

CENTRUM BADAŃ EKOLOGICZNYCH PAN
MIĘDZYNARODOWE STUDIUM DOKTORANCKIE NAUK BIOLOGICZNYCH PAN

Grzegorz Gryziak

Kształtowanie się zgrupowań mechowców
(Acari: Oribatida) pod wpływem
zróżnicowanej gatunkowo roślinności
i glebożernych dżdżownic

Rozprawa doktorska
wykonana pod kierunkiem
dra hab. Grzegorza Makulca,

przedłożona
Radzie Naukowej
Muzeum i Instytutu Zoologii PAN

Dziekanów Leśny
2009

Praca naukowa finansowana ze środków na naukę
w latach 2003-2009 jako projekty badawcze
PBZ-KBN-087/P04/2003 oraz N304 031 31/1155

Praca naukowa finansowana ze środków na naukę
w latach 2008-2009 jako projekt badawczy
PZS-KBN-087/P04/2008 oraz N504 031 31/1152

*Pragnę podziękować wszystkim, którzy
przyczynili się do powstania tej pracy,
a w szczególności*

Promotorowi

oraz

*prof. dr. hab. Januszowi Uchmańskiemu,
prof. dr. hab. Annie Ostrihańskiej-Kajak
i prof. dr. hab. Joannie Pętal-Figielskiej
za krytyczne uwagi*

Autor

Proszę podziękować wszystkim którzy
uczestniczyli w dyskusjach i
w wypracowaniu
dokumentu
poza to proszę również o
podziękowanie dla
całego zespołu i
za wsparcie

Spis treści

1. Wstęp.....	9
1.1. Mechowce.....	9
1.2. Dżdżownice.....	11
1.3. Rośliny.....	14
2. Materiały i metody.....	17
2.1. Eksperyment terenowy.....	18
2.2. Eksperymenty i analizy laboratoryjne.....	27
2.2.1. Analiza przewodów pokarmowych <i>A. caliginosa</i>	27
2.2.2. Czy dżdżownice wpływają na zagęszczenie mechowców?.....	27
2.2.3. Reakcja mechowców na wyciąg z tkanek oraz substancje wydzielane i wydalane przez <i>A. caliginosa</i>	29
3. Wyniki.....	31
3.1. Eksperyment terenowy.....	31
3.1.1. Zagęszczenie ogólne mechowców.....	31
3.1.2. Rozmieszczenie pionowe mechowców.....	36
3.1.3. Biomasa mechowców.....	39
3.1.4. Skład gatunkowy i struktura demograficzna.....	43
3.1.5. Wskaźniki różnorodności, równomierności i dojrzałości.....	58
3.1.6. Analiza skupień i głównych składowych.....	67
3.2. Eksperymenty i analizy laboratoryjne.....	70
3.2.1. Analiza przewodów pokarmowych <i>A. caliginosa</i> na obecność roztoczy.....	70
3.2.2. Czy dżdżownice wpływają na zagęszczenie mechowców?.....	71
3.2.3. Reakcja mechowców na wyciąg z tkanek oraz substancje wydzielane i wydalane przez <i>A. caliginosa</i>	76
4. Dyskusja.....	79
5. Bibliografia.....	89

Spis treści

1. Wstęp

2. Podstawy

3. Wykaz

4. Bibliografia

5. Załączniki

6. Wykaz

7. Wykaz

8. Wykaz

9. Wykaz

10. Wykaz

11. Wykaz

12. Wykaz

13. Wykaz

14. Wykaz

15. Wykaz

16. Wykaz

17. Wykaz

18. Wykaz

19. Wykaz

20. Wykaz

21. Wykaz

22. Wykaz

23. Wykaz

24. Wykaz

25. Wykaz

26. Wykaz

27. Wykaz

1. Wstęp

Różnorodność biologiczna organizmów zasiedlających glebę jest determinowana przez czynniki abiotyczne (właściwości fizyczno-chemiczne gleby, klimat) i biotyczne (presja drapieżników, wpływ roślinności, konkurencja) oraz wzajemne powiązania między tymi komponentami (Swift i in. 1979, Wall i in. 2001). Przyjmuje się, że różnorodność gatunkowa rośnie wraz z heterogennością środowiska (Whitford 1996) oraz jest zależna od stadium sukcesji roślinności (Scheu i Schulz 1996). Ponadto różnorodnością gatunkową fauny glebowej, szczególnie roztoczy jest dodatnio skorelowana z zawartością martwej materii organicznej: gruba warstwa organiczna gleby zawiera więcej gatunków i osobników niż warstwa cienka (np. Stanton 1979, Curry 1994).

W mojej pracy zajmę się jedynie trzema elementami tego złożonego systemu wzajemnych oddziaływań, jaki spotykamy w glebie: mechowcami, roślinami i dżdżownicami. Opisane w niniejszej rozprawie badania dotyczą wpływu różnorodności gatunkowej roślin oraz „inżynierskiej” działalności i aktywności pokarmowej geofagicznych dżdżownic na liczebność i strukturę zgrupowań mechowców glebowych. Praca ta stanowi także próbę określenia mechanizmu oddziaływań glebożernych dżdżownic na mechowce.

1.1 Mechowce

Są to drobne pajęczaki, o długości ciała od 0,1 do 2,5 mm i masie od ok. 0,5 μg do ok. 100 μg . Mechowce to najliczniejsza grupa wśród roztoczy glebowych. Cechują się dużym zróżnicowaniem ekologicznym i w wielu środowiskach osiągają wysoką liczebność oraz różnorodność gatunkową. W Polsce występuje ponad 500 gatunków mechowców (Olszanowski i in. 1996), a na świecie ponad 11 000 (Walter i Proctor 2004). W organicznych poziomach gleb leśnych strefy umiarkowanej na powierzchni 1 m² można znaleźć kilkaset tysięcy mechowców (nierzadko ponad milion), należących do co najmniej 100 gatunków (Niedbała 1980). Jak pisze Krivoluckij (1976) w wielu środowiskach lądowych biomasa mechowców przewyższa biomasę ptaków i ssaków, a ich produkcja netto jest dwukrotnie wyższa niż gryzoni i sześciokrotnie wyższa niż ptaków, żyjących na tym samym terenie. Występują powszechnie: w wysokich górach, okolicach podbiegunowych czy na pustyniach. Powszechność występowania i wielka liczebność mechowców decydują o ich znacznej roli w przetwarzaniu materii organicznej i udziale w procesach glebotwórczych (Niedbała 1980). Większość z mechowców

występujących w glebie odżywia się sporami, plechą grzybów czy glonami i porostami. Jednak niektóre gatunki, większe i z lepiej zesklekotowanym pancerzem, odżywiają się martwą materią organiczną, zarówno tą pochodzenia roślinnego jak i zwierzęcego, co sprzyja rozwojowi mikroorganizmów i bezpośrednio redukuje zawartość detrytus w glebie. Część z nich jest także padlinożercami i mięsożercami (Schneider i in. 2004). Drobiny pokarmu w czasie przechodzenia przez przewód pokarmowy mechowców pokrywają się grubą membraną perytroficzną dzięki temu odchody mechowców tworzą zbite, gładkie drobiny (nie większe niż 200 x 140 μm), pozbawione mineralnych inkluzji, często spotykanych u innych zwierząt zamieszkujących glebę (Rusek 1985). Spory mikroorganizmów znajdujące się w tych odchodach, mimo że przeszły przez cały przewód pokarmowy pozostają zdolne do wzrostu (Rusek 1985). Mechowce w znacznym stopniu przyczyniają się do rozprzestrzeniania się w glebie mikroflory glebowej, którą przenoszą biernie zarówno na sobie, jak i w przewodzie pokarmowym. W glebach poddawanych silnym zaburzeniom mechowce wpływają tą drogą na poprawę ich jakości przyspieszając rekolonizację grzybów, powodując wzrost biomasy bakterii i oddychania podstawowego. Stabilizują także pośrednio w glebach zaburzonych pulę pierwiastków biogennych ograniczając ich straty (Maraun i in. 1998). Zwiększają liczbę mikrośrodków, które mogą być zasiedlone przez mniejsze roztocze, nicienie, pierwotniaki, grzyby i bakterie. Mechowce co prawda mają ograniczoną zdolność do modyfikowania porowatości gleb mineralnych (Norton 1985), ale w glebach suchych, pewne, większe gatunki tych roztoczy potrafią drażnić agregaty glebowe (Coineau, za: Walter i Proctor 2004, Tevis i Newell 1962). Wzrost zagęszczenia mechowców i innych przedstawicieli mezofauny powoduje zwiększoną mineralizację azotu w glebach. Z drugiej strony, wzrost różnorodności gatunkowej fauny glebowej wiąże się z obniżeniem intensywności tego procesu (Cole i in. 2004).

Mechowce cechuje niska rozrodczość i długi cykl rozwojowy, wynoszący od 33 dni u *Oppia concolor* (Nannelli, za: Siepel 1994) do 400 dni u *Steganacarus magnus* (Webb, za: Siepel 1994). Wydają, zależnie od gatunku, od 1 do 5 pokoleń rocznie. Niektóre z nich potrafią żyć nawet 5-7 lat (Cannon i Block 1988, Søvik i in. 2003). Dzięki tym właściwościom, a także niskiej mobilności uniemożliwiającej im szybkie opuszczenie gleby poddanej zaburzeniom (Gulvik 2007), są dobrymi wskaźnikami jakości ekosystemów. Na nawet najdrobniejsze zaburzenia środowiska glebowego reagują zmianą składu i udziału gatunków oraz zmianami zagęszczenia (Behan-Pelletier 1999, Claperton i in. 2002). Najistotniejsze czynniki wpływające na zgrupowania mechowców

to: 1. warunki klimatyczne: średnia temperatura roczna, suma i rozkład opadów (a w konsekwencji wilgotność gleby) i wysokość nad poziomem morza, 2. właściwości gleby: stosunek C:N i tekstura, 3. typ próchnicy i pH (Beck i in., za: Ruf i Beck 2005). Gatunki rozmnażające się partenogenetycznie (np. *Brachychochthonius immaculatus*, *Micropia minus*) są bardziej wrażliwe od rozmnażających się płciowo na ograniczenie zasobów (Domes i in. 2007) i zmiany środowiska (Maraun i in. 2003).

Roztocze, skoczogonki i pierwogonki to najliczniejsze grupy zwierząt w większości ekosystemów. Ich zagęszczenie jest przeważnie wyższe w powierzchniowych częściach profilu glebowego. Nawet 92-98% roztoczy znajduje się w górnych 2-2,5 cm gleby (Żyromska-Rudzka 1976, Żyromska-Rudzka 1978, Bardgett, za: Bardgett i Cook 1998). Oznacza to, że w tej warstwie gleby przebiegają najintensywniejsze procesy z udziałem mechowców. Budowa morfologiczna fauny glebowej jest zależna od głębokości na jakiej żyje. Gatunki roztoczy występujące na powierzchni gleby są duże, mają mocne, zesklebione i wyraźnie pigmentowane pancerze. W głębszych warstwach gleby są mniejsze, często pozbawione pigmentacji, ze słabszymi pancerzami (Bardgett i Cook 1998).

Chociaż roztocze występują w glebie w wysokich zagęszczeniach, to nie ma zbyt wielu badań na temat tego, czy padają ofiarą drapieżników. Badania przeprowadzone w ostatnich latach wykazały, że mechowce produkują feromony alarmowe, które wydzielają w obliczu zagrożenia. Stanowią one sygnał do ucieczki dla pozostałych mechowców (Shimano i in. 2002, Rasputnig 2006). Jednak pomimo tego mechowce niewątpliwie padają ofiarą drapieżników. Fragmenty roztoczy znajdowano w przewodach pokarmowych pareczników, drobnonogów i widłonogów (Walter i in. 1989). Dla licznych występujących w glebie drapieżników (pająki, zaleszczotki, kosarze, chrząszcze – biegaczowate i kusakowate, mrówki), roztocze stanowią znaczny odsetek w ich pokarmie (Eisenbeis i Wichard 1987). Dżdżownice ze względu na znaczne rozmiary i odżywanie się materiałą organiczną mogą być potencjalnymi drapieżnikami dla mechowców, jednak dotychczas brak danych na ten temat.

1.2 Dżdżownice

Bouché (1977) wyróżnia trzy typy ekologiczne wśród dżdżownic: epigeiczne, endogeiczne i *anecic*. Dżdżownice epigeiczne zamieszkują powierzchniową, bogatą w próchnicę warstwę gleby oraz ściółkę. Przeważnie są drobne, ciemno ubarwione i szybko się poruszają oraz wydają liczne, szybko rozwijające się potomstwo. Dżdżow-

nice endogeiczne zasiedlają gleby mineralne i nimi się odżywiają. Są zwykle lekko pigmentowane lub pozbawione barwy. Różnią się znacznie pod względem rozmiarów ciała; w tej grupie są zarówno małe jak i duże gatunki. Poruszają się stosunkowo wolno i wykazują wolniejsze tempo reprodukcji niż dżdżownice epigeiczne. Większość dżdżownic *anecic* tworzy głębokie, trwale korytarze, do których wciągają pokarm z powierzchni gleby. Dżdżownice z tej grupy są znacznych rozmiarów. Ich ciało w przedniej części jest silnie pigmentowane. Cechuje je także niskie tempo reprodukcji (James i Hendrix 2004).

Doniesienia o wpływie dżdżownic na faunę glebową nie są zgodne: część autorów (Marinissen i Bok 1988; Loranger i in. 1998; Salmon 2001, Salmon i Ponge 2001) uważa, że dżdżownice powodują wzrost, inni (Dash i in. 1980; Maraun i in. 1998) natomiast, że wywołują spadek różnorodności i zagęszczenia organizmów glebowych. Jednak ich wpływ na roślinność jest bezsporny. W większości artykułów analizowanych przez Scheua (2004) wykazano intensywniejszy wzrost roślin w obecności dżdżownic. Główną przyczyną jest wzrost pod wpływem dżdżownic koncentracji azotu mineralnego dostępnego dla roślin (Scheu i in. 1999, Fraser i in. 2003).

Gatunki inżynierskie to organizmy, które w sposób bezpośredni lub pośredni modyfikują dostępność zasobów biotycznych i abiotycznych ekosystemu dla innych gatunków poprzez znaczące zmiany stanu fizycznego tych zasobów. Dżdżownice, które w szczególnie wysokim stopniu przekształcają środowisko gleby, nazywa się gatunkami inżynierskimi (Jones i in. 1994, Jouquet i in. 2006). Oddziaływanie dżdżownic jest różnokierunkowe. Zmieniają zarówno warunki fizyczno-chemiczne gleby, jak i jej właściwości biologiczne. Dżdżownice, drążąc korytarze i chodniki, zwiększają zróżnicowanie siedliska, co sprzyja penetracji w głąb niektórych gatunków skoczogonków, roztoczy i larw owadów (Marinissen i Bok 1988; Loranger i in. 1998). Zwiększają także aerację gleby, zmniejszają jej gęstość, a zwiększają porowatość (Kretzschmar 1978, Carter i in. 1982, Brown 1995). Zagęszczenie nicieni i pierwotniaków zamieszkujących ściany stałych tuneli dżdżownic (drylosfera) może być znacznie wyższe niż w otaczającej glebie (Tiunov i in. 2001).

Przejęcie pokarmu przez przewód pokarmowy dżdżownic wpływa niszcząco na zawarte w nim spory niektórych gatunków grzybów, natomiast innym ułatwia kiełkowanie (Moody i in. 1996). Liczba bakterii w wolu i żołądku mięśniowym dżdżownic jest zwykle większa niż w otaczającej glebie i zwiększa się w miarę przechodzenia treści pokarmowej przez jelita (Edwards i Fletcher 1988). Dżdżownice rozdrabniając

i mieszając resztki roślinne z frakcją mineralną gleby stymulują rozwój mikroflory przyspieszając tempo mineralizacji i humifikacji materii organicznej. Ogromne ilości wydalanych przez nie odchodów, warunkuje utrzymywanie się i odnowę struktury agregacyjnej gleb ekosystemów naturalnych i agrocenoz. Dżdżownice w większym stopniu wpływają na powstawanie agregatów mineralno-organicznych niż systemy korzeniowe roślin, zarówno pod względem ich ilości jak i rozmiarów. Tym niemniej w przeciwieństwie do dżdżownic rośliny pozytywnie wpływają na trwałość gruzełków gleby (Fraser i in. 2003). Z pewnością ta aktywność dżdżownic wpływa na zasób i jakość pokarmu dostępnego dla mechowców (plecha grzybów, glony, martwa materia organiczna).

Jednak stopień tych oddziaływań jest różny u różnych gatunków dżdżownic. I tak okres połowicznego rozpadu tuneli *Aporrectodea caliginosa* wynosi ok. 13 dni, natomiast *Lumbricus rubellus* ok. 17 dni. Tunele *A. caliginosa*, w przeciwieństwie do tuneli *L. rubellus*, nie są w zasadzie połączone z powierzchnią gleby. Na polach ornych strefy umiarkowanej liczba tuneli dżdżownic waha się od 180 do 1260 na m² i większość z nich stanowią tunele *A. caliginosa* (Pitkänen i Nuutinen 1997). Co więcej, gatunek ten stale draży korytarze, których przeciętna długość wynosi 39,2 cm (Francis i in. 2001). Sięgają one na 23 cm w głąb gleby, jednak większość z nich znajduje się do 8 cm pod powierzchnią gleby (Edwards i Bohlen 1996). Bliżej powierzchni położone są horyzontalnie, jednak z głębokością stają się bardziej pionowe. Ma to ogromne znaczenie w przechodzeniu wody przez profil glebowy (McKenzie i Dexter 1993). Drylosfera wykazuje wyższą aktywność mikrobiologiczną niż otaczająca ją gleba (Loquet i in. 1977, Tiunov i in. 2001) i może zawierać nawet 320 razy więcej mikroorganizmów niż pozostała gleba (Devliegher i Verstraete 1997).

Aktywność epigeicznych dżdżownic *D. octaedra* w warstwie próchnicy gleby lasu sosnowego wpływa negatywnie na zagęszczenie małych gatunków mechowców z rodzin Brachychthoniidae i Oppiidae. Jednakże w ściółce ich różnorodność gatunkowa jest dodatnio skorelowana z biomasą dżdżownic (McLean i Parkinson 2000). We wcześniejszym eksperymencie McLeana i Parknsona (1998), również z udziałem epigeicznych dżdżownic *D. octaedra*, korelacja ta była dodatnia zarówno w warstwie próchnicy, jak i w ściółce. Gutiérrez i in. (2009) wskazują, że spadek zawartości martwej materii organicznej nasila także konkurencję między endogeicznymi (glebożernymi), stale drażącymi korytarze dżdżownicami a mechowcami.

Nie do końca ustalono, jaki jest mechanizm tych oddziaływań: czy mechowce mogą być zjadane przez dżdżownice biernie, razem z przepuszczaną przez ich przewód

pokarmowy glebą, czy są aktywnie wyszukiwane przez dżdżownice (McLean i Parkinson 1998). Dash i in. (1980) oraz Senapati (1992) podają, że wydzieliny powłok ciała niektórych, tropikalnych gatunków dżdżownic mogą być toksyczne dla nicieni. Z kolei śluz innych gatunków dżdżownic zawiera substancje przywabiające skoczogonki, co doprowadza do powstawania ich skupisk (Salomon 2001, Salomon i Ponge 2001). Wyciągi z koprolitów i przewodu pokarmowego *A. caliginosa* inhibują metabolizm oraz rozwój komórek bakterii i drożdży (Byzov i in. 2004, Olejnik i in. 2004). Czy tak samo reagują mechowce na substancje zawarte w śluzie, koprolitach i przewodzie pokarmowym dżdżownic? Jak dotąd brakuje literatury na ten temat.

Badania mikroskopowe treści jelitowej dżdżownic były już wykonywane i opisywane kilkakrotnie (Pearce 1978, Rožen i in. 1995, Bernier 1998). Jednak tylko w jednym przypadku ich celem było poszukiwanie i identyfikacja trudno rozkładalnych fragmentów mezofauny glebowej (Gutiérrez i in. 2003). Autorzy nie znaleźli żadnych rozpoznawalnych fragmentów chitynowego pancerza roztoczy i skoczogonków w przewodzie pokarmowym *Hormogaster elisae*, glebożernego gatunku dżdżownic z gleb mineralnych Hiszpanii. Autorzy nie sugerują żadnego wyjaśnienia. Dżdżownice ze względu na stosunkowo duże rozmiary mogą być aktywnymi lub biernymi konsumentami przedstawicieli mikro- i mezofauny glebowej. Nawet jeśli w ich jelitach produkowana jest chitynaza własna lub mikrobiologicznego pochodzenia (wyniki nie są jednoznaczne, Urbašek i Pižl 1991), to co najmniej w przednim odcinku przewodu pokarmowego powinno być możliwe rozpoznanie np. szczecin wazonkowców, *furca* skoczogonków oraz fragmentów odnóży, gnatosomy lub idiosomy mechowców.

1.3 Rośliny

Uważa się, że zarówno w skali globalnej jak i regionalnej rośliny są najważniejszym czynnikiem kształtującym różnorodność biologiczną gleby. Wpływają na fizyczne i chemiczne właściwości środowiska produkując substancje organiczne i pobierając mineralne. Poprzez modyfikację mikroklimatu i jako źródło zasobów pokarmowych są czynnikiem decydującym o składzie gatunkowym fauny glebowej. Różnorodność gatunkowa roślin a także ich produktywność wpływają na różnorodność wyższych poziomów troficznych. Wzrost produktywności roślin daje wzrost bogactwa gatunkowego roślinożerców i detrytofagów a także łączy się ze wzrostem ich zagęszczenia (Siemann 1998). Spadek różnorodności gatunkowej roślin w ekosystemie pociąga za sobą uproszczenie składu edafonu (Ingham i in. 1985, McSorley i Frederick 1996). Ro-

śliny oddziałują na zespoły organizmów glebowych nie tylko poprzez zmiany mikroklimatu, struktury i zasobów gleby, ale też poprzez ilość i jakość nadziemnej i podziemnej produkcji pierwotnej, z których znaczna część jako ściółka stanowi źródło pierwiastków biogenych i energii dla edafonu. Jakość ściółki, w przeciwieństwie do jej różnorodności, wpływa na zgrupowania edafonu. Najniższą różnorodność edafonu notuje się w ściółce o niskim stosunku C:N (Ilieva-Makulec i in. 2006).

Innym źródłem zasilania podsystemu glebowego są łatwo dostępne składniki organiczne i mineralne wypłukiwane z obszaru fyllosfery (Kram 2001) oraz eksudaty i wydzieliny ryzosfery kształtujące mikroflorę i mikrofaunę. U roślin uprawnych 25-44% produktów fotosyntezy translokowanych do korzeni trafia bezpośrednio do gleby w postaci wydzielin, śluzów i złączających się komórek młodych korzeni (Haller i Stolp 1985; Martin 1977). Pomimo pewnych kontrowersji i zastrzeżeń (Huston i in. 2000) przyjmuje się, że wielogatunkowe zespoły roślinności łąkowej wykazują wyższą produktywność w porównaniu do układów kilkogatunkowych i monokultur (Tilman i Downing 1994, Hector i in. 1999, Loreau i in. 2001). Milcu i in. (2006) odnotowali, że wraz ze wzrostem bogactwa gatunkowego roślin rośnie masa ciała *A. caliginosa*. Zależność ta nie jest skorelowana z biomasą korzeni i pędów, lecz z różnorodnością korzeni, wynikającą ze zróżnicowania zespołów roślinnych. Masa ciała dżdżownicy w układach z niską różnorodnością roślin była wyższa w obecności skoczogonków niż bez nich. Autorzy sugerują, że skoczogonki ułatwiają wykorzystanie zasobów przez dżdżownicę. Prawdopodobnie podobne zjawisko może zachodzić przy udziale i innych saprofagów, w tym mechowców.

Korzenie roślin wpływają na rozmieszczenie, liczbę, kierunek i długość tuneli dżdżownicy. Potrafią także w nie wrastać (Cole i in. 2004). Z drugiej strony aktywność dżdżownicy wpływa na biomasę korzeni i ich głębokość. Dżdżownice mogą także wydzielać substancje zbliżone do regulatorów wzrostu, pobudzając wzrost roślin (Tomati i in. 1990). W agrosystemach dżdżownice wraz z wydzielinami i wydalinami dostarczają na hektar uprawy 41,5 kg azotu rocznie (Bohlen i in. 2004). Jest to znaczące źródło azotu w glebie. Blisko połowa biomasy korzeni życicy trwałej sięga głębokości 15 cm, a tunele *A. caliginosa* nie sięgają w zasadzie głębiej (Cole i in. 2004). Ponadto wzrost zagęszczenia fauny glebowej ujemnie oddziałuje na wielkość biomasy żdźbeł życicy trwałej, przy czym pozytywnie wpływa na nią różnorodność gatunkowa tych zwierząt. Nie zaobserwowano wpływu tych czynników na wielkość biomasy korzeni tej rośliny (Cole i in. 2004). Ścinanie darni znacznie redukuje biomasę korzeni i liczbę tu-

neli dżdżownic (Springett i Gray 1997). Dżdżownice wpływają na konkurencję między roślinami – w ich obecności niektóre gatunki rosną lepiej od innych (Wurst i in. 2005). Laossi i in. (2009) zaobserwowali, że obecność w glebie *Lumbricus terrestris* (gatunku *anecic*) sprzyja zwiększeniu biomasy zespołu traw rocznych poprzez stymulację wzrostu *Poa annua* kosztem innych traw. Ten sam efekt zaobserwowano w przypadku gatunku endogeicznego *A. caliginosa* i *Lolium perenne* (Kreuzer i in. 2004).

Jednak dżdżownice mogą oddziaływać także negatywnie na rośliny. Gdy rosną na glebie, w której żerują dżdżownice są bardziej podatne na porażenie przez mszyce (Eisenhauer i Scheu 2008 b). Ponadto motylkowate w obecności dżdżownic wydają mniej kwiatostanów, przez co są mniej atrakcyjne dla zapylaczy (Eisenhauer i Scheu 2008 a).

Zatem celem tej rozprawy jest znalezienie odpowiedzi na następujące pytania:

1. Czy różnorodność gatunkowa roślin w powiązaniu z inżynierską działalnością i aktywnością pokarmową glebożernych dżdżownic wpływa na zagęszczenie i strukturę zgrupowania mechowców glebowych?
2. Jaki jest mechanizm prawdopodobnego oddziaływania dżdżownic na mechowce glebowe? Czy mechowce mogą być obiektem aktywnego lub przypadkowego że-rowania dżdżownic? Czy wydzielane i wydalone przez dżdżownice substancje działają odstrasżająco lub przywabiająco na mechowce?

2. Materiały i metody

Aby odpowiedzieć na postawione we wstępie pytania założono **terenowy eksperyment mezokosmosowy**^{1,2}. W eksperymencie tym analizowałem wpływ monokultury i mieszanki traw oraz endogeicznych dżdżownic *Aporrectodea caliginosa* (Sav.) na kształtowanie się zgrupowań mechowców. Cechy tego gatunku dżdżownic (wspomniane we wstępie pracy) takie jak zasiedlanie górnej warstwy gleby, liczne występowanie na polach ornych, stałe drażnienie korytarzy, które ponadto nie łączą się z powierzchnią gleby, pozwalały na założenie, że osobniki nie opuszczą izolatorów oraz, że znajdują w nich dogodne warunki do życia.

Jednak taki eksperyment nie daje możliwości poznania samych mechanizmów tych oddziaływań. Ponadto, wszystkie doświadczenia w warunkach zbliżonych do naturalnych niosą z sobą spore ryzyko niepowodzenia, które ma swe źródło w dużej plastyczności i oporności na zakłócenia glebowych układów żywych. Opóźnienie reakcji gatunków wynikające np. z długiego cyklu życiowego, zjawiska kompensacyjne, zdolność zmiany niszy ekologicznej itp., to tylko niektóre z możliwych czynników zacierających oczekiwane wyniki doświadczenia. Dlatego przeprowadziłem **eksperymenty i analizy laboratoryjne**³, które umożliwiłyby nie tylko wykazanie przewidywanych oddziaływań, ale przede wszystkim pozwoliłyby na poznanie ich mechanizmów. Ten typ badań daje możliwość przejawienia pewnych sytuacji lub stanów, w wyniku czego możemy stwierdzić istnienie zjawisk normalnie zacierających się w skomplikowanej sieci wzajemnych powiązań w układach półnaturalnych i naturalnych. W eksperymentach laboratoryjnych analizowałem wpływ aktywności dżdżownic na zagęszczenie roztoczy, ich zachowanie w kontakcie z wydzielinami i wydalinami dżdżownic, a także analizowałem czy są składnikiem diety dżdżownic. Także w tych eksperymentach użyłem *A. caliginosa*.

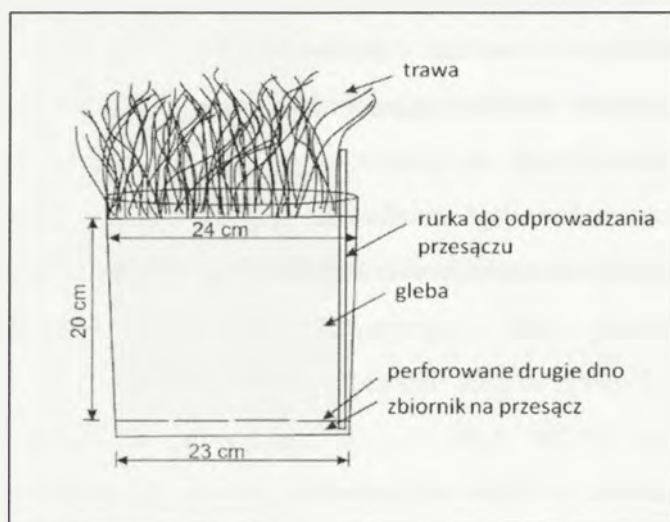
¹ W znaczeniu ang. *mesocosm*.

² W ramach projektu badawczego MNiSW „Wpływ zróżnicowanej roślinności i gatunków inżynierskich na kształtowanie się bioróżnorodności edafonu i przebieg podstawowych procesów glebowych – eksperyment terenowy” będącego jednym z tematów zamawianego projektu badawczego „Różnorodność biologiczna ekosystemów: genetyka i funkcja”, nr projektu: PBZ-KBN-087/P04/2003.

³ Promotorski projekt badawczy MNiSW „Mechanizmy oddziaływania dżdżownic *Aporrectodea caliginosa* (Sav.) na mechowce glebowe (Acari: Oribatida)”, nr projektu: N304 031 31/1155.

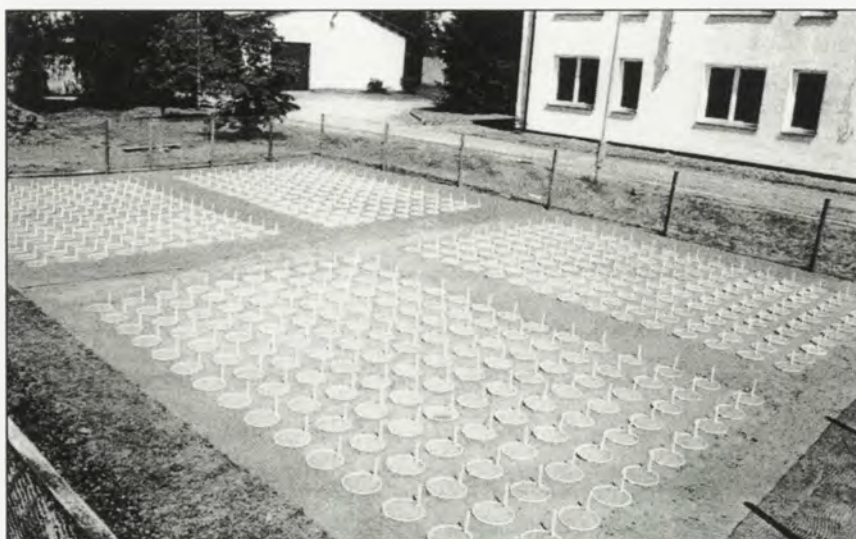
2.1 Eksperyment terenowy

Eksperyment mezokosmosowy założono wiosną 2004 na terenie Centrum Badań Ekologicznych PAN w Dziekanowie Leśnym (52°21'02'' N, 20°51'18'' E). Z części położonego w Łomiankach, kilka kilometrów od CBE PAN, pola ornego o niskiej bonitacji zdjęto górną warstwę gleby. Wg normy branżowej⁴ był to piasek gliniasty lekki (pgl). Po przesianiu i ręcznym wybraniu dżdżownic, kamieni i resztek systemów korzeniowych gleba posłużyła do wypełnienia 600 izolatorów (ryc. 1). Każdy izolator składał się z plastikowego wiadra o pojemności 10 l (średnica 24 cm) z podwójnym, perforowanym dnem. Z dna wyprowadzono na powierzchnię rurkę do odsysania przesączy. Warstwa gleby miała grubość 20 cm. Izolatory ustawiono w uprzednio wykopanym dole o wymiarach 20 na 10 m i głębokości 30 cm (ryc. 2). Przestrzeń między izolatorami wypełniono tą samą glebą co izolatory, a następnie obsiano je (wraz z otoczeniem) trawami: połowę izolatorów jednym gatunkiem (*Festuca rubra*), pozostałe mieszanką 8 gatunków (tab. 1).



Ryc. 1. Schemat izolatorów użytych w eksperymencie terenowym

⁴ BN-78/9180-11 „Gleby i utwory mineralne. Podział na frakcje i grupy granulometryczne”



Ryc. 2. Eksperyment terenowy tuż po założeniu (czerwiec 2004)
(fot. G. Makulec)

Tabela 1. Skład gatunkowy mieszanki traw użytej w eksperymencie terenowym

nazwa łacińska	nazwa zwyczajowa	udział w mieszance [%]
<i>Festuca rubra</i> L.	kostrzewa czerwona	20
<i>Phleum pratense</i> L.	tymotka łąkowa	20
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	kostrzewa łąkowa	15
<i>Poa pratensis</i> L.	wiechlina łąkowa	15
<i>Dactylis glomerata</i> L.	kupkówka pospolita	10
<i>Lolium perenne</i> L.	życica trwała	10
<i>Bromus inermis</i> Leyss.	stokłosa bezostna	5
<i>Festuca arundinacea</i> Schreb.	kostrzewa trzciniowa	5

Dobór gatunków traw, odpowiedni do typu gleby, został wykonany przez specjalistów z Zakładu Łąkarstwa SGGW. Pojawiające się spontanicznie w pojemnikach i ich otoczeniu chwasty usuwano we wczesnej fazie wzrostu.

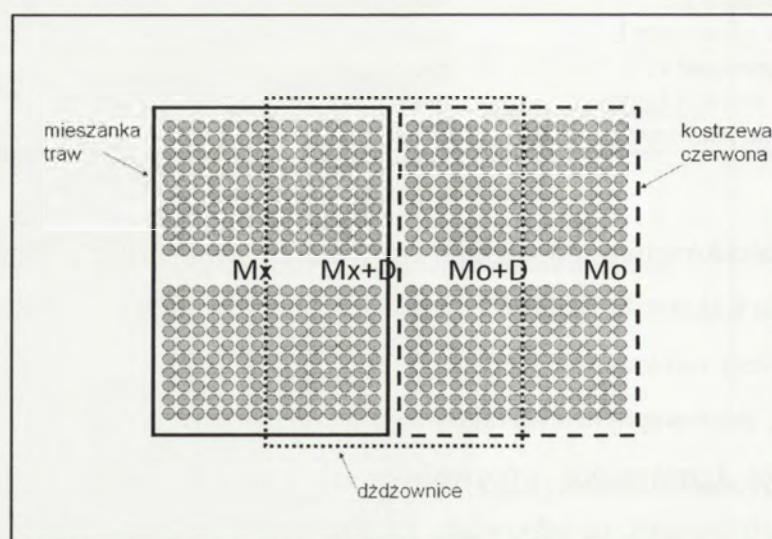
Po roku, po wstępnym ukształtowaniu się darni (ryc. 3), do połowy izolatorów w monokulturze i mieszance wprowadzono dżdżownice z gatunku *A. caliginosa*, w liczbie 6 osob./izolator, co odpowiada zagęszczeniu ok. 130 osob./m². Jest to maksymalne wiosenne i jesienne zagęszczenie obserwowane w glebach ornych (Makulec i Kusińska 1997).

Pojemniki bez *A. caliginosa* stanowiły wariant kontrolny. Dżdżownice zebrano na sąsiednich polach w czasie orki wiosennej. Do doświadczenia wybrane zostały osobniki dorosłe, o zbliżonym ciężarze wynoszącym ok. 0,8 g.



Ryc. 3. Eksperyment terenowy z ukształtowaną pokrywą roślinną (maj 2005)
(fot. G. Makulec)

Ogółem zainstalowano 600 izolatorów podzielonych na cztery warianty (ryc. 4): izolatory z jednym gatunkiem traw – monokulturą: z dżdżownicami (Mo+D) i bez dżdżownic (Mo), izolatory obsiane mieszanką traw: z dżdżownicami (Mx+D) i bez nich (Mx).



Ryc. 4. Schemat podziału izolatorów na warianty

Przez cały okres trwania eksperymentu, gdy było to konieczne, podlewano izolatory. Pozwoliło to nie tylko na utrzymanie wegetacji, ale również miało zapobiegać przechodzeniu dżdżownic w stan diapauzy fakultatywnej w czasie suszy.

W tabeli 2 zestawilem wyniki prowadzonych równolegle analiz dotyczących aktywności mikroorganizmów glebowych oraz produkcji roślinnej.

Tabela 2. Wybrane właściwości abiotyczne i biotyczne eksperymentu terenowego w toku dwóch lat badań

parametr	rok	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D
plon [(g s.m.)·(lizymetr ⁻¹)] ^a	2006	12,8	9,9	15,5	10,4
biomasa korzeni [(g s.m.)·(lizymetr ⁻¹)] ^a	2005	94,4	97,7	115,8	132,9
	2006	135,4	135,7	170,1	163,7
aktywność dehydrogenaz [(μg formazanu)·(g ⁻¹ s.m.)·(24 h ⁻¹)] ^b	2005	14,0	18,5	12,1	24,1
	2006	29,1	24,7	23,2	31,1
aktywność celulazy [(μg glukozy)·(g ⁻¹ s.m.)·(24 h ⁻¹)] ^c	2005	436,4	346,7	356,7	275,2
	2006	367,1	418,8	356,6	433,8
rozkład ściółki [% ubytków] ^d	2006	68,9	62,9	66,4	59,3

^a Pawluśkiewicz i in. 2008, ^b Rekosz-Burlaga i in. 2006, ^c Jankiewicz 2006 (dane niepublikowane), ^d Makulec 2006 (dane niepublikowane); Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

W czasie eksperymentu, tj. od czerwca 2004 do września 2006, ośmiokrotnie pobierałem próby glebowe (w 2004 jeden raz – w czerwcu, 7 dni po założeniu doświadczenia, w 2005 czterokrotnie – w maju, lipcu, wrześniu i listopadzie, w 2006 trzykrotnie – w maju, lipcu i we wrześniu). W podanych terminach z 6 losowo wybranych, niepowtarzających się izolatorów wycinałem rdzenie gleby o powierzchni 10 cm² i wysokości 20 cm przy użyciu próbnika glebowego. Próby dzieliłem na 4 pięciocentymetrowe warstwy. Z tak uzyskanych prób przez 6 dni wypląsałem roztocze za pomocą wysokogradentowego ekstraktora mezofauny glebowej Macfadyena w 25 °C. Wyekstrahowane osobniki zakonserwowałem w 70% wodnym roztworze etanolu skażonego butanolem. Okazy po uprzednim wytrawieniu w stężonym kwasie mlekowym oznaczałem do rzędu. Mechowce, które są obiektem rozprawy, oznaczałem do gatunku posługując się kluczami Gilarova i Krivoluckiego (1975) oraz Weigmanna (2006).

Dobór odpowiedniej temperatury w czasie wypląsania ma zasadniczy wpływ na jego wydajność. Najwyższa temperatura możliwa do przeżycia przez roztocze wynosi od 28 do 45 °C, natomiast temperatura śmiertelna dla 50% roztoczy w ciągu 4 godzin to 29,9 °C (Madge, Hodkinson i in., za: Malmström 2008). Jednak niektórzy autorzy postulowali zwiększanie temperatury wypląsania nawet do 120 °C (Kaczmarek 1981). Roztocze zaczynają opuszczać próbę, gdy jej wilgotność spadnie o 20-25% (Nef, za: Krantz 1978). W 25 °C metabolizm większości mechowców osiąga maksimum, a zatem

mogą się poruszać najszybciej (Stamou i in. 1995). Dlatego przyjęta przeze mnie stała temperatura wyplaszania wynosząca właśnie 25 °C jest optymalna, a 6 dni wystarcza by umożliwić największej liczbie roztoczy opuszczenie prób. Były one dodatkowo od spodu schładzane do ok. 22 C nawilżonym powietrzem. Jest to rozsądny kompromis między czasem a jakością wyplaszania: w niższej temperaturze próba schnie wolniej, ale przeżywa więcej roztoczy. Szczególnie w przypadku gleby zawierającej mało wiążącej wodę próchnicy tak jak piasek słabo gliniasty użyty w przeprowadzonych przeze mnie eksperymentach.

Wyplaszanie młodocianych mechowców napotyka się ze znaczne trudności. W okresie przed linieniem są zupełnie nieaktywne, co powoduje, że wydajność ich wyplaszania w porównaniu do form dorosłych jest znacznie niższa. Ten okres braku aktywności może wynosić nawet 1/3 ich życia jako formy młodocianej (Luxton 1981). Dla porównania skoczogonki są aktywne przez całe życie. Wydajność wyplaszania form młodocianych gatunku *Ameronothrus lineatus*, wynosi zależnie od stadium 29-36%, a osobników dorosłych 75% (Søvik i Leinaas 2002). Te różnice powodują, że zagęszczenie a także biomasa mechowców w przeprowadzonym przeze mnie eksperymencie, podobnie jak w innych eksperymentach tego typu, z pewnością będą zaniżone.

Do charakterystyki ekologicznej zgrupowań mechowców wykorzystałem następujące parametry:

— **średnie zagęszczenie**

$$Z = \left(\frac{1}{k} \sum_{j=1}^k \sum_{i=1}^s n_i^j \right) \times 10^3 \times m^{-2},$$

gdzie: k – liczba prób, n_i^j – liczba osobników i -tego gatunku w j -tej próbie, s – liczba gatunków w próbie;

powierzchnia przekroju próbnika wynosiła 10 cm², dlatego by uzyskać liczebność na m² mnożyłem liczebność w próbie przez 10³;

— **średnia biomasa**

$$B = \left(\frac{1}{k} \sum_{j=1}^k \sum_{i=1}^s n_i^j b_i^j \right) \times 10^3 \times m^{-2},$$

gdzie: k – liczba prób, n_i^j – liczba osobników i -tego gatunku w j -tej próbie, b_i^j – masa [μg] osobnika i -tego gatunku w j -tej próbie;

masę osobnika dorosłego obliczyłem na podstawie jego rozmiarów liniowych przy po-

mocy poniższego równania (Lebrun, za: Żyromska-Rudzka 1981; rozmiary liniowe osobników pochodziły z pracy Petrova (1996) oraz moich własnych pomiarów):

$$\log W = 1,53 \log L + 1,53 \log l - 6,61,$$

gdzie: W – masa osobnika [μg], L – długość idiosomy, l – szerokość idiosomy; przyjąłem, że masa osobników młodocianych osiąga połowę masy ciała osobników dorosłych; ze względu na obiektywne trudności w oznaczaniu stadiów młodocianych (Niedbała 1980) nie oznaczałem ich do gatunku; założyłem, że ich liczebność jest proporcjonalna do liczebności form dorosłych każdego gatunku odnotowanego w próbie;

— **wskaźnik dominacji** (Balogh 1958)

$$D = n_i/N \text{ 100\%,}$$

gdzie: n_i – liczba osobników i -tego gatunku, N – liczba osobników wszystkich gatunków w zgrupowaniu;

wyróżniłem 6 klas dominacji (Seniczak 1978, w modyfikacji Petrova 1996):

superdominaty		$D > 40\%$
eudominaty	20%	$20\% < D \leq 40\%$
dominaty	10%	$10\% < D \leq 20\%$
subdominaty	5%	$5\% < D \leq 10\%$
recedenty	1%	$1\% < D \leq 5\%$
subrecedenty		$D \leq 1\%$

— **frekwencja (stałość występowania)** (Kasprzak i Niedbała 1981)

$$C = N_i/N \text{ 100\%,}$$

gdzie: N_i – liczba prób zawierających dany gatunek, N – liczba pobranych prób;

przyjąłem 4 klasy frekwencji:

eukonstanty	75%	$75\% < F \leq 100\%$
konstanty	50%	$50\% < F \leq 75\%$
akcesory	25%	$25\% < F \leq 50\%$
akcydenty		$F \leq 25\%$

— **wskaźnik różnorodności** Shannona-Wienera (Krebs 1989)

$$H' = -\sum_{i=1}^k (n_i/N) \log_2(n_i/N),$$

k – liczba gatunków, n_i – liczba osobników i -tego gatunku, N – liczba osobników wszystkich gatunków;

— **wskaźnik równomierności**; określa równocенność udziału poszczególnych gatunków w zgrupowaniu (Pielou 1974):

$$J' = H'/H'_{max},$$

H' – wartość wskaźnika różnorodności Shannona-Wienera, $H'_{max} = \ln k$, H'_{max} – teoretyczne maksimum różnorodności gatunkowej, k – liczba gatunków;

także wskaźnik ten obliczałem dla każdej próby osobno, następnie obliczałem średnią dla całego wariantu;

— **wskaźnik dojrzałości**, będący miarą sukcesji mechowców obliczony na podstawie równania zaproponowanego przez Bongersa (1990) dla zgrupowań nicieni:

$$MI = \sum_{i=1}^n g_i (n_i/N),$$

gdzie: g – ranga i -tego gatunku (tab. 3), n_i – liczba osobników i -tego gatunku, N – liczba osobników wszystkich gatunków;

W ustalaniu rang bierze się pod uwagę wielkość osobników, liczbę pokoleń w ciągu roku oraz sposób rozmnażania. Im wyższa wartość tego wskaźnika tym wyższy udział gatunków trwałych⁵ w zgrupowaniu, tj. gatunków cechujących się przeważnie rozmnażaniem płciowym, długim okresem rozwoju od jaja do formy dorosłej, długością życia wynoszącą więcej niż rok, dużą masą ciała (>50µg), produkcją do 2 pokoleń w ciągu roku, małą odpornością na zaburzenia środowiska a także małą zmiennością zagęszczenia i biomasy w czasie (Remmert 1985, Petrov 1996). Ich przeciwieństwem są kolonizatory, które w większości rozmnażają się bezpłciowo, szybko się rozwijają, żyją krócej niż rok, ważą mniej niż 6 µg, wydają dużą liczbę pokoleń w ciągu roku (2-5), tolerują znaczne zaburzenia środowiska. Zagęszczenie i biomasa kolonizatorów zmienia się znacznie w czasie (Remmert 1985, Petrov 1996). Lebrun (za: Niedbała 1980) ustalił, że gatunki większe mają jedno pokolenie w roku, a mniejsze kilka pokoleń. I tak te, które osiągają >0,8 mm wydają 1-3 pokolenia w ciągu roku. Gatunki mierzące od 0,4-0,7 mm – 2-3 pokolenia, a mniejsze niż 0,3 mm – 2-5 pokoleń.

Zaliczenie strategii mechowców do strategii r czy K nie jest możliwe. Wykazują bowiem wiele form pośrednich. Siepel (1994) wyróżnia u drobnych stawonogów 12 klas (od I do XII) strategii życiowych mieszczących się, choć nie w kolejności, między r i K . Większość mechowców zalicza się do klasy X (produkcja jaj umiarkowana, dość szybki rozwój, stała iteroparyczność, rozmnażanie partenogenetyczne) i XI (produkcja jaj od umiarkowanej do wysokiej, dość szybki rozwój, stała iteroparyczność, rozmnażanie płciowe). U niektórych mechowców może występować jednocześnie rozmnażanie

⁵ W literaturze ang. *persisters*, Petrov (1996) proponuje określenie „przetrzymywacze”.

płciowe i partenogenetyczne oraz semelparyczność (klasa II). Mogą się także cechować żyworością i szybkim rozwojem (klasa VIII), choć żyworość u mechowców może się łączyć także z wolnym tempem rozwoju (klasa IX). Natomiast rozwój mechowców z klasy XII, które rozmnażają się płciowo może być zarówno szybki jak i wolny.

Użyłem rang opracowanych przez Petrova (1996) oraz ustalonych na podstawie literatury (tab. 3).

Tabela 3. Masa osobników dorosłych, liczba pokoleń w ciągu roku, sposób rozmnażania oraz rangi we wskaźniku dojrzałości *MI* gatunków występujących w eksperymencie terenowym

gatunek	biomasa [μg]	l. pokoleń/ rok	rozmnażanie	ranga
<i>Acrogalumna longipluma</i> ^b	91,0	1	p	4
<i>Brachychthonius bimaculatus</i> ^a	0,4	3-5	bp	1
<i>Brachychthonius hirtus</i> ^b	0,4	3-5	bp	1
<i>Brachychochthonius immaculatus</i> ^a	0,6	3-5	bp	1
<i>Liochthonius muscorum</i> ^b	1,0	3-5	bp	1
<i>Metabelba pulverulenta</i> ^b	30,0	2-3	p	2
<i>Micropia minus</i> ^a	0,7	3-5	bp	1
<i>Oppiella nova</i> ^a	2,9	3-5	bp	1
<i>Oxyoppia europaea</i> ^b	1,0	3-5	bp	1
<i>Peloptulus phaenotus</i> ^a	27,5	2	p	2
<i>Punctoribates punctum</i> ^a	12,0	2-3	p	2
<i>Scheloribates laevigatus</i> ^a	42,7	2-3	p	3
<i>Scutovertex minutus</i> ^b	31,3	2-3	p	2
<i>Scutovertex sculptus</i> ^a	31,1	2-3	p	2
<i>Trichoribates novus</i> ^a	91,7	1-2	p	3

p – płciowe, bp – bezpłciowe; biomasa, l. pokoleń/rok oraz ranga: ^a różni autorzy za Petrovem (1996), ^b obliczenia własne; rozmnażanie: różni autorzy za Cianciolo i Nortonem (2006), różni autorzy za Petrovem (1996);

Podobieństwo zgrupowań mechowców w poszczególnych wariantach eksperymentu poddałem:

— **analizie skupień**, gdzie przy pomocy programu PAST 1.90 (Hammer i in. 2001) wykreśliłem dendrogram podobieństwa dla liczebności gatunków w poszczególnych wariantach, używając algorytmu obliczającego wskaźnik podobieństwa Morisity (1959).

Obliczone w podany wyżej sposób parametry biocenotyczne, tj. zagęszczenie, biomasę, wskaźniki różnorodności, równomierności i dojrzałości, wykonałem dla poszczególnych wariantów i terminów. Przed analizą dane zlogarytmowałem przy podstawie 10. . Tak uzyskane dane poddałem:

— **analizie głównych składowych** (PCA) dla wszystkich wariantów i terminów, używając programu PAST 1.90.

Dla oceny wpływu zróżnicowania roślinności (monokultura/mieszanka), dżdżownice (obecność/brak) oraz terminu pobierania prób dla każdego z wymienionych parametrów biocenotycznych użyłem wieloczynnikowej analizy wariancji (**ANOVA**). Szacowałem także istotność różnic tych parametrów między wariantami w każdym terminie pobierania prób. Obliczeń dokonywałem w programie STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc. 2007). W analizach tych przyjąłem wartości 0,95 dla przedziałów ufności oraz 0,05 dla poziomu istotności.

2.2 Eksperymenty i analizy laboratoryjne

Przeprowadziłem serię eksperymentów laboratoryjnych w których oceniałem wpływ dżdżownic *A. caliginosa* oraz wydzielanych i wydalanych przez nie substancji na liczebność i zachowanie mechowców. Poszukiwałem również roztoczy lub ich fragmentów w przewodzie pokarmowym dżdżownic. Celem tych badań było poznanie mechanizmów ewentualnego oddziaływania glebożernych dżdżownic na zgrupowania mechowców.

2.2.1 Analiza przewodów pokarmowych *A. caliginosa*

50 osobników *A. caliginosa* zebrałem na polach ornych w okresie maksymalnych zagęszczeń mechowców, tzn. późną wiosną i jesienią. Dżdżownice poddałem sekcji przewodu pokarmowego w celu przeszukania jego treści w poszukiwaniu roztoczy lub fragmentów ich pancerzyków (notogaster i prodorsum). Treść za każdym razem delikatnie rozproszczałem na szkiełku podstawowym, do uzyskania cienkiej warstwy. Rozmazy oglądałem pod binokulem.

2.2.2 Czy dżdżownice wpływają na zagęszczenie mechowców?

W tym eksperymencie laboratoryjnym użyłem płaskich, okrągłych pojemników o średnicy 16 cm (pow. 200 cm²) i pojemności 1 l. Środkową część pojemnika oddzieliłem pierścieniem z siatki stalowej o oczkach 2×2 mm, dzieląc go na dwie równe części o objętości 0,5 l każda (pow. 100 cm²). Taki rozmiar oczek umożliwił swobodne przemieszczanie się roztoczy, z drugiej strony jest za mały dla dżdżownic użytych w eksperymencie (*A. caliginosa*). Obie części pojemnika wypełniłem taką samą objętością (0,5 l) uprzednio przygotowanej gleby, takiej samej jak w eksperymencie terenowym.

Tak przygotowane pojemniki podzieliłem na pięć wariantów (ryc. 5):

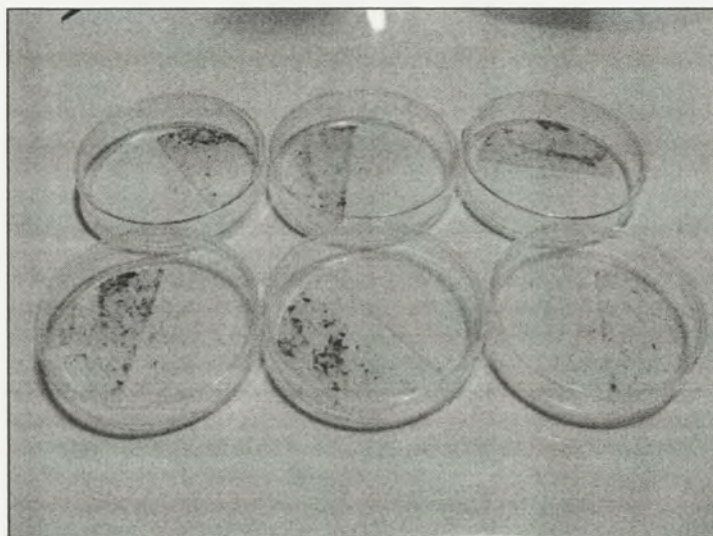
- I – jedna dżdżownica tylko w części zewnętrznej,
- II – jedna dżdżownica tylko w części wewnętrznej.

Szerokość warstwy gleby w obu częściach podzielonego siatką pojemnika jest różna, a zatem siła potencjalnego oddziaływania dżdżownic w wariantach I i II także powinna być różna. Te dwa warianty miały wykluczyć możliwość zmian liczebności mechowców w wyniku naturalnej dyspersji do brzegów lub środka pojemnika.

III – bez dżdżownic w obu częściach.

2.2.3 Reakcja mechowców na wyciąg z tkanek oraz substancje wydzielane i wydalone przez *A. caliginosa*

Eksperyment przeprowadziłem w 6 powtórzeniach na szalkach Petriego (szczelnych, tj. bez żeber wentylacyjnych, o średnicy 5,5 cm), w których umieściłem przedzielony na połowy krążek bibuły filtracyjnej. Połówki krążka nie stykały się z sobą (ryc. 6).



Ryc. 6. Eksperyment *Reakcja mechowców na wyciąg z tkanek i substancje wydzielane i wydalone przez A. caliginosa*, szalki z widocznymi półkręgami bibuły

Na jedną połowę aplikowałem 100 μ l wody destylowanej (taka ilość była wystarczająca do nawilżenia bibuły, a jednocześnie nie pojawiała się na jej powierzchni wolna woda do której mogłyby się przykleić roztocze), a na drugą zależnie od wariantu:

I – wydzieliny i wydaliny powłok ciała (śluz i uryna) dżdżownic zbierane kontaktowo przez pocieranie bibułą, co odpowiadało pozostawianiu wydzielin i wydaliny na ściankach tuneli w trakcie przechodzenia przez nie dżdżownic,

II – wydzieliny i wydaliny zbierane przez 24 h,

III – 100 μ l przesączonego przez bibułę ekstraktu wodnego homogenatu z całych dżdżownic.

Substancje w wariacie II uzyskałem przetrzymując przez 24 h osobniki *A. caliginosa* na kawałkach bibuły z niewielką ilością wody destylowanej na szalkach Petriego (Dalby i in. 1996). Do przygotowania ekstraktu zastosowanego w wariacie III użyłem 3 g opłukanych, zhomogenizowanych dżdżownic. Homogenat wymieszałem w 10 ml wody destylowanej i przefiltrowałem. Dżdżownice przed homogenizacją głodziłem przez 72 h, dla zmniejszenia zawartości przewodu pokarmowego.

Pomiędzy półkęgami bibuły umieściłem po ok. 50 osobników mechowca z gatunku *Scheloribates laevigatus* (C. L. Koch, 1836), gatunku występującego w eksperymencie terenowym. Gatunek ten został wybrany ze względu na jego znaczne rozmiary (dł. ok. 600 μm , sz. ok. 400 μm), które ułatwiają obserwację. Zaitsev i in. (2006) podają, że jest to gatunek powierzchniowy, ale odnotowywałem go także w warstwach do 10-15 cm. Sądzę, że *S. laevigatus* jest reprezentatywny dla mechowców występujących w eksperymencie terenowym.

W każdym wariancie po 1, 2 i 24 h zliczałem pod binokulem roztocze znajdujące się na obu półkęgach oraz poza nimi. Okres 1-2 h to czas wystarczający by mechowce działające pod wpływem jakiegoś bodźca przeszły odległość równą szerokości szalki (obserwacje własne). Eksperyment przeprowadziłem w stałych warunkach: w zaciemnieniu i w temperaturze 15 °C.

Istotność różnic między liczebnością roztoczy na obu półkólach bibuły i poza nimi testowałem jednoczynnikową analizą wariancji i testem Tukeya.

3. Wyniki

3.1 Eksperyment terenowy

3.1.1 Zagęszczenie ogólne mechowców

Na początku eksperymentu, to jest w czerwcu 2004, tydzień po wypełnieniu izolatorów glebą średnie zagęszczenie mechowców wynosiło ok. 18×10^3 osob. m^{-2} (tab. 4). W lipcu 2005 zaobserwowałem 3-4 krotny wzrost zagęszczenia w wariantach Mx i Mx+D w stosunku do pozostałych wariantów (ryc. 7). W wariantach Mo+D i Mo zagęszczenie jest niższe zarówno w porównaniu z majem 2005, jak i w relacji do obu wariantów z mieszanką traw. Jednak wpływ dżdżownic jest nieistotny zarówno w kombinacji wielogatunkowej jak i jednogatunkowej w porównaniu do odpowiednich wariantów bez *A. caliginosa*. Jednakże, wprowadzenie dżdżownic istotnie pogłębiło różnice między monokulturą i mieszanką w tym terminie: całkowite zagęszczenie mechowców w Mx+D jest kilkakrotnie wyższe w stosunku do Mo+D (ryc. 7). W następnych dwóch terminach pobierania prób we wszystkich kombinacjach zagęszczenie mechowców bardzo silnie wzrasta. W kolejnym sezonie badania zagęszczenia są nieznacznie niższe niż w sezonie 2005. W ciągu całego eksperymentu zagęszczenie ogólne osiągnęło maksimum we wrześniu 2005 w wariacie Mx+D i wynosiło $160,8 (\pm 40,0 \text{ SE}) \times 10^3$ osob. m^{-2} , a minimum w lipcu 2005 w wariacie Mo+D: $6,7 (\pm 4,3 \text{ SE}) \times 10^3$ osob. m^{-2} (ryc. 7).

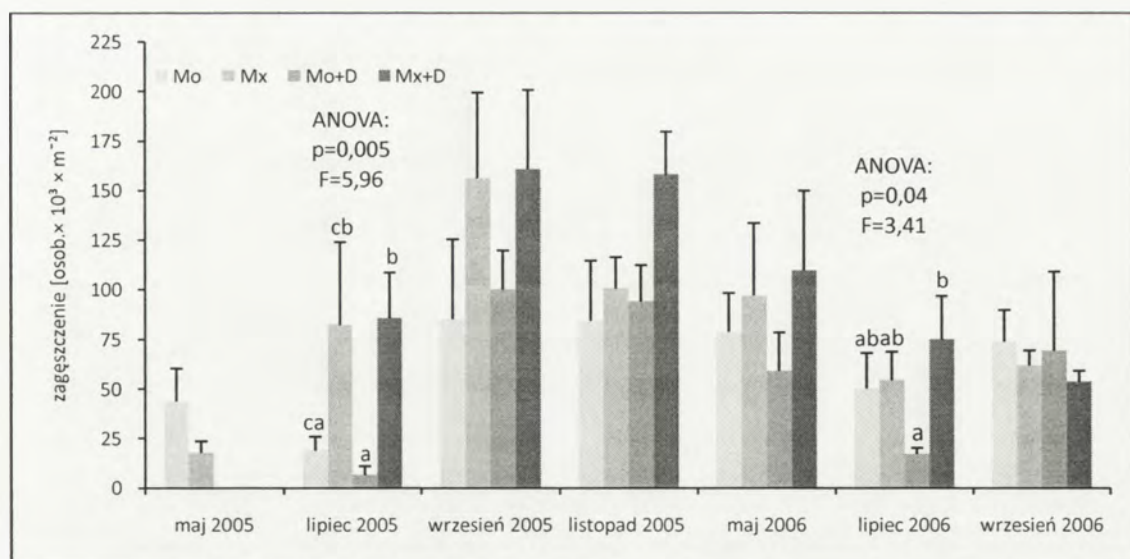
Poza wrześniem 2005, zagęszczenie było najwyższe w Mx+D, a w Mx było zawsze wyższe od Mo. Istotne różnice uwidoczniły się także w lipcu 2006. Zagęszczenie w Mx+D jest wyższe od Mo+D przy braku różnic między pozostałymi wariantami (ryc. 7). W tym terminie podobnie jak w lipcu 2005, zagęszczenie w Mx+D jest istotnie wyższe w stosunku do Mo+D. Przedstawione dane wskazują na intensywny rozwój zgrupowania mechowców w warunkach eksperymentu terenowego. Jest to zapewne wynik zarówno rozwoju zgrupowania wprowadzonego wraz z glebą jak i zasiedlania izolatorów przez nowe gatunki.

Zarysowała się także pewna tendencja: przez cały czas trwania eksperymentu rósł udział zagęszczania mechowców w monokulturze (Mo), w sumarycznej ich liczebności dla tego wariantu (ryc. 8). W pozostałych kombinacjach względne udziały mechowców nie wykazują tak widocznych trendów.

Przez cały czas doświadczenia średnie zagęszczenie w wariantach bardzo wyraźnie rosło od ok. 18×10^3 osob. m^{-2} na początku doświadczenia do ok. $44-81 \times 10^3$ osob. m^{-2} w 2005 i do $24-74 \times 10^3$ osob. m^{-2} w 2006. Średnie zagęszczenie w wariantach z dżdżownicami jest zawsze wyższe w mieszance traw w porównaniu do monokultury (ryc. 7, tab. 4).

W eksperymencie terenowym liczyłem także roztocze z innych rzędów, tj. Mesostigmata, Prostigmata i Astigmata. Na początku eksperymentu (w czerwcu 2004) **udział mechowców w zagęszczeniu wszystkich roztoczy** wynosił średnio 56,5% (tab. 4). W kolejnych terminach ich udział wahał się od 3,5% (lipiec 2005, Mo+D) do 65,1% (maj 2006, Mx+D) zagęszczenia wszystkich roztoczy. W większości terminów i wariantów stanowiły one mniejszość wśród grup roztoczy. Między wrześniem 2005 a lipcem 2006, wariant Mx+D przewyższał pozostałe warianty pod względem udziału mechowców. Średnio w obu sezonach badań względny udział mechowców wśród wszystkich roztoczy, choć nieistotnie statystycznie, to jest zawsze wyższy w mieszance w porównaniu do monokultury, i to zarówno z dżdżownicami jak i bez nich (tab. 4).

Wieloczynnikowa ANOVA (tab. 5) wykazała istotny wpływ roślinności, terminu pobierania prób oraz interakcję tych dwóch efektów. Zdecydowanie więcej mechowców występowało w mieszance traw w stosunku do monokultury (ryc. 9A). Brak istotnego wpływu dżdżownic na zagęszczenie mechowców. Jednak w interakcji dżdżownice \times rośliny zaznacza się (przy $p=0,11$) wpływ dżdżownic na zagęszczenie mechowców (ryc. 9D). W monokulturze obecność dżdżownic powodowała spadek ich liczebności, natomiast w mieszance traw wzrost liczebności tych roztoczy. Wieloczynnikowa analiza wariancji potwierdziła także opisane wyżej relacje między czynnikami eksperymentu w lipcu 2005 i 2006 (ryc. 9B i C).

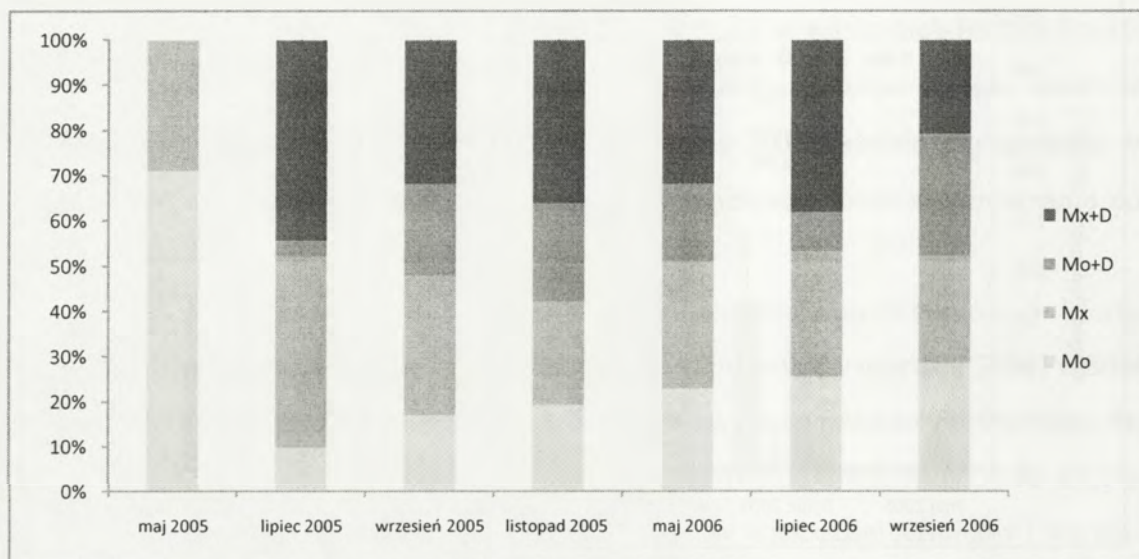


Ryc. 7. Średnie zagęszczenie (\pm SE) mechowców w poszczególnych wariantach i terminach (ANOVA dla pojedynczych terminów; słupki oznaczone w terminie tymi samymi literami nie różnią się od siebie istotnie, brak liter nad słupkami w danym terminie oznacza brak istotnych różnic); Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

Tabela 4. Średnie zagęszczenie (\pm SE) mechowców w kolejnych sezonach badań oraz ich udział w ogólnym zagęszczeniu roztoczy

rok	wariant	zagęszczenie [l. osob. $\times 10^3 \times m^{-2}$]	jako % wszystkich roztoczy
2004	STR	17,8 \pm 2,2	56,5
2005	Mo	43,5 \pm 22,5	25,7
	Mx	50,0 \pm 22,1	32,6
	Mo+D	59,7 \pm 44,0	26,3
	Mx+D	80,7 \pm 12,4	40,9
2006	Mo	74,0 \pm 23,5	33,8
	Mx	48,0 \pm 22,5	40,0
	Mo+D	23,7 \pm 2,8	34,0
	Mx+D	34,0 \pm 9,3	44,4

Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice, STR – początek eksperymentu

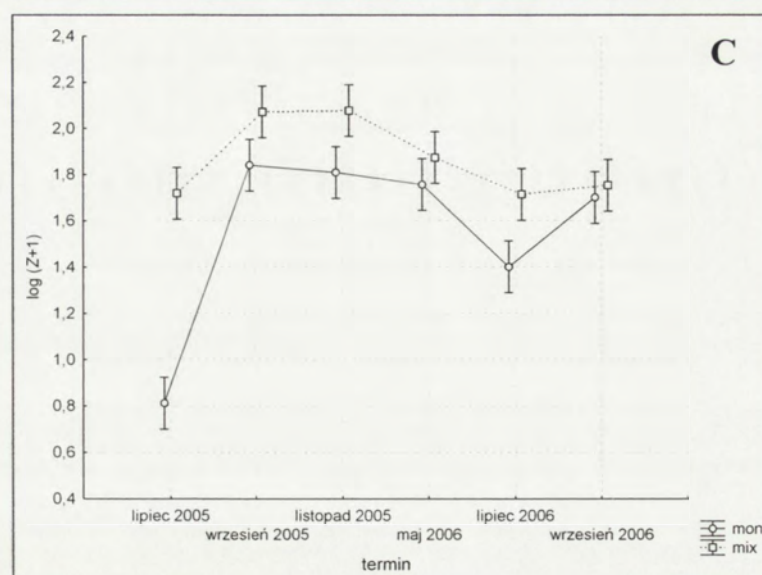
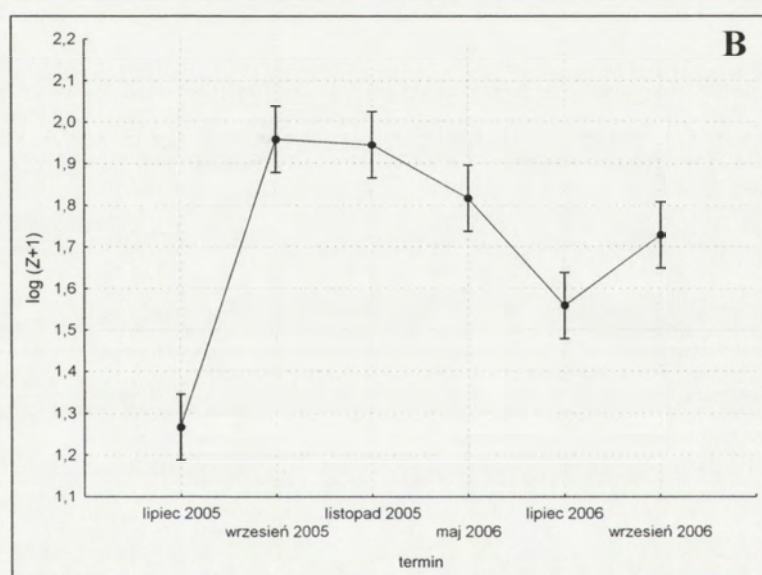
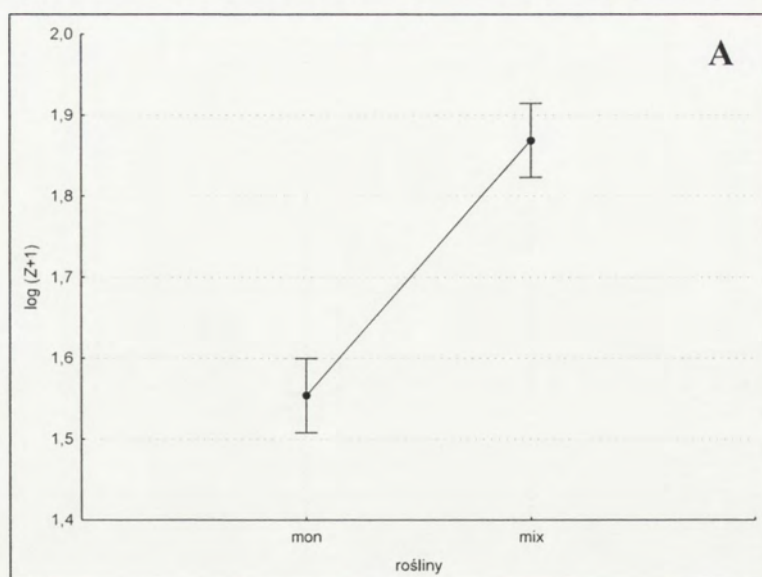


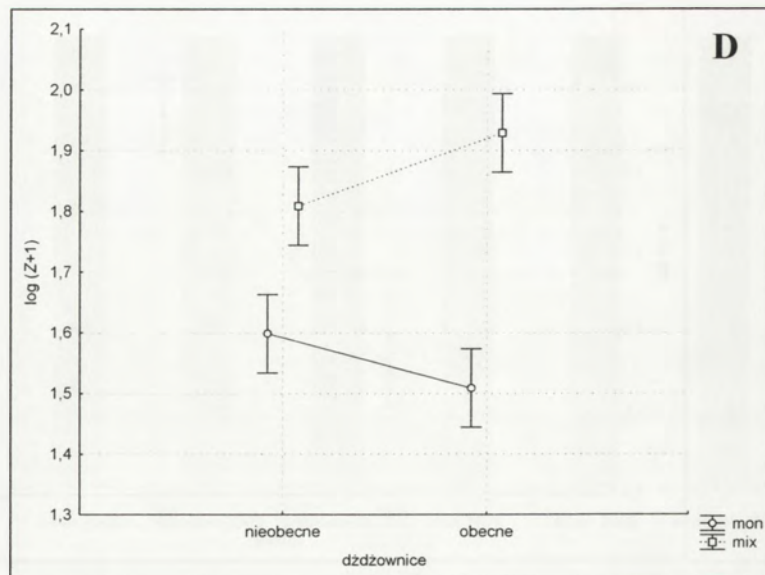
Ryc. 8. Udział (%) zagęszczenia mechowców w zagęszczeniu sumarycznym wszystkich wariantów w poszczególnych terminach; Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

Tabela 5. Wynik wieloczynnikowej analizy wariancji wpływu zróżnicowanej roślinności (monokultura i mieszanka), terminu pobierania prób oraz brak lub obecność dżdżownic na zagęszczenie mechowców

efekt	d.f.	MS	F	p
rośliny	1	3,57	23,73	<0,0001
dżdżownice	1	0,01	0,06	0,81
termin	5	1,67	11,07	<0,0001
termin×rośliny	5	0,56	3,72	0,004
termin×dżdżownice	5	0,14	0,96	0,44
rośliny×dżdżownice	1	0,40	2,64	0,11
termin×rośliny×dżdżownice	5	0,11	0,74	0,60
błąd	120	0,15		

d.f. – stopnie swobody, MS – średnia kwadratów odchyłeń, F – wartość statystyki F, p – prawdopodobieństwo błędu I rodzaju

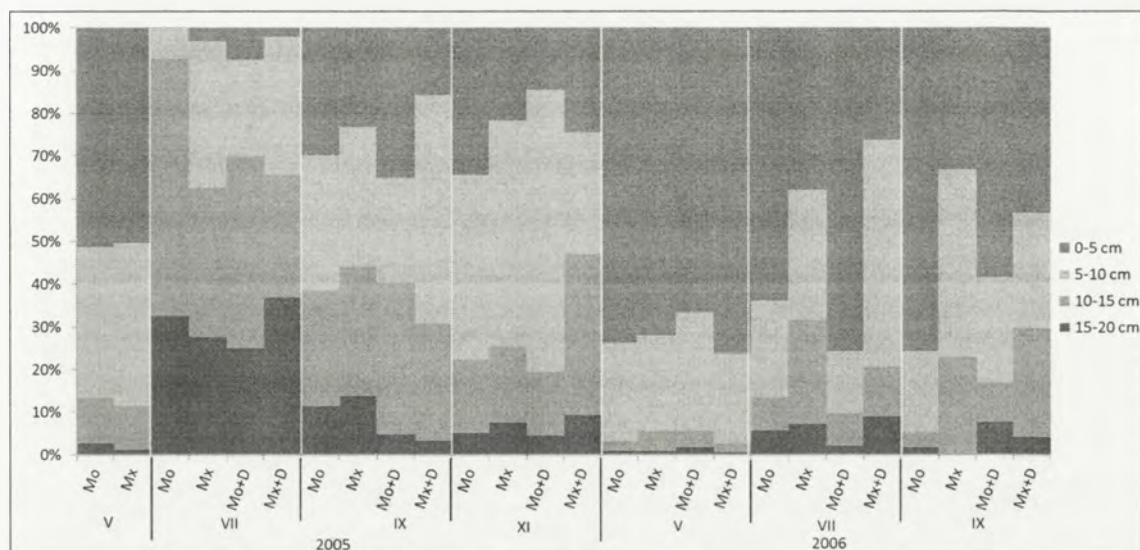




Ryc. 9. Średnie wartości zagęszczenia $Z (\pm SE)$ mechowców; efekty: A) rośliny, B) termin, C) interakcja termin \times rośliny, D) interakcja rośliny \times dżdżownice; mon – monokultura, mix – mieszanka

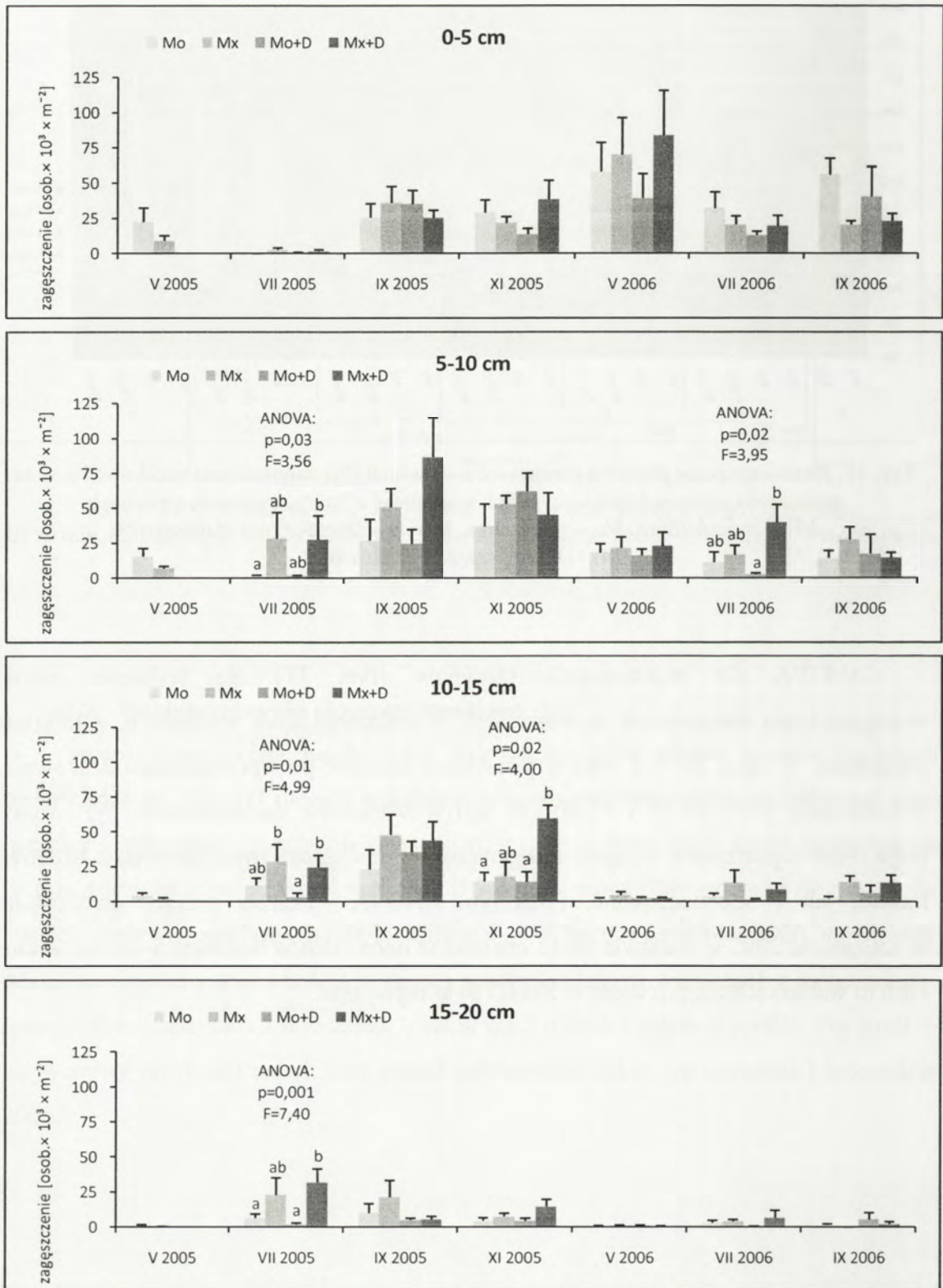
3.1.2 Rozmieszczenie pionowe mechowców

Średnie zagęszczenie mechowców oraz ich względne udziały w poszczególnych warstwach (ryc. 10 i 11) ulegało wahaniom sezonowym związanym ze zmianami temperatury i wilgotności. Szczególnie jest to widoczne w lipcu 2005, kiedy zagęszczenie tych roztoczy było najniższe w warstwie 0-5 cm. W maju 2006 sytuacja się odwróciła i w tej warstwie mechowców było najwięcej. W lipcu i wrześniu 2006 największy udział mechowców stwierdziłem w górnej warstwie gleby w wariantach z monokulturą, natomiast w wariantach z mieszanką traw w środkowych częściach profilu. Na środkowe warstwy przypadał największy udział mechowców także we wrześniu i listopadzie 2005.



Ryc. 10. Rozmieszczenie pionowe mechowców — udział (%) zagęszczenia mechowców w zagęszczeniu sumarycznym wszystkich wariantów w poszczególnych terminach;
 Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice,
 Mx+D – mieszanka+dżdżownice

ANOVA dla pojedynczych terminów (ryc. 11) nie wykazała różnic w zagęszczeniu mechowców w warstwach w poszczególnych wariantach, z kilkoma wyjątkami. W lipcu 2005, a więc w pierwszym terminie po wprowadzeniu dżdżownic, w warstwach 5-10, 10-15 i 15-20 cm wpływ wariantów doświadczenia był istotny. Najwyższe zagęszczenie osiągały tutaj warianty z mieszanką traw, zarówno z dżdżownicami, jak i bez dżdżownic. Poza tym ANOVA wykazała różnice dwukrotnie: w listopadzie 2005 w warstwie 10-15 cm oraz w lipcu 2006 w warstwie 5-10 cm, w których to wariantach zagęszczenie w Mx+D było najwyższe.



Ryc. 11. Średnie zagęszczenie (\pm SE) mechowców warstwach warstwach gleby (ANOVA jednozynnikowa); słupki oznaczone tymi samymi literami nie różnią się od siebie istotnie, brak liter nad słupkami w danym terminie oznacza brak istotnych różnic; Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

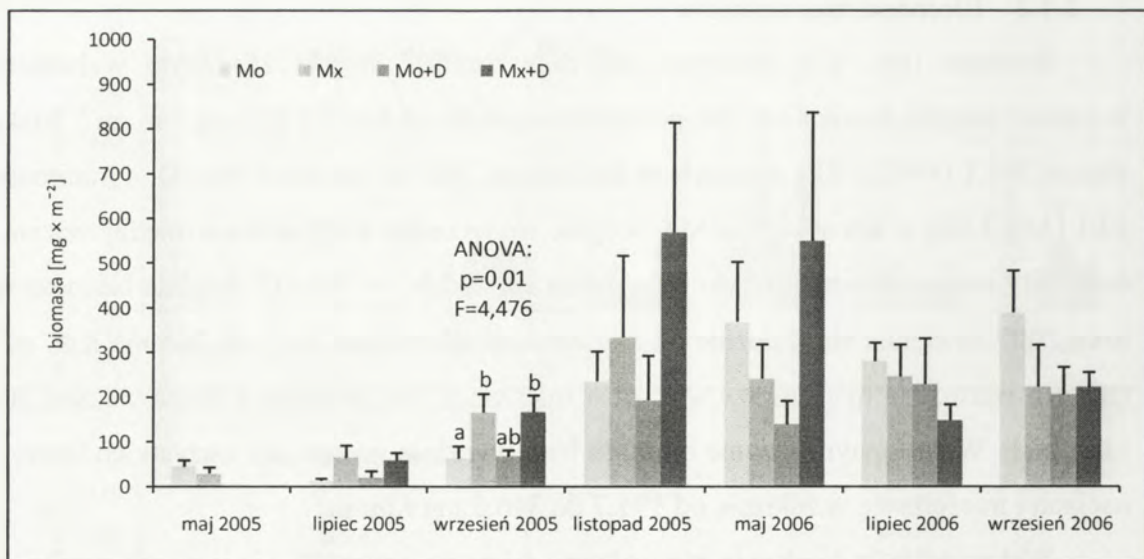
3.1.3 Biomasa mechowców

Biomasa (ryc. 12), podobnie jak zagęszczenie, ulegała znacznym wahaniom w czasie i między wariantami. Na początku wynosiła 19,4 ($\pm 7,1$ SE) mg ś.m. m⁻². Maksimum 569,1 ($\pm 402,5$ SE) osiągnęła w listopadzie 2005 w wariancie Mx+D, a minimum 13,1 ($\pm 11,7$ SE) w lipcu 2005 w Mo. Jedynie we wrześniu 2005 różnice między wariantami były istotne: biomasa w Mo była niższa niż w Mx i w Mx+D. Średnia biomasa w roku 2005 zawierała się, zależnie od wariantu, w zakresie od 89,3 do 265 mg ś.m. m⁻² (tab. 6). Wartość ta była zawsze wyższa w mieszance, i to zarówno z dżdżownicami jak i bez nich. W następnym sezonie biomasa była wyraźnie wyższa we wszystkich kombinacjach i mieściła się w zakresie od 191,7 do 346,5 mg ś.m. m⁻².

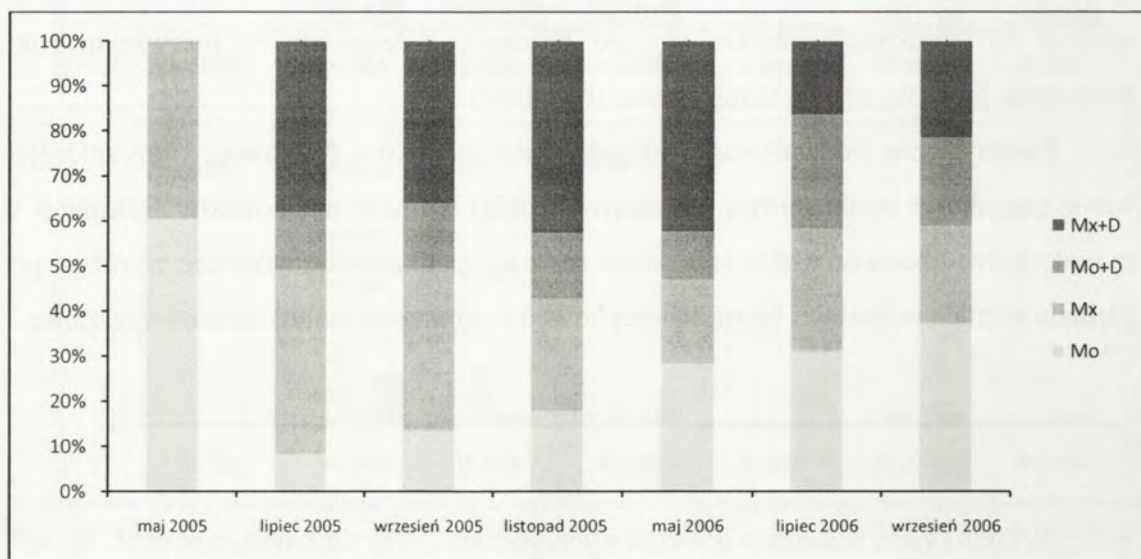
Widoczna była tendencja stwierdzona także w przypadku opisanego wcześniej zagęszczenia – stopniowo wzrastał udział biomasy mechowców w monokulturze bez dżdżownic, względem pozostałych wariantów. Jednocześnie zaznacza się trend spadkowy udziału mechowców w mieszance bez dżdżownic (ryc. 13).

Wieloczynnikowa ANOVA wykazała istotny wpływ zróżnicowania roślin oraz terminu pobierania prób na średnią biomasę mechowców (ryc. 14A i B, tab. 7). Podobnie jak w wieloczynnikowej analizie wariancji dla zagęszczenia, nie stwierdziłem istotnego wpływu dżdżownic na biomasę. Ujawniła się istotna interakcja czynników rośliny×dżdżownice. Tak jak w przypadku zagęszczenia, obecność dżdżownic powoduje spadek średniej biomasy w monokulturze, a wzrost w mieszance traw (ryc. 14C). W interakcji termin×rośliny istotnie wyższe biomasy, szczególnie w pierwszym roku pobierania prób, występują w mieszance (ryc. 14D)

Zatem łączne oddziaływanie inżynierskich gatunków dżdżownic oraz zróżnicowanie gatunkowe roślin sprzyja wzrostowi średniej biomasy mechowców. Natomiast w monokulturze obecność dżdżownic wiąże się z jej spadkiem. Dżdżownice wyraźnie pogłębiają różnice w średniej biomasie mechowców pomiędzy monokulturą a mieszanką.



Ryc. 12. Średnia biomasa (\pm SE) mechowców w poszczególnych wariantach i terminach (ANOVA dla pojedynczych terminów); słupki oznaczone w terminie tymi samymi literami nie różnią się od siebie istotnie, brak liter nad słupkami w danym terminie oznacza brak istotnych różnic; Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice



Ryc. 13. Udział (%) biomasy mechowców w biomasy sumarycznej wszystkich wariantów w poszczególnych terminach; Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

Tabela 6. Średnia biomasa (\pm SE) mechowców w kolejnych sezonach badań

rok	wariant	biomasa [mg ś.m. \times m ⁻²]	śr. masa osobnika [μ g]*
2004	STR	19,4 \pm 7,1	1,1
2005	Mo	89,3 \pm 24,9	2,1
	Mx	148,5 \pm 50,8	3,0
	Mo+D	93,7 \pm 36,4	1,6
	Mx+D	265,0 \pm 94,3	3,3
2006	Mo	346,5 \pm 54,3	4,7
	Mx	237,1 \pm 44,4	4,9
	Mo+D	191,7 \pm 42,1	8,1
	Mx+D	307,2 \pm 100,6	9,0

* jako iloraz średniej biomasy i średniego zagęszczenia (tab. 4);

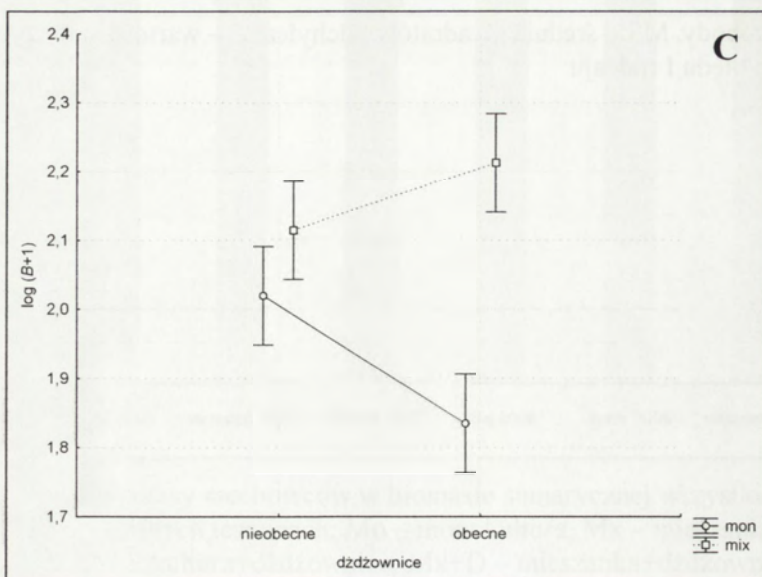
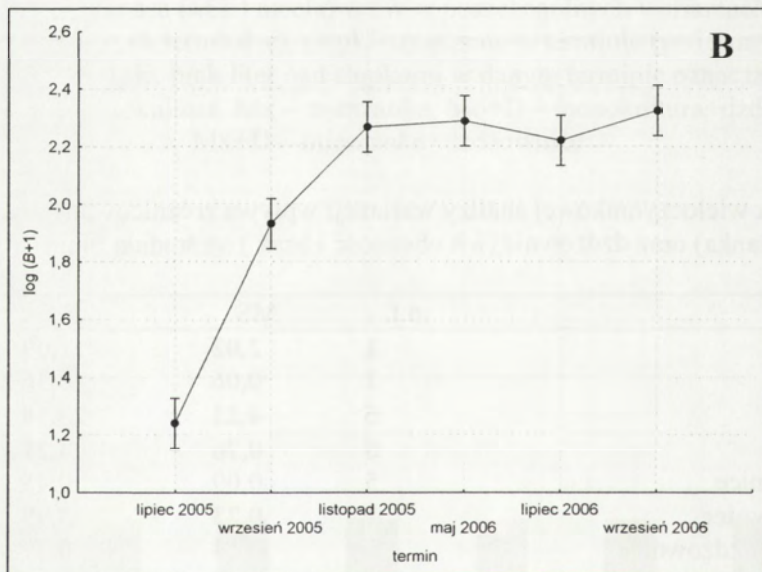
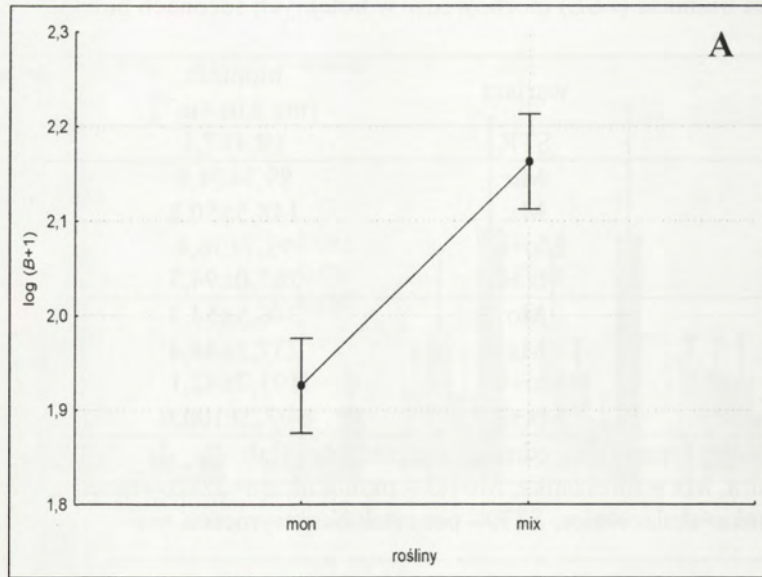
Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice,

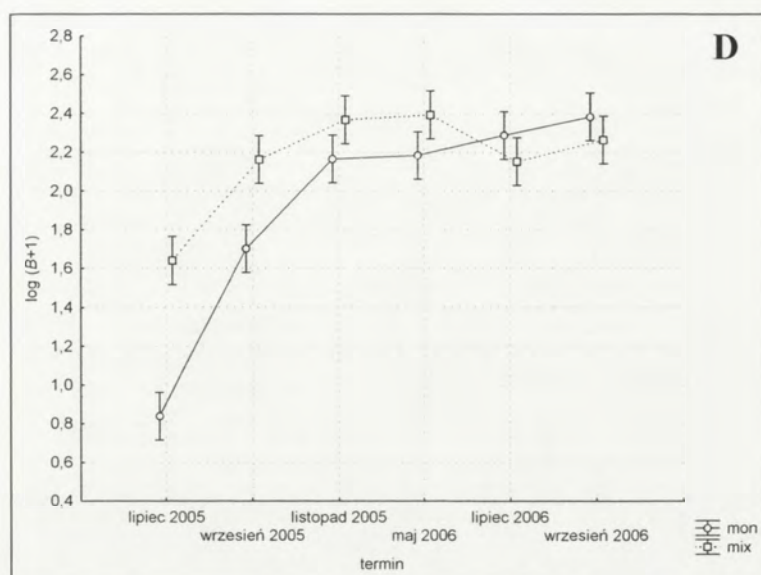
Mx+D – mieszanka+dżdżownice, STR – początek eksperymentu

Tabela 7. Wynik wieloczynnikowej analizy wariancji wpływu zróżnicowanej roślinności (monokultura i mieszanka) oraz dżdżownic (ich obecność i brak) na średnią biomasę mechowców

efekt	d.f.	MS	F	p
rośliny	1	2,02	11,09	0,001
dżdżownice	1	0,06	0,36	0,55
termin	5	4,21	23,14	<0,0001
termin\timesrośliny	5	0,76	4,21	0,001
termin \times dżdżownice	5	0,09	0,48	0,79
rośliny\timesdżdżownice	1	0,73	3,99	0,048
termin \times rośliny \times dżdżownice	5	0,14	0,79	0,56
błąd	120	0,18		

d.f. – stopnie swobody, MS – średnia kwadratów odchyżeń, F – wartość statystyki F, p – prawdopodobieństwo błędu I rodzaju





Ryc. 14. Średnie wartości biomasy $B (\pm SE)$ mechowców; efekty: A) rośliny, B) termin, C) interakcja dżdżownicy×rośliny, D) interakcja rośliny×termin; mon – monokultura, mix – mieszanka

3.1.4 Skład gatunkowy i struktura demograficzna

Ze 162 prób pobranych w 8 terminach wyekstrahowałem łącznie 23 071 osobników, w tym 12 090 mechowców (dorosłych i młodocianych). Odnotowałem 15 gatunków mechowców z 8 rodzin (tab. 8). Są to gatunki ubikwistyczne. Tolerują zarówno gleby suche – murawy kserotermiczne, jak i bardzo mokre, np. łągi. W większości zasiedlają różne ekosystemy trawiaste (tab. 9). Dwa z nich (*Microppia minus* i *Oppiella nova*) to kosmopolityczne eurybionty występujące w głębszych warstwach profilu glebowego.

Najwięcej gatunków należało do rodziny Brachychthoniidae (4 gatunki) i Oppiidae (3 gatunki). Wśród nich były dwa gatunki nowe dla Mazowsza: *Acrogalumna longipluma* (1 okaz ze wszystkich prób) i *Metabelba pulverulenta* (2 okazy) oraz dwa gatunki nowe dla Polski: *Brachychthonius hirtus* (715 okazów) i *Oxyoppia europaea* (29 okazów).

Tabela 8. Wykaz gatunków występujących w eksperymencie terenowym; nazwy gatunkowe, pozycja systematyczna wg Niedbały (2004) oraz Olszanowskiego i in. (1996)

Nazwa gatunkowa	Pozycja systematyczna
<i>Acrogalumna longipluma</i> (Berlese, 1904) ^b	Galumnoidea: Galumnidae
<i>Brachychochthonius immaculatus</i> Forsslund, 1942	Brachychthonoidea: Brachychthoniidae
<i>Brachychthonius bimaculatus</i> Willmann, 1936	Brachychthonoidea: Brachychthoniidae
<i>Brachychthonius hirtus</i> Moritz, 1976 ^a	Brachychthonoidea: Brachychthoniidae
<i>Liochthonius muscorum</i> Forsslund, 1964	Brachychthonoidea: Brachychthoniidae
<i>Metabelba pulverulenta</i> (C. L. Koch, 1839) ^b	Damaeidea: Belbidae
<i>Micropia minus</i> (Paoli, 1908)	Oppioidea: Oppiidae
<i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)	Oppioidea: Oppiidae
<i>Oxyoppia europaea</i> Mahunka, 1982 ^a	Oppioidea: Oppiidae
<i>Peloptulus phaenotus</i> (C. L. Koch, 1841)	Phenopelopoidea: Phenopelopidae
<i>Punctoribates punctum</i> (C. L. Koch, 1839)	Ceratozetoidea: Mycobatidae
<i>Scheloribates laevigatus</i> (C. L. Koch, 1836)	Oripodoidea: Scheloribatidae
<i>Scutovertex minutus</i> C. L. Koch, 1836	Licneremaeoidea: Scutoverticidae
<i>Scutovertex sculptus</i> Michael, 1879	Licneremaeoidea: Scutoverticidae
<i>Trichoribates novus</i> (Sellnick, 1928)	Ceratozetoidea: Ceratozetidae

^a gatunek nowy dla Polski^b gatunek nowy dla Mazowsza

Tabela 9. Ekologia i występowanie (Weigmann 2006) gatunków odnotowanych w eksperymencie terenowym oraz ich forma ekologiczna (Zaitsev i in. 2006 oraz obserwacje własne); f. ekol. – forma ekologiczna: g – gatunek glebowy, n – gat. niewyspecjalizowany, p – gat. powierzchniowy

gatunek	ekologia i występowanie	f. ekol.
<i>Acrogalumna longipluma</i>	głównie lasy; cały świat;	p
<i>Brachychochthonius immaculatus</i>	mezofil; lasy, łąki; Holarktyka;	n
<i>Brachychthonius bimaculatus</i>	łąki, wrzosowiska, lasy; Holarktyka;	n
<i>Brachychthonius hirtus</i>	lasy; Europa;	n
<i>Liochthonius muscorum</i>	bagna, lasy, łąki; Palearktyka;	n
<i>Metabelba pulverulenta</i>	lasy, mechowiska, torfowiska i inne siedliska; Europa;	p
<i>Micropia minus</i>	eurybiont; cały świat;	g
<i>Oppiella nova</i>	eurybiont; cały świat;	g
<i>Oxyoppia europaea</i>	ekologia nieznaną; Europa Środkowa;	n
<i>Peloptulus phaenotus</i>	świeże i mokre łąki, trzcinowiska, gat. halotolerancyjny; Palearktyka;	p
<i>Punctoribates punctum</i>	łąki i lasy o różnej wilgotności; cały świat;	g
<i>Scheloribates laevigatus</i>	rzadko w lasach, głównie wilgotne i mokre łąki, trzcinowiska; Holarktyka;	p
<i>Scutovertex minutus</i>	murawy kserotermiczne, łąki, mechowiska; gat. halotolerancyjny; Palearktyka;	p
<i>Scutovertex sculptus</i>	murawy kserofilne, mechowiska, gat. halotolerancyjny; Palearktyka;	p
<i>Trichoribates novus</i>	świeże i mokre łąki, siedliska ruderalne; Holarktyka;	p

Na początku eksperymentu, w czerwcu 2004 występowały ogółem 4 gatunki. Wszystkie piętnaście gatunków łącznie odnotowałem w jednym tylko terminie i wariantcie: Mo we wrześniu 2006. Liczba gatunków z upływem czasu stopniowo rosła, choć ulegała wahaniom. Najmniej, tylko 2 gatunki, stwierdziłem w lipcu 2005 w Mo, Mo+D i Mx+D (tab. 10). Tylko *M. minus* wystąpił we wszystkich wariantach i we wszystkich terminach. Drugim gatunkiem co do częstości spotykania był *B. bimaculatus*: nie odnotowałem go tylko w Mo+D w lipcu 2005 i w Mx+D we wrześniu 2006. Ich przeciwieństwem jest *A. longipluma* – wystąpił jeden raz w Mo we wrześniu 2006. Osobniki młodociane występowały regularnie, poza lipcem i wrześniem 2005.

Tabela 10. Występowanie gatunków, ich sumaryczna i średnia liczba oraz występowanie mechowców młodocianych w poszczególnych wariantach i terminach (w nawiasach SE)

gatunki	2004	2005													
	czerwiec	maj		lipiec				wrzesień				listopad			
		Mo	Mx	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D
ogółem	4	4	5	2	4	2	2	6	3	3	5	8	7	8	10
średnia	1,5 (0,2)	1,8 (0,3)	1,7 (0,3)	0,5 (0,2)	1,5 (0,3)	1,2 (0,2)	1,2 (0,2)	2,8 (0,6)	2,2 (0,2)	2,2 (0,0)	2,5 (0,4)	4,5 (0,3)	3,7 (0,9)	3,8 (0,9)	4,5 (0,7)
acrlon															
brabim	+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+
brahir								+		+		+	+	+	+
braimm												+	+	+	+
liomus		+			+			+				+	+	+	+
metpul															
micmin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
oppnov															
oxyeur	+		+					+							
pelpha											+	+		+	+
punpun			+												+
schlae					+						+	+			+
scumin	+														
scuscu								+					+	+	+
trinov		+	+			+			+		+	+	+	+	+
juv	+	+	+				+			+	+	+	+	+	+

acrlon – *Acrogalumna longipluma*; brabim – *Brachychthonius bimaculatus*; brahir – *Brachychthonius hirtus*; braimm – *Brachychochthonius immaculatus*; juv – mechowce młodociane; liomus – *Liochthonius muscorum*; metpul – *Metabelba pulverulenta*; micmin – *Micropopia minus*; oppnov – *Oppiella nova*; oxyeur – *Oxyoppia europaea*; pelpha – *Peloptulus phaenotus*; punpun – *Punctoribates punctum*; schlae – *Scheloribates laevigatus*; scumin – *Scutovertex minutus*; scuscu – *Scutovertex sculptus*; trinov – *Trichoribates novus*; Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

c.d. Tabela 10. Występowanie gatunków, ich sumaryczna i średnia liczba oraz występowanie mechowców młodocianych w poszczególnych wariantach i terminach (w nawiasach SE)

gatunki	2006											
	maj				lipiec				wrzesień			
	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D
ogółem	8	9	8	9	11	9	9	9	15	11	10	12
średnia	5,0	4,3	4,2	4,7	5,7	3,5	5,0	4,7	7,0	5,0	6,0	6,7
	(0,7)	(0,5)	(0,9)	(1,0)	(0,6)	(0,2)	(0,7)	(0,6)	(1,0)	(0,7)	(0,6)	(0,3)
acrlon									+			
brabim	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
brahir	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
braimm		+	+	+	+		+		+	+	+	+
liomus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
metpul									+	+		
micmin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
oppnov	+			+					+			+
oxyeur	+				+			+	+		+	+
pelpha	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
punpun					+		+		+			+
schlae		+			+	+		+	+	+		+
scumin		+				+			+	+	+	+
scuscu			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
trinov	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
juv	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

acrlon – *Acrogalumna longipluma*; brabim – *Brachychthonius bimaculatus*; brahir – *Brachychthonius hirtus*; braimm – *Brachychochthonius immaculatus*; juv – mechowce młodociane; liomus – *Liochthonius muscorum*; metpul – *Metabelba pulverulenta*; micmin – *Microppia minus*; oppnov – *Oppiella nova*; oxyeur – *Oxyoppia europaea*; pelpha – *Peloptulus phaenotus*; punpun – *Punctoribates punctum*; schlae – *Scheloribates laevigatus*; scumin – *Scutovertex minutus*; scuscu – *Scutovertex sculptus*; trinov – *Trichoribates novus*; Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

W każdym z terminów i wariantów największy udział (superdominant) miał *M. minus*. **Wskaźnik dominacji** obliczony dla tego gatunku wynosił od 40,8% (Mo, wrzesień 2006) do 99,0% (Mx i Mx+D, lipiec 2005) i zawsze był najwyższy (tab. 11 i 12). Drugim najliczniejszym gatunkiem był *B. hirtus*, którego pierwszy raz odnotowałem we wrześniu 2005 (0,2% i 0,5%). Później stopniowo zwiększał on swój udział. Trzykrotnie był eudominantem: w lipcu 2006 (Mx i Mx+D) i wrześniu 2006 (Mx+D). Pozostałe gatunki to w większości recedenty i subrecedenty. Od początku eksperymentu, aż do maja 2006, żaden z gatunków nie zaliczał się do eudominatów i dominantów (a do lipca 2005 także do subdominantów), tzn. nie osiągnął dominacji w przedziale 10,1-40% (5,1-40% do lipca 2005). W późniejszych terminach taki poziom dominacji osiągnął jedynie *B. hirtus* i jednokrotnie *L. muscorum*.

Udział osobników młodocianych w całkowitej liczebności mechowców zmieniał się znacznie. Tuż po założeniu eksperymentu, w czerwcu 2004 wynosił 26%. W późniejszych terminach wahał się w zakresie 0 do 12,6%. W lipcu (Mo, Mx, Mo+D) i wrześniu (Mo i Mx) 2005 osobniki młodociane nie występowały w ogóle.

Tabela 11. Wskaźnik dominacji *D* gatunków oraz udział mechowców młodocianych w ogólnej liczebności mechowców

gatunek	2004		2005												
	czerwiec	maj		lipiec				wrzesień				listopad			
		Mo	Mx	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D
acrln															
brabim	1,3	2,4	2,0	4,4	0,6		1,0	5,9	7,6	6,2	4,7	7,3	1,0	3,7	0,7
brahir								0,2		0,5		1,6	3,7	4,1	1,2
braimm												0,8	0,2	0,9	0,3
liomus		0,5			0,2			0,2				0,6	0,8	0,4	0,3
metpul															
micmin	94,6	97,1	94,1	95,6	99,0	97,5	99,0	93,2	92,0	93,3	94,8	86,7	91,3	88,9	93,4
oppnov															
oxyeur	1,3		2,0					0,4							
pelpha											0,1	0,6		0,7	0,4
punpun			1,0												0,2
schlae					0,2						0,1	0,4			0,1
scumin	2,5							0,2						0,2	0,2
scuscu													0,2	0,2	0,4
trinov		0,5	1,0			2,5			0,4		0,3	2,0	2,8	1,2	2,9
juv	26	6,8	4,7	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	5,7	7,1	0,6	0,5	0,2	0,2

acrln – *Acrogalumna longipluma*; brabim – *Brachychthonius bimaculatus*; brahir – *Brachychthonius hirtus*; braimm – *Brachychochthonius immaculatus*;
 juv – mechowce młodociane; liomus – *Liochthonius muscorum*; metpul – *Metabelba pulverulenta*; micmin – *Microppia minus*; oppnov – *Oppiella nova*;
 oxyeur – *Oxyoppia europaea*; pelpha – *Peloptulus phaenotus*; punpun – *Punctoribates punctum*; schlae – *Schelorbates laevigatus*;
 scumin – *Scutovertex minutus*; scuscu – *Scutovertex sculptus*; trinov – *Trichoribates novus*; Mo – monokultura, Mx – mieszanka,
 Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

c.d. Tabela 11. Wskaźnik dominacji *D* gatunków oraz udział mechowców młodocianych w ogólnej liczebności mechowców

gatunek	2006											
	maj				lipiec				wrzesień			
	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D
acrlon									0,2			
brabim	1,7	3,5	2,6	1,4	4,5	0,3	1,1	2,3	0,9	5,6	0,2	
brahir	5,4	2,4	9,7	3,1	17,9	38,6	13,3	32,9	20,0	13,6	12,7	15,7
braimm		0,3	0,3	0,2	2,8		4,4		9,2	2,2	1,5	3,0
liomus	1,3	0,3	1,4	0,6	2,8	1,7	6,7	0,9	13,3	3,9	4,5	5,2
metpul									0,2	0,3		
micmin	85,9	90,6	83,2	89,4	55,2	50,5	47,8	60,0	40,8	67,8	75,1	65,2
oppnov	0,2			0,2					6,9			0,7
oxyeur	0,2				6,6			0,2	0,2		0,2	0,3
pelpha	1,3	0,5	0,9	0,3	2,1	0,3	7,8	0,5	1,2	0,3	0,7	1,0
punpun					1,0		1,1		0,9			0,3
schlae		0,3			0,3	2,6		0,2	0,2	0,6		0,7
scumin		0,3				3,3			1,4	2,8	2,7	3,3
scuscu			0,6	0,3	3,4	1,0	7,8	2,6	1,4	1,7	1,2	3,6
trinov	4,1	1,6	1,4	4,6	3,4	1,7	10,0	0,5	3,1	1,4	1,0	1,0
juv	1,3	1,5	0,8	0,8	4,0	7,3	12,6	4,9	5,2	3,0	3,8	5,6

acrlon – *Acrogalunna longipluma*; brabim – *Brachychthonius bimaculatus*; brahir – *Brachychthonius hirtus*; braimm – *Brachychochthonius immaculatus*; juv – mechowce młodociane; liomus – *Liochthonius muscorum*; metpul – *Metabelba pulverulenta*; micmin – *Microppia minus*; oppnov – *Oppiella nova*; oxyeur – *Oxyoppia europaea*; pelpha – *Peloptulus phaenotus*; punpun – *Punctoribates punctum*; schlae – *Scheloribates laevigatus*; scumin – *Scutovertex minutus*; scuscu – *Scutovertex sculptus*; trinov – *Trichoribates novus*; Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

Tabela 12. Struktura dominacji gatunków i mechowców młodocianych (Sprd – superdominaty, Eud – eudominanty, Dom – dominanty, Subd – subdominanty, Rec – recedenty, Subr – subrecedenty)

klasa	2004	2005														
	czerwiec	maj		lipiec				wrzesień				listopad				
		Mo	Mx	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	
Sprd	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	
Eud	juv															
Dom																
Subd		juv						brabim	brabim	brabim juv	juv		brabim			
Rec	brabim oxyeur scumin	brabim	brabim juv oxyeur	brabim		trinov	juv					brabim	brahir	brahir trinov	brabim brahir trinov	brahir trinov
Subr		liomus trinov	punpun trinov		brabim liomus schlae		brabim	brahir liomus oxyeur scuscu	trinov	brahir	pelpha schlae trinov	braimm juv liomus pelpha schlae trinov	brabim braimm liomus scuscu juv	braimm juv liomus pelpha scuscu	brabim braimm juv liomus pelpha punpun schlae scuscu	

acrln – *Acrogalumna longipluma*; brabim – *Brachychthonius bimaculatus*; brahir – *Brachychthonius hirtus*; braimm – *Brachychochthonius immaculatus*;
juv – mechowce młodociane; liomus – *Liochthonius muscorum*; metpul – *Metabelba pulverulenta*; micmin – *Micropia minus*; oppnov – *Oppiella nova*;
oxyeur – *Oxyoppia europaea*; pelpha – *Peloptulus phaenotus*; punpun – *Punctoribates punctum*; schlae – *Schelorbates laevigatus*;
scumin – *Scutovertex minutus*; scuscu – *Scutovertex sculptus*; trinov – *Trichoribates novus*; Mo – monokultura, Mx – mieszanka,
Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

c.d. Tabela 12. Struktura dominacji gatunków i osobników mechowców młodocianych (Sprd – superdominaty, Eud – eudominanty, Dom – dominanty, Subd – subdominanty, Rec – recedenty, Subr – subrecedenty)

klasa	2006																					
	maj				lipiec				wrzesień													
	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D										
Sprd	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin										
Eud					brahir							brahir										
Dom					brahir		brahir juv		brahir liomus		brahir											
Subd	brahir		brahir		oxyeur		juv		liomus pelpha scuscu trinov		braimm juv oppnov		juv liomus									
Rec	brabim juv liomus pelpha trinov		brabim brahir juv trinov		brabim braimm juv liomus pelpha scuscu trinov		liomus schlae scumin trinov		brabim braimm punpun		brabim juv scumin		pelpha scumin scuscu trinov		brabim juv liomus scumin scuscu							
Subr	oppnov oxyeur		brabim liomus pelpha schlae scumin		brabim juv liomus oppnov pelpha scuscu		brabim pelpha scuscu		punpun schlae		brabim pelpha scuscu		liomus oxyeur pelpha schlae trinov		aclron brabim metpul oxyeur punpun schlae		metpul pelpha schlae		brabim oxyeur pelpha trinov		oppnov oxyeur pelpha punpun schlae trinov	

aclron – *Acrogalumna longipluma*; brabim – *Brachyichthonius bimaculatus*; brahir – *Brachyichthonius hirtus*; braimm – *Brachyochthonius immaculatus*; juv – mechowce młodociane; liomus – *Liochthonius muscorum*; metpul – *Metabelba pulverulenta*; micmin – *Micropopia minus*; oppnov – *Oppiella nova*; oxyeur – *Oxyoppia europaea*; pelpha – *Peloptulus phaenotus*; punpun – *Punctoribates punctum*; schlae – *Schelorbates laevigatus*; scumin – *Scutovertex minutus*; scuscu – *Scutovertex sculptus*; trinov – *Trichoribates novus*; Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

Stuprocentową **frekwencję** (tab. 13) w większości terminów i wariantów osiągnął jedynie gatunek *M. minus* (z wyjątkiem Mo w lipcu 2005 i Mx w lipcu 2006). Eukonstantem w przeważającej liczbie terminów i wariantów (tab. 14) był także gatunek *B. hirtus* (17-100%). Kilkakrotnie także inne gatunki (*B. bimaculatus*, *L. muscorum*, *P. phaenotus*, *S. minutus*, *S. sculptus*, *T. novus*) były eukonstantami w niektórych wariantach i terminach. Zdarzało się także, że należały do pozostałych grup, także do akcydentów. Jedna trzecia wszystkich gatunków, które występowały w tym eksperymencie to wyłącznie akcesory i akcydenty: *A. longipluma*, *M. pulverulenta*, *O. nova*, *O. europaea*, *P. punctum*, *S. laevigatus*. Gatunek *B. immaculatus* poza jednym wariantem Mx we wrześniu 2006 w którym był konstantem, zaliczał się w pozostałych przypadkach do akcesorów i akcydentów.

Frekwencja osobników młodocianych rosła osiągając z czasem 100%. Eukonstantami osobniki młodociane były także w czerwcu 2004. W 2005, poza Mo w maju, były akcesorami i akcydentami. Od lipca 2006 zaliczały się wyłącznie do eukonstantów.

Tabela 13. Stałość występowania gatunków i form młodocianych (frekwencja F)

gatunek	2004		2005												
	czerwiec	maj		lipiec				wrzesień				listopad			
		Mo	Mx	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D
acrlon															
brabim	17	50	17	17		17		100	83	100	100	83	50	83	67
brahir								17		17		67	100	67	83
braimm												33	17	33	50
liomus		17		17				17				50	33	17	50
metpul															
micmin	100	100	100	67	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
oppnov															
oxyeur			17					33							
pelpha											17	33		33	17
punpun			17												17
schlae				17							17	17			17
scumin	33														
scuscu								17					17	17	17
trinov		17	17			17			33		17	67	50	33	50
juv	100	67	33				17			33	17	33	33	17	17

acrlon – *Acrogalumna longipluma*; brabim – *Brachychthonius bimaculatus*; brahir – *Brachychthonius hirtus*; braimm – *Brachychochthonius immaculatus*; juv – mechowce młodociane; liomus – *Liochthonius muscorum*; metpul – *Metabelba pulverulenta*; micmin – *Micropopia minus*; oppnov – *Oppiella nova*; oxyeur – *Oxyoppia europaea*; pelpha – *Peloptulus phaenotus*; punpun – *Punctoribates punctum*; schlae – *Schelorbates laevigatus*; scumin – *Scutovertex minutus*; scuscu – *Scutovertex sculptus*; trinov – *Trichoribates novus*; Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

c.d. Tabela 13. Stałość występowania gatunków i form młodocianych (frekwencja *F*)

gatunek	2006											
	maj				lipiec				wrzesień			
	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D
acrlon									17			
brabim	83	67	50	67	33	17	17	50	33	33	17	
brahir	83	67	100	83	83	100	83	100	100	83	100	100
braimm		17	17	17	17		33		50	67	50	17
liomus	67	33	33	50	50	17	50	50	83	50	67	83
metpul									17	17		
micmin	100	100	100	100	100	83	100	100	100	100	100	100
oppnov	17			17					33			17
oxyeur	17				17			17	17		17	17
pelpha	67	50	33	17	67	17	83	33	67	17	50	50
punpun					17		17		17			17
schlae		33			17	33		17	17	33		33
scumin		17				17			50	33	83	83
scuscu			17	33	67	33	50	67	50	50	67	83
trinov	67	50	50	83	100	33	67	33	67	67	50	33
juv	33	67	50	67	67	100	100	100	100	83	83	100

acrlon – *Acrogalumna longipluma*; brabim – *Brachychthonius bimaculatus*; brahir – *Brachychthonius hirtus*; braimm – *Brachychochthonius immaculatus*; juv – mechowce młodociane; liomus – *Liochthonius muscorum*; metpul – *Metabelba pulverulenta*; micmin – *Microppia minus*; oppnov – *Oppiella nova*; oxyeur – *Oxyoppia europaea*; pelpha – *Peloptulus phaenotus*; punpun – *Punctoribates punctum*; schlae – *Scheloribates laevigatus*; scumin – *Scutovertex minutus*; scuscu – *Scutovertex sculptus*; trinov – *Trichoribates novus*; Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

Tabela 14. Struktura frekwencji gatunków oraz form młodocianych (Euk – eukonstanty, Kon – konstanty, Asr – akcesory, Adn – akcydenty)

klasa	2004		2005													
	czerwiec	maj		lipiec				wrzesień				listopad				
		Mo	Mx	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	
Euk	juv micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	micmin	brabim micmin	brabim micmin	brabim micmin	brabim micmin	brabim micmin	brabim micmin	brahir micmin	brabim micmin	brahir micmin	
Kon		juv	micmin										brahir trinov		brahir brabim	
Asr	scumin	brabim	juv					oxyeur	trinov	juv			braimm juv liomus pelpha	brabim juv liomus trinov	braimm pelpha trinov	braimm liomus trinov
Adn	brabim oxyeur	trinov	brabim punpun trinov	brabim	brabim liomus schlae	trinov	brabim juv	brahir liomus scuscu		brahir	juv pelpha schlae trinov	schlae	braimm scuscu	juv liomus scuscu	juv pelpha punpun schlae scuscu	

acrlon – *Acrogalumna longipluma*; brabim – *Brachychthonius bimaculatus*; brahir – *Brachychthonius hirtus*; braimm – *Brachychochthonius immaculatus*; juv – mechowce młodociane; liomus – *Liochthonius muscorum*; metpul – *Metabelba pulverulenta*; micmin – *Micropia minus*; oppnov – *Oppiella nova*; oxyeur – *Oxyoppia europaea*; pelpha – *Peloptulus phaenotus*; punpun – *Punctoribates punctum*; schlae – *Scheloribates laevigatus*; scumin – *Scutovertex minutus*; scuscu – *Scutovertex sculptus*; trinov – *Trichoribates novus*; Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

c.d. Tabela 14. Struktura frekwencji gatunków oraz form młodocianych (Euk – eukonstanty, Kon – konstanty, Asr – akcesory, Adn – akcydenty)

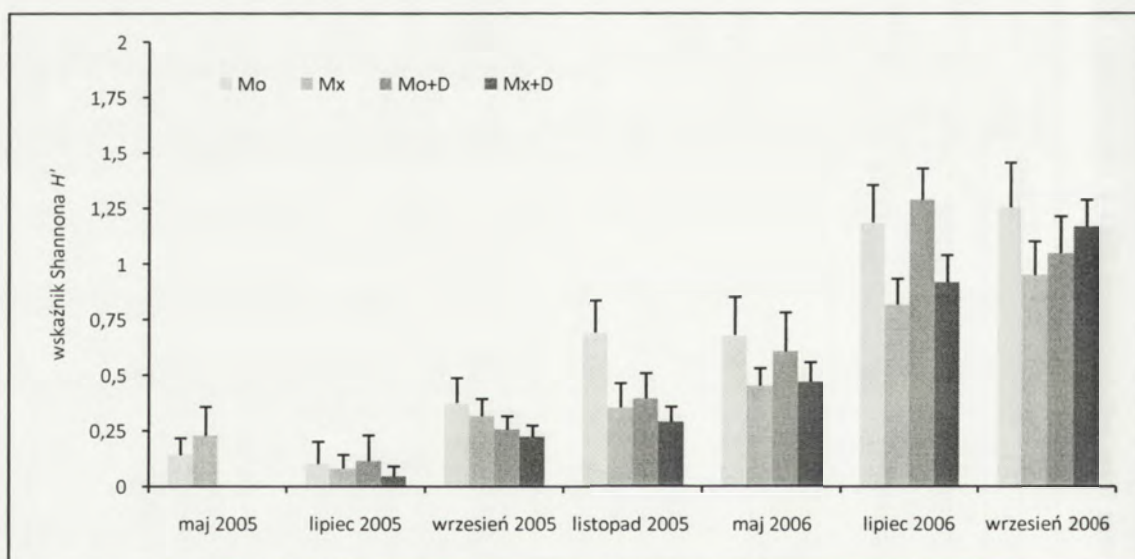
klasa	2006											
	maj				lipiec				wrzesień			
	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D	Mo	Mx	Mo+D	Mx+D
Euk	brabim brahir micmin	micmin	brahir micmin	brahir micmin trinov	brahir micmin trinov	brahir juv micmin	brahir juv micmin pelpha	brahir juv micmin	brahir juv liomus micmin	brahir juv micmin	brahir juv micmin scumin	brahir juv liomus micmin scumin scuscu
Kon	liomus pelpha trinov	brabim brahir juv		brabim juv	juv pelpha scuscu		trinov	scuscu	pelpha trinov	braimm	liomus scuscu	
Asr	juv	liomus pelpha schlae trinov	brabim juv liomus pelpha trinov	liomus scuscu	brabim liomus	schlae scuscu trinov	braimm liomus scuscu	brabim liomus pelpha trinov	brabim braimm oppnov scumin scuscu	brabim liomus schlae scumin scuscu	braimm pelpha trinov	pelpha schlae trinov
Adn	oppnov oxyeur	braimm scumin	braimm scuscu	braimm oppnov pelpha	braimm oxyeur punpun schlae	brabim liomus pelpha scumin	brabim punpun	oxyeur schlae	acrlon metpul oxyeur punpun schlae	metpul pelpha trinov	brabim oxyeur	braimm oppnov oxyeur punpun

acrlon – *Acrogalumna longipluma*; brabim – *Brachychthonius bimaculatus*; brahir – *Brachychthonius hirtus*; braimm – *Brachychochthonius immaculatus*; juv – mechowce młodociane; liomus – *Liochthonius muscorum*; metpul – *Metabelba pulverulenta*; micmin – *Micropia minus*; oppnov – *Oppiella nova*; oxyeur – *Oxyoppia europaeca*; pelpha – *Peloptulus phaenotus*; punpun – *Punctoribates punctum*; schlae – *Scheloribates laevigatus*; scumin – *Scutovertex minutus*; scuscu – *Scutovertex sculptus*; trinov – *Trichoribates novus*; Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

3.1.5 Wskaźniki różnorodności, równomierności i dojrzałości

Wskaźnik różnorodności Shannona-Wienera H' wynosił na początku doświadczenia $0,1 (\pm 0,1 \text{ SE})$. Maksimum $1,3 (\pm 0,2 \text{ SE})$ osiągnął we wrześniu 2006 w Mo, a minimum $0,05 (\pm 0,05 \text{ SE})$ w lipcu 2005 w Mx+D (ryc. 15). W okresie od września 2005 do września 2006 (z wyłączeniem lipca 2006) wskaźnik Shannona osiągał najwyższe wartości w monokulturze. Średnie wartości tego wskaźnika były wyższe w 2006 niż w 2005 (tab. 15).

Analiza wariancji dla każdego z terminów nie wykazała istotnych różnic. Wieloczynnikowa analiza wariancji wykazała istotny wpływ zróżnicowania roślinności na wskaźnik Shannona. Zaznaczył się także pewien wpływ terminu (przy $p=0,1$) pobierania prób (tab. 16, ryc. 16). Wzrost różnorodności gatunkowej roślin wpływa negatywnie na różnorodność gatunkową mechowców. Natomiast aktywność glebożernych dżdżownic nie ma na nią wpływu.



Ryc. 15. Średnie wartości wskaźnika Shannona H' ($\pm \text{SE}$) w poszczególnych wariantach i terminach; Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

Tabela 15. Średnie wartości wskaźnika różnorodności H' (\pm SE) zgrupowania mechowców w kolejnych sezonach badań

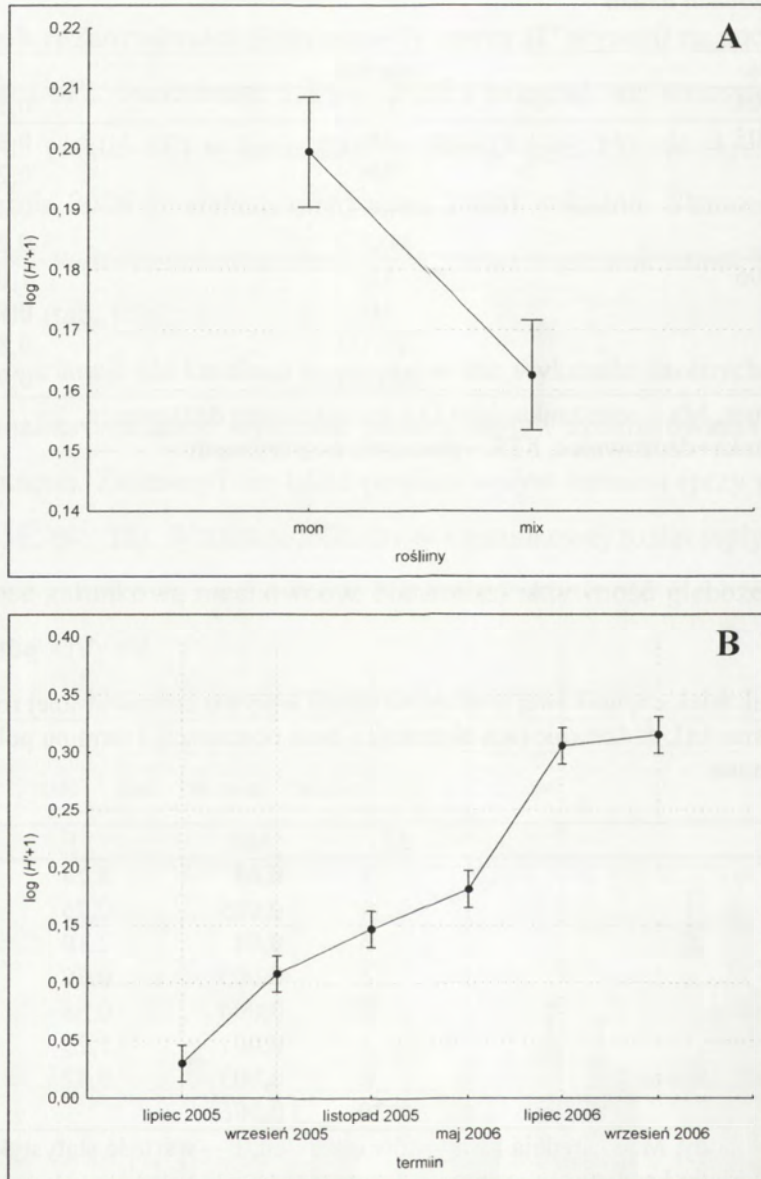
rok	wariant	H'
2004	STR	0,1 \pm 0,1
2005	Mo	0,3 \pm 0,1
	Mx	0,2 \pm 0,1
	Mo+D	0,3 \pm 0,1
	Mx+D	0,2 \pm 0,0
2006	Mo	1,0 \pm 0,1
	Mx	0,7 \pm 0,1
	Mo+D	0,8 \pm 0,1
	Mx+D	0,9 \pm 0,1

Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice, STR – początek eksperymentu

Tabela 16. Wynik wieloczynnikowej analizy wariancji wpływu zróżnicowanej roślinności (monokultura i mieszanka), dżdżownic (ich obecność i brak obecności) i terminu pobierania prób na wskaźnik Shannona

efekt	d.f.	MS	F	p
rośliny	1	0,05	8,24	0,005
dżdżownice	1	0,005	0,75	0,39
termin	5	0,04	2,10	0,10
termin \times rośliny	5	0,005	0,79	0,56
termin \times dżdżownice	5	0,004	0,68	0,64
rośliny \times dżdżownice	1	0,007	1,25	0,27
termin \times rośliny \times dżdżownice	5	0,003	0,42	0,83
błąd	120	0,006		

d.f. – stopnie swobody, MS – średnia kwadratów odchyień, F – wartość statystyki F, p – prawdopodobieństwo błędu I rodzaju

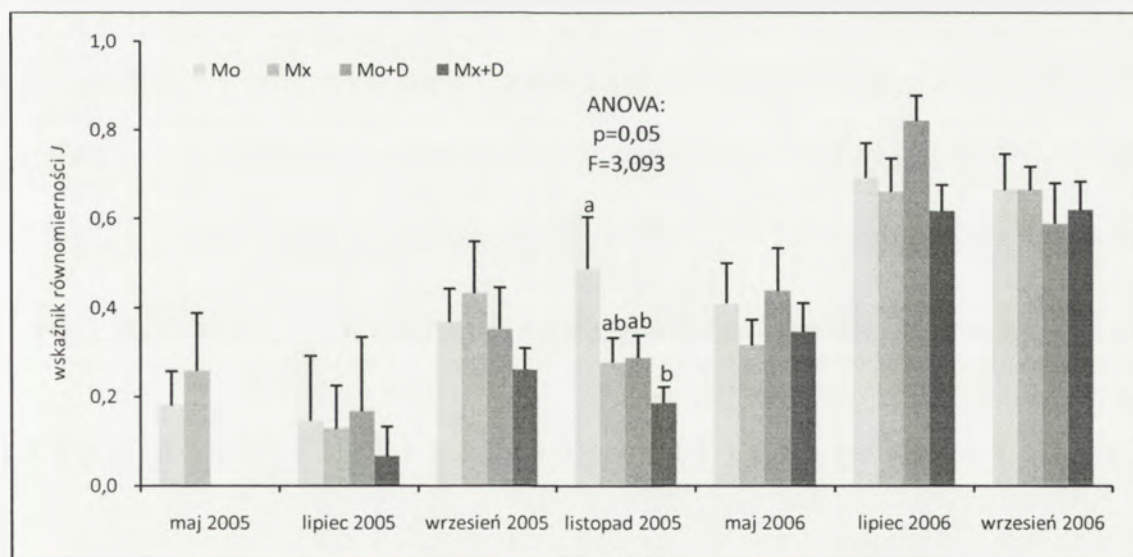


Ryc. 16. Średnie wartości wskaźnika Shannona H' ($\pm SE$); efekty: A) rośliny, B) termin; mon – monokultura, mix – mieszanka

Wskaźnik równomierności wahał się od 0,13 ($\pm 0,1$ SE) na początku eksperymentu do 0,82 ($\pm 0,1$ SE) w lipcu 2006 w Mo+D (ryc. 17, tab. 17). Tylko w listopadzie 2005 warianty różniły się między sobą: wartość wskaźnika równomierności była wyższa w Mo niż w Mx+D i nie różniła się istotnie od pozostałych wariantów. Wskaźnik ten wykazywał tendencję wzrostową w całym okresie badań.

Średnie wartości tego wskaźnika w 2006 były około dwukrotnie większe w stosunku do roku 2005 (tab. 17). Podobnie jak dla wskaźnika Shannona, wskaźnik równomierności jest wyższy w monokulturze w porównaniu z mieszanką i stopniowo rośnie z czasem (ryc. 17).

Wieloczynnikowa analiza wariancji wykazała istotny wpływ terminu w którym były pobierane próby oraz roślinności (tab. 18, ryc. 18). Wskaźnik równomierności jest pochodną wskaźnika różnorodności i podobnie jak on osiąga niższe wartości w mieszance traw. Obecność dżdżownic, także jak w przypadku wskaźnika Shannona, nie ma na niego wpływu.



Ryc. 17. Średnie wartości wskaźnika równomierności J (\pm SE) w poszczególnych wariantach i terminach (ANOVA dla pojedynczych terminów; słupki oznaczone tymi samymi literami nie różnią się od siebie istotnie, brak liter nad słupkami w danym terminie oznacza brak istotnych różnic); Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

Tabela 17. Średnie wartości (\pm SE) wskaźnika równomierności J zgrupowania mechowców w kolejnych sezonach badań

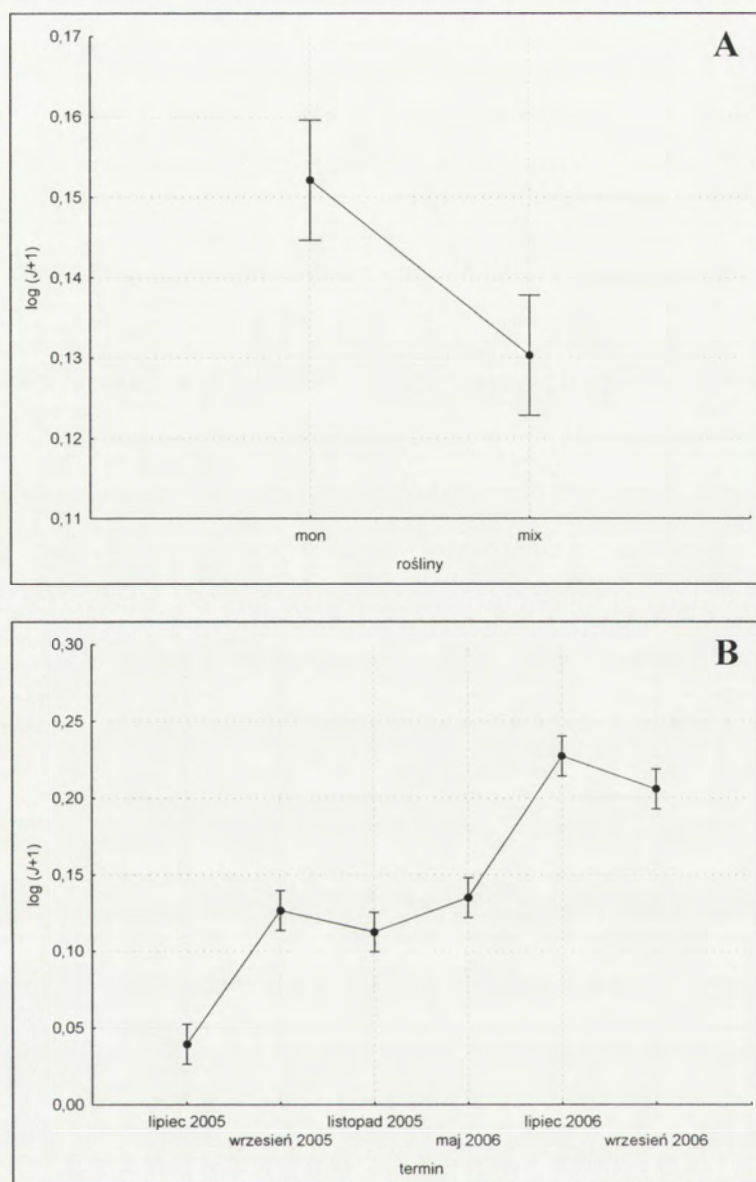
rok	wariant	J
2004	STR	0,13 \pm 0,10
2005	Mo	0,29 \pm 0,06
	Mx	0,28 \pm 0,05
	Mo+D	0,27 \pm 0,06
	Mx+D	0,17 \pm 0,03
	2006	Mo
	Mx	0,52 \pm 0,05
	Mo+D	0,61 \pm 0,06
	Mx+D	0,53 \pm 0,05

Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice, STR – początek eksperymentu

Tabela 18. Wynik wieloczynnikowej analizy wariancji wpływu zróżnicowanej roślinności (monokultura i mieszanka) oraz dżdżownic (ich obecność i brak obecności) na wskaźnik równomierności J

efekt	d.f.	MS	F	p
rośliny	1	0,02	4,23	0,04
dżdżownice	1	0,004	1,01	0,32
termin	5	0,11	27,36	<0,0001
termin \times rośliny	5	0,002	0,42	0,84
termin \times dżdżownice	5	0,003	0,69	0,63
rośliny \times dżdżownice	1	0,0006	0,15	0,70
termin \times rośliny \times dżdżownice	5	0,002	0,39	0,85
błąd	120	0,004		

d.f. – stopnie swobody, MS – średnia kwadratów odchyień, F – wartość statystyki F, p – prawdopodobieństwo błędu I rodzaju

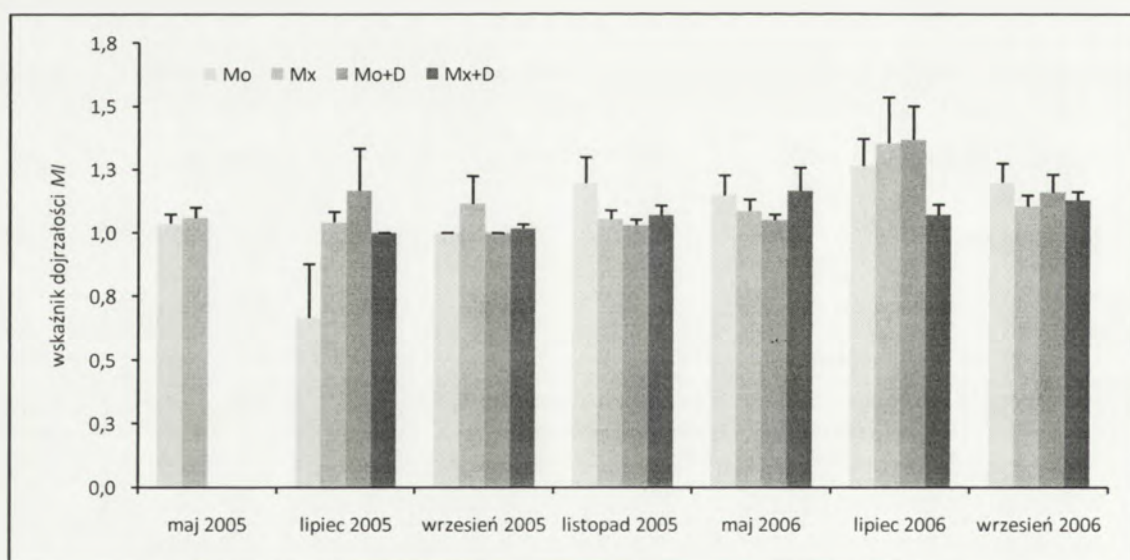


Ryc. 18. Średnie wartości wskaźnika równomierności $J (\pm SE)$; efekty: A) rośliny, B) termin; mon – monokultura, mix – mieszanka

Wskaźnik dojrzałości *MI* w całym okresie badań ma zbliżone wartości. Wskaźnik ten maksymalną wartość ($1,4 \pm 0,5$ SE) osiągnął w lipcu 2006 w Mx i Mo+D, a minimum ($0,7 \pm 0,0$ SE) w lipcu 2005 w Mo (ryc. 19, tab. 18) (w części prób nie było mechowców, stąd wartość *MI* poniżej 1).

Na dojrzałość zgrupowań mechowców miał wpływ termin pobierania prób oraz jego interakcja z obecnością dżdżownic (przy $p=0,06$), jak również interakcja terminu ze zróżnicowaniem gatunkowym traw oraz z obecnością dżdżownic (wieloczynnikowa ANOVA, tab. 19, ryc. 20). W interakcji tej kluczową rolę odegrały terminy lipcowe obu lat.

Wskaźnik dojrzałości osiąga wyrównane i niskie wartości w obu sezonach badań. Prawdopodobnie dwuletni okres badań jest zbyt krótki by uchwycić sukcesję zgrupowań mechowców.



Ryc. 19. Średnie wartości wskaźnika dojrzałości *MI* (\pm SE) w poszczególnych wariantach i terminach; Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

Tabela 18. Średnie wartości wskaźnika dojrzałości *MI* (\pm SE) zgrupowania mechowców w kolejnych sezonach badań

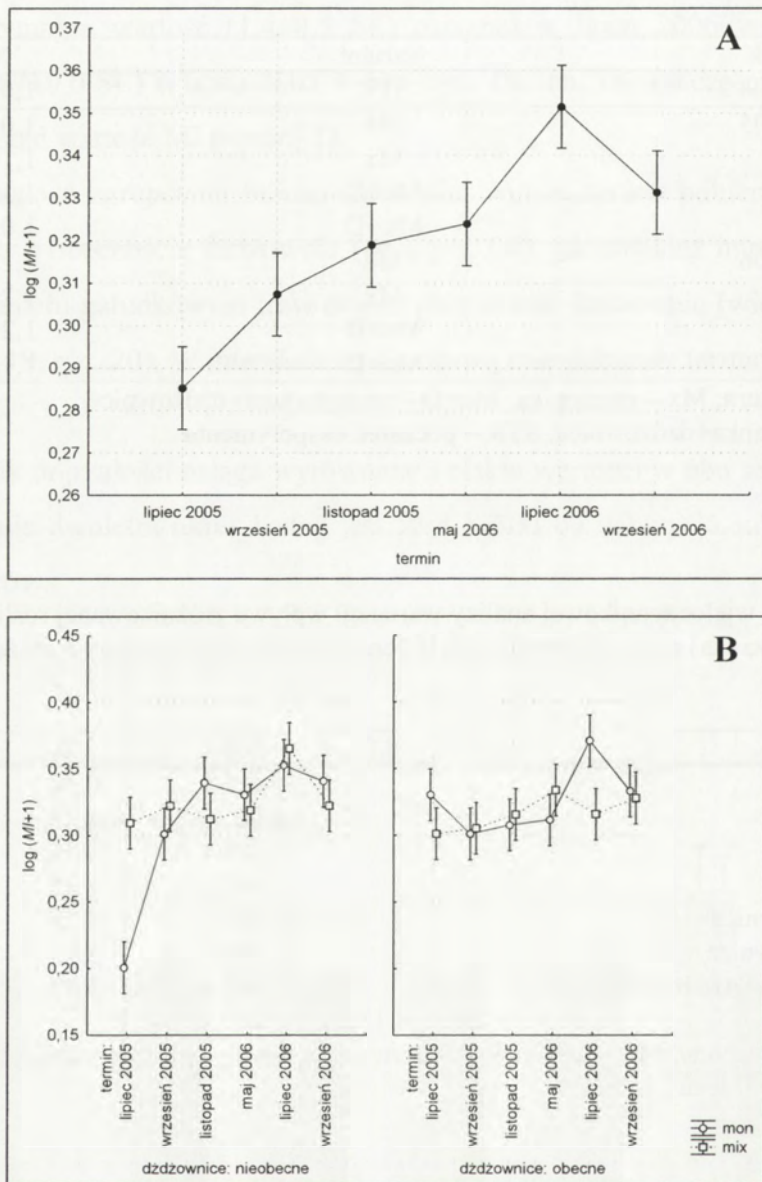
rok	wariant	MI
2004	STR	1,0 \pm 0,0
2005	Mo	1,0 \pm 0,1
	Mx	1,1 \pm 0,0
	Mo+D	1,1 \pm 0,1
	Mx+D	1,0 \pm 0,0
2006	Mo	1,2 \pm 0,1
	Mx	1,2 \pm 0,1
	Mo+D	1,2 \pm 0,1
	Mx+D	1,1 \pm 0,0

Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice, STR – początek eksperymentu

Tab. 19. Wynik wieloczynnikowej analizy wariancji wpływu zróżnicowanej roślinności (monokultura i mieszanka) oraz dżdżownic (ich obecność i brak obecności) na wskaźnik dojrzałości *MI*

efekt	d.f.	MS	F	p
rośliny	1	0,0002	0,10	0,75
termin	5	0,02	5,23	0,0002
dżdżownice	1	0,0003	0,16	0,69
termin \times rośliny	5	0,003	1,28	0,28
termin \times dżdżownice	5	0,005	2,19	0,06
rośliny \times dżdżownice	1	0,005	2,19	0,14
termin\timesrośliny\timesdżdżownice	5	0,007	3,07	0,01
błąd	120	0,003		

d.f. – stopnie swobody, MS – średnia kwadratów odchyień, F – wartość statystyki F, p – prawdopodobieństwo błędu I rodzaju

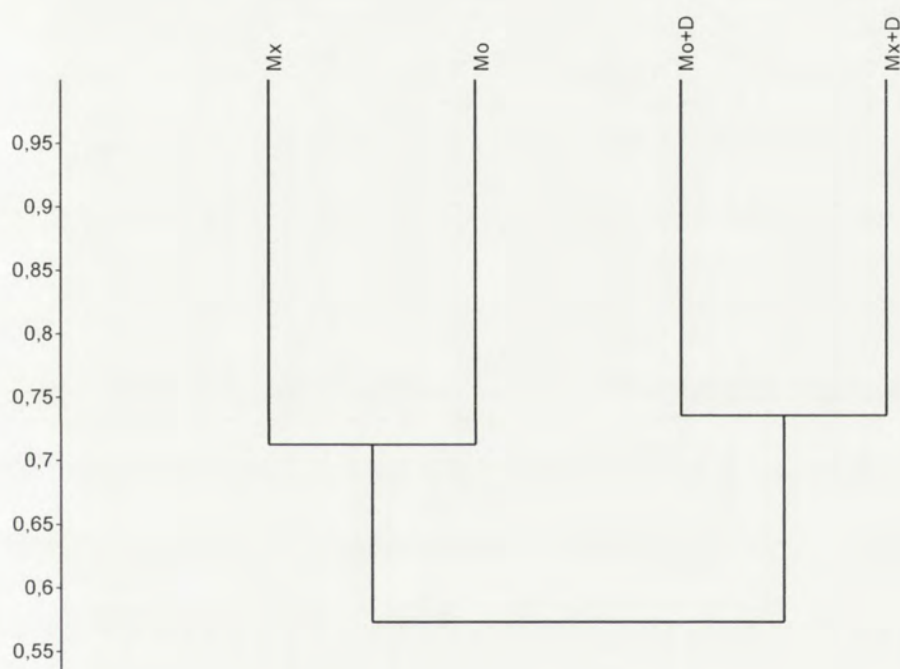


Ryc. 20. Średnie wartości wskaźnika dojrzałości $MI (\pm SE)$; efekty: A) termin, B) interakcja termin×dżdżownice×rośliny; mon – monokultura, mix – mieszanka

3.1.6 Analiza skupień i głównych składowych

Analiza skupień (łącznie dla wszystkich terminów) rozdzieliła zgrupowania mechowców (przy wartości wskaźnika Morisity wynoszącym ok. 0,57) na dwie grupy: warianty z dżdżownicami i warianty bez dżdżownic (ryc. 21). Kolejne dwie podgrupy (Mx, Mo i Mo+D, Mx+D) rozdzielone zostały na mniej więcej tym samym poziomie tego wskaźnika (ok. 0,72-0,73). Współczynnik korelacji R wynosił 0,814.

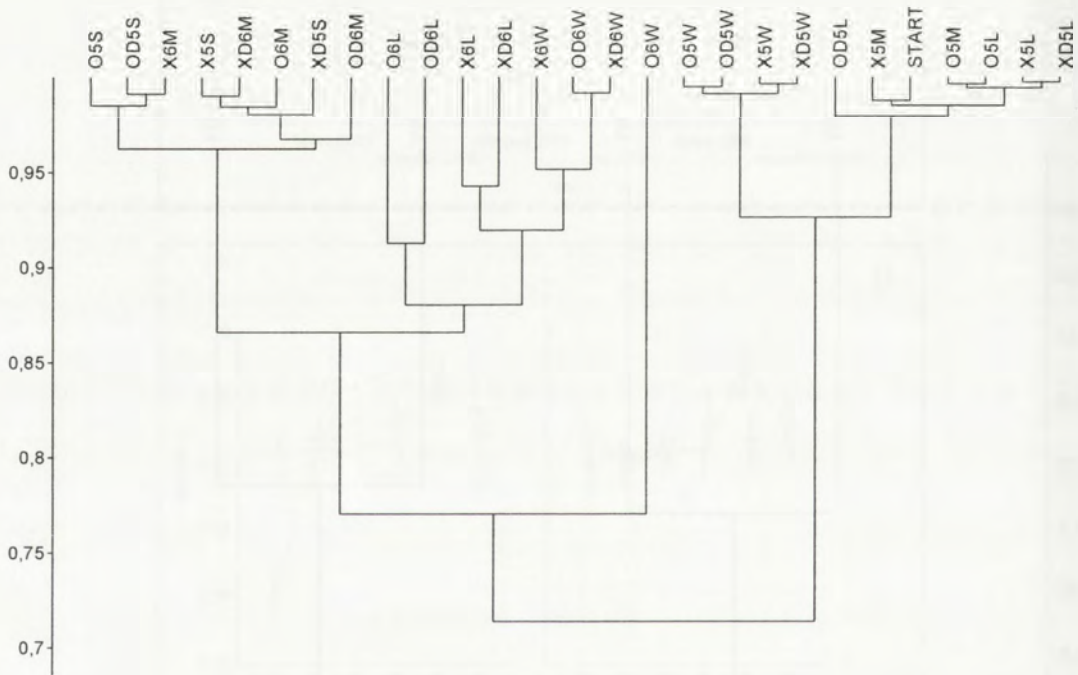
Analiza skupień wykazała odmienność zgrupowań mechowców w wariantach z dżdżownicami względem kombinacji bez dżdżownic.



Ryc. 21. Analiza skupień dla liczebności wszystkich gatunków we wszystkich terminach łącznie; na osi pionowej wskaźnik podobieństwa Morisity; Mo – monokultura, Mx – mieszanka, Mo+D – monokultura+dżdżownice, Mx+D – mieszanka+dżdżownice

Analiza skupień (oddzielnie dla wszystkich terminów) rozdzieliła warianty na dwie główne grupy (ryc. 22, współczynnik korelacji $R=0,746$). Do pierwszej należą wszystkie warianty od początku eksperymentu do września 2005, a do drugiej pozostałe, tj. wszystkie warianty od listopada 2005 aż do końca eksperymentu.

Między wrześniem a listopadem 2005 uwidocznił się podział zgrupowań mechowców na dwie odrębne grupy.



Ryc. 22. Analiza skupień dla liczebności wszystkich gatunków, oddzielnie dla wszystkich terminów; na osi pionowej wskaźnik podobieństwa Morisity; START – początek eksperymentu, O – monokultura, X – mieszanka, D – dżdżownice, 5 – rok 2005, 6 – rok 2006, M – maj, L – lipiec, W – wrzesień, S – listopad

3.2 Eksperymenty i analizy laboratoryjne

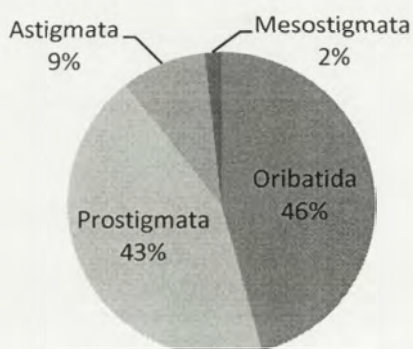
3.2.1 Analiza przewodów pokarmowych *A. caliginosa* na obecność roztoczy

W treści przewodu pokarmowego 50 dżdżownic *A. caliginosa* nie stwierdziłem obecności roztoczy, ani żywych, ani martwych. Jednakże w treści jelitowej czterech dżdżownic znalazłem puste pancerze mechowców, bez odnóży, czułków, kłap analnych i genitalnych oraz wnętrzości. Jednak nie można wykluczyć że były to mechowce martwe zjedzone przez dżdżownice wraz z materią organiczną. Pozwala to sądzić, że roztocze nie są zjadane przez geofagiczne dżdżownice.

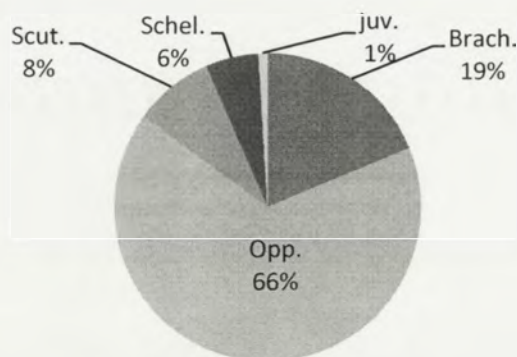
3.2.2 Czy dżdżownice wpływają na zagęszczenie mechowców?

Na początku eksperymentu laboratoryjnego mechowce stanowiły 46% wszystkich roztoczy (ryc. 24). Ich liczebność wynosiła wówczas $10,7 (\pm 2,5 \text{ SE})$ osobników na 250 cm^3 gleby. W tym czasie odnotowałem przedstawicieli 4 rodzin: Brachychthoniidae, Oppiidae, Scheloribatidae i Scutoverticidae. Ich procentowy udział w zagęszczeniu całkowitym przedstawia ryc. 25. Wyraźnie dominowała rodzina Oppiidae. W późniejszych terminach sporadycznie pojawiały się pojedyncze osobniki z rodzin Ceratozetidae, Gallumnidae i Phenopelopidae, których nie odnotowałem na początku doświadczenia.

Analiza statystyczna (test Wilcoxon) nie wykazała istotnych różnic w składzie i udziale rodzin w poszczególnych terminach pobierania prób.



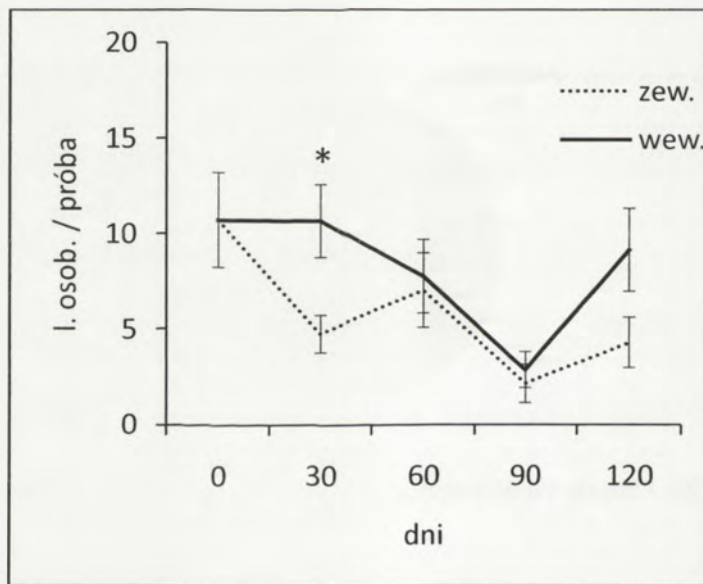
Ryc. 24. Udziały rzędów roztoczy w początkowej fazie eksperymentu



Ryc. 25. Udziały rodzin mechowców w początkowej fazie eksperymentu; Brach. – Brachychthoniidae, Opp. – Oppiidae, Schel. – Scheloribatidae, Scut. – Scutoverticidae, juv. – osobniki młodociane

Wariant I (z siatką, dżdżownice w zewnętrznej części pojemnika)

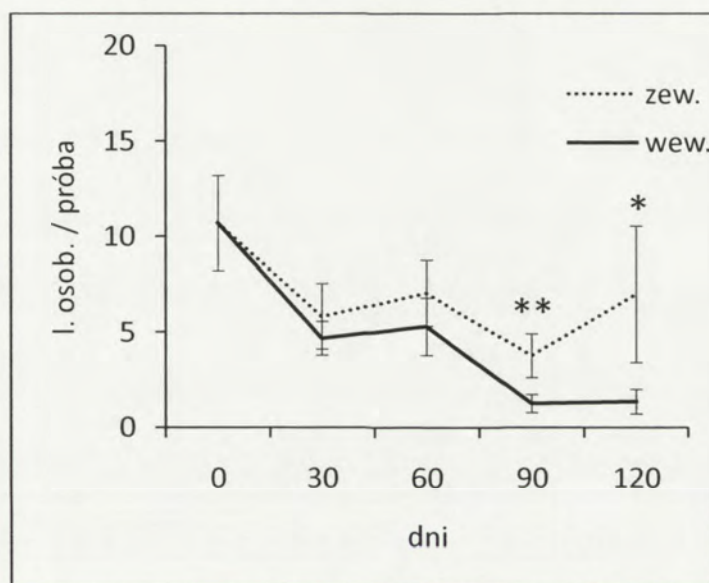
W ciągu 90 dni obserwowałem stopniowy spadek liczebności w obu wariantach, w stosunku do terminu wyjściowego (ryc. 26). W ostatnim miesiącu doświadczenia nastąpił wzrost liczebności, szczególnie wyraźny w części wewnętrznej pojemników, tj. w glebie w której nie były obecne dżdżownice. Jednak, jedynie po 30 dniach od początku eksperymentu w tym wariantcie odnotowałem istotne statystycznie różnice w liczebności roztoczy po obu stronach siatki. W glebie pozbawionej dżdżownic było ich więcej (test Wilcoxona: $p=0,017$; ryc. 26).



Ryc. 26. Zmiany liczebności mechowców (\pm SE) w wariantcie I (z siatką, dżdżownice w zewnętrznej części pojemnika); test Wilcoxona: * $0,05 \geq p > 0,01$;

Wariant II (z siatką, dżdżownice w wewnętrznej części pojemnika)

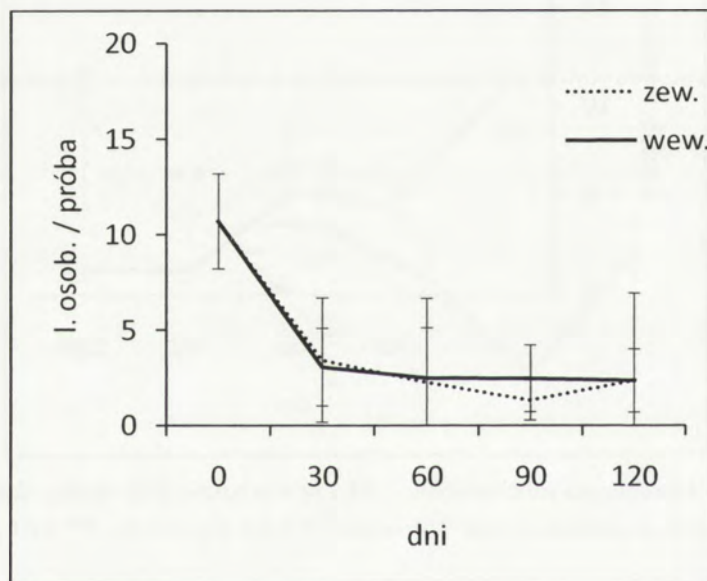
W tej kombinacji obserwowałem podobny trend jak w poprzednim wariacie, tj. początkowo spadek a w ostatnim terminie wzrost liczebności mechowców. W każdym terminie liczebność mechowców była większa w glebie bez dżdżownic, jednak tylko po 90 i 120 dniach te różnice były istotne statystycznie (test Wilcoxon odpowiednio: $p=0,007$ i $p=0,016$; ryc. 27).



Ryc. 27. Zmiany liczebności mechowców (\pm SE) w wariacie II (z siatką, dżdżownice w wewnętrznej części pojemnika); test Wilcoxon: * $0,05 \geq p > 0,01$; ** $0,01 \geq p > 0,001$;

Wariant III, kontrolny (z siatką, bez dżdżownic)

W wariantcie kontrolnym w żadnym z terminów liczebność roztoczy nie różniła się między sobą (ryc. 28). Po spadku w 30 dniu w porównaniu z początkiem eksperymentu, liczebność mechowców utrzymywała się na mniej więcej stałym poziomie. Wskazuje to na fakt, iż zastosowana siatka nie wpływała na liczebność i rozmieszczenie mechowców. Oznacza to również, że roztocze w toku czteromiesięcznego doświadczenia nie przemieszczają się w znaczącym stopniu w kierunku krawędzi lub centrum pojemnika.

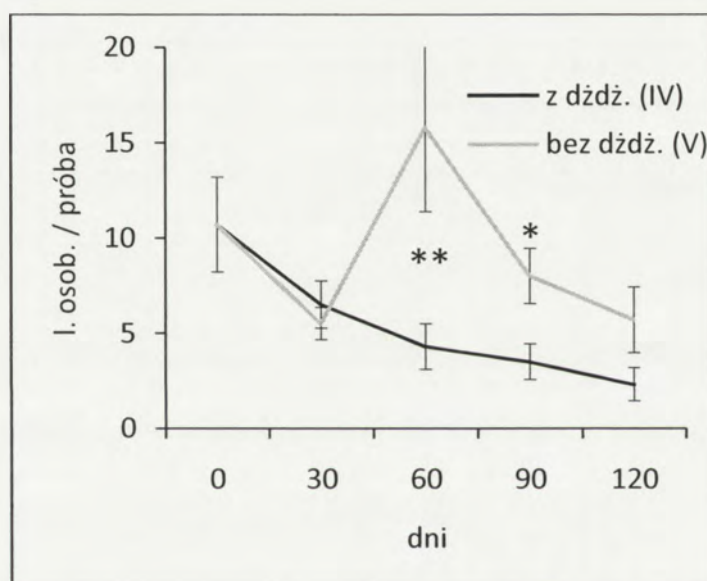


Ryc. 28. Zmiany liczebności mechowców (\pm SE) w wariantcie III, kontrolnym (z siatką, bez dżdżownic); test Wilcoxona: brak istotnych różnic;

Warianty IV i V (bez siatki)

W tych wariantach doświadczenia po 60 i 90 dniach liczebność roztoczy była istotnie większa w glebie bez dżdżownic niż w glebie z dżdżownicami (test Wilcoxon odpowiednio: $p=0,008$ i $p=0,043$). W pozostałych terminach liczebność w glebie z dżdżownicami i bez nich nie różniła się w sposób istotny statystycznie (ryc. 29).

Wyniki doświadczenia wskazują, że dżdżownice *A. caliginosa* w ograniczonej niewielkiej przestrzeni powodują obniżenie liczebności mechowców już po kilku tygodniach.



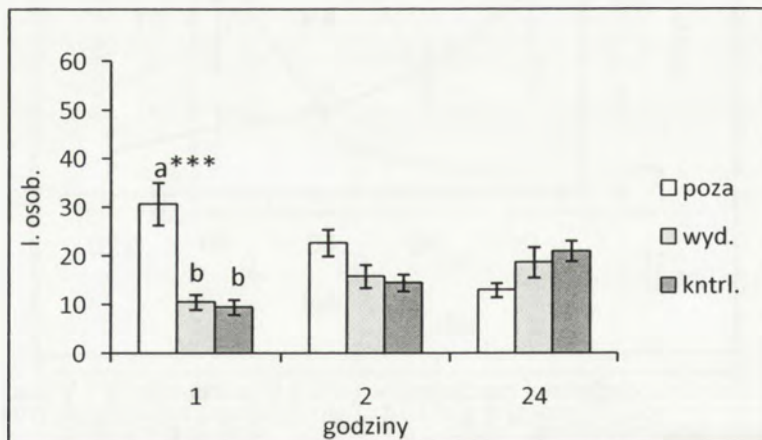
Ryc. 29. Zmiany liczebności mechowców (\pm SE) w wariantach IV i V (bez siatki); test Wilcoxon: * $0,05 \geq p > 0,01$; ** $0,01 \geq p > 0,001$;

3.2.3 Reakcja mechowców na wyciąg z tkanek oraz substancje wydzielane i wydalone przez *A. caliginosa*

Wpływ wydzielin powierzchniowych zebranych poprzez pocieranie dżdżownic bibułą

Analiza wariancji wykazała istotne różnice w liczbie roztoczy liczonych po 1 godzinie obserwacji ($p=0,0001$). Mechowców poza kawałkami bibuły było więcej niż na bibule nasączonej wodą jak i na bibule z wydaliny (test Tukeya odpowiednio: $p=0,004$ i $p=0,005$). Po dwóch godzinach różnice w rozmieszczeniu mechowców się zatarły. Ten stan utrzymał się także po 24 godzinach (ANOVA: $p=0,18$; ryc. 30).

Wydzieliny i wydaliny zebrane kontaktowo z powierzchni ciała dżdżownic pozostają bez wpływu na zachowanie i przemieszczanie się mechowców.

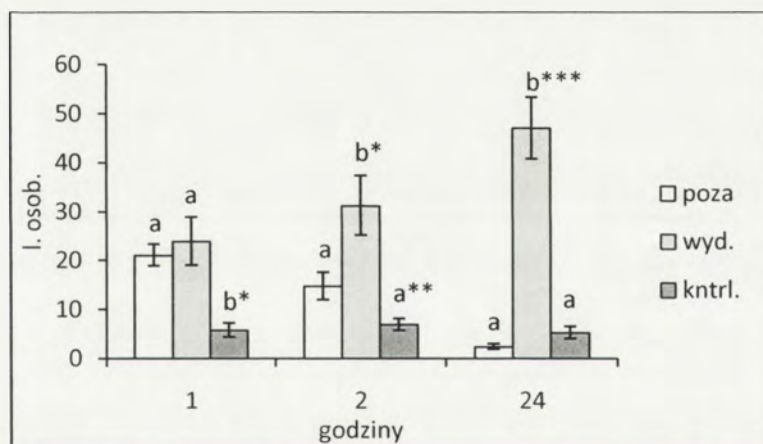


Ryc. 30. Zmiany w liczbie mechowców (\pm SE) w wariacie z wydzielinami i wydaliny zbieranymi poprzez pocieranie; słupki oznaczone tymi samymi literami nie różnią się od siebie istotnie, brak liter nad słupkami w danym terminie oznacza brak istotnych różnic; test Tukeya: *** $p \leq 0,001$; wyd. – wydaliny i wydzieliny, kntrl. – kontrola, poza – osobniki znajdujące się poza bibułą

Wpływ wydzielin i wydaliny zbieranych przez 24 godziny

We wszystkich trzech terminach liczba mechowców w trzech różnych miejscach na szalkach różniły się istotnie (ANOVA odpowiednio: $p=0,0008$, $p=0,002$, $p=0,000006$). Po 1 godzinie liczba osobników na bibule nasączonej wydaliniami i wydzielinami oraz liczba poza bibułami nie różniły się istotnie od siebie (test Tukeya: $p=0,956$). Były natomiast istotnie wyższe od zagęszczenia zanotowanego na bibule nasączonej wodą (test Tukeya odpowiednio: $p=0,003$ i $p=0,002$). Z czasem liczba na bibule z wydaliniami i wydzielinami rosła, tak że większość roztoczy znajdowała się na niej (ryc. 31).

Mieszanka moczu, śluzu i odchodów dżdżownic była atraktantem dla mechowców i działała przywabiająco przez cały czas eksperymentu.

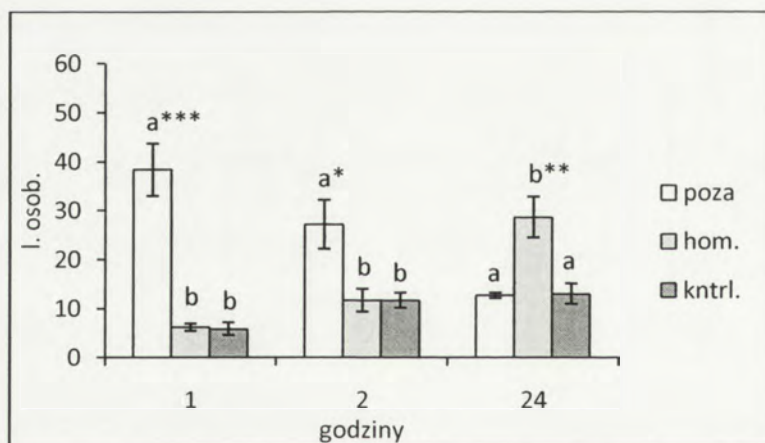


Ryc. 31. Zmiany w liczbie mechowców (\pm SE) w wariacie z wydzielinami i wydaliniami zbieranymi przez 24 h; słupki oznaczone tymi samymi literami nie różnią się od siebie istotnie, brak liter nad słupkami w danym terminie oznacza brak istotnych różnic; test Tukeya: * $0,05 \geq p > 0,01$; ** $0,01 \geq p > 0,001$; *** $p \leq 0,001$; wyd. – wydaliny i wydzielin, kntrl. – kontrola, poza – osobniki znajdujące się poza bibułą

Wpływ ekstraktu ze homogenizowanych dżdżownic

Po 1 h mechowce reagowały podobnie jak w doświadczeniu z wydaliniami i wydzielinami zbieranymi kontaktowo: więcej roztoczy znajdowało się poza bibułami (ANOVA: $p=0,00001$; test Tukeya: $p=0,0002$ w obu przypadkach). Taka sama sytuacja była po 2 h (ANOVA: $p=0,016$; test Tukeya: $p=0,026$ i $p=0,036$). Jednakże po 24 godzinach najwięcej roztoczy znalazło się na bibule z homogenatem (ANOVA: $p=0,016$; test Tukeya: $p=0,008$ i $p=0,035$), a liczba poza bibułami i na bibule z wodą nie różniła się między sobą (test Tukeya: $p=0,752$; ryc. 32).

Homogenat z tkanek *A. caliginosa* przywabił mechowce w okresie dłuższym niż 2 h. Jednak wcześniej nie działał na nie odstrasżająco, bowiem liczba mechowców była takie samo na bibule z homogenatem jak w kontroli.



Ryc. 32. Zmiany w liczbie mechowców (\pm SE) w wariancie z homogenatem; słupki oznaczone tymi samymi literami nie różnią się od siebie istotnie, brak liter nad słupkami w danym terminie oznacza brak istotnych różnic; test Tukeya: * $0,05 \geq p > 0,01$; ** $0,01 \geq p > 0,001$; *** $p \leq 0,001$; hom. – homogenat, kntrl. – kontrola, poza – osobniki znajdujące się poza bibułą

4. Dyskusja

Zastosowana w doświadczeniu terenowym gleba uprawna była już zasiedlona przez mechowce. Występowały tam 4 gatunki dając niewielkie zagęszczenie (tab. 10). Wprowadzenie traw oraz zaprzestanie orki stworzyło nowe warunki biotyczne, które niewątpliwie wpłynęły na kształtowanie się zgrupowań mechowców. Izolatory w eksperymencie terenowym mogły być zasiedlane przez mechowce znajdujące się w otoczeniu. Ojala i Huhta (2001) szacują, że maksymalne tempo dyspersji mechowców wynosi 2,5-66 cm na miesiąc w głębi gleby i 16-80 cm na jej powierzchni. Mogły być także przenoszone biernie przez wiatr, ptaki czy myszy na powierzchni ciała tych zwierząt (Krivoluckij i Lebedeva, za: Zaitsev i in. 2006). Mogły się także znaleźć w ich odchodach po przejściu przez przewód pokarmowy (Chmielewski 1970). Pewną rolę w dyspersji roztoczy może odgrywać foreza na powierzchni ciała owadów (Norton 1980, Coulson 2009). Niektóre gatunki były już zapewne obecne w izolatorach w momencie założenia eksperymentu, ale w bardzo małych, nie dających się wykryć zagęszczeniach. Zaitsev i in. (2006) zakładają, że kolonizacja polega na tych trzech czynnikach w następującej kolejności: wzrost zagęszczenia już istniejących gatunków, bierna dyspersja i aktywna kolonizacja.

O ile roztocze z rzędu Astigmata, Mesostigmata i Prostigmata potrafią zasiedlić nowe obszary w ciągu kilku miesięcy, to mechowce potrzebują na to znacznie więcej czasu (Gulvik 2007, Gryziak 2009). Szacuje się, że mechowce do kolonizacji nowo założonej łąki potrzebują 4-7 lat (Karg 1978, Koehler 1998), a ich skład gatunkowy po zamianie pola ornego na łąkę, czy też na zrekultywowanych hałdach osiąga maksymalną liczbę gatunków po 29-40 latach (Skubała 2004, Zaitsev i in. 2006).

Zaburzenia wywołane orką powodują uproszczenie składu gatunkowego edafonu, w tym mechowców. Rośnie wówczas znaczenie drobnych organizmów intensywnie mineralizujących materię organiczną. Powoduje to przyspieszenie mineralizacji. Jednocześnie notuje się spadek liczebności większych saprofagów stymulujących procesy humifikacji (Rapport i in. 1985). Te same gatunki mechowców spotyka się w glebach uprawnych, jak i w glebach znacznie przekształconych bez względu na to czy były one pochodzenia naturalnego czy antropogenicznego. Obecność mechowców wskazuje zatem, że podsystem gleby jest zaburzony, ale nie mówi nic o naturze tego zaburzenia (Behan-Pelletier 1999). Są to przedstawiciele rodziny Brachychthoniidae,

Oppiidae i Tectocephidae. Na przykład, pierwszymi kolonizatorami w glebach uprawnych są gatunki z rodzajów *Brachychthonius*, *Tectopheus*, *Oppia* i *Suctobelba* (Karg 1978, Petrov 1996). Gatunki z rodzajów *Scutovertex*, *Scheloribates*, *Trichoribates* i *Punctoribates* występują pospolicie na hałdach (Skubała 1995 i 1999, Skubała i Gulvik 2005). Rodzaje *Scheloribates* i *Punctoribates*, a także przedstawiciele rodziny Brachychthoniidae są najliczniejsze w glebach nawożonych wyciekami roślin oleistych i uprawianych powierzchniowo (Norton i Sillman 1985).

W przeprowadzonym przeze mnie eksperymencie terenowym dominowały gatunki pionierskie: łącznie 12 gatunków na 15 gatunków obecnych w eksperymencie (*Micropopia minus*, *Oxyoppia europaea*, *Oppiella nova*, *Brachychthonius bimaculatus*, *B. hirtus*, *Liochthonius muscorum*, *Brachychochthonius immaculatus*, *Trichoribates novus*, *Scutovertex sculptus*; *S. minutus*, *Scheloribates laevigatus*, *Punctoribates punctum*; tab. 8 i 9).

Zgrupowania mechowców w eksperymencie terenowym, nawet we wrześniu 2006 były na bardzo wczesnym etapie sukcesji. Świadczy o tym niski wskaźnik dojrzałości zgrupowań (przeciętnie 1,1, a maksymalnie 1,4; ryc. 19). Dla porównania, zbliżone wartości tego wskaźnika dla zgrupowań mechowców wykazał Petrov (1996) na 2-3 letniej łące. Parametr ten rósł wraz z wiekiem łąki osiągając 2,8 na łące trwałej (Petrov 1996). Równoległe do prowadzonych przeze mnie badań w eksperymencie terenowym analizowano także nicienie. Zwierzęta te osiągnęły przed wprowadzeniem dżdżownic (maj 2005) wartość wskaźnika dojrzałości 2,0 w monokulturze i 1,7 w mieszance (Ilieva-Makulec i Makulec 2007). W rok po wprowadzeniu dżdżownic w lipcu 2006 wskaźnik dojrzałości dla nicieni wahał się zależnie od wariantu od 1,9 do 2,2. W innym eksperymencie, ale również z monokulturą trawiastą i mieszanką traw, parametr ten był istotnie wyższy w mieszance (maks. ok. 3,0) niż w monokulturze (maks. ok. 2,9) i nie wykazywał większych zmian w czasie, choć wzrastał w monokulturze (Wasilewska 1994).

Od początku przeprowadzonego przeze mnie eksperymentu terenowego pojawiały się nowe gatunki mechowców. Rosła tym samym wartość wskaźnika Shannona (ryc. 15). Wyrównywał się także udział gatunków w zgrupowaniu, o czym świadczy rosnący wskaźnik równomierności (ryc. 17). Takie samo spłaszczenie struktury dominacji zgrupowań mechowców na łąkach o różnym stopniu sukcesji roślin zaobserwował także Petrov (1996 i 1997). Zatem nie wpływały na to ani obecność dżdżownic czy skład gatunkowy traw a jedynie czas. Analiza skupień przeprowadzona dla wszystkich terminów

rozłącznie potwierdziła wpływ czasu na kształtowanie się zgrupowań mechowców. Analiza ta wykazała, że znaczące zróżnicowanie zgrupowań mechowców nastąpiło już jesienią 2005: zgrupowania mechowców są wyraźnie zróżnicowane na okres do września 2005 i od listopada 2005 (ryc. 22). O ile we wrześniu było maksymalnie 6 gatunków (tab. 10), to dwa miesiące później było ich już 10 i liczba ta rosła w kolejnym sezonie badań osiągając maksymalnie 15 gatunków. Analiza skupień przeprowadzona łącznie dla wszystkich terminów, a zatem bez czynnika czasu, rozdzieliła warianty z dżdżownicami od wariantów bez ich obecności. Jednak nie można tu wskazać gatunków mechowców preferujących obecność dżdżownic, czyli typowych dla wariantów z dżdżownicami. Zatem na zgrupowania mechowców, tj. liczbę gatunków i osiągane przez nie liczebności wpływają dżdżownice, natomiast analiza ta nie wykazała wpływu bogactwa gatunkowego traw. Analiza głównych składowych uwidoczniła związek wariantów w 2006 z wektorem biomasy mechowców (ryc. 23). Stało się tak dlatego, że z czasem wzrósł udział dużych gatunków mechowców, takich jak *T. novus* (średnia masa osobnika 91,7 µg), *S. sculptus* (31,3 µg), *S. minutus* (31,3 µg) czy *P. phaenotus* (27,5 µg), a malała dominacja głównego super-dominanta – *M. minus* (0,7 µg). Potwierdza to wzrost średniej biomasy osobnika dla całego zgrupowania (tab. 6). W 2006 parametr ten we wszystkich kombinacjach był znacząco wyższy w porównaniu do sezonu 2005. Ten wynik jest zbieżny z obserwacjami Petrova (1996 i 1997), według którego średnia biomasa zgrupowania mechowców i średni ciężar osobnika rośnie wraz z wiekiem łąki.

Na łące *Arrhenatheretum medioeuropaeum* maksymalne wartości retencji azotu, fosforu i węgla oraz rozpraszania węgla przez mechowce odnotowano w warstwie 0-2,5 cm (Żyromska-Rudzka 1978). Jest to miejsce intensywnego rozkładu martwej materii organicznej pochodzącej z części nadziemnych roślin. Z pewnością te same procesy zachodziły w warunkach doświadczenia mezokosmosowego. To tłumaczy dlaczego w przeprowadzonym przeze mnie eksperymencie terenowym z czasem rósł udział mechowców w górnej warstwie gleby (ryc. 10). Rozwijająca się darń dostarczała z pewnością materii organicznej, pokarmu dla mikroorganizmów i mechowców.

Z wieloletnich obserwacji wtórnej sukcesji mezofauny na rekultywowanych hałdach, pokrytych piaskiem gliniastym wynika, że mechowce osiągały maksima swego zagęszczenia (ok. 50×10^3 osobników $\times m^{-2}$) w 2-3 roku (Koehler 1998, Koehler 2000). Na tempo wzrostu zagęszczania nie miała wpływu roślinność: ani zasiane trawy, ani spontanicznie pojawiające się gatunki ruderalne roślin. Przez 5 lat zgrupowania mechowców były zdominowane przez kilka gatunków pionierskich. Później zostały

zastąpione przez inne gatunki, które jednak nie osiągnęły trwale wysokich zagęszczeń, a udział gatunków pionierskich spadł do poziomu 20% i mniej. Wyniki przede mnie uzyskane wskazują na istotny wpływ różnorodności gatunkowej roślinności na zagęszczenie mechowców już w pierwszych latach sukcesji (tab. 5, ryc. 9A). W wariacie z mieszanką traw w obu sezonach badań znajdowało się istotnie więcej mechowców w porównaniu do monokultury. Zapewne jedną z przyczyn było zróżnicowanie ściółki. Prawdopodobnie różnorodność potencjalnego pokarmu ma większe znaczenie niż jego ilość. Mimo, że w monokulturze wielkość nadziemnej produkcji pierwotnej jest większa niż w mieszance (tab. 2), to jej różnorodność jest wyższa właśnie w mieszance. Znaczącym źródłem pokarmu dla saprofagów glebowych są także systemy korzeniowe roślin, których biomasa jest wyższa w mieszance. Taką samą prawidłowość stwierdziłem w przypadku biomasy mechowców: w wariacie z mieszanką traw w obu sezonach badań ich biomasa była wyższa w porównaniu do monokultury (tab. 7, ryc. 14A).

Wpływ dżdżownic na kształtowanie się zgrupowań mechowców w warunkach eksperymentu terenowego jest trudny do zaobserwowania. Tym niemniej zarysowują się pewne powtarzające się prawidłowości. Zagęszczenie było najwyższe w wariantach z mieszanką i z dżdżownicami w porównaniu do monokultury (tab. 4). Dwukrotnie, w lipcu 2005 i lipcu 2006 liczebność mechowców była najniższa w monokulturze z dżdżownicami. Jednocześnie zagęszczenie oraz biomasa w monokulturze przez cały eksperyment stopniowo zwiększały swe udziały w stosunku do pozostałych wariantów w całkowitym zagęszczeniu i biomacie (ryc. 8 i 13). Co więcej, procentowy udział mechowców w zagęszczeniu wszystkich roztoczy był najwyższy w wariacie z mieszanką traw i dżdżownicami (tab. 4). Ponadto różnorodność gatunkowa mierzona wskaźnikiem Shannona osiągała najwyższe wartości w wariantach z monokulturą pozbawioną dżdżownic (ryc. 15). Zatem, łączne oddziaływanie *A. caliginosa* (ale zapewne także i innych inżynierskich endogeicznych gatunków dżdżownic) oraz zróżnicowanych gatunkowo traw wpływa pozytywnie na wzrost zagęszczenia (ryc. 9D) i w konsekwencji na biomasę mechowców (ryc. 14C), ale negatywnie na ich różnorodność gatunkową (ryc. 16A). Dżdżownice wyraźnie pogłębiają różnice w zagęszczeniu i biomacie mechowców pomiędzy monokulturą a mieszanką. Wpływają także na produkcje pierwotną, mikroorganizmy glebowe i w konsekwencji na rozkład materii organicznej (tab. 2). Równoległe prowadzone badania dowiodły, że najwyższą biomasę, tak korzeni jak i źdźbeł osiągały warianty z dżdżownicami w porównaniu do kombinacji bez *A. caliginosa* (Pawluśkiewicz i in. 2008). W innych, także prowadzonych równoległe

analizach wykazano, że obecność dżdżownic raczej zmniejsza liczebność mikroorganizmów glebowych zarówno w monokulturze jak i w mieszance (Rekosz-Burlaga i in. 2006). Zmniejszyły także tempo rozkładu i ubywania ściółki trawiastej (tab. 2).

Niektórzy autorzy (McLean i Parkinson 1998, Gutiérrez i in. 2006) sugerują, że endogiczne i glebożerne dżdżownice aktywnie wyszukują znajdującą się w glebie faunę. Ma być ona istotnym składnikiem ich diety (Miles, za: McLean i Parkinson 1998). Mechowce, podobnie jak inni przedstawiciele fauny glebowej występują w skupiskach. Gdyby były celowo wyszukiwane przez dżdżownice to ich tunele musiałyby również być rozmieszczone skupiskowo. W rzeczywistości rozmieszczone są „absolutnie losowo” (Pitkänen i Nuutinen 1997). W przeglądanych przeze mnie preparatach z treści przewodu pokarmowego dżdżownic nie znalazłem fragmentów ciał mezofauny. Takie same rezultaty analiz (przy użyciu dość niejasnej metodyki mającej polegać na wybarwianiu treści jelit różem bengalskim) przedstawili Gutiérrez i in. (2006). Sporadycznie jednak natrafiałem na puste pancerze mechowców, pozbawione odnóży, czułków, kłap analnych i genitalnych oraz wnętrzości. Były to prawdopodobnie resztki martwych już mechowców, które następnie połknęły dżdżownice. Pokarm przechodzi przez jelito *A. caliginosa* w ciągu ok. 1 h (Scheu 1987). Ewentualne oddziaływanie środowiska przewodu pokarmowego należy wykluczyć: jest zbyt słabe by w tak krótkim czasie w jakim treść pokarmowa przesuwana jest przez jelito dżdżownicy, było możliwe wytrawienie zawartość pancerza, choć zapewne mieszanie pokarmu może doprowadzić do okaleczenia a nawet zabicia mechowca. Ofiarą przypadkowego połknięcia, i w konsekwencji strawienia, mogą paść z pewnością formy młodociane, które jak wspomniałem wcześniej większość swojego życia spędzają nie poruszając się. Możliwe jest, że formy młodociane pokryte bardzo cienką, niezesklerotyzowaną kutikulą są trawione całkowicie w przewodzie pokarmowym dżdżownic. Zatem w tym przypadku metoda polegająca na wyszukiwaniu ich resztek pod mikroskopem czy binokulem jest nieskuteczna. Gutiérrez i in. (2006) postulują zastosowanie technik molekularnych do identyfikacji w treści przewodu pokarmowego dżdżownic chityny czy też kwasów nukleinowych mezofauny. Jednak substancje te podobnie jak całe pancerze mechowców mogą być połknięte przez dżdżownice po śmierci tych zwierząt. W świetle przedstawionych przeze mnie danych funkcjonujące w literaturze przeswiadczenie jakoby wszystkie roztocze, bez względu na formę, były połykane przez dżdżownice wraz z martwą materia organiczną (Curry i Schmidt 2007, artykuł przeglądowy) jest zbyt uogólnieniem.

Prawdopodobnie mechowce aktywnie unikają obszarów żerowania i przemieszczania się dżdżownic w profilu glebowym. Większość zasiedlających glebę mechowców nie posiada zmysłu wzroku, ale mają wydłużone, nierzadko pierzaste sensilli wyrastające z prodorsum – trichobotridia, które pełnią rolę narządu słuchu. Poruszające się zwierzęta wywołują drobne ruchy powietrza, a także drgania podłoża, które odbierane przez trichobotridia dają mechowcom obraz tego, co się dzieje w ich otoczeniu i umożliwiają ucieczkę poza zagrożony obszar (Walter i Proctor 2004). Dżdżownice są przeciętnie kilka tysięcy razy większe od mechowców, dlatego odgłos zbliżającej się dżdżownicy musi być dla nich tym, czym dla nas dźwięk zbliżającego się pociągu towarowego. Chmielewski (1970) ustalił, że tylko 1-7 % roztoczy przechodzi żywe przez przewód pokarmowy dużych kręgowców. Z pewnością siła oddziaływania enzymów i mięśniówki przewodu pokarmowego dżdżownicy jest słabsza i w tym przypadku odsetek ten jest wyższy, ale nadal można założyć, że przeżywają nieliczne. Dlatego uniknięcie kontaktu z dżdżownicą leży w żywotnym interesie roztoczy. Wobec tego, raczej należy wykluczyć zjawisko wybiórczego żerowania dżdżownic na roztoczach glebowych.

Doświadczenie, w którym mechowce w ograniczonej objętości gleby podlegały bezpośredniemu oddziaływaniu dżdżownic, tj. w którym gleba z dżdżownicami była oddzielona siatką od gleby bez dżdżownic pokazał, że mechowce raczej preferują glebę w której dżdżownic nie ma (ryc. 26 i 27). Takie same rezultaty dały badania Gutiérrez i in. (2006) prowadzone na innym gatunku glebożernym: endemicie hiszpańskim, *Hormogaster elise*. Tu również mechowce unikały dżdżownic, a reakcja ta była bardziej wyraźna. Należy jednak pamiętać, że osobniki *H. elise* mogą osiągać masę nawet dziesięciokrotnie większą niż osobniki *A. caliginosa* (masa *H. elise*: ok. 8 g – Valle i in. 1998; masa *A. caliginosa*: ok. 0,8 g – Rätty 2004). Z pewnością nie pozostaje to bez wpływu na siłę oddziaływań *H. elise* na mechowce. Inny eksperyment (Gutiérrez i in. 2009) wykazał, że wszystkie mechowce, bez względu na to czy zaliczają się do Brachyopylina czy Macropylina, uciekają przed dżdżownicami z gatunku *H. elise*. Jednak, jak podają autorzy, Macropylina nie były w stanie skolonizować zdefaunowanej gleby w której nie było dżdżownic w czasie 21 dni doświadczenia. Nie jest jasne czy to samo zjawisko zachodzi w przypadku oddziaływania *A. caliginosa*. Gleba w przeprowadzonym przeze mnie eksperymencie laboratoryjnym pochodziła z eksperymentu mezokosmosowego, w którym jak już jak już wspomniałem, były na dość początkowym

etapie sukcesji. Macropylina, natomiast występują w końcowych etapach sukcesji, dlatego nie wystąpiły w tym doświadczeniu.

W przeprowadzonym przeze mnie eksperymencie z bezpośrednim oddziaływaniem dżdżownic zagęszczenie *A. caliginosa* było ponad trzykrotnie wyższe w porównaniu do doświadczenia terenowego. Nie było również roślinności, a zasoby materii organicznej były niewielkie i ograniczone co zapewne zaostrzało konkurencję między dżdżownicami a mezofauną. Mechowce prawdopodobnie aktywnie unikają dżdżownic i przechodzą przez siatkę albo giną. *A. caliginosa* w glebie mineralnej drąży dziennie korytarze o długości ok. 50 mm (Scheu 1987), co daje ok. 2 mm h⁻¹. Nieniepokojone mechowce, w czasie swobodnej dyspersji, poruszają się z prędkością do ok. 1 mm h⁻¹ (obliczenia własne z: Olaja i Huhta 2001). Poddane stresowi potrafią kilkakrotnie przyspieszyć (obserwacje własne). Zatem możliwość ucieczki mechowców przed dżdżownicą jest bardzo prawdopodobna. Natomiast w wariacie eksperymentu, w którym nie mają możliwości ucieczki (wariant IV, ryc. 29), prawdopodobnie ginęły w wyniku wyczerpywania się zasobów pokarmowych, w konsumowaniu których skuteczniejsze są dżdżownice.

W eksperymencie gleba w obszarze bytowania *A. caliginosa* była wielokrotnie „przerobiona” i zamieniona w gruzelkowate koprolity (ryc. 5). W warunkach laboratoryjnych *A. caliginosa* wydała odchody w ilości od 362 mg s.m. g⁻¹ masy ciała 24 h⁻¹ w 5 °C, do 2353 mg s.m. g⁻¹ masy ciała 24 h⁻¹ w 15 °C (Curry i in. 1995). Wielokrotne zjadanie i mieszanie gleby w bardzo ograniczonej przestrzeni nie może pozostać bez wpływu na znajdujące się w niej drobne zwierzęta glebowe. W warunkach zbliżonych do naturalnych, w moim eksperymencie terenowym, pewne cechy tego zjawiska, objawiające się spadkiem zagęszczenia mechowców, można dostrzec w lipcu 2005, tuż po wprowadzeniu dżdżownic oraz w okresie ich dużej aktywności pokarmowej w lipcu 2006. Generalnie, mechanizm ten jest silnie modyfikowany przez roślinność – wysoka różnorodność potencjalnego pokarmu w formie ściółki sprzyja wzrostowi zagęszczenia mechowców. Górne warstwy gleby, bogate w martwą materię organiczną, mogą osłabiać negatywny wpływ dżdżownic na zagęszczenie roztoczy. W eksperymencie Gutiérrez i in. (2008) w glebie wzbogaconej zhomogenizowaną materią organiczną zagęszczenie roztoczy i skoczogonków nie różniło się bez względu na to czy w glebie były dżdżownice, czy nie. Natomiast w glebie bez dodatku materii organicznej zagęszczenie mezofauny było istotnie niższe w glebie z dżdżownicami.

Z eksperymentu mezokosmosowego (Makulec i Olejniczak 2004), w którym analizowano wpływ zróżnicowanej roślinności i koprolitów dżdżownic na faunę glebową wynika, że dodatek koprolitów powodował wzrost ogólnego zagęszczenia roztoczy. Efekt ten był silniejszy w wariantach z mieszanką traw. Eksperyment laboratoryjny, w którym analizowałem reakcję mechowców na substancje wydzielane przez dżdżownice oraz na ich wydaliny wykazał, że są one atrakcyjne dla mechowców (ryc. 31). Osobniki *Scheloribates laevigatus* skupiały się na bibule pokrytej wydaliniami i wydzielinami dżdżownic już po 2 h eksperymentu. Wyciąg wodny z homogenatu z całych dżdżownic także przywabił mechowce, ale znacznie później, bo dopiero po 24 h (ryc. 32). W ekstraktach z dżdżownic znajdowano wiele substancji, m.in. kwas bursztynowy i hialuronowy (Zhang i in. 1992) czy też sterydy (Ismail i in. 1992). Dżdżownice wydzielają i wydalają poprzez powłoki ciała kompleks różnorodnych substancji mineralnych i organicznych. Mocz, zawierający głównie amoniak i mocznik, dżdżownice wydzielają w ilości 0,3-0,4 ml h⁻¹ na osobnika (Bahl, za: Laverack 1963). Śluz pełni rolę smaru w czasie drażenia korytarzy, a także jako ich spoiwo. Składa się z mukoprotein o niskim stosunku C/N, wynoszącym 3,8. Taką samą wartość C/N wykazują tkanki dżdżownic (Scheu 1991). Stężenie aminokwasów w śluzie *Metaphire guillemi* (endogeniczny gatunek azjatyckiej dżdżownicy; masa ciała 3-4,5 g) wynosi 181 µg ml⁻¹ (Zhang i in. 2009). Głodzona *A. caliginosa* wydziela w ciągu doby śluz w ilości 66,7 µg na g ciała, a karmiona 43,8 µg na g ciała (Needham 1957). Bibuła nasączona śluzem i moczem dżdżownic była w równym stopniu atrakcyjna dla mechowców co woda (ryc. 30). Zatem, to nie wydzielane w znacznych ilościach aminokwasy, mocznik czy mukoproteiny przywabiły mechowce lecz raczej odchody dżdżownic. Największe stężenie wydaliny dżdżownic było na bibulach, po których swobodnie się poruszały przez 24 h, i w tych wariantach eksperymentu laboratoryjnego zagęszczenie mechowców było najwyższe (ryc. 31). Homogenat z kolei stał się atrakcyjny dla mechowców dopiero po pewnym czasie. Być może dlatego, że namnożyły się na nim mikroorganizmy spośród których szczególnie grzyby stanowią główny pokarm gatunku użytego w eksperymencie – *S. laevigatus* (Schneider i in. 2004). Jednak wymagałoby to dodatkowych badań mikrobiologicznych.

Jak już wspomniałem w rozdziale 2.2.3, ciemne ubarwienie gatunku *S. laevigatus* i jego znaczna wielkość ułatwiająca nanoszenie na bibułę i obserwacje predestynowały go do eksperymentu z wydaliniami i wydzielinami dżdżownic. Co prawda, nie był dominującym i często występującym gatunkiem w eksperymencie terenowym. Użycie

Microppia minus, superdominanta i eukonstanta w eksperymencie terenowym ze względu na to, że jest to jeden z mniejszych gatunków mechowców oraz, że jest to gatunek zasiedlający głębsze warstwy gleby, wydawało się bezcelowe. Jego zachowanie mogło być zmienione przez nienaturalne dla niego środowisko – płaską, gładką powierzchnię szalki.

Wyniki eksperymentu terenowego i laboratoryjnego, w którym mechowce w ograniczonej objętości gleby podlegały bezpośredniemu oddziaływaniu dżdżownic wydawać się mogą przeciwstawne: w eksperymencie terenowym mechowce zwiększały swoje zagęszczenie i uzyskiwały wyższą średnią biomasę w obecności dżdżownic (w mieszance traw) natomiast we wspomnianym eksperymencie laboratoryjnym uciekały przed nimi. Otóż jest to kwestia skali. W dużym, dziesięciolitrowym pojemniku, w którym zagęszczenie dżdżownic wynosiło 0,6 osob./l, mechowce miały dość miejsca by jednocześnie móc unikać dżdżownic i korzystać z ich obecności, czy raczej pozostawianych przez nie wydaliny i wydzieliny. W dziesięciokrotnie mniejszym pojemniku, przy zagęszczeniu dżdżownic 2 osob./l, to oddziaływanie było silniejsze. Tu wykorzystanie dobrodziejstw wynikających z obecności dżdżownic nie było możliwe. Poza tym zawartość materii organicznej, a także mikroorganizmów prawdopodobnie ulegała stopniowemu wyczerpywaniu. Natomiast w eksperymencie terenowym, dzięki wzrostowi traw ubytek ten był kompensowany, czy nawet zawartość materii organicznej wzrastała.

Przeprowadzone przeze mnie eksperymenty obrazują złożoność relacji mechowce—dżdżownice: z jednej strony mieszanie gleby przez dżdżownice jest zagrożeniem dla mechowców, z drugiej produkowane przez nie wydzieliny, śluz i odchody są źródłem pożywienia a tunele dżdżownic mogą służyć nie tylko migracji, ale przede wszystkim ucieczce przed drapieżnikami (np. przed roztoczymi drapieżnymi), jak to jest u skoczogonków (Salmon i in. 2005). Przypuszczalnie w wyniku koewolucji mechowce wykształciły mechanizm unikania dżdżownic. Niska rozrodczość, długi cykl rozwojowy mechowców to wg Nortona (1994) następstwo ograniczenia ewolucyjnego polegającego na niedoskonałości trawienia. Sprawia ona, że tempo metabolizmu tych zwierząt jest dość niskie. O kompromisie ewolucyjnym mówimy wtedy, gdy zmiana wartości cechy poprawia jedną składową dostosowania kosztem innej składowej (Futuyma 2005). Być może u mechowców ograniczona zdolność do wykorzystywania zasobów jest kompensowana przez zwiększającą dostosowanie cechę adaptatywną – umiejętność unikania dżdżownic i korzystania z pochodzących od nich zasobów. Strategia ta niesie za sobą także koszty: struktury anatomiczne zdolne do odbierania dźwięków i wibracji podłoża

wymagają nakładów energetycznych, podobnie jak ucieczka z zagrożonych miejsc. Skoro kluczową rolę w tym mechanizmie mają grać czułki, to ciekawy byłby wynik eksperymentu, w którym oddziaływaniu dżdżownic poddane by były mechowce ich pozbawione.

Uzyskane przeze mnie wyniki pozwalają na stwierdzenie, że zwiększenie różnorodności gatunkowej roślin w powiązaniu z inżynierską działalnością i aktywnością pokarmową geofagicznych dżdżownic wpływają znacząco na przemiany w liczebności i strukturze zgrupowań mechowców glebowych. W zróżnicowanych gatunkowo układach roślinnych, mechowce osiągają wyraźnie wyższe zagęszczenia i biomasę w porównaniu do monokultur. Obecność i aktywność glebożernych dżdżownic z gatunku *A. caliginosa* dodatkowo pogłębia ten efekt zwiększając zarówno zagęszczenie jak biomasę mechowców w mieszance traw, a obniżając je w monokulturze kostrzewy czerwonej. Różnorodność zgrupowań mechowców jest wyższa w układach jednogatunkowych traw w porównaniu do wielogatunkowych. Dżdżownice nie wywierają istotnego wpływu zarówno na skład gatunkowy, jak i na różnorodność mechowców.

W swoich badaniach nie stwierdziłem, aby mechowce były przypadkowym, a tym bardziej wybiórczym składnikiem diety geofagicznego gatunku dżdżownicy *A. caliginosa*. Jednakże, aktywność tych dżdżownic w ograniczonej przestrzeni i przy niewielkich zasobach materii organicznej powoduje istotny spadek liczebności mechowców glebowych. Mechowce unikają bezpośredniego kontaktu z dżdżownicami, ale kompleks substancji wydzielanych i wydalanych przez dżdżownice przywabia mechowce. Zatem przyczyną redukcji liczebności mechowców w wyniku obecności dżdżownic jest konkurencja o zasoby (martwą materię organiczną) między tymi organizmami, a nie aktywne czy też przypadkowe żerowanie dżdżownic na mechowcach.

5. Bibliografia

- Arroyo J., Iturrondobeitia J. C. 2006 – Differences in the diversity of oribatid mite communities in forest and agrosystems lands – *Europ. J. Soil Biol.* 42: 259-269.
- Balogh J. 1958 – *Lebensgemeinschaften der Landtiere* – Akademie-Verlag, Berlin-Budapest.
- Bardgett R. D., Cook R. 1998 – Functional aspects of soil animal diversity in agricultural grasslands – *Appl. Soil Ecol.* 10: 263-276.
- Behan-Pelletier V. M. 1999 – Oribatid mite biodiversity in agroecosystems: role for bioindication – *Agric. Ecos. Environ.* 74: 411-423.
- Bernier N. 1998 – Earthworm feeding activity and development of the humus profile – *Biol. Fertil. Soils* 26: 215-223.
- Bohlen P. J., Parmelee R. W., Blair J. M. 2004 – Integrating the effects of earthworms on nutrient cycling across spatial and temporal scales – w: Edwards C. A. (red.) – *Earthworm ecology* – CRC Press, Boca Raton.
- Bongers T. 1990 – The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on species composition – *Oecologia* 83: 14-19.
- Bouché M. B. 1977 – Strategies lombricines – *Ecol. Bull.* 25: 122-132.
- Brown G. B. 1995 – How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? – *Plant and Soil* 170: 209-231.
- Byzov B. A., Khomyakov N. V. 2004 – The microbicidal activity of the earthworm gut extracts – Abstracts of 14th International Colloquium of Soil Zoology and Ecology: 120.
- Cannon R. S. C., Block W. 1988 – Cold tolerance of microarthropods – *Biol. Rev.* 63: 23-77.
- Carter A., Heinonen J., de Vries J. 1982 – Earthworms and water movement – *Pedobiologia* 23: 395-397.
- Chmielewski W. 1970 – The passage of mites through the alimentary canal of vertebrates – *Ekol. Pol.* 38: 741-756.
- Cianciolo J. M., Norton R. A. 2006 – The ecological distribution of reproductive mode in oribatid mites, as related to biological complexity – *Exp. Appl. Acarol.* 40: 1-25.
- Claperton M. J., Kanashiro D. A., Behan-Pelletier V. M. 2002 – Changes in abundance and diversity of microarthropods associated with Fescue Prairie grazing regimes – *Pedobiologia* 46: 496-511.
- Cole L., Dromph K. M., Boaglio V., Bardgett R. D. 2004 – Effect of density and species richness of soil mesofauna on nutrient mineralisation and plant growth – *Biol. Fertil. Soils* 39: 337-343.
- Coulson S. J. 2009 – Association of the soil mite *Diapterobates notatus* (Thorell, 1871) (Acari, Oribatidae) with *Cynomya mortuorum* (Linnaeus, 1761) (Calliphoridae, Calliphorinae): implications for the dispersal of oribatid mites – *Int. J. Acarol.* 6:121-129.
- Curry J. P. 1994 – *Grassland invertebrates, ecology influence on soil fertility and effects on plant growth* – Chapman & Hall, Londyn.

- 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 – *Biol. Fertil. Soils* 19: 166-172.
- Curry J. P., Schmidt O. 2007 – The feeding ecology of earthworms – A review – *Pedobiologia* 50: 463-477.
- Dalby P. R., Baker G. H., Smith S. E. 1996 – “Filter paper method” to remove soil from earthworm intestines and to standardise the water content of earthworm tissue – *Soil Biol. Biochem.* 28:685-687.
- Dash M. C., Senapati B. K., Mishra C. C. 1980 – Nematode feeding by tropical earthworms – *Oikos* 34: 322-325.
- Daugbjerg P. 1988 – Temperature and moisture preference of three earthworm species (*Oligochaeta: Lumbricidae*) – *Pedobiologia* 32: 57-64.
- Devliegher W., Verstraete W. 1997 – Microorganisms and soil physico-chemical conditions in the drilosphere of *Lumbricus terrestris*. *Soil Biol. Biochem.* 29: 1721-1729.
- Domes K., Scheu S., Maraun M. 2007 – Resources and sex: Soil re-colonization by sexual and parthenogenetic oribatid mites – *Pedobiologia* 51: 1-11.
- Edwards C. A., Bohlen P. J. 1996 – *Biology and ecology of earthworms* – Chapman & Hall, Londyn.
- Edwards C. A., Fletcher K. E. 1988 – Interactions between earthworms and microorganisms in organic matter breakdown – *Agric. Ecosystems Environ.* 24: 235-247.
- Eisenbeis G., Wichard W. 1987 – *Atlas on the biology of soil arthropods* – Springer-Verlag, Berlin–Nowy Jork.
- Eisenhauer N., Scheu S. 2008 a – Earthworms as drivers of the competition between grasses and legumes – *Soil Biol. Bioch.* 40: 2650-2659.
- Eisenhauer N., Scheu S. 2008 b – Invasibility of experimental grassland communities: the role of earthworms, plant functional group identity and seed size – *Oikos* 117: 1026-1036.
- Francis G. S., Tabley F. J., Butler R. C., Fraser P. M. 2001 – The burrowing characteristics of three earthworm species – *Aust. J. Soil Res.* 39: 1453-1456.
- Fraser P. M., Beare M. H., Butler R. C., Harrison-Kirk T., Piercy J. E. 2003 – Interactions between earthworms (*Aporrectodea caliginosa*), plants and crop residues for restoring properties of a degraded arable soil – *Pedobiologia* 47: 870-876.
- Futuyma D. 2005 – *Ewolucja* – Wydawnictwo Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.
- Gilarov M. S., Krivoluckij D. A. (red.) 1975 – *Opređelitel obitajuščich v počve klešč'ej (Sarcoptiformes)* – Nauka, Moskwa.
- Gryziak G. 2009 – Colonization by mites of glacier-free areas in King George Island, Antarctica – *Pesq. Agropec. Bras.* 44 (8): 891-895.
- Gulvik M. 2007 – Mites (Acari) as indicators of soil biodiversity and land use monitoring: a review – *Pol. J. Ecol.* 55: 415-440.
- Gutiérrez López M., Jesús Lidón J. B., Trigo Aza D., Díaz Cosín D. J. 2006 – Is *Hormogaster elisae* (*Oligochaeta, Hormogastridae*) a predator of mites and springtails? – *Europ. J. Soil Biol.* 42: 186-190.

- Gutiérrez López M., Jesús Lidón J. B., Trigo Aza D., Novo Rodríguez M., Díaz Cosín D. J. 2008 – Is there food competition between *Hormogaster elisae* (Oligochaeta, Hormogastridae) and soil microarthropods at El Molar (Madrid)? – *Europ. J. Soil Biol.* 44: 207-212.
- Gutiérrez López M., Ramajo Matesanz M., Jesús Lidón J. B., Díaz Cosín D. J. 2003 – The effect of *Hormogaster elisae* (Hormogastridae) on the abundance of soil Collembola and Acari in laboratory cultures – *Biol. Fertil. Soils* 37: 231-236.
- Gutiérrez López M., Ramajo Matesanz M., Jesús Lidón J. B., Fernández García R., Díaz Cosín 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.
- Haller T., Stolp H. 1985 – Quantitative estimation of root exudation of maize plants – *Plant and Soil* 86: 207-216.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. 2001 – PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis – *Palaeontologia Electronica* 4: 9 pp.
- Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M. C., Diemer M., Dimitrakopoulos P.G., Finn J., Freitas H., Giller P.S., Good J., Harris R., Högborg P., Huss-Danell K., Joshi J., Jumpponen A., Körner C., Leadley P. W., Loreau M., Minns A., Mulder C. P. H., O'Donovan G., Otway S. J., Pereira J. S., Prinz A., Read D. J., Scherer-Lorenzen M., Schulze E.-D., Siamantziouras A-S. D., Spehn E., Terry A. C., Troumbis A. Y., Woodward F. I., Yachi S., Lawton J. H. 1999 – Plant diversity and productivity experiments in European grasslands – *Science* 286: 1123-1127.
- Huston M. A., Aarssen L. W., Austin M. P., Cade B. S., Fridley J. D., Garnier E., Grime J. P., Hodgson J., Lauenroth W. K., Thompson K., Vandermeer J. H., Wardle D. A., Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M. C., Diemer M., Dimitrakopoulos P. G., Finn J. A., Freitas H., Giller P. S., Good J., Harris R., Högborg P., Huss-Danell K., Joshi J., Jumpponen A., Körner C., Leadley P. W., Loreau M., Minns A., Mulder C. P. H., O'Donovan G., Otway S. J., Pereira J. S., Prinz A., Read D. J., Scherer-Lorenzen M., Schulze E.-D., Siamantziouras A-S. D., Spehn E., Terry A. C., Troumbis A. Y., Woodward F. I., Yachi S., Lawton J. H. 2000 – No consistent effect of plant diversity on productivity – *Science* 289: 1255.
- Ilieva-Makulec K., Makulec G. 2007 – Does the activity of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* modify the plant diversity effect on soil nematodes – *Europ. J. Soil Biol.* 43: 157-164.
- Ilieva-Makulec K., Olejniczak I., Szanser M. 2006 – Response of soil micro- and mesofauna to diversity and quality of plant litter – *Europ. J. Soil Biol.* 42: 244-249.
- Ingham R. E., Trofymow J. A., Ingham E. R., Coleman D. C. 1985 – Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth – *Ecol. Monographs* 55: 119-140.
- Ismail S. A., Pulandiran K., Yegnanarayan R. 1992 – Anti-inflammatory activity of earthworm extracts – *Soil Biol. Bioch.* 24: 1253-1254.

- James S. W., Hendrix P. F. 2004 – Invasion of Exotic earthworms into north America and other regions – w: Edwards C. A. (red.) – Earthworm ecology – CRC Press, Boca Raton.
- Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. 1994 – Organisms as ecosystem engineers – *Oikos* 69: 373-386.
- Jouquet P., Dauber J., Lagerlöf J. 2006 – Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops – *App. Soil Ecol.* 32:153-164.
- Kaczmarek M. 1981 – Materiały i przyrządy do wydobywania zwierząt z gleby – w: Górny M., Grüm L. (red.) – Metody stosowane w zoologii gleby – PWN, Warszawa.
- Karg W. 1978 – Milben als Indikatoren zur Optimierung von pflanzenschutzmaßnahmen in apfelintensivanlagen – *Pedobiologia* 18: 415-425.
- Kasprzak K., Niedbała W. 1981 – Wskaźniki biocenotyczne stosowane przy porządkowaniu i analizie danych w badaniach ilościowych – w: Górny M., Grüm L. (red.) – Metody stosowane w zoologii gleby – PWN, Warszawa.
- Koehler H. 1998 – Secondary succession of soil mesofauna: A thirteen year study – *App. Soil Ecol.* 9: 81-86.
- Koehler H. 2000 – Natural regeneration and succession – results from a 13 years study with reference o mesofauna and vegetation, and implication for management – *Lands. Urban Plan.* 51: 123-130.
- Kram K. J. 2001 – Influence of leaf area on atmospheric input of elements to the ecosystems of the Kampinos National Park (Central Poland) – *Pol. J. Ecol.* 49: 327-337.
- Krantz G. W. 1978 – A manual of acarology – Oregon State University Book Stores Inc., Corvallis.
- Krebs C. 1989 – Ecological methodology – HarperCollins, New York.
- Kretzchmar A. 1978 – Quantification écologique des galeries de lombriciens. Techniques et premières estimations – *Pedobiologia* 18: 31-38.
- 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 Biol. Biochem.* 36: 2005-2011.
- Krivoluckij D. A. 1976 – Rol' pancirnych klešč'ej v biogeocenozach – *Zool. Z.* 55: 226-236.
- Laossi K.-R., Noguera D. C., Bartolomé-Lasa A., Mathieu J., Blouin M., Barot S. 2009 – Effects on an endogeic and an anecic earthworm on the competition between four annual plants and their relative fecundity – *Soil Biol. Biochem.* 41: 1668-1673.
- Laverack M. S. 1963 – The physiology of earthworms – Pergamon Press, Oxford.
- Legendre P., Legendre L. 1998 – Numerical Ecology – Elsevier, Amsterdam.
- Loquet M., Bhatnagar T., Bouché M. B., Rouelle J. 1977 – Essai d'estimation de l'influence écologique de lombriciens sur les microorganismes – *Pedobiologia* 17: 400-417.

- Loranger G., Ponge J. E., Blanchart E., Lavelle P. 1998 – Impact of earthworms on the diversity of microarthropods in vertisol (Martinique) – *Biol. Fertil. Soils* 27: 21-26.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J. P., Hector A., Hooper D. U., Huston M. A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D., Wardle D. A. 2001 – Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges – *Science* 294: 804-808.
- Lowe C. N., Butt K. R. 1999 – Interspecific interactions between earthworms: potential applications in soil amelioration – *Pedobiologia* 43: 808-817.
- Lowe C. N., Butt K. R. 2005 – Culture techniques for soil dwelling earthworms: A review – *Pedobiologia* 49: 401-413.
- Luxton, M. 1981 – Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. IV. Developmental biology – *Pedobiologia* 21: 312-340.
- Makulec G., Kusińska A. 1997 – The role of earthworms (Lumbricidae) in transformations of organic matter in the nutrient cycling in the soils of ley meadows and permanent meadows – *Ekol. Pol.* 45: 825-837.
- Makulec G., Olejniczak I. 2004. – Wpływ zróżnicowanej roślinności i nawożenia odchodami dżdżownic na mezofaunę glebową – *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.* 498: 147-152.
- Malmström A. 2008 – Temperature tolerance in soil microarthropods: Simulation of forest-fire heating in the laboratory – *Pedobiologia* 51: 419-426.
- Maraun M., Salamon J.-A., Schneider K., Schaefer M., Scheu S. 2003 – Oribatid mite and collembolan diversity, density and community structure in a moder beech forest (*Fagus sylvatica*): effects of mechanical perturbation – *Soil Biol. Biochem.* 35: 1387-1394.
- Maraun M., Visser S., Scheu S. 1998 – Oribatid mites enhance the recovery of the microbial community after a strong disturbance – *Appl. Soil Ecol.* 9: 175-181.
- Marinissen J. C. Y., Bok J. 1988 – Earthworm-amended soil structure: Its influence on Collembola population in grassland – *Pedobiologia* 32: 243-252.
- Martin J. A. 1977 – Factors influencing the loss of organic carbon from wheat roots – *Soil Biol. Biochem.* 9: 1-7.
- McKenzie B. M., Dexter A. R. 1993 – Size and orientation of burrows made by the earthworms *Aporrectodea rosea* and *A. caliginosa* – *Geoderma* 56: 233-241.
- McLean M. A., Parkinson D. 1998 – Impacts of epigeic earthworm *Dendrobaena octaedra* on oribatid mite community diversity and microarthropod abundances in pine forest floor: a mesocosm study – *Appl. Soil Ecol.* 7: 125-136.
- McLean M. A., Parkinson D. 2000 – Introduction of epigeic earthworm *Dendrobaena octaedra* changes the oribatid community and microarthropod abundances in a pine forest – *Soil Biol. Biochem.* 32: 1671-1687.
- McSorley R., Frederick J. J. 1996 – Nematode community structure in rows and between rows of a soybean field – *Fund. and Appl. Nematol.* 19: 251-261.
- 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: 514-524,

- Moody S. A., Pearce T. G., Dighton J. 1996 – Fate of some fungal spores associated with wheat straw decomposition on passage through the gut of *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea longa* – Soil. Biol. Biochem. 28: 533-537.
- Morisita M. 1959 – Measuring of interspecific association and similarity between communities – Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E Biol. 3: 65-80.
- Needham A. E. 1957 – Components of nitrogenous excreta in the earthworms *Lumbricus terrestris*, L. and *Eisenia foetida* (Savigny) – Exp. Biol. 34: 425-446.
- Niedbała W. 1980 – Mechowce — roztocze ekosystemów łądowych – PWN, Warszawa.
- Niedbała W. 2004 – Fauna Europaea: Oribatida – w: Magowski W. (red.) 2004 – Fauna Europaea wersja 1.3, <http://www.faunaeur.org>.
- Norton R. A. 1985 – Aspects of the biology and systematics of soil arachnids particularly saprophagous and mycophagous mites. – Quaest. Entomol. 21: 523-541.
- Norton R. A. 1994 – Evolutionary aspects of oribatid mites life histories and consequences for the origin of the Astigmata – w: Houck M. A. (red.) – Mites: ecological and evolutionary analyses of life-history patterns – Chapman & Hall, Nowy Jork.
- Norton R. A., Sillman D. Y. 1985 – Impact of oily waste application on the mite community of an arable soil – Exp. Appl. Acar. 1: 287-306.
- Norton, R.A., 1980. Observations on phoresy by oribatid mites (Acari: Oribatei) – Inter. J. Acarol. 6: 121-130.
- Ojala R., Huhta V. 2001 – Dispersal of microarthropods in forest soil – Pedobiologia 45: 443-450.
- Olejniak A. S., Byzov B. A., Bityutskij N. P. 2004 – The effect of excreted of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* on soil respiration – Abstracts of 14th International Colloquium of Soil Zoology and Ecology: 135.
- Olszanowski Z., Rajski A., Niedbała W. 1996 – Katalog fauny Polski. Roztocze (Acari), mechowce (Oribatida) 39 (9).
- Pawluśkiewicz B., Chwedoruk J., Makulec G. 2008 – The role of *Aporrectodea caliginosa* (Sav.) earthworms in turf biomass formation in biological remedying of light soil – Monografie Wydziału Inżynierii Mechanicznej i Robotyki 37: 151-159.
- Petrov P. 1996 – Przemiany w zespołach mechowców (Acari: Oribatida) zasiedlających glebę i ściółkę na tle sukcesji roślinności łąkowej – IE PAN, Dziekanów Leśny [rozprawa doktorska].
- Petrov P. 1997 – The reactions of communities of oribatid mites to plant succession on meadows – Ekol. Pol. 45: 781-793.
- Pearce T. G. 1978 – Gut contents of some lumbricid earthworms – Pedobiologia 18: 153-157.
- Pielou E. C. 1974 – Population and community ecology: principles and methods – Gordon and Breach, Nowy Jork.
- Pitkänen J., Nuutinen V. 1997 – Distribution and abundance of burrows formed by *Lumbricus terrestris* L. and *Aporrectodea caliginosa* Sav. in the soil profile – Soil Biol. Biochem. 29: 463-467.

- Rapport D. J., Rigier H. A., Hutchinson T. C. 1985 – Ecosystem behaviour under stress – *Am. Nat.* 125: 617-640.
- Rasputnig G. 2006 – Chemical alarm and defence in the oribatid mite *Collohmanna gigantea* (Acari: Oribatida) – *Exp. Appl. Acarol.* 39:177-194.
- Räty M. 2004 – Growth of *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea caliginosa* in an acid forest soil, and their effects on enchytraeid populations and soil properties – *Pedobiologia* 48: 321-328.
- Rekosz-Burlaga H., Gumieniuk I., Gajewska J., Garbolińska M. 2006 – Wpływ dżdżownic *Aporrectodea caliginosa* i różnorodności roślin na liczebność wybranych grup drobnoustrojów glebowych – *Acta Agr. Silv. Ser. Agr.* 49: 403-
- Remmert H. 1985 – *Ekologia* – PWRiL, Warszawa.
- Rožen A., Fijał K., Gruca B. 1995 – Feeding ecology of some earthworms (Lumbricidae) – *Acta Zool. Fenn.* 196: 90-91.
- Ruf A., Beck L. 2005 – The use of predatory mites in ecological soil classification and assessment concepts, with perspectives for oribatid mites – *Ecotox. Environ. Safety* 62: 290-299.
- Rusek J. 1985 – Soil microstructures – Contributions on specific soil organisms. *Quaestiones Entomologicae* 21: 497-514.
- Salmon S. 2001 – Earthworm excreta (mucus and urine) affect the distribution of springtails in forest soils – *Biol. Fertil. Soils* 34: 304-310.
- Salmon S., Geoffroy J. J., Ponge J. F. 2005 – Earthworms and collembola relationships: effects of predatory centipedes and humus forms – *Soil. Biol. Biochem.* 37: 487-495.
- Salmon S., Ponge J. F. 2001 – Earthworm excreta attract soil springtails: laboratory experiments on *Heteromurus nitidus* (Collembola: Entomobryidae) – *Soil Biol. Biochem.* 33: 1959-1969.
- Scheu S. 1987 – The role of substrate feeding earthworms (Lumbricidae) for bioturbation in a beechwood soil – *Oecologia* 72: 192-196.
- Scheu S. 1991 – Mucus excretion and carbon turnover of endogeic earthworms – *Biol. Fertil. Soil* 12: 217-220.
- Scheu S. 2004 – Effects of earthworms on plant growth: patterns and perspectives – *Pedobiologia* 47: 846-856.
- Scheu S., Schulz E. 1996 – Secondary succession, soil formation and development of a diverse community of oribatids and saprophagous soil macro-invertebrates – *Biodiv. Conserv.* 5: 235-250.
- Scheu S., Theenhaus T., Jones 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.
- Schneider K., Migge S., Norton R. A., Scheu S., Langel R., Reineking, Maraun M. 2004 – Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) – *Soil Biol. Biochem.* 36: 1769-1774.
- Senapati B., K. 1992 – Biotic interactions between soil nematodes and earthworms – *Soil Biol. Biochem.* 24: 1441-1444.

- Shimano S., Sakata T., Mizutani Y., Kuwahara Y., Aoki J-I. 2002 – Geranial: the alarm pheromone in the nymphal stage of the oribatid mite, *Nothrus palustris* – J. Chem. Ecol. 28: 1831-1837.
- Siemiann E. 1998 – Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity – Ecology 79: 2057-2070.
- Siepel H. 1994 – Life-history tactics of soil microarthropods – Biol. Fertil. Soils 18: 263-278.
- Skubała P. 1995 – Moss mites (Acarina: Oribatida) on industrial dumps of different ages – Pedobiologia 39: 170-184.
- Skubała P. 1999 – Colonization of dolomitic dump by oribatid mites (Acari, Oribatida) – Pedobiologia 43: 145-159.
- Skubała P. 2004 – Colonization and development of oribatid mite communities (Acari: Oribatida) on post-industrial dumps – Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego, Katowice.
- Skubała P., Gulvik M. 2005 – Pioneer oribatid mite communities (Acari, Oribatida) in newly exposed natural (glacier foreland) and anthropogenic (post-industrial dump) habitats – Pol. J. Ecol. 53: 395-407.
- Søvik G., Leinaas H. P. 2002 – Variation in extraction efficiency between juvenile and adult oribatid mites: *Ameronotus lineatus* (Oribatida, Acari) in Macfadyen high-gradient canister extractor – Pedobiologia 46: 34-41.
- Søvik G., Leinaas H. P., Ims R. A., Solhøy T. 2003 – Population dynamics and life history of the oribatid mite *Ameronothrus lineatus* (Acari, Oribatida) on the high arctic archipelago of Svalbard – Pedobiologia 47: 257-271.
- Springett J., Gray R. 1997 – The interaction between plant roots and earthworm burrows in pasture – Soil Biol. Biochem. 29: 621-625.
- Stamou G. P., Asikidis M. D., Argyropoulou M. D., Iatrou G. D. 1995 – Respiratory responses of oribatid mites to temperatures changes – J. Insect Physiol. 41: 229-233.
- Stanton N. L. 1979 – Patterns of species diversity in temperate and tropical litter mites – Ecology 60: 295-304.
- StatSoft Inc. 2007 – STATISTICA (data analysis software system), wersja 8.0 – <http://www.statsoft.pl>
- Swift M. J., Heal O. W., Anderson J. M. 1979 – Decomposition in terrestrial ecosystems – Univ. California Press.
- Tevis L. J., Newell I. M. 1962 – Studies on the biology and seasonal cycle of the giant red velvet mite, *Dinothrombium pandorae* (Walker) in Lake Maarsseveen – Netherl. J. Zool. 39: 246-263.
- Tilman D., Downing J. A. 1994 – Biodiversity and stability in grasslands – Nature 367: 363-365.
- Tiunov A. V., Bonkowski M., Alpeh J., Scheu S. 2001 – Microflora, Protozoa and Nematoda in *Lumbricus terrestris* burrows walls: a laboratory experiment – Pedobiologia 45: 46-60.
- Tomati U., Galli E., Grappelli A., Di Lena G. 1990 – Effect of earthworm casts on protein synthesis in radish (*Raphanus sativum*) and lettuce (*Lactuca sativa*) seedlings – Biol. Fert. Soils 9: 288-289.

- Urbašek F., Pižl V. 1991 – Activity of digestive enzymes in the gut of five earthworm species (Oligochaeta : Lumbricidae) – Rev. Ecol. Bol. Sol 28:461-468.
- Valle J. V., Moro R. P., Garvín M. H., Trigo D, Díaz Cosin D. J. 1998 – Growth in the laboratory of *Hormogaster elise* (Oligochaeta, Hormogastridae) – Appl. Soil Ecol. 9: 111-114.
- Wall D. H., Adams G., Parsons A. N. 2001. – Soil Biodiversity – w: Stuart F., Sala E. O., Huber-Sannwald E. (red.) – Global biodiversity in a changing environment – scenarios for the 21st century – Springer, Nowy Jork.
- Walter D. E., Moore J. C., Loring S. 1989 – *Symphella* sp. (Symphyla: Scolopendrellidae): predators of arthropods and nematodes in grassland soils – Pedobiologia 33: 113-116.
- Walter D. E., Proctor H. 2004 – Mites: ecology, evolution and behaviour – CABI Publishing, Wallingford.
- Wasilewska L. 1994 – Differences in development of soil nematode communities in single- and multi- species grass experimental treatments – App. Soil Ecol. 2: 53-64.
- Weigmann G. 2006 – Hornmilben (Oribatida). Die Tierwelt Deutschlands, 76. Teil – Goecke & Evers, Keltern.
- Whitford W. G. 1996 – The importance of the biodiversity of soil biota in arid ecosystems – Biodiv. Conserv. 5: 185-195.
- Wurst S., Langel R., Scheu S. 2005 – Do endogeic earthworms change plant competition? A microcosm study – Plant Soil 271: 123-130.
- Zaitsev A. S., Wolters V., Waldhardt R., Dauber J. 2006 – Long-term succession of oribatid mites after conversion of croplands to grasslands – Appl. Soil Ecol. 34: 230-239.
- Zhang F.-X., Guo B.-Z., Wang H.-Y. 1992 – The spermatocidal effects of earthworm extract and its effective constituents – Soil Biol. Bioch. 24: 1247-1251.
- Zhang S., Hu F., Li H. 2009 – Effects of earthworm mucus and amino acids on cadmium subcellular distribution and chemical forms in tomato seedlings – Bioresource Technol. 100: 4041-4046.
- Żyromska-Rudzka H. 1976 – The effect of mineral fertilization of a meadow on the oribatid mites and other soil mesofauna – Pol. Ecol. Studies 2: 157-182.
- Żyromska-Rudzka H. 1978 – The oribatid mite community as an ecosystem component accumulating and dispersing some chemical elements in an intensely fertilized meadow – Pol. Ecol. Studies 4: 107-121.
- Żyromska-Rudzka H. 1981 – Metody pomiaru biomasy fauny glebowej – w: Górny M., Grün L. (red.) – Metody stosowane w zoologii gleby – PWN, Warszawa.

