i inni 1999, 2003).

Badane grupy mezofauny w różny sposób zareagowały na dodawanie śluzu dżdżownic. W wariancie tym nastąpił spadek zagęszczenia mikrostawonogów, oraz wzrost zagęszczenia wazonkowców w górnej części mikrokosmosu i w całym mikrokosmosie. Pozytywny wpływ na wazonkowce miał zarówno dodatek śluzu *L. rubellus* jak i *A. caliginosa*. Wynik ten podważa hipotezy funkcjonujące w literaturze o negatywnym wpływie śluzu dżdżownic na zagęszczenie wazonkowców (Górny 1975, Brown 1996, Makulec 1996) i pozytywnym wpływie śluzu na zagęszczenie mikrostawonogów (Ponge 1991, Salmon i Ponge 2001). Górny (1975) w eksperymencie laboratoryjnym udowodnił, że wazonkowce w wyciągu wodnym z gleb, w których uprzednio były hodowane *L. terrestris* i *A. caliginosa* zginęły w ciągu 2 tygodni, a w wyciągu wodnym z gleby bez dżdżownic żyły przez ponad 3 miesiące. Wobec skoczogonków uzyskano natomiast odwrotne wyniki. Salmon i Ponge (2001) testowali wpływ śluzu endogeicznych gatunków *A. giardii* i *A. caliginosa* na aktywność gatunku *Heteromurus nitidus*. W eksperymentach skoczogonki chętniej wybierały pokarm ze śluzem dżdżownic i odżywiały się nim. Śluz nie wpływał negatywnie na skoczogonki. Moje badania prowadzone w profilu glebowym z dodatkiem roztworu wodnego czystego śluzu dżdżownic pokazują pozytywny wpływ dodawania śluzu na

wazonkowce, co podważa dotychczasowe wyniki. Odnosnie śluzu dżdżownic funkcjonuje hipoteza *śpiącej królowej* (Lavelle i Spain 2001) – śluz aktywuje mikroorganizmy, które są w stanie uśpienia. Dżdżownice przemieszczając się w glebie wyścielają drylosferę śluzem, przez co ma ona inną jakość niż otaczająca gleba. Śluz może aktywować pewne grupy mikroorganizmów i zmieniać proporcje między nimi powodując istotne zmiany w strukturze zespołu mikroorganizmów. Dodawanie śluzu *L. rubellus* spowodowało spadek zagęszczenia skoczogonków i Mesostigmata w górnej części mikrokosmosu oraz ogólnego zagęszczenia roztoczy w dolnej części mikrokosmosu. Spowodowane zmiany mogą być także konsekwencją zmiany struktury zespołu mezofauny. Wzrost zagęszczenia wazonkowców mógł spowodować spadek zagęszczenia mikrostawonogów, bądź odwrotnie – spadek zagęszczenia mikrostawonogów mógł spowodować wzrost populacji wazonkowców. Badań na ten temat nie udało mi się znaleźć w literaturze.

Dodawanie odchodów *L. rubellus*, spowodowało wzrost zagęszczenia wazonkowców w górnej części mikrokosmosu, a w dolnej spadek ich zagęszczenia. Wynik ten pokazuje, że odchody *L. rubellus* są atrakcyjne dla wazonkowców, a ich dodawanie powoduje migrację wazonkowców pomiędzy warstwami profilu glebowego. Wyniki o pozytywnym wpływie odchodów dżdżownic na zagęszczenie wazonkowców uzyskał Makulec (1996) w eksperymencie terenowym wykonanym w dużych mezokosmosach. W eksperymencie C mikrostawonogi nie zareagowały na dodawanie odchodów *L. rubellus*. Dodawanie odchodów *A. caliginosa* spowodowało wzrost zagęszczenia sumy roztoczy i rzędu Oribatida w górnej części i w całym mikrokosmosie. Odchody *A. caliginosa* są jakościowo inne od odchodów *L. rubellus* – są zdecydowanie uboższe w materię organiczną, gdyż *A. caliginosa* jako gatunek endogeiczny filtruje mineralną warstwę profilu glebowego. Ten wynik pokazuje, że dla mikrostawonogów znaczenie ma nie tylko rodzaj aktywności, ale również miejsce jej ulokowania w profilu glebowym.

Suma inżynierskich oddziaływań dżdżownic (mieszanie + śluz + odchody), w znacznym stopniu potwierdza wyniki, uzyskane dla poszczególnych składowych eksperymentu. W warstwie ściółki nastąpił wzrost zagęszczenia wazonkowców, spowodowany dodawaniem odchodów i śluzu *L. rubellus*. Zmniejszyło się natomiast zagęszczenie sumy roztoczy i skoczogonków oraz dominujących przedstawicieli tych grup, co było spowodowane mieszaniem substratu i dodawaniem śluzu *L. rubellus*. W odniesieniu do mikrostawonogów wyniki uzyskane w wariancie SUMA pokrywają się z

rezultatami spowodowanymi przez żywe *L. rubellus*, a odnośnie wazonkowców, obecność żywych dżdżownic wpływała inaczej niż ich niotroficzna aktywność. W wariancie z dżdżownicami wyraźnie zmniejszają zagęszczenie wazonkowców, natomiast w wariancie SUMA w górnej części mikrokosmosu nastąpił wzrost ich zagęszczenia. W związku z tym inne formy aktywności dżdżownic, niż testowane w eksperymencie, muszą być odpowiedzialne za zmiany w zagęszczeniu wazonkowców. Może to być na przykład konkurencja o pokarm – dżdżownice i wazonkowce są blisko spokrewnione i mają zbliżone wymagania siedliskowe. W związku z tym niewykluczone, że mogą konkurować o zasoby (Brown 1995). Dżdżownice epigeiczne aktywnie zjadają ściółkę przerabiając ją w koprolity, co ogranicza i zmienia środowisko życia mezofauny (Eisenhauer 2010). Tego typu aktywności w żaden sposób nie dało się imitować w warunkach eksperymentu. W literaturze funkcjonuje również hipoteza o celowym lub przypadkowym zjadaniu wazonkowców przez dżdżownice przy dużym zagęszczeniu dżdżownic lub przy ograniczonych zasobach pokarmowych (Makulec 1996). Yeates (1981) udowodnił, że dżdżownice epigeiczne mogą odżywiać się nicieniami. Gutierrez i inni (2006) testowali czy dżdżownice endogeiczne mogą odżywiać się mezofauną i wykazali, że dżdżownice te sporadycznie mogą zjadać mikrostawonogi - były to jednak sporadyczne przypadki.

W mineralnej warstwie gleby w wariancie SUMA nie uzyskałem żadnych istotnych wyników, co jest zgodne z wynikami uzyskanymi w wariancie z żywymi dżdżownicami. W związku z tym można wnioskować, że charakter oddziaływania *L. rubellus* na mikrostawonogi jest inny niż na wazonkowce.

W skali całego mezokosmosu w wariancie SUMA uzyskałem potwierdzenie negatywnego oddziaływania *L. rubellus* na mikrostawonogi. Odnośnie wazonkowców, tylko w wariancie z dodawaniem śluzu obydwu gatunków dżdżownic, nastąpił znaczący wzrost zagęszczenia wazonkowców, natomiast pozostałe, badane odrębnie formy oddziaływania dżdżownic nie powodowały żadnego efektu. Co interesujące, w wariancie SUMA analiza statystyczna pokazała brak różnic w porównaniu z kontrolą. Wskazuje to, że w skali całego mikrokosmosu pozostałe formy aktywności dżdżownic (mieszanie i dodawanie odchodów) zmniejszają pozytywny wpływ dodawania śluzu. Na tej podstawie można przypuszczać, że pomiędzy inżynierskimi formami aktywności dżdżownic występują zależności, które zmieniają kierunek oddziaływania poszczególnych form aktywności na mezofaunę.

W eksperymencie C dodatkowo testowany był wpływ martwych dżdżownic, jako potencjalnego bezpośredniego lub pośredniego (poprzez wzrost bakterii i grzybów) źródła pokarmu dla mezofauny. Wariant ten spowodował wzrost zagęszczenia sumy roztoczy oraz rzędu Mesostigmata w mineralnej warstwie gleby. Tak więc martwe dżdżownice euedaficzne mogą powodować zmiany w zagęszczeniu roztoczy nie wpływając przy tym na zagęszczenie pozostałych grup mezofauny. Wynik ten jest podobny do wariantu z dodawaniem odchodów – zwraca on uwagę, że depozycja dodatkowych substratów w mineralnej warstwie gleby jest ważna dla roztoczy glebowych.

Istotnym aspektem, który dotychczas nie był poruszany w literaturze, jest analiza wpływu dżdżownic na zagęszczenie mezofauny na różnych poziomach profilu glebowego. Udało mi się znaleźć tylko jedną pracę, która pokazała zmiany w zagęszczeniu wazonkowców na różnych głębokościach profilu glebowego wywołane obecnością dżdżownic (Schlaghamersky i inni 2014). Autorzy wykazali, że zmiany wywołane przez *L. terrestris* są istotne tylko w górnej warstwie gleby. W innych pracach na temat relacji dżdżownic i mezofauny podawane jest zagęszczenie mezofauny na metr kwadratowy. Jak można zaobserwować na podstawie wyników eksperymentów A-C, podając zagęszczenie w całym profilu glebowym traci się wiele cennych informacji na temat wpływu dżdżownic na mezofaunę. Wiele efektów uzyskanych głównie dla poziomu mineralnej warstwy gleby nie znalazło potwierdzenia w skali całego profilu glebowego z uwagi na to, że zagęszczenie mezofauny w tej warstwie jest stosunkowo niskie. Nie zmienia to faktu, że zmiany w mineralnej warstwie gleby (głównie wzrost zagęszczenia mezofauny) wywołane zostały aktywnością dżdżownic i są istotne z punktu widzenia procesów zachodzących w profilu glebowym. W skali biotopu może to mieć ogromne znaczenie, gdyż mezofauna schroniona w mineralnej warstwie gleby może stanowić refugia różnorodności biologicznej przy naruszeniach ekosystemów. Jest to więc ważne tam, gdzie następują inwazje dżdżownic i spada różnorodność biologiczna mezofauny (Dózsa-Farkas 1978, Eisenchauer i inni 2007, 2014, Schlaghamersky i inni 2014).

Przedstawione wyniki potwierdzają, że dżdżownice powodują zmiany w zespołach mezofauny. W pracy poddano analizie oddziaływanie trzech gatunków dżdżownic reprezentujących trzy grupy ekologiczne. Każdy z tych gatunków w inny sposób wpływał na aktywność mezofauny. Kolejnym krokiem w badaniach zależności pomiędzy dżdżownicami a mezofauną może być analiza oddziaływania innych

gatunków dżdżownic zarówno w wariantach jedno jak i wielogatunkowych. Pozwoli to oszacować czy przedstawione rezultaty są zależne od gatunku dżdżownicy, czy też są charakterystyczne dla grupy ekologicznej. Analiza oddziaływania różnogatunkowych zgrupowań dżdżownic może pozwolić na odkrycie interakcji, które w jeszcze inny sposób kształtują zespoły mezofauny. Ważnym aspektem interakcji pomiędzy dżdżownicami (ich troficznym i niotroficznym oddziaływaniem) a zespołem mezofauny może być wpływ dżdżownic na mikroorganizmy glebowe, które dla mezofauny stanowią ważne źródło pożywienia. Takie analizy pozwoliłyby na lepsze rozumienie wpływu bioturbacji czy wydzielania śluzu przez dżdżownice na zespoły mezofauny. Pomimo wielu lat badań, ta problematyka w dalszym ciągu nie jest wyczerpana. W świetle inwazji dżdżownic i globalnych zmian klimatycznych wiedza o interakcjach pomiędzy kluczowymi komponentami fauny glebowej pozwoli lepiej rozumieć procesy zachodzące w glebie i przewidywać konsekwencje tych procesów.

6. Wnioski

1. Obecność dżdżownic ma kompleksowy wpływ na zespół mezofauny, modyfikuje jego zagęszczenie i strukturę. Wpływ dżdżownic przejawia się na wszystkich poziomach organizacji zespołu mezofauny: od wyższych taksonów do grup ekologicznych i oddzielnych gatunków.
2. Oddziaływania jednogatunkowych populacji dżdżownic na mezofaunę charakteryzują się szerokim zakresem zmienności. Siła i kierunek oddziaływania zależy od gatunku oraz relacji wewnątrzgatunkowych dżdżownic. Wpływ poszczególnych gatunków dżdżownic zależy przede wszystkim od ich zagęszczenia, ale trajektoria siły oddziaływania może mieć przebieg zarówno liniowy jak i nieliniowy.
3. Przynależność do grupy ekologicznej nie oznacza, że dżdżownice będą powodowały zmiany tylko w określonej warstwie profilu glebowego. Dżdżownice epigeiczne powodują zmiany zarówno w ściółce jak i w poziomie mineralnej gleby, a dżdżownice endogeiczne wpływają na mezofaunę zarówno w mineralnej glebie jak i w ściółce. Wyniki te można częściowo wyjaśnić pionowymi migracjami mezofauny spowodowanymi wpływem dżdżownic.
4. Interakcje międzygatunkowe modyfikują siłę i kierunek oddziaływania poszczególnych gatunków dżdżownic na mezofaunę. Wpływ dżdżownic zależy więc od tego, czy występują one w jednogatunkowych populacjach, czy też w różnogatunkowych zespołach.
5. W porównaniu do kierunku oddziaływania jednogatunkowej populacji, interakcje międzygatunkowe mogą powodować zmianę siły i kierunku oddziaływania poszczególnych gatunków dżdżownic na mezofaunę. Wynik zależy od składu gatunkowego zgrupowania dżdżownic.
6. Wpływ dżdżownic na mezofaunę w warstwie ściółki w większości badanych przypadków był negatywny, co może być związane z redukcją objętości substratu pokarmowego oraz przestrzeni życiowej mezofauny. Odwrotnie, w mineralnej glebie oddziaływanie dżdżownic powodowało w większości przypadków wzrost zagęszczenia mezofauny. Z uwagi na to, że przeważająca część mezofauny występuje w wierzchniej warstwie gleby, wyniki uzyskane dla całego profilu glebowego przeważnie potwierdzają rezultaty dla warstwy ściółki.
7. Nietroficzne (inżynierskie) i troficzne formy aktywności dżdżownic są porównywalne pod względem siły i znaczenia dla zespołu mezofauny. Specyfika

odziaływania niotroficznych form aktywności (bioturbacje, wydalenie odchodów i wydzielanie śluzu) zależy od gatunku dżdżownicy, warstwy gleby, grupy mezofauny a także od interakcji pomiędzy nimi. Najwięcej istotnych rezultatów niotroficznej aktywności dżdżownic zarejestrowanych zostało w warstwie ściółki.

8. Badane grupy mezofauny reagowały w różny sposób na obecność dżdżownic. W ściółce, w większości przypadków zagęszczenie wazonkowców i ważniejszych grup roztoczy zmniejszało się wraz ze wzrostem zagęszczenia dżdżownic. W glebie natomiast, wzrost zagęszczenia roztoczy zaobserwować można wyłącznie w obecności *A. caliginosa*. Ogólne zagęszczenie skoczogonków oraz przedstawicieli różnych gatunków i wszystkich grup ekologicznych w ściółce zmniejszało się w obecności *L. terrestris*. W glebie gatunek ten powodował spadek zagęszczenia tylko *P. subarmata*. Reakcje skoczogonków na wzrost zagęszczenia *L. rubellus* i *A. caliginosa* często były nieliniowe: (a) w glebie dosyć często wzrastało zagęszczenie hemiepigeicznej grupy, (b) w ściółce natomiast obecność *A. caliginosa* zmniejszała zagęszczenie *P. subarmata*.
9. Niotroficzna aktywność dżdżownic powodowała specyficzną reakcję mezofauny. Wazonkowce reagowały pozytywnie na wydzielanie śluzu i odchody dżdżownic. Natomiast mieszanie substratu (bioturbacja) i wydzielanie śluzu *L. rubellus* powodowało spadek zagęszczenia mikrostawonogów.

7. Literatura

1. Abrahamsen G. 1971. The influence of temperature and soil moisture on the population density of *Cognettia spagnethorum* (Oligochaeta, Enchytraeidae) in cultures with homogenized raw humus. *Pedobiologia* 11, 417-424
2. Abrahamsen G. 1972. Ecological study of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Norwegian coniferous forest soil. *Pedobiologia* 12, 26-82
3. Abrahamsen G. 1990. Influence of *Cognettia sphagnetorum* (Oligochaeta: Enchytraeidae) on nitrogen mineralization in homogenized mor humus. *Biology and Fertility of Soil* 9, 159-162
4. Ammer S., Weber K., Abs C., Ammer Ch., Prietzel J. 2006. Factors influencing distribution and abundance of earthworm communities in pure and converted Scots pine stands. *Applied Soil Ecology* 33, 10-21
5. Ausmus B.S. 1977. Regulation of wood decomposition rates by arthropod and annelid populations. *Ecological Bulletins* 25, 180-192
6. Bayoumi B.M. 1978. Significance of the microhabitat on the distribution of oribatid mites in oak-hornbeam mixed forest. *Opuscula Zoologica* 15, 51-59
7. Benckiser G., 1997, Fauna in soil ecosystem: recycling processes, nutrient fluxes, and agricultural production, Marcel Dekker, Inc. pp. 400
8. Bengtsson G., Hedlund K., Rundgren S. 1994. Food and density dependent dispersal: evidence from a soil collembolan. *Journal of Animal Ecology* 63, 513-520
9. Bernier N., Gillet F. 2012. Structural relationships among vegetation, soil fauna and humus form in a subalpine forest ecosystem: a Hierarchical Multiple Factor Analysis (HMFA). *Pedobiologia* 55, 321-334
10. Beylich A., Frund H.C., Graefe U. 1995. Environmental monitoring of ecosystems and bioindication by means of decomposer communities. *Newsletter on Enchytraeidae* 4, 25-34
11. Boczek J., Błaszczak C. 2005. Roztocze (Acari) znaczenie w życiu i gospodarce człowieka. Wydawnictwo SGGW, Warszawa, pp. 248
12. Bonkowski M., Schaefer M. 1997. Interactions between earthworms and soil protozoa: a trophic component in the soil food web. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 499 - 502
13. Bonkowski F, Griffiths B.S., Titz K. 2000. Food preferences of earthworms for soil fungi. *Pedobiologia* 44, 666 - 676
14. Bouché M.B. 1977. Strategies Lombriciennes. In: Lohm, U., Person, T. (Eds.), *Soil Organisms as Components of Ecosystems*. *Ecological Bulletins Stockholm* 25, 122-132
15. Brid S., Coulson R.N., Crossley D.A. Jr. 2000. Impacts of silvicultural practices on soil and litter arthropod diversity in Texas pine plantation. *Forest Ecology and Management* 131, 65-80
16. Brose U., Scheu S. 2014. Into darkness: unravelling the structure of soil food webs. *Oikos* 123, 1153-1156
17. Brown G.G. 1995. How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? *Plant and Soil* 170, 209-231
18. Brown G.G., Barois I., Lavelle P. 2000. Regulation of soil organic matter and microbial activity in drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains. *European Journal of Soil Biology* 36, 177-198
19. Brussaard L. 1998. Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes. *Applied Soil Ecology* 9, 123-135

20. Brussard L., Aanen D.K., Briones M.J.I., Decaens T., Deyn G.B., Fayle T.M., James S.W., Nobre T. 2012. Biogeography and phylogenetic community structure of soil invertebrate ecosystem Engineers: Global to local patterns, implications for ecosystem functioning and services and global environmental change impacts w Soil Ecology and Ecosystem Services, Chapter: 3.6, Red.: Diana H. Wall, Richard D. Bardgett, Valerie Behan-Pelletier, Jeffrey E. Herrick, Hefin Jones, Karl Ritz, Johan Six, Donald R. Strong, Wim H. van der Putten, Oxford University Press, pp. 201-231
21. Burges A., Raw F., 1967, Soil Biology, Academic Press London and New York
22. Butt K.R., Lowe Ch.N. 2007. Presence of earthworm species within and beneath *Lumbricus terrestris* (L.) middens. European Journal of Soil Biology 43, 57-60
23. Butt K.R., Nuutinen V. 2005. The dawn of the dew worm. Biologist 52, 218-223
24. Byzova J.B., 2007, Dyhanie pochvennyh bezpozvonochnyh, KMK Moskva
25. Cameron E.K, Knysh K.M., Proctor H.C., Bayne E.M. 2013. Influence of two exotic earthworm species with different foraging strategies on abundance and composition of boreal microarthropods. Soil Biology and Biochemistry 57, 334-340
26. Chahartaghi M., Langel R., Scheu S., Ruess L. 2005. Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios. Soil Biology and Biochemistry 37, 1718-1725
27. Chen B., Snider B.J., Snider R.M. 1995. Food preferences and effects on the life history of some soil Collembola. Pedobiologia 39, 496-505
28. Chernova N.M. 1977. Zoological succession in the course of decomposition of plant remains. Nauka Publ. Hous, Moscow, pp. 200
29. Chernova N.M., Kuznetsova N.A. 2000. Collembola community organization and its temporal predictability. Pedobiologia 44, 451-466
30. Christiansen K., 1964. Bionomics of Collembola. Annu. Rev. Entomol. 9, 147-178
31. Christensen O. 1987. The effect of earthworms on nitrogen cycling in arable soils. W: Striganova BR (red) Soil fauna and soil fertility. Proc of the 9-th Int Coll on Soil Zool, Nauka, Moskwa, 106-118
32. Cole L., Bardgett R.D., Ineson P. 2000. Encytraeid worms (Oligochaeta) enhance mineralization of carbon in organic upland soils. European Journal of Soil Science 51, 185-192
33. Curry J.P., Byrne D., Boyle K.E., 1995. The earthworm population of a winter cereal field and its effects on soil and nitrogen turnover. Biology and Fertility of Soils 19, 166-172.
34. Curry J.P., Schmidt O. 2007. The feeding ecology of earthworms – a review. Pedobiologia 50, 463-477
35. de Ruiter P.C., van Veen J.A., Moore J.C., Brussaard L., Hunt H.W. 1993. Calculation of nitrogen mineralizations in soil food web. Plant and Soil 157, 263-273
36. Dash M.C., Nanda B., Behera N. 1980. Fungal Feeding by Enchytraeidae (Oligochaeta) in tropical woodland In Orissa, India. Oikos 34, 202-205
37. Dymond P., Scheu S., Parkinson D. 1997. Density and distribution of *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae) in aspen and pine forests in Canadian Rocky Mountains (Alberta). Soil Biology and Biochemistry 29, 265-273
38. Deharveng, L. 2004. Recent Advances in Collembolan Systematics. Pedobiologia 48, 415-433
39. Dickschen F., Topp W., 1987. Feeding activities and assimilation efficiencies of *Lumbricus rubellus* (Lumbricidae) on a plant-only diet. Pedobiologia 30, pp. 31-37

40. Didden W.A.M. 1993. Ecology of terrestrial Enchytraeidae. *Pedobiologia* 37, pp. 2-19
41. Didden A.M., Frund H.Ch., Graefe U. 1997. Enchytraeidae, w red. Benckiser G., Fauna in soil ecosystems: recycling processes, nutrient fluxes and agricultural production, Marcel Decker INC., New York, pp. 135–172
42. Dittbrenner, N., Moser, I., Triebkorn, R., Capowiez, Y., 2011. Assessment of short and long-term effects of imidacloprid on the burrowing behaviour of two earthworm species (*Aporrectodea caliginosa* and *Lumbricus terrestris*) by using 2D and 3D post-exposure techniques. *Chemosphere* 84, 1349-1355
43. Dominguez A., Bedano J.C. 2016. Earthworm and Enchytraeid Co-occurrence Pattern in Organic and Conventional Farming: Consequences for Ecosystem Engineering. *Soil Science* 181, 148-156
44. Doube B.M., Brown G.G. 1998. Life in a complex community: Functional interactions between earthworms, organic matter, microorganisms, and plants w C.A. Edwards (Ed.), *Earthworm ecology*. St. Lucie Press, Boca Raton et al., pp. 179-211
45. Dózsa-Farkas, K. 1978. Die ökologische Bedeutung des Mikrohabitates für das Vorkommen einiger Enchytraeiden-Arten. *Pedobiologia* 18, 366–372
46. Edwards C.A. 2004. *Earthworms ecology*, second ed, CRC press Boca Raton, pp. 456
47. Edwards C.A., Bohlen P.J. 1996. *Biology and ecology of earthworms*. Chapman & Hall, London, pp. 426
48. Eisenhauer N., Partsch S., Parkinson D., Scheu S. 2007. Invasion of a deciduous forest by earthworms: Changes in soil chemistry, microflora, microarthropods and vegetation. *Soil Biol. Biochem.* 39, 1099-1110
49. Eisenhauer N. 2010. The action of an animal ecosystem engineer: Identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods. *Pedobiologia* 53, 343-352
50. Eisenhauer N., Partsch, S., Parkinson, D., Scheu, S. 2007. Invasion of a deciduous forest by earthworms: Changes in soil chemistry, microflora, microarthropods and vegetation. *Soil Biology and Biochemistry* 39, 1099-1110
51. Eisenhauer N., Marhan S., Scheu S. 2008. Assessment of anecic behavior in selected earthworm species: effects on wheat seed burial, seedling establishment, wheat growth and litter incorporation. *Applied Soil Ecology* 38, 79 - 82
52. Eisenhauer N., Milcu A., Sabaitis A.C.W., Scheu S. 2009. Earthworms and below-ground competition effect on plant productivity. *Oecologia* 161, 291-301
53. Eisenhauer N., Schuy M., Butenschoen O, Scheu S. 2009. Direct and indirect effects of endogeic earthworms on plant seeds. *Pedobiologia* 52, 151 - 162
54. Eisenhauer N., Hörsch V., Moeser J., Scheu S. 2010a. Synergistic effects of microbial and animal decomposer on plant and herbivore performance. *Basic Applied Ecology* 11, 23-34
55. Eisenhauer N. 2010b. The action of an animals ecosystem engineer: Identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods. *Pedobiologia* 53, 343-352
56. Flegel M., Schrader S., Zhang H., 1998. Influence of food quality on physical and chemical properties of detritivorous earthworm casts. *Applied Soil Ecology* 9, pp. 263-269
57. Felten D., Emmerling C., 2009. Earthworm burrowing behaviour in 2D terraria with single- and multi-species assemblages. *Biology and Fertility of Soils* 45, pp. 789-797.

58. Filser J., Faber J.H., Tiunov A.V., Brussard L., Frouz J., De Deyn G., Uvarov A.V., Berg M.P., Lavelle P., Loreau M., Wall D.H., Querner P., Eijsackers H., Jimenez J.J., 2016, Soil fauna: Key to new carbon models, *Soil* 2, pp. 565-582
59. Fjellberg A. 1998. The collembola of Fennoscandia and Denmark. Part 1: Poduromorpha, *Fauna Entomologica Scandinavica*, Brill, Leiden, pp. 184
60. Fjellberg A. 2007. The collembola of Fennoscandia and Denmark. Part 2: Entomobryomorpha and symphyleona, *Fauna Entomologica Scandinavica*, Brill, Leiden, pp. 264
61. Francis G.S., Tabley F.J., Butler R.C., Fraser P.M., 2001. The burrowing characteristics of three common earthworm species. *Australian Journal of Soil Research* 39, 1453-1465
62. Friberg H., Lagerlöf, J., Hedlund, K., Rämert, B. 2008. Effect of earthworms and incorporation of grass on *Plasmodiophora brassicae*. *Pedobiologia* 52, 29-39
63. Frouz J., Elhottova D., Kuraz V., Sourkova M. 2006. Effects of soil macrofauna on other soil biota and soil formation in reclaimed and unreclaimed post mining sites: Results of a field microcosm experiment. *Applied Soil Ecology* 33, 308-320
64. Ghilarov M.S. 1949. Особенности почвы как среды обитания и её значение в эволюции насекомых, *Akademia Nauk ZSRR*, pp. 282
65. Gisin H. 1943. Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen in Schweizerischen Exkursionsgehbier Basels. *Revue Suisse de Zoologie* 50, 131-224
66. Gómez-Brandón M., Lazcano C., Lores M., Dominguez J. 2010. Detritivorous earthworms modify microbial community structure and accelerate plant residua decomposition. *Applied Soil Ecology* 44, 237-244
67. Górny M. 1975. *Zoologia gleb leśnych*. PWRiL, Warszawa, pp. 310
68. Górny M. 1984. Studies on the relationship between enchytraeids and earthworms. W: Szegi, J. (Ed.), *Soil Biology and Conservation of the Biosphere 2*. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 769-776
69. Griffith B., Türke M., Wiesser W.W., Eisenhauer N. 2013. Herbivore behavior in the anecic earthworm species *Lumbricus terrestris* L. *European Journal of Soil Biology* 55, 62-65
70. Gunn A., Cherrett J.M. 1993. The exploitation of food resources by soil meso- i macro-invertebrates. *Pedobiologia* 37, 303-320
71. Gutiérrez M., Ramajo, M., Jesús, J.B., Díaz, D.J. 2003. The effect of *Hormogaster elisae* (Hormogastridae) on the abundance of soil Collembola and Acari in laboratory cultures. *Biology and Fertility of Soils* 37, 231-236
72. Gutiérrez M., Jesús, J.B., Trigo, D., Novo, M., Díaz, D.J. 2008. Is there food competition between *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae) and soil microarthropods at El Molar (Madrid)? *European Journal of Soil Biology* 44, 207-212
73. Gutiérrez M., Jesús, J.B., Trigo, D., Fernández, R., Díaz, D.J. 2009. The influence of *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae) on the colonization of defaunated soil by microarthropods in laboratory cultures. *Pedobiologia* 52, 163–170
74. Hagvar S., Abrahamsen G. 1980. Colonisation by Enchytraeidae, Collembola and Acari in sterile soil samples with adjusted pH levels. *Oikos* 34, 245-258
75. Hagvar S., Kjondal B.R. 1981. Succession, diversity and feeding habits of microarthropods in decomposing birch leaves. *Pedobiologia* 22, 385-408
76. Haimi J., Boucelham, M. 1991. Influence of a litter feeding earthworm, *Lumbricus rubellus*, on soil processes in a simulated coniferous forest floor. *Pedobiologia* 35, 247e256

77. Haimi J., Huhta V. 1990. Effects of earthworms on decomposition processes in raw humus forest soil: A microcosm study. *Biology and Fertility of Soils* 10, 178-183
78. Hamilton W.E., Sillman D.Y. 1989. Influence of earthworm middens on distribution of soil microarthropods. *Biology and Fertility of Soils* 8, 279-284
79. Hale W. G. 1967. Collembola, pp.397-412, w red. Burges A., Raw F. *Soil Biology*. Academic Press, London, pp. 532
80. Hasegawa M., Takeda H. 1995. Changes In feeding attributes of four collembolan population during the decomposition process of pine needle. *Pedobiologia* 39, 155-169
81. Hassall, M., Visser, S., Parkinson, D. 1986. Vertical migration of *Onychiurus subtypicus* (Collembola) in relation to rainfall and microbial activity. *Pedobiologia* 29, 179-182
82. Hedlund K., Augustsson A. 1995. Effects of enchytraeids grazing on fungal growth and respiration. *Soil Biology and Biochemistry* 27, 905-909
83. Holdsworth, A.R., Frelich, L.E., Reich, P.B., 2007, Effects of earthworm invasion on plant species richness in northern hardwood forests. *Conserv. Biol.* 2, 997–1008.
84. Hönemann L., Nentwig W. 2009. Are survival and reproduction of *Enchytraeus albidus* (Annelida: Enchytraeidae) at risk by feeding on *Bt*-maize litter? *European Journal of Soil Biology* 45, 351-355
85. Hopkin S.P. 1997. *Biology of Springtails (Insecta, Collembola)*, Oxford University Press, New York, Tokyo, pp. 340
86. Hopkin S.P. 2007. A key to collembolan (Springtails) of Britain and Ireland. Field Studies Council (AIDGAP Project), FSC Publications, pp. 246
87. Huhta V. 1984. Response of *Cognettia sphagnetorum* (Enchytraeidae) to manipulation of pH and nutrient status in coniferous forest soil. *Pedobiologia* 27, 245-260
88. Huhta V. 2007. The role of soil fauna in ecosystems: A historical review. *Pedobiologia* 50, 489-495
89. Huhta V., Viberg, K. 1999. Competitive interactions between the earthworm *Dendrobaena octaedra* and the enchytraeid *Cognettia sphagnetorum*. *Pedobiologia* 43, 886-890
90. Hyvönen R., Andersson S., Clarholm M. & Persson T. 1994. Effects of lumbricids and enchytraeids on nematodes in limed and unlimed coniferous mor humus. *Biology and Fertility of Soils* 17, 201-205
91. Ilieva-Makulec K., Olejniczak I., Szanser M. 2006. Response of soil micro- and mesofauna to diversity and quality of plant litter. *European Journal of Soil Biology* 42, 244-249
92. Ilieva-Makulec K., Makulec G. 2007, Does the activity of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* modify the plant diversity effect on soil nematodes? . *European Journal of Soil Biology* 43, 157-164
93. Jégou D., Cluseau D., Balesdent J., Tréhen P., 1998. Effects of four ecological categories of earthworms on carbon transfer in soil. *Applied Soil Ecology* 9, 249-255
94. Jégou, D., Capowiec, Y., Cluseau, D., 2001. Interactions between earthworm species in artificial soil cores assessed through the 3D reconstruction of the burrow system. *Geoderma* 102, 123-137
95. Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373-386
96. Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78, 1946-1957

97. Kaczmarek M. 1975. An analysis of Collembola communities in different pine forests ecosystem. *Pedobiologia* 46, 365-372
98. Karaca A. 2011. Biology of earthworms. Springer-Verlag Berlin and Heidelberg GmbH and Co. KG, pp. 330
99. Karaban K., 2008, Wpływ różnorodności zespołów dżdżownic na dynamikę liczebności wazonkowców: eksperyment w mikrokosmosach, praca magisterska, Uniwersytet Kardynała Stefana Wyszyńskiego w Warszawie
100. Karaban K., Karaban E., Uvarov AV. 2012. Determination of life form spectra in soil collembolan communities: a comparison of two methods. *Polish Journal of Ecology* 60, 201-206
101. Karaban K., Uvarov A.V. 2014. Non-trophic effects of earthworms on enchytraeids: an experimental investigation. *Soil Biology and Biochemistry* 73, 84-92
102. Kasprzak K. 1981. Wazonkowce (Enchytraeidae, Oligochaeta), *Fragmenta Faunistica* 26, 67-76
103. Ke X., Scheu S. 2008. Earthworms, Collembola and residue management change wheat (*Triticum aestivum*) and herbivore pest performance (Aphidina: *Rhopalosiphum padi*). *Oecologia* 157, 603-617
104. Koehler H.H. 1997. Mesostigmata (Gamasina, Uropodina), efficient predators in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Enviroments* 62, 105-117
105. Kos M., Jing J., Keesmat I., Declerc S.A.J., Wagenaar R., Bezemer M., 2017, After-life effects: living and dead invertebrates differentially affect plants and their associated above- and belowground multitrophic communities. *Oikos* 126, 88-899
106. Krantz W.G., Lindquist E.E., 1979, Evolution of phytophagous mites (Acari), *Ann. Rev. Entomol.* 24, 121-158
107. Kretzschmar A. 1998. Earthworm interactions with soil organization. In: C.A. Edwards (Ed.), "Earthworm ecology". St. Lucie Press, Boca Raton et al., pp. 163-176
108. Kreuzer K., Bonkowski M., Langel R., Scheu S. 2004. Decomposer animals (Lumbricidae, Collembola) and organic matter distribution affect the performance of *Lolium perenne* (Poaceae) and *Trifolium repens* (Fabaceae). *Soil Biology and Biochemistry* 36, 2005-2011
109. Kristufek V., Ravasz K., Pizl V. 1992. Changes In den sity of bacteria and microfungi Turing Gut transit in *Lumbricus rubellus* and *Aporectodea caliginosa* (Oligochaeta: Lumbricidae). *Soil Biology and Biochemistry* 24, 1499-1500
110. Kuznetsova N.A. 2003. Habitat humidity and Collembolan distribution. *Zoologicheskii Zhurnal* 82, 239-247
111. Kuznetsova N.A. 2005. Community organization of soil dwelling Collembola. *Prometei Publ. Moscow*, 244 pp.
112. Lagerlöf J., Lofs-Holmin, A. 1987. Relationships between earthworms and soil meso-fauna during decomposition of crop residues. W: Striganova, B.R. (Ed.), *Soil Fauna and Soil Fertility*. Nauka, Moscow, pp. 377-381
113. Langmaack M., Schrader S., Rapp-Bernhardt U., Kotzke K. 1999. Quantitative analysis of earthworm burrow systems with respect to biological soil-structure regeneration after soil compaction. *Biology and Fertility of Soils* 28, 219-229.
114. Lavelle P. 1997. Faunal activiteis and soil processes: adaptative strategies that determine ecosystem function. *Advances in Ecological Research* 27, 93-132

115. Lavelle P., Bignell D., Lepage M., Wolters V., Roger P., Ineson P., Heal O.W., Dhillon S. 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology* 33, 159-193
116. Lavelle P., Spain A.V., 2001, *Soil ecology*, Kluwer Academic Publisher, pp. 621
117. Lee K.E. 1985. Earthworms, their ecology and relationships with soils and land use. Acad. Press Australia, pp. 411
118. Lipiec J., Brzezińska M., Turski M., Szarlip P., Frąc M. 2015. Wettability and biogeochemical properties of the drilosphere and casts of endogeic earthworms in pear orchards. *Soil and Tillage Research* 145, 55-61
119. Loksa I. 1978. Mikrohabitate und ihre Bedeutung für die Verteilung der Collembolengemeinschaften in einem Heinbucheneichenbestand. *Opuscula Zoologica* 15, 93-117
120. Loranger G., Ponge, J.F., Blanchart, E., Lavelle, P. 1998. Impact of earthworms on the diversity of microarthropods in a vertisol (Martinique). *Biology and Fertility of Soils* 27, 21-26
121. Loranger G., Bandyopadhyaya L., Razaka B., Ponge F.J. 2001. Does soil acidity explain altitudinal sequences in collembolan communities? *Soil Biology and Biochemistry* 33, 381-393
122. Makeschin F. 1997. Earthworms (Lumbricidae: Oligochaeta): important promoters of soil development and soil fertility, s. 173-217, w red. Benckiser G., *Fauna in soil ecosystems, recycling processes, nutrient fluxes and agricultural production*, Marcel Dekker, INC
123. Makulec G. 1996. Wzajemne relacje dżdżownic (Lumbricidae) i wazonkowców (Enchytraeidae). *Zeszyty Naukowe Akademii Rolniczej im. H. Kołłątaja w Krakowie* 310, 147-154
124. Makulec, G., Pilipiuk, I., 2000. Influence of plant diversity and earthworm castson the abundance and species composition of the enchytraeids (Oligochaeta:Enchytraeidae) in a lysimetric experiment. *Polish J. Ecol.* 48 (3), 185–193.
125. Makulec G. 2002. The role of *Lumbricus rubellus* Hoffm. in determining biotic and abiotic properties of peat soils. *Polish Journal of Ecology* 50, 301-339
126. Makulec G., Olejniczak I. 2004. Wpływ zróżnicowanej roślinności i nawożenia odchodami dżdżownic na mezofaunę glebową, *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* 498, 147-152
127. Maraun M., Alpehi J., Bonkowski M., Buryń R., Migge S., Peter M., Schaefer M., Scheu S. 1999. Middens of the earthworm *L. terrestris* (Lumbricidae): microhabitats for micro- and Mesofauna in forest soil. *Pedobiologia* 43, 276-287
128. Maraun M., Martens H., Migge S., Theenhaus A., Scheu S. 2003. Adding to “the enigma of soil animals diversity”: fungal feeders as saphrophagus soil invertebrates prefer similar soil substrates. *European Journal of Soil Biology* 39, 85-95
129. Marinissen, J.C.Y., Bok, J. 1988. Earthworm-amended soil structure: its influence on Collembola population in grassland. *Pedobiologia* 32, 243-252
130. Martin N.A. 1982. The interaction between organic matter in soil and the burrowing activity of three species of earthworms (Oligochaeta: Lumbricidae). *Pedobiologia* 24, 185-190.
131. McLean M.A., Parkinson D. 1998. Impacts of the epigeic earthworm *Dendobaena octaedra* on oribatida mite community diversity and microarthropod abundances in pine forest floor: a mesocosm study. *Applied Soil Ecology* 7, 125-136

132. McLean, M.A., Parkinson, D. 2000. Introduction of the epigeic earthworm *Dendrobaena octaedra* changes the oribatid community and microarthropod abundances in a pine forest. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 1671-1681
133. Merilä P., Othonen R. 1997. Soil microbial activity in the coastal Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] forests of the Gulf of Bothnia in relation to humus-layer quality, moisture and soil types. *Biology and Fertility of Soils* 25, 361-365
134. Migge-Kleian S., McLean M.A., Maerz J.C., Heneghan L. 2006. The influence of invasive earthworms on indigenous fauna in ecosystems previously uninhabited by earthworms. *Biological Invasions* 8, 1257-1285
135. Milcu A., Partsch S., Langel R., Scheu S. 2006. The response of decomposers (earthworms, springtails and microorganisms) to variations in species and functional group diversity of plants. *Oikos* 112, 513-524
136. Niedbala W. 1980. *Mechowce – roztocze ekosystemów lądowych*. PWN Warszawa, pp. 255
137. Nowak E., Piotrowska – Seget Z. 2005. Relationship between *Cognettia sphagnetorum* Vejd. (Oligochaeta, Enchytraeidae) and soil microorganisms: a microcosms experiment. *Polish Journal of Ecology* 53, 215-223
138. Nuutinen V., Butt K.R., 2005, Homing ability widens the sphere of influence of the earthworm *Lumbricus terrestris* L, *Soil Biology and Biochemistry*, 37, 805-807.
139. Nuutinen V., Butt K.R., Hyvaluoma J., Ketoja E., Mikola J. 2017. Soil faunal and structural responses to the settlement of a semi-sedentary earthworm *Lumbricus terrestris* in an arable clay field. *Soil Biology and Biochemistry* 115, 285-296
140. O'Connor F.B. 1967. Enchytraeidae, w red. Burges A., *Soil Biology*, Academic Press Inc, London, pp. 213-256
141. Paquin P., Coderre D. 1997. Changes in soil macroarthropod communities in relation to forest maturation through three successional stages in the Canadian boreal forest. *Oecologia* 112, 104-111
142. Parkinson D., Visser S. 1978. Effects of collembolan grazing on fungal colonization of leaf litter. *Soil Biology and Biochemistry* 11, 529-535
143. Persson P. 1989. Role of soil animals In C and N mineralisation, w Clarholm M. i Bergstrom L., (red.) *Ecology of arable land*, Kluwer Academic Publishers, pp. 185-189
144. Petersen H., Luxton M. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* 39, 287-388
145. Pflug A., Wolters V. 2002. Collembola communities along a European transect. *European Journal of Soil Biology* 38, 371-374
146. Phillips H.R.P., Guerra C.A., Bartz M.L.C., i inni. 2019, Global distribution of earthworm diversity, *Science* 366: 480-485
147. Pilipiuk I. 1998. Wazonkowce (Oligochaeta: Enchytraeidae) różnych środowisk leśnych Puszczy Białowieskiej. *Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody* 17.3 (supl.) 111-116
148. Pokarzhevskii A.D., 1985. *Geochemical Ecology of Land Animals*. Nauka Science Published, Moscow (po Rosyjsku).
149. Pomorski R.J. 1998. Onychiurinae of Poland:(Collembola: Onychiuridae). *Polish Taxonomical Society*, Wrocław, pp. 201
150. Pommersche R., Løes A.K., 2009. Relations between agronomic practice and earthworms in Norwegian soils. *Dynamic Soil, Dynamic Plant* 3 (Spec. Issue 2), 129-142

151. Ponge J.F. 1991, Food resources and diets of soil animals an a smile area of Scots pine litter. *Geoderma* 49, 33-62
152. Ponge J.F. 2000. Vertical distribution of Collembola (Hexapoda) nad their food resources in organic horizon of beech forests. *Biology and Fertility of Soils* 32, 508-522
153. Ponge J.F. 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems, a framework to biodiversity. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 935-945
154. Poole T.B. 1959. Studies on the food of Collembola in Douglas fir plantation. *Proceedings of the Zoological society of London* 132, 71-82
155. Postma - Blauuw M.B., Bloem J., Faber J.H., van Groeningen J.W., de Goede R.G.M., Brussaard L., 2006, Earthworm species composition affects the soil bacterial community and net nitrogen mineralization, *Pedobiologia* 50, 243–256.
156. Potapow M.B. 2001. Isotomidae – (In: *Synopses of Palaearctic Collembola* 3, Ed. W. Dungen) – Staatliches Museum für Naturkunde, Görlitz, pp. 603
157. Rätý M. 2004. Growth of *Lumbricus terrestris* and *Apporectodea caliginosa* in anacid forest soil, and their effects on enchytraeid populations and soil properties. *Pedobiologia* 48, 321-328
158. Rätý M., Huhta, V. 2003. Earthworms and pH affect communities of nematodes and enchytraeids in forest soil. *Biology and Fertility of Soils* 38, 52-58
159. Richards B.N. 1979. Wstęp do ekologii gleby. Tłumaczenie Pachelska-Kaszczyk B., PWN, Warszawa, pp. 326
160. Rusek J. 1989. Ecology of Collembola, (In: 3rd Int. Seminar on Apterygota, Ed. R. Dallai), Siena, pp. 271-281
161. Rusek J. 1998. Biodiversity of Collembola and their functional role in ecosystems. *Biodiversity and Conservation* 7, 1207-1219
162. Rusek J. 2007. A new classification of Collembola and Protura life forms (In: *Contributions to Soil Zoology n Central Europe II. Central European Workshop on Soil Zoology /8/* Eds: K. Tajovský, J. Schlaghamerský, V. Pižl), České Budějovice, pp. 109–115
163. Sackett T.E., Smith S.M., Basiliko N. 2013. Indirect and direct effects of exotic earthworms on soil nutrient and carbon pools in North American temperate forests. *Soil Biology and Biochemistry* 57, 459-467
164. Salmon S. 2004. The impact of earthworms on the abundance of Collembola: improvement of food resources or of habitat? *Biology and Fertility of Soils* 40: 323-333.
165. Salmon, S., 2004. The impact of earthworms on the abundance of Collembola: improvement of resources or of habitat? *Biology and Fertility of Soils* 40, 323-333
166. Salmon S., Ponge, J.F. 1999. Distribution of *Heteromurus nitidus* (Hexapoda, Collembola) according to soil acidity: interactions with earthworms and predator pressure. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1161-1170
167. Salmon S., Ponge J.F., 2001, Earthworm excreta attract soil springtails: laboratory experiments on *Heteromurus Nitidus* (Collembola: Entomobryidae), *Soil Biology and Biochemistry* 33, 1959-1969
168. Salmon S., Geoffroy J.J., Ponge J.F. 2005. Earthworms and collembola relationships: effects of predatory centipedes and humus forms. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 487-495
169. Schmidt M.W., Torn M.S., Abiven S., Dittmar T., Guggenberger G., Janssens I.A., Kleber M., Kögel-Knabner I., Lehmann J., Manning D.A.C., Nannipieri P., Rasse D.P., Weiner S., Trumbore S.E., 2011, Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 478, 49–56,

170. Schrader S. 1993. Semi-automatic image analysis of earthworm activity in 2D soil sections. *Geoderma* 56, 257-264.
171. Scheu S. 1987. Microbial activity and nutrient dynamics in earthworm casts (Lumbricidae). *Biology and Fertility of Soils* 5, 230-234
172. Scheu S., 1991. Mucus excretion and carbon turnover of endogeic earthworms. *Biology and Fertility of Soils* 12, pp. 217-220
173. Scheu S. 1992. Automated measurements of the respiratory response of soil microcompartments: Active microbial biomass in earthworm faeces. *Soil Biology and Biochemistry* 24, 1113 - 1118
174. Scheu S. 2003. Effects of earthworms on plant growth patterns and perspectives. *Pedobiologia* 47, 846-856
175. Scheu S. Schulz E. 1994. Simulation of mesofauna mediated changes in litter decomposition: laboratory experiments with ¹⁴C-labelled holocellulose. *Pedobiologia* 38, 353-360
176. Scheu S. 2002. The soil food web: structure and perspectives. *European Journal of Soil Biology* 38, 11-20
177. Scheu, S., Theenhaus, A., Jones, T.H., 1999. Links between the detritivore and the herbivore system: effects of earthworms and Collembola on plant growth and aphid development. *Oecologia* 119, 541-551
178. Scheu S., Wolters V. 1991. Buffering of the effect of acid rain on decomposition of C- 14-labelled beech leaf litter by saprophagous macroinvertebrates. *Biology and Fertility of Soils* 11, 285-289
179. Schlaghamersky J., Eisenhauer N., Frelich L.E. 2014. Earthworm invasion alters enchytraeid community composition and individual biomass in northern hardwood forests of North America. *Applied Soil Ecology* 83, 159-169
180. Seasted T.R., Crosley D.A. 1981. Microarthropod response following cable logging and clear-cutting in southern Appalachians. *Ecology* 62, 126-135
181. Semenina E.E., Tiunov A.V. 2011. Trophic fractionation ($\delta^{15}\text{N}$) in Collembola depends on nutritional status: A laboratory experiment and mini-review. *Pedobiologia* 54, 101-109
182. Shaw C., Pawluk S., 1986 a, Faecal microbiology of *Octolasion tyrtaeum*, *Aporrectodea turgida* and *Lumbricus terrestris* and its relations to the carbon budgets of three artificial soils, *Pedobiologia* 29, 377-389.
183. Shaw C., Pawluk S., 1986 b, The development of soil structure by *Octolasion tyrtaeum*, *Aporrectodea turgida* and *Lumbricus terrestris* in parent materials belonging to different textural classes, *Pedobiologia* 29, 327-339.
184. Shipitalo M.J., Protz R., Tomlin A.D., 1988. Effect of diet on the feeding and casting activity of *Lumbricus terrestris* and *L. rubellus* in laboratory culture. *Soil Biology and Biochemistry* 20, 233-237.
185. Shumway D.L., Koide R. 1994. Seed preferences of *Lumbricus terrestris* L. *Applied Soil Ecology* 1, 11-15.
186. Seniczak S., Graczyk R., Seniczak A., Faleńczyk-Koziróg K., Kaczmarek S., Marquardt T. 2018. Microhabitat preferences of Oribatida and Mesostigmata (Acari) inhabiting lowland beech forest in Poland and the trophic interactions between these mites, *European Journal of Soil Biology* 87, 25-32
187. Sławska M. 2004. Rola Skoczogonków (Collembola, Hexapoda) w funkcjonowaniu ekosystemów leśnych, *SYLWAN* 7, 53-71

188. Snyder B.A., Callahan Jr. M.A., Lowe Ch.N., Hendrix P.F. 2013. Earthworm invasion in North America: Food resource competition affects native millipede survival and invasive earthworm reproduction. *Soil Biology and Biochemistry* 57, 212-216
189. Springett J.A., Brittain J.E., Springett B.P. 1970. Vertical movement of Enchytraeidae (Oligochaeta) in moorland soils. *Oikos* 21, 16-21
190. Stebaeva S.K. 1970. Life forms in springtails (Collembola), *Zoological Journal (Russia)* 49, 1437-1454
191. Sterżyńska M. 2009. Assemblages of soil Collembola in wetlands in the floodplains of some Polish rivers. Museum and Institute of Zoology Polish Academy of Sciences, Warsaw, pp. 96
192. Straube D., Johnson E.A., Parkinson D., Scheu S., Eisenhauer N. 2009. Nonlinearity of effects of invasive ecosystem engineers on abiotic soil properties and soil biota. *Oikos* 118, 885-896
193. Takeda H., Abe T. 2001. Templates of food-habitat resources for the organization of soil animals in temperate and tropical forests. *Ecological Research* 16, 961-973
194. Takeda H., Ichimura T. 1983. Feeding attributes of four species of Collembola in a pine forest soil. *Pedobiologia* 25, 373-381
195. Tao J., Xu, Y., Griffiths B.S., Hu, F., Chen X., Jiao J., Li H. 2011. Earthworms reduce the abundance of nematodes and enchytraeids in a soil mesocosm experiment despite abundant food resources. *Soil Science Society of America Journal* 75, 1774-1778
196. Thakur M.P., van Groenigen J.W, Kuiper I., De Deyn G.B. 2014. Interactions between microbial-feeding and predatory soil fauna trigger N₂O emissions. *Soil Biology and Biochemistry* 70, 256-262
197. Theenhaus A., Schaefer M. 1995. The effects of clear-cutting and limning on soil acrofauna of a beech forest. *Forest Ecology and Management* 77, 35-51
198. Trigo D., Lavelle P. 1993. Changes in respiration rate and some physicochemical properties of soil during gut transit *Allobophora molleri* (Lumbricidae: Oligochaeta). *Biology and Fertility of Soils* 15, 185-188
199. Tiunov A.V. 2003. Effects of *Lumbricus terrestris* burrows on spatial and taxonomic structure of soil communities. *Entomological Review* 83, 91-96
200. Tiunov A.V. 2007. Metabiosis in soil system: Effects of earthworms on structure and functioning of soil biota. Hab. Thesis, Inst. Ecol. and Evol. Moscow, pp. 294
201. Tiunov A.V., Kuznetsova, N.A. 2000. Environmental activity of anecic earthworms (*Lumbricus terrestris* L.) and spatial organization of soil communities. *Biological Bulletin* 27, 510-518
202. Uvarov A.V. 2009, Inter- and intraspecific interactions in lumbricid earthworms: their role for earthworm performance and ecosystem functioning, *Pedobiologia* 53, s.1-27
203. Uvarov A.V., Density-mediated earthworm effects on soil respiration, *Polish J. Ecol.*, 2016, vol. 64, pp. 534-546.
204. Uvarov A.V., Density-dependent responses in some common lumbricid species, *Pedobiologia*, 2017, vol. 61, pp. 1-8.
205. Uvarov A.V., Ilieva-Makulec K., Karaban K., Jakovenko N.S., Uchmański J., 2019, Effects of intra- and interspecific interactions in earthworms assemblages: a comparative study, *Biology Bulletin* 46, 5, 475 – 482
206. Vreeken-Buijs M.J., Brussaard L. 1996. Soil mesofauna dynamics, wheat residue decomposition and nitrogen mineralization in buried litterbags. *Biology and Fertility of Soils* 23, 374-381

207. Vreeken-Buijs M.J., Hassink J., Brussaard L. 1998. Relationships of soil microarthropod biomass with organic matter and soil pore distribution in soil under different land use. *Soil Biology and Biochemistry* 30, 97-106
208. Walter D.E., Proctor H.C. 1999. *Mites: ecology, evolution and behavior*. University Press, Wallingford, Cabi Publishing, pp. 352
209. Wardle D.A. 2002. *Communities and ecosystems: linking the aboveground and belowground components*. Princeton Univ. Press, Princeton, pp. 392
210. Whalen J.K., Sampedro L., Waheed T., 2004. Quantifying surface and subsurface cast production by earthworms under controlled laboratory conditions. *Biology and Fertility of Soils* 39, 287-291
211. Wickenbrock, L., Heisler, C. 1997. Influence of earthworm activity on the abundance of Collembola in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 517-521
212. Wojewoda D., Kajak A., Szanser M. 2002. Rola mezo- i makrofauny w funkcjonowaniu gleby. *Kosmos, Problemy Nauk Biologicznych* 51, 105-114
213. Yli-Oli A., Huhta V. 2000. Responses of co-occurring populations of *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae) and *Cognettia sphagnetorum* (Enchytraeidae) to soil pH, moisture and resource addition. *Pedobiologia* 44, 86-95