

ANNA KAJAK

Centrum Badań Ekologicznych PAN (dawniej Instytut Ekologii PAN)

Dziekanów Leśny

Konopnickiej 1, 05-092 Łomianki

e-mail: annakajak@poczta.onet.pl

FAUNA GLEBY A PROCESY MINERALIZACJI I AKUMULACJI MATERII ORGANICZNEJ 50 LAT BADAŃ NAD EKOLOGIĄ GLEBY W INSTYTUCIE EKOLOGII PAN

DAWNE CZASY – REGULACJA LICZEBNOŚCI

Gdy sięgam do prac z początków istnienia Zakładu Ekologii PAN, to jest z lat 50. i początków lat 60. ubiegłego wieku, zdumiewa rozmach, nowoczesność i pomysłowość podjętych tematów. Można śmiało powiedzieć, że w owym czasie nasze badania mogły wytyczać kierunek prac ekologicznych na świecie.

W tym początkowym okresie głównym zadaniem badań było poszukiwanie i ocena mechanizmów prowadzących do regulacji liczebności zwierząt. Chodziło o znalezienie czynników decydujących o tym, że liczebność populacji utrzymuje się w określonych granicach, na jakie zezwalają zasoby środowiska i zdolność reprodukcji populacji. Było to z reguły poszukiwanie dowodów potwierdzających hipotezę, a nie jedynie opis zjawisk.

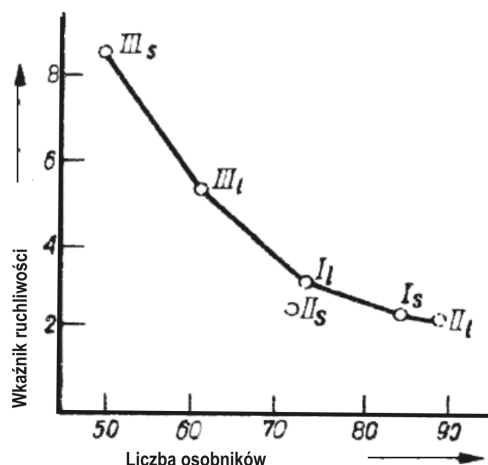
W. KACZMAREK (1953, 1961, 1963) postawił tezę, że bardzo ważnym mechanizmem w regulacji liczebności jest zależność między ruchliwością a zagęszczeniem zwierząt. Ten problem był przez niego i współpracowników analizowany w badaniach, przeprowadzonych w kilku ekosystemach leśnych, na różnych grupach makrofauny gleby (GRÜM 1965, ZIMKA 1966, STACHURSKI 1968, W. KACZMAREK 1978). Do analiz ruchliwości i penetracji terenu przez faunę wykorzystano dwa rodzaje pułapek: (i) łowiące bezkręgowce poruszające się w ściółce, wkopane w taki sposób, że ich górna krawędź znajdowała się równo z powierzchnią

ziemi i (ii) analogiczne pułapki wkopane głębiej, łowiące zwierzęta przemieszczające się wewnątrz gleby. Uzyskane wyniki zostały porównane z danymi o zagęszczeniu zwierząt, które uzyskiwano przez wycinanie prób gleby różnymi pobierakami, a następnie wypłaszanie z nich zwierząt w specjalnych, służących do tego celu aparatach.

W szeregu prac poświęconych makrofaunie gleby została zastosowana podobna metoda. Z reguły badania były prowadzone w kilku środowiskach, kontrastowych pod względem takich warunków środowiskowych jak: wilgotność, zasoby pokarmowe, zawartość próchnicy itp. Stanowiska porządkowano w ciąg względem głównej, różnicującej właściwości. Na tym tle przedstawiano liczebność, intensywność penetracji, ruchliwość poszczególnych populacji, względnie zespołów zwierząt, a także całość występującej makrofauny.

Wykazano, że wraz ze zwiększaniem się liczby gatunków, maleje ogólna liczebność zwierząt. Mniejsza liczebność fauny jest kompensowana przez wzmożoną ruchliwość (Ryc.1). Świadczy to o stosunkach konkurencyjnych między gatunkami.

Ruchliwość zwierząt w sposób bardzo czuły, precyzyjniej niż inne wskaźniki, reaguje na zmiany w środowisku. I tak np. intensywność penetrowania terenu przez drapieżce, lepiej niż ich liczebność i produkcja, informuje o

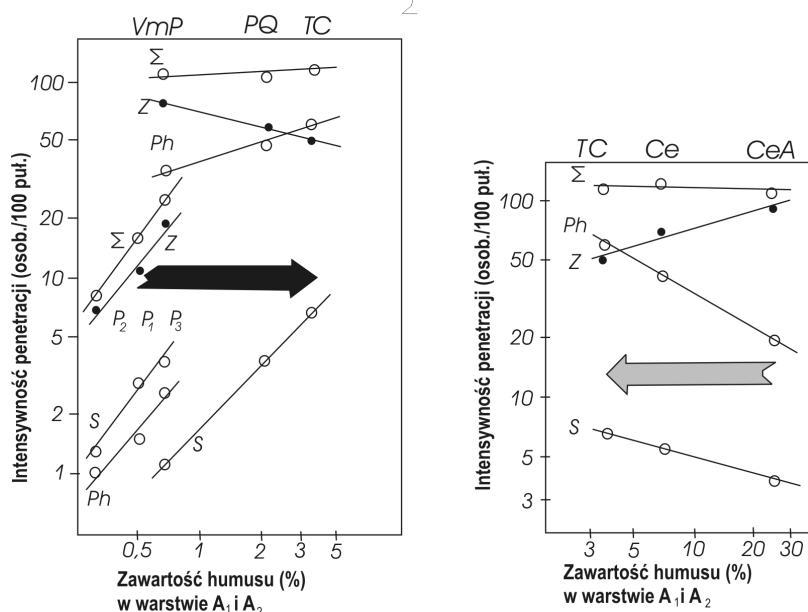


Ryc. 1. Zmiany ruchliwości makrofauny ze wzrostem liczby osobników. Dane ze ściółki i gleby w trzech stanowiskach leśnych (symbole oznaczają numery stanowisk (wg W. KACZMAREK 1963)).

tendencjach sukcesyjnych. W kolejnych stadiach sukcesji ekosystemów leśnych bardzo regularnie zmniejszała się intensywność penetracji ściółki przez drapieżce, w miarę wzrostu penetracji przez sapro- i fitofagi (Ryc. 2) (W. KACZMAREK 1978).

powoduje zmniejszenie się ruchliwości ofiary, i odwrotnie. W oddziaływaniach pośrednich, konkurencyjnych, zachodzących poprzez środowisko, z reguły okazywało się, że pokarm jest głównym czynnikiem, o który konkurują zespoły drapieżców.

W badaniach nad zwierzętami drapieżnymi gleby i ściółki bardzo przydatny okazał się podział na 3 grupy: (1) hemizoofagi – zwierzęta wielożerne, które żywią się głównie, ale nie wyłącznie, pokarmem zwierzęcym, istotny udział mają też dodatki pochodzenia roślinnego (tu zaliczono mrówki), (2) euzoofagi – zwierzęta wyłącznie drapieżne (np. pająki) i (3) parazoofagi – zwierzęta o przewadze pokarmu pochodzenia roślinnego w tym także detrytusu (np. chrząszcze z rodziny drutowców). Hemizoofagom – zwierzętom eurytopowym, mogącym odżywiać się różnorodnym pokarmem, przypisano kluczową rolę w regulacji zagęszczenia wszystkich występujących w danym środowisku zwierząt drapieżnych, lub okresowo drapieżnych, o podobnej wielkości. Spośród tej grupy rekrutowały się gatunki dominujące. Panujące warunki decydują przede



Ryc. 2. Penetracja ściółki i gleby przez makrofaunę należącą do trzech grup troficznych – fitofagów (Ph), saprofagów (S) i zoofagów (Z) w eutrofizującym (czarna strzałka) i oligotrofizującym (szara strzałka) ciągu sukcesyjnym (wg W. KACZMAREK 1978).

VmP – *Vaccinio myrtylli-Pinetum*, PQ – *Pineto-Quercetum*, TC – *Tilio-Carpinetum*, CeA – *Carici elongatae-Alnetum*, Ce – *Circae-Alnetum*

W oddziaływaniach bezpośrednich między populacjami, jakie zachodzą na przykład między drapieżcą a ofiarą, regulacja dokonuje się dzięki temu, że wzrost ruchliwości drapieżcy,

wszystkim o rozmieszczeniu właśnie najliczniejszego na danym terenie gatunku. Inne dostosowują swoją liczebność i ruchliwość do obecności dominantów. W wyniku tych

współzależności zarówno liczebność jak i penetracja terenu przez całą makrofaunę podlegały mniejszym wahanom, niż poszczególne składowe, tzn. tworzące makrofaunę populacje czy zespoły. Doprowadziło to do wniosku o kompensowaniu wzrostów liczby osobników w jednych grupach zwierząt, przez zmniejszanie się liczebności innych, a więc o zachodzącej regulacji liczebności.

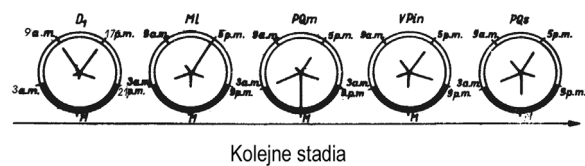
Postawiona została też jeszcze inna, ważna teza, mianowicie, że w zrównoważonych układach troficznych wielkość produkcji jest ewolucyjnie zbilansowana z wielkością eksploatacji. Tak więc, intensywność spasanía roślinności jest dopasowana do wielkości produkcji pierwotnej, tylko nadwyżki produkcji nad biomasą są usuwane przez roślinożerce. Stopień eksploatacji pokrywa się z możliwościami regeneracyjnymi roślinności (W. KACZMAREK 1969). W ekosystemach leśnych eksploatacja nie wywołująca zakłóceń wynosi od 5–10% produkcji roślinnej, w ekosystemach trawiastych z wypasem bydła, wielkość ta może sięgać 30–45%, a w środowisku wodnym, gdzie producentami są glony – znacznie więcej, ponad 70%. Istnieje więc współzależność między liczebnością roślinożerców a wielkością produkcji roślinnej. Jedną z dróg zabezpieczających zachowanie tej równowagi jest działanie zróżnicowanego układu drapieżców. Dzięki istnieniu takich współzależności układ zachowuje stabilność.

Poszukiwaniom mechanizmów regulacji liczebności w obrębie wybranych grup saprofagów lub drapieżców poświęcono szereg prac (M. KACZMAREK 1963, 1973, 1975; GRÜM 1959, 1965, 1971; STACHURSKI 1968, 1972; ZIMKA 1971, 1974). I tak, w badaniach nad liczebnością *Collembola* (M. KACZMAREK 1963, 1973, 1975) przedstawione zostały reakcje szeregu dominujących gatunków na wilgotność gleby – w okresach niedoboru lub nadmiaru wilgotności. Pozwoliło to wydzielić grupy gatunków różnie reagujących na ten czynnik – oligowalentnych i poliwalentnych. Te pierwsze zależą od warunków siedliskowych, drugie od liczebności gatunków oligowalentnych. Konkurencja okazała się najsilniejsza w optymalnych warunkach wilgotnościowych, co przejawia się w przestrzennym unikaniu gatunku dominującego liczebnie, przez pozostałe (W. KACZMAREK 1975).

Bardzo pomysłowa jest praca STACHURSKIEGO (1968), który wykazał zależność między liczebnością, emigracją i śmiertelnością w

populacji stonóg, a wszystko rozgrywało się na tle konkurencji o pokarm i przestrzeń na kępach olsu. Wykorzystano fakt, że w ciągu roku, w zależności od poziomu wód gruntowych, zmienia się objętość wynurzonych kęp, a więc i możliwości emigracji i zasoby pokarmu dla analizowanych zwierząt.

Warto zwrócić uwagę jeszcze na trzy prace doktorskie dotyczące drapieżców. BREYMEYER (1966), w swojej rozprawie analizowała konkurencję między kilkoma grupami drapieżnej makrofauny [(pająki (*Araneae*), mrówki (*Formicidae*), chrząszcze z rodziny biegaczowatych (*Carabidae*) i kusakowatych (*Staphylinidae*), kosarze (*Opiliones*), pareczniki (*Chilopoda*)] penetrującymi ściółkę w Puszczy Kampinoskiej. Zastosowała, jako metodę połowu zwierząt, pułapki pozwalające na wyznaczenie rytmiki dobowej tej penetracji. Okazało się, że istnieje tendencja do wymijania się szczytów penetracji między dużymi pajakami, mrówkami i chrząszczami z rodziny biegaczowatych. Z postępującą sukcesją wzrastała równomierność wykorzystania doby. W wieloletnich lasach penetracja była przez cały okres doby po-



Ryc. 3. Porównanie rytmu dobowego penetracji terenu przez drapieżne stawonogi w ekosystemach na różnych etapach sukcesji (wg BREYMEYERA 1966).

Stanowiska: D – łąka z zespołu *Stellario-Deschampsietum caespitosae*, Ml – fragmenty olsu porastającego łąkę z rzędu *Molinietalia*, PQm – w wyższych partiach *Carpinion betuli*, w niższych – *Alnus glutinosa*, VPIn – *Vaccinio-myrtilli Pinetum*, PQs – *Pino-Quercetum*. Dane z pułapek opróżnianych w godzinach 3, 9, 17, 21, 24. Długość wskazówek zegara oznacza intensywność penetracji w danej porze. Warto zwrócić uwagę, że wraz z sukcesją penetracja jest bardziej równomiernie rozłożona w ciągu doby.

dobna, podczas gdy w młodych lasach występowały okresy prawie całkowitego braku aktywności i okresy nasilonej aktywności tych drapieżnych stawonogów (Ryc. 3).

W dwóch pracach analizowany był pokarm drapieżców – praca KAJAK (1965) poświęcona składowi pokarmu pajaków sieciowych i ZIMKI (1974) dotycząca pokarmu żab. Ofiarami obu tych grup zwierząt jest fauna związana z glebą;

saprofagiczne muchówki, są najczęstszym pokarmem pajaków, ruchliwa fauna dna lasu – pokarmem żab. Badania KAJAK wykazały, że w sieci łąwią się muchówki bezpośrednio po wylocie. Ilość owadów złowionych danego dnia jest ściśle skorelowana z wielkością produkcji osobników dorosłych przypadającą na dany dzień, a nie z wielkością ich zagęszczenia danego dnia, czy nawet z intensywnością przelotów (KAJAK i OLECHOWICZ 1969, KAJAK 1977).

Sądzę, że omówione tu prace dotychczas się nie zestarzały, zawierają hipotezy, które zostały dobrze, przynajmniej w wielu z nich, udowodnione. Głoszone wówczas poglądy są wciąż jak najbardziej aktualne. Należy więc zapytać dlaczego pozostały często nieznane. Niektóre z nich zostały napisane kulawym językiem angielskim, co może częściowo tłumaczyć niepowodzenia, nie rozumiem jednak dlaczego te wyniki nie znalazły się w polskich

podręcznikach ekologii. Może zbyt mało uwagi poświęcono współpracy z innymi ośrodkami w Polsce, w których wówczas ekologia dopiero zaczynała się rozwijać, zbyt mało było też wystąpień na zjazdach i konferencjach.

Następny chronologicznie okres badań – Międzynarodowy Program Biologiczny zostanie omówiony w opracowaniu Andrzejewskiej (w przygotowaniu do druku), dlatego nie zatrzymuję się tu na omawianiu uzyskanych wówczas wyników, choć w wielu rozmowach powtarza się opinia, że był to okres największego rozkwitu Instytutu Ekologii i chociaż wiele prac z tego okresu dotyczyło środowiska glebowego. Trzeba zaznaczyć, że prace były poświęcone głównie ocenie wielkości konsumpcji i produkcji różnych grup zwierząt na tle wielkości dopływu energii oraz porównaniu różnych ekosystemów pod tym względem.

KOORDYNACJA – WIELKIE PROGRAMY – NAWOŻENIE, ODWODNIENIE TORFOWISK

Na początku lat 70., a więc po okresie Międzynarodowego Programu Biologicznego, wkroczyliśmy w epokę wielkich programów. Były one po części kontynuacją badań poprzedniego okresu. Podobnie jak wówczas przyświecała im idea koordynacji badań prowadzonych przez różne ośrodki w Polsce i analizowania całych ekosystemów, uwzględnienia kluczowych procesów jakie w nich zachodzą.

NAWOŻENIE MINERALNE – WPŁYW NA EKOSYSTEM

Ważnym tematem podjętym przez nas były badania wpływu intensywnego nawożenia mineralnego na ekosystem. Zostały one przeprowadzone na łąkach PGR-Bródno, położonego na obrzeżach Warszawy, trwały od 1972 do 1974 r. Koordynatorem był Tadeusz Traczyk. Dzięki swojemu urokowi osobistemu potrafił zachęcić kilka ośrodków do współpracy. Włączyło się do tych badań szeregię gleboznawców i chemików z SGGW – Zbigniew Czerwiński, Zygmunt Brogowski, Ignacy Łakomic, Jerzy Prac, Krystyna Czarnowska i Alina Kusińska. Przy projektowaniu poletek doświadczalnych zaangażowany był Instytut Melioracji i Użytków Zielonych. Badaniami objęto większość komponentów ekosystemu – glebę, roślinność, mikroorganizmy oraz najliczniejsze grupy zwierząt. Tam po raz pierwszy stwierdzi-

liśmy, że gdy ekosystem poddawany jest stresom, następuje w nim to, co później zostało nazwane przez prof. Trojana „gorączką ekosystemu”, to znaczy przebudowa struktury zespołów, zmierzająca w kierunku zmniejszania się rozmiarów organizmów. Prowadzi to do przyspieszenia szeregu procesów, głównie do przyspieszonej mineralizacji materii, kosztem retencji (Tabela 1) (TRACZYK 1976, 1978; PĘTAŁ 1983, 1987). To samo zjawisko zostało potem wykazane w badaniach odwodnionych torfowisk (PĘTAŁ 1991, PĘTAŁ i STACHURSKI 1991b).

Pod wpływem nawożenia nastąpił aż czterokrotny wzrost plonu nadziemnych części roślin, i populacji żerujących tam roślinożerców. Równocześnie zmniejszyła się biomasa korzeni, a także dużych saprofagów – humifikatorów i drapieżców (Tabela 1). Mimo, że zawartość pierwiastków podawanych w nawożeniu wzrosła, w tkankach roślin i zwierząt, nie uchroniło to jednak ekosystemu łąkowego przed wypłukiwaniem pierwiastków do wód gruntowych.

W tym okresie Instytut spotkał ogromny cios. Rzeczywistą przyczyną wydarzeń były, jak sądzę, zbyt dobre stosunki Instytutu z nauką zachodnią, wyrobione dzięki współpracy nawiązanej w czasie Międzynarodowego Programu Biologicznego. Ta współpraca bardzo nie podobała się ówczesnym władzom. Podjęto działania, które zmusiły do odejścia z Instytutu

Tabela 1. Zmiany w biocenozie łąki pod wpływem intensywnego nawożenia mineralnego NPK (680 kg ha⁻¹) (wg PĘTAŁ 1983)

Parametry	Poletka kontrolne K	Poletka nawożone N	N/K
Liczba gatunków roślin	34	22	0,65
Plon (g s.m. m ⁻²)	253,8	1072,6	4,22
Biomasa korzeni i pędów podziemnych (g s.m. m ⁻²)	813,9	596,8	0,73
Biomasa zwierząt (mg s.m. m ⁻²)			
Roślinożerce piętra nadziemnego	166,01	248, 1	1,49
Roślinożerce w glebie	1835,0	1200,0	0,65
Saprofagi a (mikrostawonogi)	129,5	204,3	1,58
Saprofagi b (humifikatory)	26443,2	20840,7	0,79
Drapieżce	566,8	190,0	0,35
Przeciętny ciężar osobnika	0,32	0,25	0,78

kilku bardzo cennych osób, o cechach przywódczych. Powstała wtedy wyrwa nie dała się zasklepić. Instytut nigdy więcej nie miał też Dyrektora tak oddanego jego sprawom, jak jego pierwszy Dyrektor, Profesor Kazimierz Petruszewicz.

KONSEKWENCJE ODWODNIENIA TORFOWISK

Kolejnym dużym programem koordynowanym przez Instytut były badania skutków odwodnienia torfowisk w dolinie Biebrzy. Głównym projektodawcą tych badań był prof. Henryk Okruszko z Instytutu Melioracji i Użytków Zielonych, który zainicjował współpracę kilkunastu instytucji z różnych stron Polski. Objęto badaniami geologię doliny, warunki klimatyczne, wody powierzchniowe i podziemne, właściwości gleb, zbiorowiska roślinne, zespoły zwierząt. Dzięki współpracy wielu osób z różnych specjalności możliwe było wszechstronne badanie przemiany torfowisk. Nie trzeba dodawać, że koordynacja prac tak dużego zespołu była bardzo trudna. Powierzono ją Zakładowi Ekologii Gleby IEPAN, który powstał w 1978 r. a ja zostałam jego kierownikiem. Problem węzłowy MR11/15, w którym mieściły się te badania przypadał na okres 1976–1980.

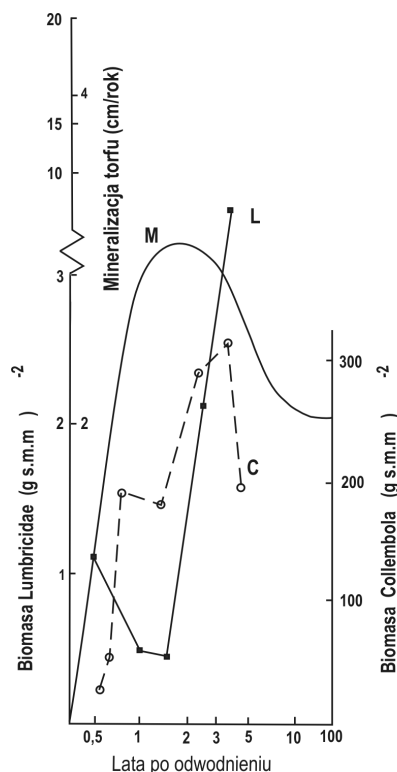
Badania biebrzańskie trwały z przerwami, aż do 1998 r. i w kolejnych fazach obejmowały inne fragmenty doliny i inne zagadnienia. Bardzo intensywnie rozwijały się na terenie torfowiska Wizna w latach 1994–1995, dzięki włączeniu ich do europejskich badań torfowisk, finansowanych przez Komisję Europejską (3-ci Program Ramowy), a koordynowanych przez dr Berwyna Williamsa z Macauley Land Use Research Institute z Aberdeen (Wielka Brytania). Koordynatorem tematu prowadzonego w Polsce – Rola zwierząt bezkręgowych w mineralizacji węgla i azotu (ERBCIPDCT 930029), była Joanna Pętał.

Badania torfowisk, prowadzone przez Zakład Ekologii Gleby, rozpoczęte w 1978 r., dotyczyły zmian następujących wraz z upływem czasu od odwodnienia, w przebiegu procesu mineralizacji torfu i w biocenozie. Wiadomo, że nagromadzony przez tysiąclecia torf ulega po odwodnieniu gwałtownemu murszeniu. Jak szybko ten proces postępuje w różnych warunkach i w jaki sposób można go hamować, to były podstawowe pytania, na które szukano odpowiedzi. Dzięki temu, że pierwsze odwodnienia doliny rozpoczęto już w XIX w., a następnie kilkakrotnie rozszerzano ich obszar, można było stosując metodę chronosekwencji, porównać ze sobą rozwój biocenozy w ciągu kilku pierwszych lat bezpośrednio po

odwodnieniu, ze stanem po upływie kilkunastu, kilkudziesięciu oraz 100 lat trwania sukcesji wtórnej. Można też było prześledzić przebieg zjawisk w glebach wywodzących się z torfów o różnej genezie, a więc powstałych z różnych zbiorowisk roślinnych – turzycowisk, rozwijających się w strefie zalewów lub mechowisk w mniej żyznej strefie bez zalewowej, czy też z olsów występujących na brzegach doliny.

Zagospodarowanie naturalnych torfowisk powoduje zasadnicze zmiany w warunkach siedliskowych. Następuje przede wszystkim zmiana kierunku sukcesji – przewaga procesów mineralizacji materii organicznej nad jej produkcją i akumulacją, zamiana roślinności bagiennej na zbiorowiska z przewagą traw, wydłużenie okresu aktywności organizmów i powiększenie przestrzeni objętej ich penetracją. W pierwszym okresie, bezpośrednio po zagospodarowaniu powierzchnia torfowisk nie jest jeszcze zadarniona, spośród zwierząt występują tylko te grupy, które są przystosowane do odbywania wędrówek, takie jak mszyce (Aphidoidea), muchówki (Diptera), piewiki (Auchenorrhyncha), a więc ruchliwe zwierzęta piętra nadziemnego. Wolniej postępuje regeneracja fauny glebowej. Potrzeba co najmniej trzech lat, aby biomasa tej fauny osiągnęła poziom spotykany na łąkach użytkowanych od wielu lat. W początkowym okresie, jedynie organizmy, które wzmagają mineralizację materii, a więc mikroorganizmy i nicienie mikrobożerne osiągają liczebność bliską występującej na wieloletnich łąkach. Znaczna jest też aktywność enzymów glebowych (KAJAK i współaut. 1985, 1991c; WASILEWSKA 1991). Sprzyja to szybkiemu ubywaniu torfu, tym bardziej, że w pierwszym okresie zawiera on najwięcej składników łatwo rozkładalnych. Uwolnione składniki mineralne nie mogą być w pełni wykorzystane przez słabo rozwiniętą roślinność, czy retendowane przez ubogie zespoły zwierząt. Wiele produktów rozkładu ekosystem traci na skutek wymywania, wywiewania lub ulatniania się do atmosfery.

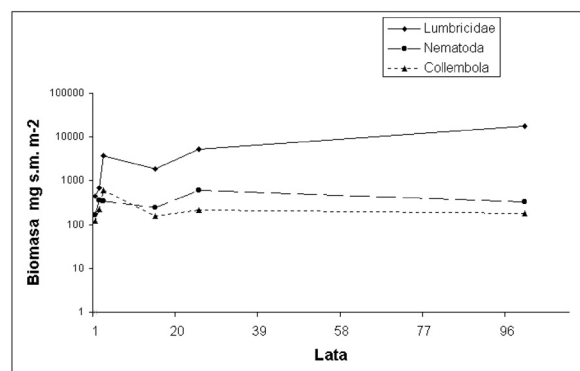
W miarę upływu lat, stopniowo procesy mineralizacji przebiegają wolniej, biomasa fauny powiększa się i znacznie przekracza wielkość osiąganą w naturalnych torfowiskach (Ryc. 4, 5). Zmiany następujące w liczebności i strukturze troficznej organizmów świadczą o stopniowym stabilizowaniu się biocenoz, o mniejszej podatności na zmiany. Wyrazem tych tendencji jest postępujący, z upływem czasu,



Ryc. 4. Zmiany biomasy fauny glebowej (mg suchej masy m^{-2}) w pierwszych latach po odwodnieniu torfowiska (wg KAJAK i współaut. 1985, KAJAK 1989) na tle danych o szybkości ubywania torfu (M) (wg EGGELSMANA 1976).

L – Lumbricidae, C – Collembola

wzrost liczby gatunków, zmniejszanie się stopnia dominacji, wzrost biomasy zwierząt stymulujących procesy humifikacji, a także biomasy drapieżców i ich udziału w całkowitej biomasie, zmniejszanie się natomiast biomasy nicieni mikrobożernych. Z upływem lat następują też zmiany wielkości zwierząt, ubywają drobne zwierzęta należące do mikrofauny, o krótkich



Ryc. 5. Zmiany biomasy fauny glebowej w ciągu 100 lat od odwodnienia torfowiska (wg KAJAK i OKRUSZKO 1990, MAKULCA 1991, WASILEWSKIEJ 1991).

cyklach życiowych i szybkiej przemianie materii, które przyczyniają się do przyspieszenia procesów rozkładu, a rośnie biomasa zwierząt większych, należących do mezo- i makrofauny. Wykazane także zostały zmiany strategii życiowych w obrębie poszczególnych grup zwierząt następujące z upływem lat. U nicieni na przykład, ma miejsce zastępowanie gatunków najdrobniejszych, o najszybszej przemianie materii i dużej płodności, przez większe. Dobrze kategoryzuje wielkość tych przemian, tzw. wskaźnik dojrzałości zespołu, który rośnie bardzo regularnie z upływem czasu od odwodnienia (WASILEWSKA 2002). Jest to wskaźnik informujący o fazie sukcesji, wprowadzony przez BONGERSA (1990) do analizowania zmian w zespołach nicieni. Gatunkom nadaje się rangi w skali od 1 do 5 w oparciu o takie cechy jak wielkość, płodność, długość życia, przystosowanie do życia w zmiennych warunkach. Najniższe rangi nadaje się najmniejszym gatunkom kolonizatorów, najbardziej odpornym na zakłócenia. Suma udziałów gatunków o różnych rangach decyduje o wielkości wskaźnika.

Badania powtórzone na tych samych stanowiskach po upływie 15-tu lat potwierdziły wcześniejsze wnioski uzyskane drogą porównania stanowisk odwodnionych w różnym czasie (KAJAK i współaut. 1984, 1985; ANDRZEJEWSKA 1991; PĘTAL 1991, 1999; KAJAK, OKRUSZKO 1990, 1991c; WASILEWSKA 1991, 2002; KAJAK i PĘTAL 2001).

Stwierdzono, że zmienność liczebności fauny glebowej jest w glebach torfowych bardzo duża, w porównaniu z łąkami na glebach mineralnych. Średnie zagęszczenie dżdżownic za rok mogło wahać się w tym samym miejscu w kolejnych latach dziesięciokrotnie (KAJAK i OKRUSZKO 1990). Podobnego rzędu wahania

wykazano też w grupie skoczogonek Collembola (KACZMAREK 1991). Podstawowym czynnikiem decydującym o liczebności organizmów na torfowiskach jest wilgotność gleby. Wzrost wilgotności powoduje istotne zmniejszenie intensywności wydzielania CO₂ z gleby, liczebności mikroflory i drobnych zwierząt glebowych (przede wszystkim nicieni). Na zasadzie kompensacji wzrasta równocześnie liczebność roślinożerców związanych z warstwą nadziemną (PĘTAL 1991b).

Jednym z przejawów procesu murszenia torfu jest mineralizacja materii organicznej, ale też zachodząca równocześnie humifikacja. Większą zawartość kwasów fulwowych i huminowych stwierdza się w silnie zmurszałych torfach, czyli w tych wywodzących się z torfów olesowych lub szuwarowych, niż w słabo zmurszałych wywodzących się ze zbiorowisk niskich turzyc (OKRUSZKO i KOZAKIEWICZ 1973, OKRUSZKO 1976). Wydaje się to dziwne kiedy się weźmie pod uwagę bardzo małą biomasę dużych bezkręgowców glebowych stymulujących humifikację materii w tych przesuszonych murszach olesowych o zaawansowanym rozkładzie. Zagadkę pozwalają rozwikłać dane o faunie glebowej naturalnych torfowisk. Otóż w zbiorowiskach *Carici elongatae Alnetum*, z których powstają torfy olesowe, występuje bogata fauna glebowa, bogata między innymi w dżdżownice i inne bezkręgowce, przyczyniające się do humifikacji materii. Dzięki temu występuje duża zawartość związków humusowych w glebach, które się z tych torfów wywodzą. Stąd też większa ich zawartość w starych warstwach torfu podścielających mursz, niż w nowych, znajdujących się na powierzchni (KAJAK i PĘTAL 2001).

EKSPERYMENTY TERENOWE

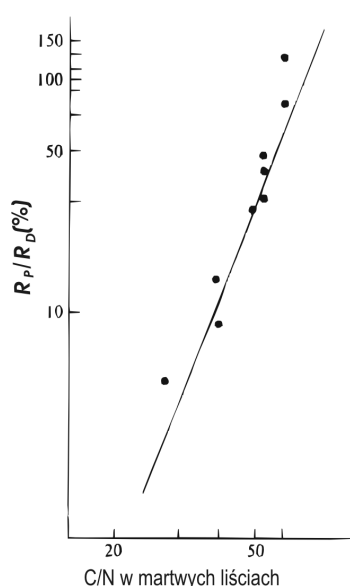
ZNACZENIE DRAPIEŻNYCH STAWONOGÓW W ROZKŁADZIE ŚCIOŁKI

Badaniom glebowym od dawna towarzyszyły eksperymenty pozwalające wyjaśnić pytania, jakie nasuwały badania terenowe. Ideą tych eksperymentów terenowych było, żeby prowadząc je jak najmniej zmienić warunki, w których żyją analizowane zwierzęta, żeby mierząc rolę którejś z grup organizmów nie zakłócać ich normalnego funkcjonowania.

Jednym z zagadnień, któremu poświęcono wiele badań było określenie znaczenia, w gospodarce ekosystemu, drapieżnych stawono-

gów, penetrujących powierzchnię ziemi, takich jak chrząszcze biegaczowate, mrówki, pająki. W ekologii światowej cały impet badań nad drapieżcami został skierowany na poszukiwanie możliwości regulacji, czy też redukcji liczebności roślinożerców. Powstały tomy opracowań i przeprowadzono wiele eksperymentów poświęconych możliwości zapobiegania lub szybkiego zwalczania gradacji szkodników. Drapieżnictwo na saprofagach jakoś nikogo nie interesowało, mimo, że procesy rozkładu są równie ważne jak procesy produkcji. Dotyczy to zwłaszcza ekosystemów lądowych, gdzie

większość materii roślinnej (60–90%) nie jest zjadana w postaci żywej tkanki, lecz ulega rozkładowi w glebie. Badania efektów nawożenia mineralnego, a w jeszcze większym stopniu badania odwodnionych torfowisk zwróciły naszą uwagę na zjawisko ubywania materii organicznej gleby i na potrzebę zahamowania, czy choćby spowolnienia tego procesu. Powstało pytanie, czy drapieżce mogą wywierać wpływ na to zjawisko. Przegląd danych literatury wykazał, że jeżeli różne środowiska lądowe ustawi się w szereg, od żyznych, w których szybko odbywa się mineralizacja materii, po ubogie, gdzie ona zachodzi powoli, to okaże się, że bardzo regularnie udział drapieżców wzrasta wraz ze spowalnianiem tego procesu



Ryc. 6. Zależność między szybkością rozkładu ściółki, wyznaczoną przez stosunek C/N w liściach, a intensywnością oddychania ($\text{kcal m}^{-2}\text{rok}^{-1}$) drapieżców (P) w porównaniu z oddychaniem saprofagów (D). Wykorzystano dane z 8 ekosystemów leśnych, 5 łąkowych, 1 pola uprawnego (wg KAJAK i JAKUBCZYK 1977).

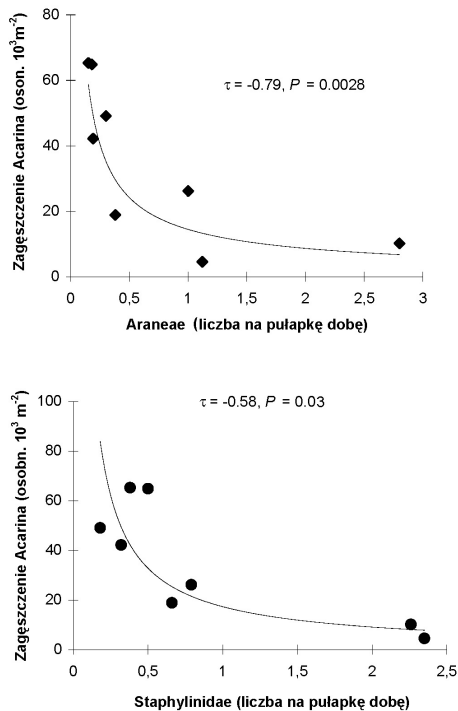
(Ryc. 6) (KAJAK 1977). Stąd zrodziła się idea eksperymentalnego sprawdzenia, czy obficie penetrujące ściółkę drapieżne stawonogi wywierają wpływ na przebieg rozkładu materii. Przeprowadzono badania, które polegały na zastosowaniu izolatorów eliminujących penetrację tych zwierząt z fragmentów łąki. Pozwoliło to porównać przebieg rozkładu materii w miejscach, gdzie odbywała się normalna penetracja przez drapieżce i tam, gdzie penetracja była zmniejszona. Wszystkie izolatory zrobione zostały z takiej samej, gęstej siatki. Część z nich została zaopatrzona w okienka, przez które mogła

wnikać cała makrofauna, poruszająca się po powierzchni ziemi, inne były takich okienek pozbawione. Cylindrycznym pobierakiem wycinano 15-to centymetrowej długości walce gleby, wkładano je do izolatorów i następnie umieszczano w tych samych otworach, z których zostały wyjęte. Bardzo dbano o to, żeby ingerencja w układ była taka sama, we wszystkich porównywanych wariantach eksperymentu. W izolatorach zamkniętych, nie penetrowanych przez makrofaunę, zwiększała się liczebność potencjalnych ofiar drapieżców. Zawsze była to grupa zwierząt najliczniejsza w danym okresie i środowisku. Eksperyment pozwalał określić powiązania pokarmowe między zjadającymi a zjadanymi. Chodziło jednak o to, żeby ocenić nie tylko zmiany następujące w liczebności ofiar, ale konsekwencje tych zmian w procesach rozkładu. Podczas krótkotrwałych eksperymentów trudno wychwycić stosunkowo niewielkie różnice w zawartości substancji organicznej gleby, ze względu na dużą zmienność przestrzenną. Powstał więc pomysł, aby zastosować jednakowe podłoże we wszystkich wariantach eksperymentu, na tyle ubogie, żeby każdy przyrost zawartości próchnicy można było zarejestrować. Zastosowano jako podłoże piasek, później piasek z domieszką gliny. Dla dokładniejszego przeanalizowania rozkładu wprowadzone zostały ściśle określone co do wielkości i składu gatunkowego nawózki ściółki i umieszczone na powierzchni piasku lub gleby (KAJAK i JAKUBCZYK 1976; KAJAK i współaut. 1991d, 2000; SZANSER 2001). Ubogie podłoże zostało wykorzystane nie tylko w doświadczeniach z drapieżcami, ale wszędzie tam, gdzie przedmiotem analiz były zmiany rozkładu materii – a więc w ocenach znaczenia różnorodności runi łąkowej i znaczenia pasów leśnych dla krajobrazu pól uprawnych (KAJAK i współaut. 1991a; KAJAK i WASILEWSKA 1992, 1997; BOGDANOWICZ i SZANSER 1997; SZANSER w druku; WOJEWODA i RUSSEL w druku).

Eksperymenty nad wpływem drapieżców na rozkład materii zostały po raz pierwszy przeprowadzone w 1973 r. na poletkach, gdzie analizowano wpływ nawożenia mineralnego na ekosystem łąkowy (KAJAK i JAKUBCZYK 1976, 1977). Prowadzono je następnie na kilku różnych łąkach, według zbliżonego schematu (KAJAK i współaut. 1991a, 2000, KAJAK 1997; SZANSER 2001). Zawsze bardzo trudnym momentem było założenie eksperymentu. Należało bowiem w krótkim czasie pobrać i odpo-

wiednio wkopać ponownie kilkaset walców gleby. Wymagało to współpracy kilku osób i dobrej pogody.

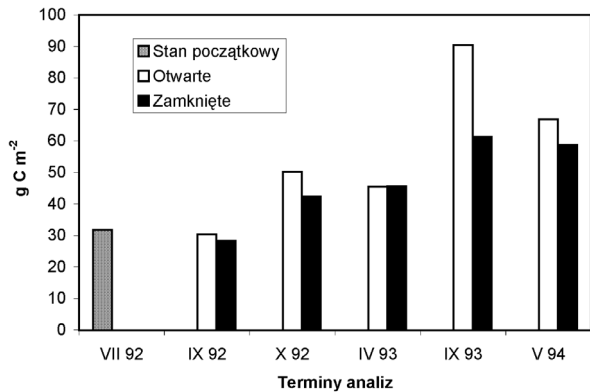
W izolatorach niedostępnych dla drapieżców penetrujących powierzchnię ziemi stwierdzano najczęściej większe zagęszczenia takich zwierząt, jak wazonkowce i skoczogonki. Najtrudniejszy i najbardziej zaskakujący okazał się eksperyment przeprowadzony w la-



Ryc. 7. Zależność między intensywnością penetracji terenu przez Araneae (A) i Carabidae (B) a zagęszczeniem Acarina w izolatorach otwartych (wg KAJAK i współaut. 2000).

τ – współczynnik korelacji Kendalla.

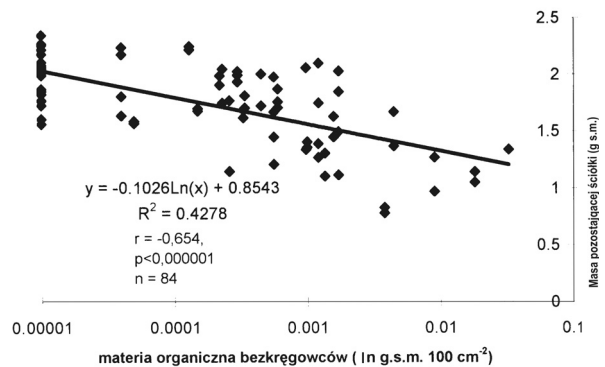
tach 1992/1993. Panowała wówczas niebywała susza. Podjęte próby podlewania poletka spaliły na panewce. Roślinność wędła, a fauna glebowa, która bardzo ceni sobie wilgotną glebę, stawała się nieliczna. Drapieżce początkowo odpowiadały na ten stan rzeczy wzmożoną penetracją, ale później i one się „załamały”. Było ich znacznie mniej, niż zwykle. Inne zwierzęta niż poprzednio stały się ofiarami drapieżców; były to mszyce żerujące na korzeniach (*Anoecia corni*) i grzybożerne roztocze (*Tyrophagus* sp.) (Ryc. 7). Wpływ dużych drapieżnych stawonogów na zawartość materii organicznej, we wszystkich kolejnych eksperymentach pozostał niezmienny; z reguły występo-



Ryc. 8. Zawartość węgla w górnej warstwie piasku, umieszczonego w izolatorach otwartych – penetrowanych przez makrofaunę i zamkniętych – nie dostępnych dla penetracji (wg KAJAK i współaut. 2000).

wała większa zawartość materii organicznej gleby przy zachowanej penetracji terenu przez drapieżce (Ryc. 8). Zastanawiając się nad mechanizmami tego zjawiska wyciągnięto wniosek, że badane drapieżce najczęściej redukują liczebność zwierząt grzybożernych, stymulując dzięki temu rozwój grzybów, kosztem bakterii. Grzyby, jak dowodzi szereg autorów (MOORE 1994, HU i współaut. 1995, BEARE i współaut. 1997), przyczyniają się do akumulacji węgla w podłożu.

W długookresowych eksperymentach stwierdziliśmy, że wpływ makrofauny na rozkład materii wzrasta z upływem czasu. Po około dwu latach od wyłożenia ściółki, następuje przyspieszenie jej ubywania w wariantach penetrowanych przez makrofaunę złożoną głównie z dużych stawonogów. Jedną z przyczyn tego zjawiska było pozostawianie przez zwierzęta martwych ciał i odchodów, a więc



Ryc. 9. Zależność szybkości ubywania ściółki od ilości szczątków i odchodów bezkręgowców. Dane z eksperymentu terenowego (wg SZANSERA 2001).

łatwo rozkładalnej materii, która aktywizuje mikroorganizmy i stymuluje rozkład zalegającej ściółki (Ryc. 9) (SZANSER 2001, WOJEWODA i współaut. 2002).

MANIPULACJA LICZEBNOŚCIĄ DŹDŻOWNIC, MROWISKA, PRZENOSZENIE GLEBY

Manipulacja zastosowana w opisanych wyżej eksperymentach polegała na niedopuszczeniu do izolatorów zwierząt pewnej kategorii wielkości. Kolejne eksperymenty dotyczyły oceny roli zwierząt poprzez zwiększanie ich obsady. W analogicznych do poprzednio opisanych walcach gleby zwiększono liczbę dżdżownic (MAKULEC 2002). Dzięki tej metodzie okazało się, że pod wpływem dżdżownic rośnie biomasa mikroorganizmów, aktywność enzymów glebowych, przyspiesza rozkład celulozy. Zmniejszyła się natomiast pod ich wpływem liczebność nicieni bakteriożernych i skoczogonek. Przy wysokich zagęszczeniach dżdżownic przyspieszona zostaje mineralizacja materii organicznej torfu (Ryc. 10).

Wart wzmianki jest też inny eksperyment przeprowadzony na walcach gleby na terenie odwodnionych torfowisk. Zastanawialiśmy się nad tym, czy można przyspieszyć stan równowagi między dopływem a rozchodowaniem materii organicznej oraz czy uda się spowolnić procesy mineralizacji torfu, jeżeli szybciej nastąpi opanowanie gleby przez bezkręgowce. Próbowaliśmy to zrobić przenosząc glebę z nowo odwodnionego torfowiska, w której brakowało większych zwierząt, na teren dwóch łąk wieloletnich. Okazało się, że przeniesienie, bezpośrednio po odwodnieniu, walców bardzo żyznej gleby w teren o obfitej faunie powoduje gwałtowny rozwój w niej zwierząt. Osiągają one liczebność kilkakrotnie większą niż w glebie wieloletniej łąki, w której te walce zostały umieszczone. Po upływie roku gleba odwodnionego torfowiska traci swoją atrakcyjność. Przeniesiona w analogiczny sposób w drugim roku po odwodnieniu wykazuje najczęściej mniejsze zagęszczenia, niż w otoczeniu, do którego ją przeniesiono. Rozkład ściółki i murszenie torfu w tej przeniesionej glebie zachodziło jednak równie szybko, a nawet szybciej, niż na łące wieloletniej i niż na pozabawionej zwierząt łące macierzystej.

Ciekawe było śledzenie zasiedlania walców gleby, niemal pozabawionych większych zwierząt, po przeniesieniu na bogatą pod tym względem łąkę wieloletnią. Przeanalizowano to

na przykładzie skoczogonek. W tej grupie gatunki należące do kolonizatorów, które szybko opanowują nowy teren, po przeniesieniu wraz z glebą na łąkę wieloletnią drastycznie zmniejszyły liczebność w porównaniu z glebą macierzystą, ale zachowały większą liczebność niż w otoczeniu. Gatunki stosunkowo liczne w obu środowiskach, ale obficie reprezentowane na wieloletniej łące, zwiększały liczebność w przeniesionych walcach gleby. Trzecia grupa, gatunki nieliczne lub nieobecne na nowej łące, o dużej liczebności w glebie łąki wieloletniej, w ciągu kilku miesięcy po przeniesieniu gleby, stały się w niej dominantami. Stopniowo następowało więc upodabnianie się składu gatunkowego i struktury liczebności zespołu przeniesionego do gleby otoczenia. Stopień podobieństwa gatunkowego (wskaźnik Marczewskiego-Steinhaus) między glebą przeniesioną w pierwszym roku a glebą łąki wieloletniej, w której ją umieszczono wyniósł po kilku miesiącach 50%; w drugim roku podobieństwo gleby przeniesionej wzrosło do 59% (KAJAK i współaut. 1991b, KAJAK i M. KACZMAREK 1994).

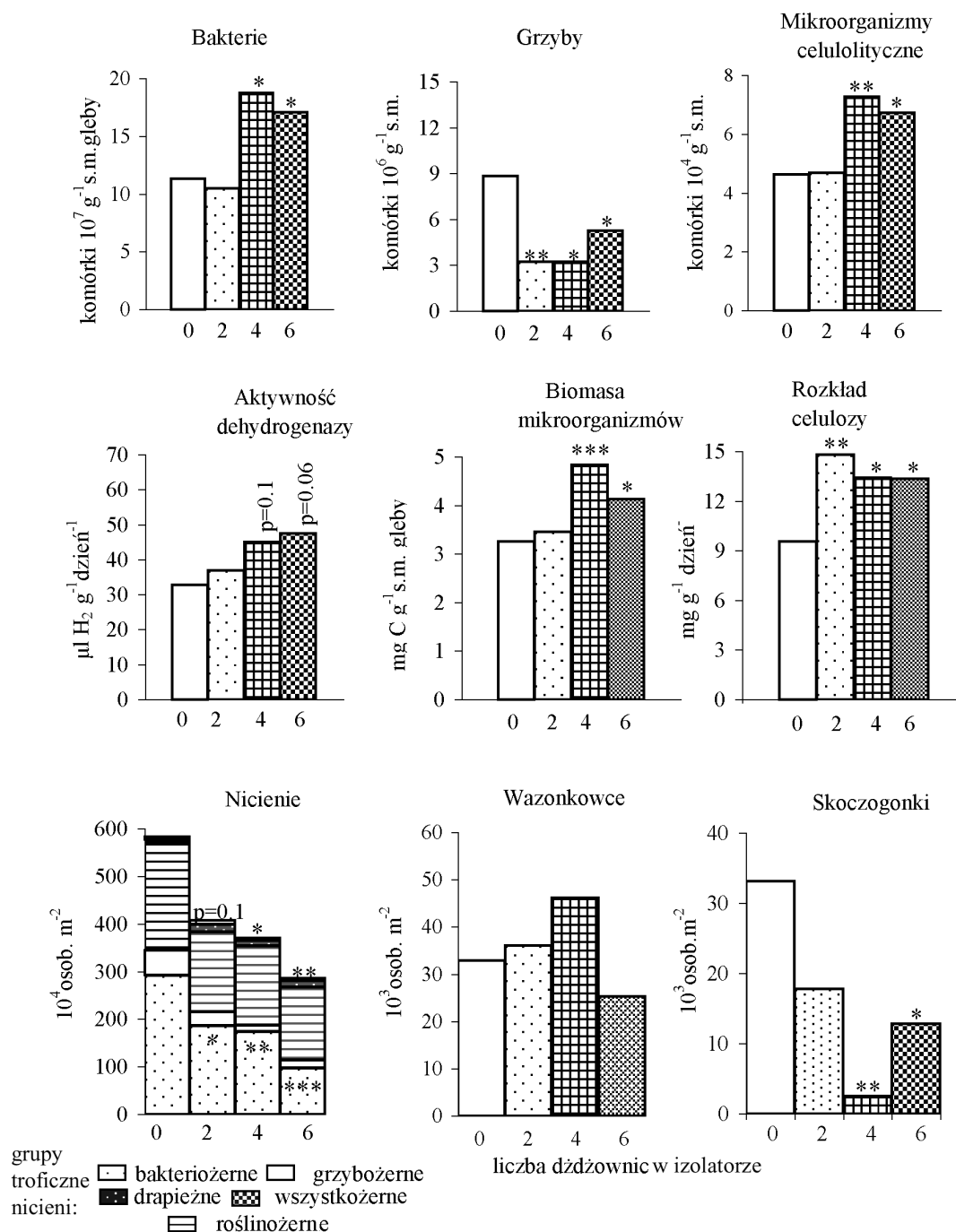
Taka translokacja walców gleby i procesy zasiedlania zwróciły uwagę na możliwość zastosowania metody „szczepienia” gleby odpowiednimi gatunkami przy prowadzeniu rekultywacji torfowisk, co pozwoliłoby zachować niektóre ginące gatunki.

Dla oceny wpływu zwierząt na środowisko nie zawsze potrzebny jest eksperyment. Przy analizie oddziaływania mrówek na procesy glebowe wykorzystana została możliwość porównania przetworzonej przez mrówki gleby mrowisk, z tą, znajdującą się w otoczeniu.

Jak wykazały badania prowadzone na łąkach (mineralnych i hydrogenicznych) mrowisko bardziej sprzyja mineralizacji niż humifikacji materii organicznej. Świadczy o tym mniejsza w glebie mrowisk niż w otoczeniu, zawartość węgla, więcej kationów wymiennych w kompleksie sorpcyjnym, większa aktywność mikrobiologiczna (CZERWIŃSKI i współaut. 1971; JAKUBCZYK i współaut. 1972; PĘTAŁ i KUSIŃSKA 1994; PĘTAŁ 1997, 1998). W środowiskach żyznych różnice między wielkością tych parametrów w mrowiskach i otoczeniu są mniejsze niż w środowiskach uboższych. Zwraca również uwagę selektywne oddziaływanie tych samych gatunków mrówek na grupy fizjologiczne mikroflory glebowej w różnych środowiskach. Czasem stymulują one rozwój ogólnej liczby bakterii i grzybów hamując rozwój promieniowców (CZERWIŃSKI i współaut.

1971), kiedy indziej aktywność grzybów i mikroorganizmów celulolitycznych, hamując aktywność bakterii, w tym także promieniowców (PĘTAL i współaut. 1992).

rodzaju *Myrmica* zależy struktura gniazd. Przy ich powiększaniu zwiększa się porowatość i w ślad za tym zmniejsza gęstość objętościowa gleby. W dużych społeczeństwach zwiększony



Rys 10. Wpływ dżdżownic na szybkość mineralizacji oraz na biomasę mikroflory i fauny (wg MAKULCA 2002).

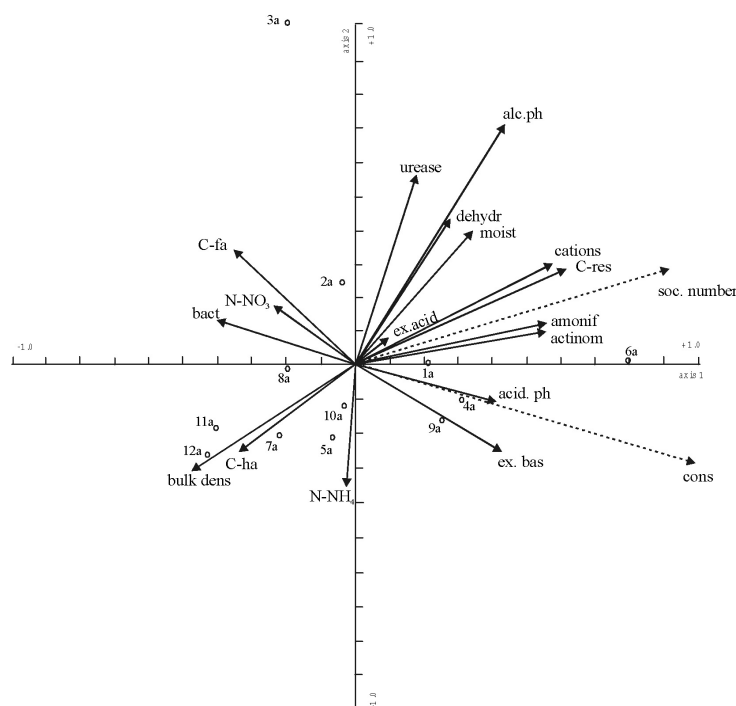
W kilku opracowaniach zwrócono uwagę na wpływ wielkości kolonii mrówek na niektóre właściwości gleby (PĘTAL 1980, 1997, 1998; PĘTAL i współaut. 1992; PĘTAL i KUSIŃSKA 1994). Od wielkości społeczeństw gatunków z

jest dopływ do gniazd materii organicznej bogatej w związki azotowe. Z wielkością tego dopływu dodatnio skorelowana jest wilgotność gleby i aktywność niektórych grup mikroflory, a także ilość uwalnianych w procesie mi-

neralizacji pierwiastków oraz ich zawartość w kompleksie sorpcyjnym gleby. Zwiększona porowatość i napowietrzenie gleby mrowisk, w porównaniu z otoczeniem, sprzyjają wypłukiwaniu rozpuszczalnych i ruchliwych jonów metalicznych i jonów azotu. Wynika stąd, że mrowiska, różnicując procesy glebowe, przyczyniają się do wzrostu mozaikowatości (heterogenności) ekosystemu.

Wpływ mrówek na fizyczne, chemiczne oraz biotyczne warunki glebowe porównano, między torfowiskami różniącymi się genezą

torfu, stosując wielowymiarowe techniki statystyczne. Stwierdzono, że na wszystkie badane cechy gleby mają wpływ społeczeństwa mrówek – ich liczebność i konsumpcja. W glebie mrowisk zmianie podlegają ilości i relacje między tymi cechami. Stwierdzono zwłaszcza silny wpływ mrówek na aktywność mikrobiologiczną i ilość uwolnionych w trakcie mineralizacji pierwiastków. Natomiast skład ilościowy frakcji związków humusowych był bardziej zależny od typu torfu (Ryc. 11).



Ryc. 11. Diagram RDA przedstawiający zależność między cechami gleby mrowisk a społeczeństwami mrówek (wg PĘTAL i współaut. 2003).

Strzałki przedstawiają właściwości gleby (linie ciągłe) oraz cechy społeczeństw mrówek (liczba osobników, konsumpcja) (linie przerywane). Oś 1 reprezentuje 91% zmienności całkowitej a oś 2–8% tej zmienności. Zmienne: actinom – actinomycetes, amonif – amonifikatory, C-res – C we frakcji humin (residuum), cations – Ca^{++} , Mg^{++} , K^{+} , Na^{+} w wodnych ekstraktach, moist – % wilgotności gleby, dehydr – aktywność dehydrogenazy, alc.ph – aktywność fosfatazy alkalicznej, urease – aktywność ureazy, C-fa – C w kwasach fulwowych, N-NO_3 – jony w ekstraktach wodnych, bact – bakterie, bulk dens – gęstość objętościowa gleby, C-ha – C w kwasach humusowych, N-NH_4 – jony w ekstraktach wodnych, ex.bas – kationy wymienne, acid ph – aktywność fosfatazy kwaśnej.

ZAKOŃCZENIE

Nasze badania dotyczyły, najogólniej rzecz ujmując, roli zwierząt glebowych w procesach rozkładu materii i powiązań między zwierzętami a mikroflorą. Te zagadnienia były przez lata w literaturze światowej niedoceniane. Dopiero w ostatnim dziesięcioleciu zwrócono uwa-

gę, że chociaż procesy życiowe zwierząt znaczą niewiele w całkowitej gospodarce ekosystemu, to dzięki rozlicznym powiązaniom ich znaczenie jest często bardzo duże (LAVELLE 2000, WARDLE i GILLER 1996, ANDREN i współaut. 1999, WOLTERS 2000).

Należy na koniec zadać pytanie, czy cały nasz wysiłek zmierzający do rozwiązywania ważnych, jak nam się wydawało, zagadnień, został zmarnowany. W momencie kiedy o tym piszę następuje likwidacja Instytutu Ekologii PAN. Często bardzo dobrzy pracownicy są zwalniani i stają się nikomu niepotrzebni. Wielu ludzi, którzy z różnych względów odeszli, chętnie utrzymałoby nadal współpracę z Instytutem, ale nikt się o to nie troszczy. Szkoda, że u nas tak mało się dba o wykształconych ludzi, mimo, a może właśnie dlatego, że jesteśmy otoczeni pustynią kulturalną. Jest tendencja, żeby radykalnie zerwać ze wszystkim co było, nieza-

leżnie od jego wartości. Jedyne wyjście widzę w napisaniu dobrego podręcznika ekologii, w którym znajdą się dokonania Instytutu.

Za cenne uwagi i uzupełnienia maszynopisu serdecznie dziękuję moim kolegom: p. prof. dr hab. Elizie Dąbrowskiej-Prot, dr Marii Kaczmarek, dr Grzegorzowi Makulcowi, dr Ewie Nowak, Prof. dr hab. Joannie Pętał-Figielskiej, dr Maciejowi Szanserowi, prof. dr hab. Lucynie Wasilewskiej, mgr Danucie Wojewodzie. Wyrazy podziękowania chcę wyrazić także nieznanemu recenzentowi za bardzo staranne przeczytanie tekstu i wnikliwe uwagi.

INFLUENCE OF SOIL FAUNA ON PROCESSES OF MINERALIZATION AND HUMIFICATION OF ORGANIC MATTER

S u m m a r y

The paper presents results of investigations done in forest and grassland soils on: 1) the density control, 2) changes in soil fauna and soil processes as a consequence of management (NPK fertilizing, fen drainage) and 3) results of the field experiments on the influence of soil fauna on organic matter mineralization and storage in soil. Ad. 1. In the first decade, mainly interactions among predatory macroarthropods were studied. The results showed that the mobility of populations is a regulatory factor of the density and production of soil communities, and that activity-density of particular trophic groups reflects precisely their successional trends in ecosystems. The competition for food is the most important in soil communities. The dominant species, belonging as a rule to the group of eurytopic species play the main role as the regulating factor in the community. The impact of these species on the density and mobility of other community

components is more important than changes in environmental conditions. Ad 2. The studies on the influence of management on ecosystems were included in the broad programmes in which many specialists from varied scientific disciplines (pedology, plant and animal ecology, climatology) were involved. The result points to the decrease in the species diversity and to the diminishing size of organisms as important effects of management intensification. Ad 3. Field exclusion experiments were carried out in mesocosms to analyse the role of epigeic, mobile macroarthropod predators in decomposition processes. The results suggest that predators reduced the numbers of mainly fungivorous mesofauna. As a consequence proportions between bacteria and fungi were changed, one of the possible consequences is the higher organic matter storage in the mesocosms accessible for predators.

LITERATURA

- ANDREN O., BRUSSARD L., CLARHOLM M., 1999. *Soil organism influence on ecosystem-level processes – bypassing the ecological hierarchy?* Appl. Soil Ecol. 11, 177–188.
- ANDRZEJEWSKA L. (red.). 1991. *Peat grassland ecosystems. I. Soil and plants*. Pol. Ecol. Stud. 17, 3–135.
- BEARE M. H., HU S., COLEMAN P. F., HENDRIX P. F., 1997. *Influences of mycelial fungi on soil aggregation and organic matter storage in conventional and no-tillage soils*, Appl. Soil Ecol. 8, 211–219.
- BOGDANOWICZ L., SZANSER M., 1997. *The decomposition rate of Dactylis glomerata grass litter in meadow ecosystems differing in age and management*. Ekol. Pol. 45, 647–663.
- BONGERS T., 1990. *The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition*. Oecologia 83, 14–19.
- BREYMEYER A., 1966. *Relations between wandering spiders and other epigeic predatory Arthropoda*. Ekol. Pol. 2, 27–71.
- CZERWIŃSKI Z., JAKUBCZYK H., PĘTAŁ J., 1971. *Influence of ant hills on the meadow soils*. Pedobiologia 11, 277–283.
- EGGELSMANN R., 1976. *Peat consumption under influence of climate, soil condition and utilization*. 5-th Int. Peat Congress, NOT, Poznań, 233–247.
- GRÜM L., 1959. *Sezonowe zmiany aktywności biegaczowatych (Carabidae)*. Ekol. Pol. 7, 255–268.
- GRÜM L., 1965. *The significance of the migration rate of individuals in the regulation of intensity of penetration of the habitat by populations of two species of Carabidae: Carabus arcensis Hrbst and Pterostichus niger. Schall*. Ekol. Pol. 13, 575–591.
- GRÜM L., 1971. *Spatial differentiation of the Carabus L. (Carabidae, Col.) mobility*. Ekol. Pol. 19, 1–34.

- HU S., COLEMAN D. C., BEARE M. H., HENDRIX P. F., 1995. *Soil carbohydrates in aggrading and degrading agroecosystems: influences of fungi and aggregates*. Agric. Ecosyst. Environ. 54, 77–88.
- JAKUBCZYK H., PĘTAŁ J., CZERWIŃSKI Z., CHMIELEWSKI K., 1972. *Ants as agents of the soil habitat changes*. Ekol. Pol. 20, 153–161.
- KACZMAREK M., 1963. *Jahreszeitliche Quantitätsschwankungen der Collembolen verschiedener waldbiotope der Puszca Kampinowska*. Ekol. Pol. 11, 127–139.
- KACZMAREK M., 1973. *Collembola in the biotopes of the Kampinos National Park distinguished according to the natural succession*. Pedobiologia 13, 257–272.
- KACZMAREK M., 1975. *An analysis of Collembola communities in different pine forest environments*. Ekol. Pol. 23, 265–293.
- KACZMAREK M., 1991. *Communities of Collembola in reclaimed organic soil formed of various types of peat*. Pol. Ecol. Stud. 17, 221–247.
- KACZMAREK W., 1953. *Badania nad zespołami mrówek leśnych*. Ekol. Pol. 69–96.
- KACZMAREK W., 1961. *On the role of euryecious species in biocenotic regulation phenomena*. Bull. Pol. Ac.: Biol. cl.II, 9, 41–45.
- KACZMAREK W., 1963. *An analysis of interspecific competition in communities of the soil macrofauna of some habitats in the Kampinos National Park*. Ekol. Pol. 17, 421–484.
- KACZMAREK W., 1969. *Liczebność populacji a obfitość pokarmu w zrównowazonych łańcuchach troficznych*. Ekol. Pol. 15, 71–76.
- KACZMAREK W., 1978. *Die lokomotorische Aktivität der Bodenfauna als Parameter der trophischen Struktur und der Sukzession von Waldokosystemen*. Pedobiologia Bd. 18, 433–441.
- KAJAK A., 1965. *An analysis of food relations between the spiders-Ananeus cornutus clerck and their prey in meadows*. Ekol. Pol. 32, 717–764.
- KAJAK A., 1977. *Drapieżce bezkręgowce w ekosystemach trawiastych*. Wiad. Ekol. 23, 132–178.
- KAJAK A., 1989. *Czy ubożenie fauny może wpływać na zawartość próchnicy w glebach uprawnych*. Wiad. Ekol. 35, 235–249.
- KAJAK A., 1997. *Effects of epigeic macroarthropods on grass litter decomposition in mown meadow*. Agric. Ecosyst. Environ. 64, 53–63.
- KAJAK A., OLECHOWICZ E., 1969. *The role of web spiders in elimination of Diptera in the meadow ecosystem*. Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle 41, 233–236.
- KAJAK A., JAKUBCZYK H. H., 1976. *Trophic relationships of epigeic predators*. Pol. Ecol. Stud. 2, 219–229.
- KAJAK A., JAKUBCZYK H., 1977. *Experimental studies on predation in the soil-litter interface*. Ecol. Bull. 25, 493–496.
- KAJAK A., OKRUSZKO H., 1990. *Grasslands on drained peats in Poland*. [W:] *Managed Grasslands*. BREYMEYER A. (red.). Elsevier, Amsterdam, 213–253.
- KAJAK A., WASILEWSKA L., 1992. (red.). *Różnorodność roślinności i jej konsekwencje dla ekosystemu łąkowego. Różnowiekowe łąki Suwalszczyzny*. SGGW-AR CPBP.04.10, 80, 336.
- KAJAK A., KACZMAREK M., 1994. *Could wetland soil fauna be restored after restoration of fen habitats?* Proc. Int. Symposium Conservation and Management of Fens, 428–436.
- KAJAK A., WASILEWSKA L., 1997. *Changes in meadow ecosystems as consequence of secondary succession and plant diversity (synthesis of research)*. Ekol. Pol. 45, 839–859.
- KAJAK A., PĘTAŁ J., 2001. *Drained fens: comparison of N mineralization processes and biotic structures after 15 and 30 years of secondary succession*. Pol. J. Ecol. 49, 261–270.
- KAJAK A., OKRUSZKO H., PĘTAŁ J., 1984. *Peatlands of the Biebrza valley, environmental conditions and changes under the influence of management. I. Environmental conditions of the valley and biota of intact peatlands*. Pol. Ecol. Stud. 10, 237–474.
- KAJAK A., OKRUSZKO H., PĘTAŁ J., 1985. *Peatlands of the Biebrza valley, environmental conditions and changes under the influence of management. II. Transformations in biota after drainage*. Pol. Ecol. Stud. 11, 1, 5–163.
- KAJAK A., CHMIELEWSKI K., KACZMAREK M., REMBIAŁKOWSKA E., 1991a. *Experimental studies on the effect of epigeic predators on matter decomposition processes in managed peat grasslands*. Pol. Ecol. Stud. 17, 289–496.
- KAJAK A., CHMIELEWSKI K., KACZMAREK M., 1991b. *Experimental acceleration of animal succession in soil of a meadow developed on newly drained peatland*. Pol. Ecol. Stud. 17, 311–332.
- KAJAK A., ANDRZEJEWSKA I., CIESIELSKA Z., CHMIELEWSKI K., KACZMAREK M., MAKULEC G., PĘTAŁ J., RYSZKOWSKA J., STOPNICKI J., SZANSER M., WASILEWSKA L., 1991c. *Ekologiczna analiza przemian zachodzących na torfowiskach pod wpływem gospodarki*. Zesz. Probl. PNR 372, 435–454.
- KAJAK A., MAKULEC G., BOGDANOWICZ L., CHMIELEWSKI K., KACZMAREK M., KAJAK A., KUSIŃSKA A., STANUSZEK S., STEFANIAK O., SZANSER M., WASYLK A., WASILEWSKA L., 2000. *Effect of macroarthropods on microbial and faunal numbers and organic matter content in soil*. Pol. J. Ecol. 48, 339–354.
- KUSIŃSKA A., ŁAKOMIEC I., 1991. *Experimental studies on the decomposition of Dactylis glomerata L. grass litter on meadows varying in the complexity of vegetation*. Ekol. Pol. 39, 113–134.
- LAVELLE P., 2000. *Ecological challenges for soil science*. Soil Science 165, 73–86.
- MAKULEC G., 2002. *The role of Lumbricus rubellus Hoffm. in determining biotic and abiotic properties of peat soils*. Pol. J. Ecol. 50, 301–339.
- MOORE J.C., 1994. *Impact of agricultural practices on soil food web structure: Theory and application*. Agric. Ecosyst. Environ., 51, 239–248.
- OKRUSZKO H. 1976. *Effect of land reclamation on organic soils in Poland conditions*. Zesz. Probl. 177, 159–204.
- OKRUSZKO H., KOZAKIEWICZ A., 1973. *Humifikacja i mineralizacja jako elementy składowe procesu murzenia gleb torfowych*. Zesz. Probl. 221, 31–44.
- PĘTAŁ J., 1980. *Ant populations, their regulation and effect on soil in meadows*. Ekol. Pol. 28, 297–326.

- PĘTAŁ J., 1983. *The effect of mineral fertilization on biocenotic structure and matter economy on meadows*. Ecol. Pol. 31, 913–929.
- PĘTAŁ J., 1987. *Wpływ nawożenia mineralnego na struktury biocenotyczne i gospodarkę materią w ekosystemie łąkowym*. Zesz. Prob. PNR 307, 263–270.
- PĘTAŁ J., 1991a. *Peat grassland ecosystems. II. Biocenotic systems*. Pol. Ecol. Stud. 17, 139–358.
- PĘTAŁ J., 1991b. *Biocenotic changes resulting from management of peatbogs of various origin*. Pol. Ecol. Stud. 17, 333–345.
- PĘTAŁ J., 1997. *The influence of ants on carbon and nitrogen mineralization in drained fen soils*. Appl. Soil Ecol. 9, 271–275.
- PĘTAŁ J., 1998. *The influence of ants on carbon and nitrogen mineralization in drained fen soils*. Appl. Soil Ecol. 9, 271–275.
- PĘTAŁ J., 1999. *Managed fens: N and C mineralization and biotic structures*. Ecology 30, 39–43.
- PĘTAŁ J., CHMIELEWSKI K., CZĘPIŃSKA-KAMIŃSKA H., KONECKA-BETLEY K., PĘTAŁ J., STACHURSKI T., 1991. *Basic physical, chemical and biotic processes in meadow ecosystems on hydrogenous soils*. Pol. Ecol. Stud. 17, 347–358.
- PĘTAŁ J., KUSIŃSKA A., 1994. *Fractional composition of organic matter in the soil of anthills and of the environment of meadows*. Pedobiologia 38, 493–501.
- KULIŃSKA D., 1992. *Ant communities in relation to changes of some properties of hydrogenic soils differently transformed*. Ecol. Pol. 40, 553–576.
- PĘTAŁ J., CHMIELEWSKI K., KUSIŃSKA A., KACZOROWSKA R., STACHURSKI A., ZIMKA J., 2003. *Biological and chemical properties of fen soils affected by anthills of Myrmica spp.* Pol. J. Ecol. 51, 67–78.
- STACHURSKI A., 1968. *Emigration and mortality rates and the food shelter conditions of Lygidium hypnorum L. (Isopoda)*. Ecol. Pol. 16, 445–459.
- STACHURSKI A., 1972. *Population density, biomass and maximum natality rate and food conditions in L. hypnorum L. (Isopoda)*. Ecol. Pol. 20, 185–198.
- SZANSER M., 2001. *Rozkład ściółki trawiastej modyfikowany aktywnością epigeicznej fauny makrostawonogów*. Rozprawa doktorska, Instytut Ekologii PAN Dziekanów Leśny.
- SZANSER M., *The effect of shelterbelt on colonization of the litter of adjacent fields by fauna*. Pol. J. Ecol. (w druku).
- TRACZYK T., 1976. *The effect of intensive fertilization on the structure and productivity of meadow ecosystems*. Pol. Ecol. Stud. 4, 5–332.
- TRACZYK T., 1978. *Matter cycling in meadow ecosystems in relation to intensive mineral fertilization*. Pol. Ecol. Stud. 1, 5–282.
- WARDLE D. A., GILLER K. E., 1996. *The quest for a contemporary ecological dimension to soil biology*. Soil. Biol. Biochem. 28, 1549–1554.
- WASILEWSKA L., 1991. *Long-term changes in communities of soil nematodes on fen peat meadows due to the time since their drainage*. Ecol. Pol. 39, 59–104.
- WASILEWSKA L., 1992. *Participation of soil nematodes in grass litter decomposition under diverse biocenotic conditions of meadows*. Ecol. Pol. 40, 75–100.
- WASILEWSKA L., 2002. *Post-drainage secondary succession of soil nematodes on fen peat meadows in Biebrza Wetlands, Poland*. Pol. J. Ecol. 50, 269–300.
- WOJEWODA D., RUSSEL S. (w druku). *The impact of shelterbelt on some soil properties and microbial activity in an adjacent crop field*. Pol. J. Ecol.
- WOJEWODA D., KAJAK A., SZANSER M., 2002. *Rola mezo- i makrofauny w funkcjonowaniu gleby*. Kosmos 51, 105–114.
- WOLTERS V., 2000. *Invertebrate control of soil organic matter stability*. Biol. Fert. Soils 31, 1–19.
- ZIMKA J. R., 1966. *Analiza wybiórczości działania żab (Rana arvalis Nills.) na makrofaunę środowisk leśnych*. Ecol. Pol. 12, 169–174.
- ZIMKA J. R., 1971. *Analysis of changes in the density of frogs (Rana arvalis Nilss.) under varying conditions of humidity and food resources in forest habitats*. Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 19, 479–484.
- ZIMKA J. R., 1974. *Predation of frogs, Rana arvalis Nilss., in different forest site conditions*. Ecol. Pol. 22, 31–63.