

MAŁGORZATA SŁAWSKA

Rola skoczogonków (*Collembola*, *Hexapoda*) w funkcjonowaniu ekosystemów leśnych

The role of springtails (*Collembola*, *Hexapoda*) in forest ecosystems processes

ABSTRACT

The paper provides a review of data on occurrence and importance of *Collembola* in forest ecosystems, emphasising their role in soil food web and nutrient cycling. Direct and indirect effect of springtails on decomposition process in forest soils was presented.

KEY WORDS

Collembola, soil food web, decomposition, forest ecosystem

Wstęp

Lasy to ekosystemy lądowe, w których zgromadzona jest znaczna ilość materii organicznej. Materia ta magazynowana jest w trwałych organach roślin, głównie drzew oraz w ściółce leśnej, której tempo akumulacji zależy od wielkości produkcji pierwotnej ekosystemu i nasilenia procesów rozkładu. Szacuje się, że w lasach strefy umiarkowanej 50-60% rocznej produkcji pierwotnej netto opada w postaci ściółki na powierzchnię gleby [Petruszewicz, Macfadyen 1970; Satchell 1974]. Głównym składnikiem ściółki leśnej są liście i gałązki, ale znaczną jej część stanowią też łuski pąków, kwiatostany męskie, owoce, obumarłe rośliny zielne oraz ekskrementy owadów i innych zwierząt. Coroczny opad ściółki powoduje, że ilość martwej materii organicznej zalegającej na powierzchni gleby leśnej waha się od 30-45 ton/ha w tajdze, do 15-30 ton/ha w lasach liściastych [Rodin, Bazilevich 1967]. Średni czas zatrzymania materii organicznej i pierwiastków odżywczych w ściółce leśnej zależy głównie od strefy klimatycznej i w warunkach strefy umiarkowanej dla lasów iglastych wynosi około kilkunastu lat, natomiast liściastych kilku lat [Schlesinger 1991]. Z zestawień dokonanych przez tego autora wynika, że przeciętnie w ekosystemach lądowych występuje dwa razy więcej węgla w postaci martwej materii organicznej w żywej biomase.

Materia organiczna i jej rozkład

Ściółka leśna jest źródłem większości składników pokarmowych pobieranych corocznie z roztworu glebowego przez rośliny. Systematyczny jej rozkład jest podstawowym warunkiem podtrzymania produktywności ekosystemów leśnych i zachowania ich trwałości. Proces ten, zwany dekompozycją, kontrolowany jest przez warunki klimatyczne, głównie temperaturę i opady, a także przez chemiczne i fizyczne właściwości materii organicznej oraz cały szereg organizmów wchodzących w skład glebowej sieci troficzej [Seastedt 1984; Cousteaux i in. 1995; Coleman, Crossley 1996; Heneghan i in. 1998; Berg i in. 2001; Lavelle 2002].

MAŁGORZATA SŁAWSKA

Katedra Ochrony Lasu i Ekologii SGGW
ul. Nowoursynowska 159
02-776 Warszawa
slawska@poczta.onet.pl

54 Małgorzata Sławska

Skład glebowej sieci troficznej oraz jej funkcjonowanie od początku lat sześćdziesiątych ubiegłego wieku jest przedmiotem licznych badań. Pionierską pracą w tej dziedzinie jest artykuł Kurchovej [1960], w którym wykazała, że skutkiem aplikacji naftalenu do ściółki dębowej jest drastyczne obniżenie tempa jej rozkładu. Od tego czasu stosowano wiele biocydów oraz szereg innych technik (np. woreczki ze ściółką o różnej średnicy oczek) w celu określenia udziału poszczególnych grup organizmów w procesach dekompozycji. W ich efekcie wykazano, że w procesie rozkładu materii istotny udział mają wszystkie grupy glebowe, czyli zarówno mikroorganizmy i pierwotniaki jak i znacznie większe bezkręgowce [przykładowe prace: Petersen, Luxton 1982; Anderson i in. 1983, 1985; Seasted 1984; Verhoef, Brussaard 1990; Setälä i in. 1991; Teuben 1991; Beare i in. 1992; Setälä i in. 1996; Heneghan 1998; Maraun i in. 1998; Bardegett, Chan 1999; Coleman, Hendrix 2000; Berg i in. 2001; Bradford i in. 2002].

Skład gatunkowy i struktura glebowej sieci troficznej w różnych ekosystemach leśnych oraz rodzaj i tempo zachodzących w niej przemian zależy przede wszystkim od typu próchnicy zalegającej na powierzchni gleby [Górny 1975; Scheu, Falca 2000; Ponge 2003].

W próchnicy typu mull rozwijającej się na siedliskach żyznych w lasach liściastych z bujną roślinnością runa występuje fauna bogata w gatunki o dużej biomacie, która powoduje szybki rozkład ściółki i wysoką dostępność składników pokarmowych. Najliczniej występuje makrofauna, czyli dżdżownice, ślimaki i larwy owadów, ale są również obecni przedstawiciele mezofauny (roztocza, skoczogonki, wazonkowce) i mikrofauny (niciansie i pierwotniaki). Mikroflora bogata jest zarówno w grzyby jak i bakterie. Szacuje się, że udział zwierząt glebowych w dekompozycji wynosi 50%, natomiast mikroorganizmów 18% [Wachendorf i in. 1997]. Pozostała część rozkładu zachodzi pod wpływem czynników fizycznych. Dzięki obecności zwierząt ryjących, materia organiczna jest sprawnie mieszana z warstwą mineralną i poziom akumulacji stanowi jednolitą warstwę będącą środowiskiem życia wszystkich organizmów glebowych.

Próchnica typu moder, powstająca w lasach liściastych i mieszanych z ubogą roślinnością runa, cechuje się mniejszą biomasą i różnorodnością fauny. Grzyby stanowiące większość mikrobów powodują zakwaszenie podłoża ograniczając w ten sposób występowanie bakterii i wielu zwierząt glebowych oraz sprzyjając gromadzeniu metali ciężkich. Atmosfera glebowa zawiera znaczną ilość CO₂ i metanu. W faunie licznie występują wazonkowce, skoczogonki, roztocza oraz mikrofauna i ich łączny udział w dekompozycji oceniany jest na około 6% [Wachendorf i in. 1997]. Znacznie większy udział w dekompozycji mają mikroorganizmy odpowiedzialne za około 70% tego procesu oraz czynniki fizyczne. Wolniejsze tempo rozkładu ściółki sprawia, że warstwy o różnym stopniu rozkładu materiału tworzą wyraźnie rozróżnialne poziomy, a rozmieszczenie zwierząt w glebie jest powiązane z budową poszczególnych jej warstw.

Próchnica typu mor powstaje w borach, których ściółka oraz roślinność runa, czyli porosty, mchy i krzewinki silnie zakwaszają glebę, hamując w ten sposób jej aktywność biologiczną. Nie rozłożona materia organiczna gromadzi się na powierzchni gleby, a składniki pokarmowe są dostępne głównie dzięki aktywności grzybów glebowych [Read, Kerley 1995]. Zarówno mezofauna i mikrofauna występuje tutaj nielicznie, stąd też ich udział w dekompozycji jest znacznie mniejszy niż w ściółce typu mull i moder. Tempo akumulacji i rozkładu materii organicznej determinowane jest przez naturalną dynamikę tych ekosystemów i ma różne tempo w następujących po sobie fazach rozwojowych drzewostanu. Ważnym czynnikiem uwalniającym składniki pokarmowe ze ściółki są również okresowe zaburzenia takie jak pożary i wiatrolomy.

To omówienie sugeruje, że dekompozycja w różnych typach ekosystemów leśnych jest procesem dobrze poznany, a udział poszczególnych grup zwierząt glebowych w jej przebiegu

jasno określony. Tymczasem ogromna różnorodność organizmów występujących w różnych typach gleb oraz znaczny stopień skomplikowania powiązań między nimi sprawia, że uniwersalny model glebowej sieci troficznej nie został jak dotąd opracowany. Wszystkie proponowane modele, opisujące etapy rozkładu materii i tempo jej mineralizacji bazują na bezpośrednich zależnościach troficznych [Crossley 1977; Kurihara i Kikkawa 1986; Hunt i in. 1987; Ingham i in. 1989; Bengtsson i in. 1995; Sollins i in 1996; Chertov, Komarov 1997; Zhend i in. 1997; Dilly, Irmeler 1998; Andren i in 1999; Scheu, Falca 2000]. Podstawowe ogniwa sieci stanowią tzw. grupy funkcjonalne, czyli spokrewnione grupy organizmów w podobny sposób użytkujące te same zasoby pokarmowe oraz mające wspólnych drapieżców [definicja wg Berg i in. 2001]. W różnych typach gleb skład gatunkowy fauny glebowej cechuje wysoki stopień specyficzności, stąd też ilość i rodzaj grup dla poszczególnych ekosystemów jest różny. W badaniach dekompozycji w borach sosnowych zwykle wyróżnia się następujące grupy funkcjonalne: bakterie, grzyby, pierwotniaki (wiciowce, orzęski i ameby to oddzielne grupy), nicienie (grupy pokarmowe odżywiające się bakteriami, grzybami, częściami roślin i wszystkożerne to również oddzielne grupy), wirki, wazonkowce, roztocza (kilka grup pobierających różny pokarm roślinny oraz drapieżcy), skoczogonki, pająki i chrząszcze.

Ogólny schemat glebowej sieci troficznej boru sosnowego przedstawia się następująco:

- Pierwotni destruenci, czyli organizmy bezpośrednio rozkładające tkanki roślinne i zwierzęce to przede wszystkim bakterie i grzyby oraz w znacznie mniejszym stopniu fauna odżywiająca się martwą materią organiczną, tzw. saprofagi.
- Następnym poziomem troficznym tworzą bezkręgowce glebowe, które przez żerowanie na destruentach pierwszego rzędu przyspieszają uwalnianie składników pokarmowych z materii organicznej zgromadzonej we wszystkich warstwach profilu glebowego. Odbyna się to trzema głównymi strumieniami:
 - kanał bakteryjny (w skład którego wchodzi zjadające bakterie pierwotniaki i nicienie oraz wszystkożerne pierwotniaki i wazonkowce);
 - kanał grzybowy (skoczogonki, roztocza i nicienie zjadające grzybnię oraz wszystkożerne pierwotniaki i wazonkowce);
 - kanał glebowej produkcji pierwotnej składający się z korzeni roślin i odżywiających się nimi nicieni.
- Kolejnym poziomem to drapieżcy pierwszego rzędu, czyli przedstawiciele takich grup jak: roztocza, pareczniki, chrząszcze, pająki, zaleszczotki, z których większość nie wykazuje wyraźnej specjalizacji pokarmowej. Na siedliskach żyźniejszych występują również drapieżcy II (głównie chrząszcze) i III rzędu (np. ryjówki).

O stopniu uproszczenia wymienionego modelu świadczy fakt pominięcia w nim wielu grup bezkręgowców, w tym bardzo licznych w borach mrówek i larw owadów.

Liczba glebowych poziomów troficznych odzwierciedla stan zasobów pokarmowych zgromadzonych i znajdujących się w obiegu w danym ekosystemie. Generalnie w glebach żyźniejszych występuje nie tylko więcej poziomów sieci ale też są one bogatsze w gatunki. Wykazano, że glebie lasu bukowego z próchnicą typu moder sieć składa się z trzech poziomów podczas gdy w próchnicy typu mull z pięciu poziomów troficznych [Scheu, Falca 2000].

Wszystkie modele troficzne mają jeszcze jedną słabą stronę, albowiem pomijają niezwykle istotne i bardzo częste w środowisku glebowym powiązania pośrednie między różnymi grupami organizmów oraz modyfikujący wpływ fauny na środowisko glebowe [Lavelle 2002]. Bardzo ważną grupą funkcjonalną są tzw. inżynierowie, czyli zwierzęta glebowe, które przez

drażnienie korytarzy i tworzenie organiczno-mineralnych agregacji budują w glebie nowe struktury lokalnie modyfikujące środowisko glebowe i w ten sposób sprzyjają rozwojowi innych organizmów glebowych [Jones i in. 1994]. Ważne z punktu widzenia tempa dekompozycji jest drażnienie tuneli w tkankach roślinnych i zwierzęcych, rozdrabnianie ściółki i mieszanie gleby. Istotny wkład w procesy glebotwórcze wnoszą odchody zwierząt glebowych, które zwłaszcza we wczesnych stadiach sukcesji ekosystemów lądowych, budują poziom próchniczny i strukturę gleb [Rusek 1985; Ponge 1991; Davidson i in. 2002].

Innym przejawem pośredniego wpływu fauny na tempo dekompozycji jest selektywne żerowanie na mikroflorze i rozprzestrzenianie organów przetrwalnikowych i spor, co wpływa stymulująco na rozwój grzybów i bakterii glebowych oraz przyspiesza uwalnianie zgromadzonych w ich komórkach nutrientów. Ryzomorfy zawierają w suchej masie 3-5% azotu i 5-10% pozostałych nieorganicznych składników takich jak wapń, potas, sód, miedź i fosfor. Dla porównania ściółka leśna zawiera mniej niż 1% azotu i 3,5% pozostałych nutrientów, a tkanki drewna poniżej 0,1-0,2% azotu w suchej masie [Harley 1971]. Drobne bezkręgowce glebowe, żerując na grzybni glebowej przyczyniają się do usprawnienia obiegu tych pierwiastków. Następnie fauna glebowa zjadana przez drapieżne owady i ptaki, udostępnia w ten sposób znaczną część produkcji pierwotnej ekosystemu dla wyższych poziomów troficznych [Crossley 1977; Hunter i in. 2003].

Ocena ilościowa poszczególnych aspektów funkcjonowania fauny glebowej napotyka szereg trudności metodycznych, nie mniej jednak uważa się, że pośredni wpływ fauny glebowej na procesy zachodzące w tym środowisku znacznie przewyższa jej oddziaływanie bezpośrednie [Petersen, Luxton 1982; Jones i in. 1994; Coleman, Crossley 1996; Berg i in. 2001; Lavelle 2002].

Celem niniejszego przeglądu jest omówienie znaczenia dla funkcjonowania ekosystemu leśnego jednej z grup bezkręgowców glebowych, której przedstawiciele, ze względu na niewielkie rozmiary ciała (0,3-9 mm) i skryty ściółkowo-glebowy tryb życia, mimo licznego i pospolitego występowania pozostają bardzo mało znani.

Skoczogonki i ich występowanie w ekosystemach leśnych

Skoczogonki obok roztoczy są najliczniej występującymi stawonogami w glebach leśnych [Górny 1975; Hopkin 1997]. Do niedawna zaliczane były do podgromady owady bezskrzydłe (*Apterygota*, *Insecta*), ale współcześnie przeważa pogląd, że rząd skoczogonki wraz pierwogonkami i widłogonkami tworzy klasę skrytoszczękich (*Entognatha*) siostrzaną wobec jawnoszczękich (*Ectognata* = *Insecta*). Obszerny przegląd poglądów na temat ewolucji i systematyki skoczogonków zawiera praca D'Haese [2003]. Wyczerpującym opracowaniem na temat biologii *Collembola* jest książka Hopkina [1997] obejmująca swoim zakresem również systematykę i wybrane zagadnienia z ekologii i ekotoksykologii.

Skoczogonki są grupą bardzo starą ewolucyjnie, gdyż pierwsze udokumentowane formy *Rhyniella praecursor* Hirst, 1926 pochodzą z wczesnego Dewonu [Hirst & Maulik 1926]. Odkrycie koprolitów, czyli fosylnych odchodów skoczogonków w pokładach z górnego Syluru świadczy o tym, że *Collembola* były składnikiem najwcześniejszych ekosystemów lądowych [Edward i in. 1995]. Główne rodziny rzędu *Collembola* wykształciły się na długo przed rozpadem Pangei [Rapoport 1971], stąd bardzo wiele gatunków ma szeroki zasięg geograficzny. Współcześnie skoczogonki występują na wszystkich kontynentach i w bardzo różnych typach środowisk, zarówno naturalnych jak i antropogenicznych. Skoczogonki mniej lub bardziej licznie są obecne we wszystkich typach ekosystemów lądowych gdzie oprócz ściółki i gleby

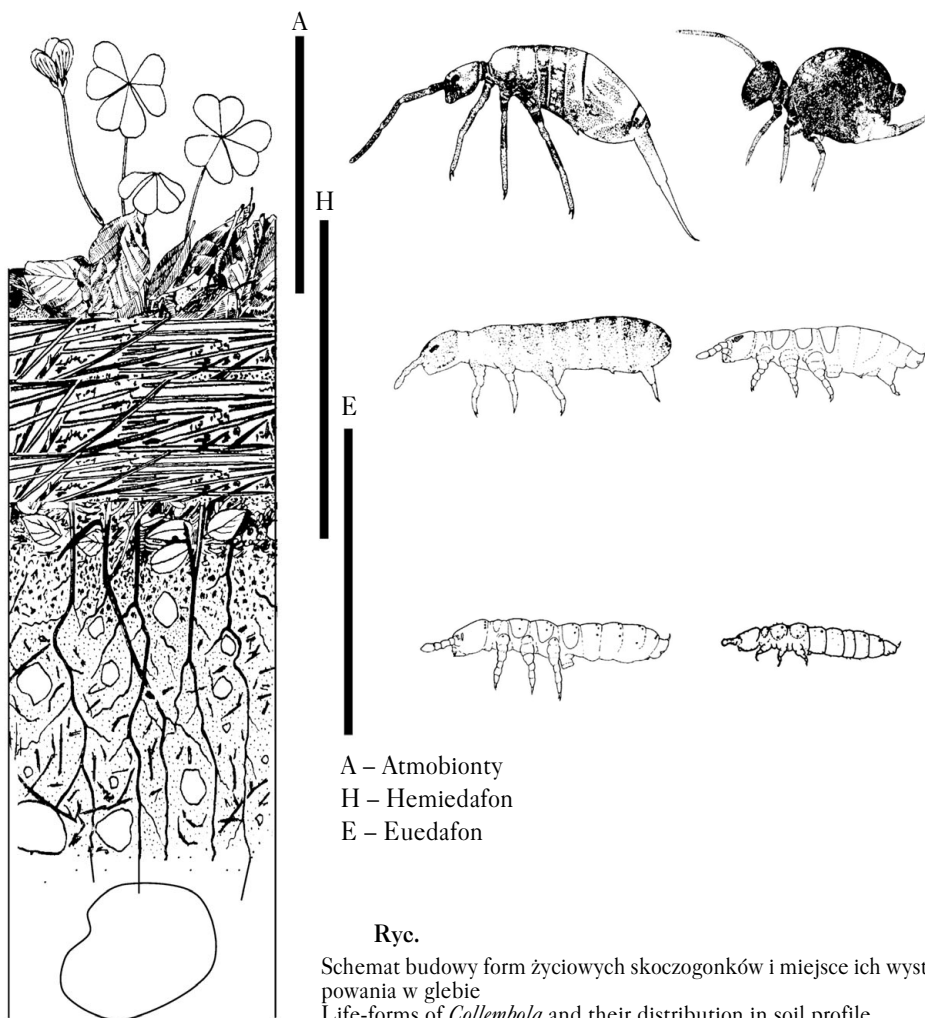
występują również ma roślinach zielnych i nawodnych, w koronach drzew, próchniejącym drewnie i grzybach, a w górach na skałach i w jaskiniach. W siedliskach synantropijnych skoczogonki znajdujące się w ziemi doniczkowej, szklarniach, trawnikach miejskich, piwnicach i tunelach, czyli wszędzie tam gdzie występuje martwa materia organiczna.

Bogate gatunkowo i liczne zgrupowania *Collembola* zasiedlają głównie region strefy umiarkowanej i subarktycznej, a generalna tendencja spadku zagęszczenia wraz z przesuwaniem w kierunku terenów tropikalnych opisana przez Petersena i Luxtona [1982] dla ekosystemów naturalnych i seminaturalnych nie została jak dotąd podważona. Skoczogonki są najliczniejszą grupą bezkręgowców w glebach arktycznych i glebach wczesnych faz sukcesji zarówno pierwotnej jak i wtórnej [Petersen 2002]. Bardzo licznie występują również w ekosystemach zaburzonych, w których zwykle pod wpływem stresora następuje przesunięcie w kierunku wcześniejszych etapów rozwoju układu.

Występowanie skoczogonków w tak wielu środowiskach możliwe jest dzięki wykształconym w toku ewolucji przystosowaniom morfologiczno-fizjologicznym. Stworzony przez Gisina [1943] system klasyfikacji ekologicznej skoczogonków w postaci form życiowych bazuje na różnicach w wyglądzie gatunków zamieszkujących różne poziomy gleby i w ten sposób odzwierciedla powiązania gatunku z jego mikrosiedliskiem i bazą pokarmową. System ten, modyfikowany następnie przez różnych autorów [Bockemuhl 1956; Christiansen 1964], wyróżnia trzy podstawowe formy życiowe: atmobionty, hemiedafon i euedafon. Gatunki zaliczone do atmobiontów, przystosowane do życia na powierzchni gleby i roślinności, są większych rozmiarów niż gatunki glebowe, mają długie kończyny i czułki, silny narząd skoczny oraz dobrze wykształcone oczy i mocno pigmentowane ciało. Euedafon, czyli gatunki żyjące w warstwie mineralnej gleby, mają robakowaty kształt ciała, skrócone odnóża, są pozbawione oczu, pigmentu i aparatu skoczego. Hemiedafon, zasiedlający głównie ściółkę jest formą pośrednią między tymi dwoma typami budowy (ryc).

W lasach strefy umiarkowanej i borealnej skoczogonki tworzą bogate w gatunki i bardzo liczne zgrupowania [Kaczmarek 1973, 1975; Takeda 1978, 1987; Hagvar 1982; Tamm 1986; Sterzyńska 1990, 1995; Teuben, Smidt 1992; Ponge 1993; Sławska 1997, 1999, 2001, 2002; Kuznetsova, Krest'yaniniva 1998; Materna 1999; Kuznetsova 2002; Jucevica, Melecis 2002]. W lasach iglastych występuje przeciętnie 20-30 gatunków, w lasach mieszanych i liściastych jest ich więcej, zwykle powyżej 35-40 gatunków. Zagęszczenie jest bardzo zmiennym parametrem zgrupowań i przyjmuje wartości w granicach od kilkunastu do kilkudziesięciu tysięcy osobników na 1 m², ale może też osiągać wielkość ponad stu tysięcy osobników na 1 m². Z badań nad fauną glebową lasów Puszczy Białowieskiej wynika, że zarówno bogactwo gatunkowe, jak i liczebność zgrupowań *Collembola* są pozytywnie skorelowane z żyznością gleby oraz stopniem jej uwilgotnienia [Sławska 2001].

Wyniki te przeczą utartemu przekonaniu, że skoczogonki preferują gleby z próchnicą typu moder lub mor [Petersen 2002], ponieważ wydają się być ewolucyjnie przystosowane do tego typu środowiska [Ponge 2000b; Loranger i in. 2001]. Według Ponge [2000b] grupa ta rozwijała się okresie dewońskim, w kwaśnej i ubogiej w składniki odżywcze ściółce pochodzącej z mszaków i paprotników i z tego okresu pochodzą takie przystosowania jak tolerancja na silne zakwaszenie środowiska, wysokie stężenie CO₂ oraz obecność innych toksycznych związków. Autor ten stawia tezę, że skoczogonki są ewolucyjnie acidofilne i dlatego bardzo licznie występują we wszystkich typach kwaśnych gleb leśnych. Dodatkowym czynnikiem sprzyjającym licznemu występowaniu *Collembola* jest gruba warstwa wolno rozkładającej się ściółki, będącej środowiskiem życia, żerowania i rozmnażania zdecydowanej większości gatunków. Duże znaczenie



dla występowania *Collembola* ma też stabilny poziom uwilgotnienia wierzchnich warstw gleby, gdyż ponad połowa gatunków żyjących w środowisku leśnym jest mezohigrofilna, natomiast gatunki wykazujące odporność na wysychanie lub preferujące silnie uwilgotnione miejsca są znacznie mniej liczne i stanowią po około 1/4 składu zgrupowań [Kuznetsova 2003]. Największą liczebność zgrupowania osiągają na siedliskach umiarkowanie wilgotnych lub też w miejscach gdzie w danym sezonie panują optymalne warunki wilgotnościowe, np. na siedliskach wilgotnych w latach o mniejszych opadach [Kaczmarek 1975; Chernova, Kuznetsova 2000]. Te prawidłowości opisane zostały na podstawie badań zgrupowań *Collembola* ekosystemów borowych lub lasów seminaturalnych i nie mają charakteru uniwersalnego.

O składzie i strukturze leśnych zgrupowań skoczogonków decyduje cały szereg czynników, z których za najważniejsze uważa się warunki klimatyczne (temperatura i opady), typ próchnicy, ilość i rodzaj ściółki oraz aktywność mikrobiologiczną gleby, od której zależy zasobność bazy pokarmowej [przykładowe prace: Ponge 1993, 2003; Kopeszki 1995; Cortet, Poinot-Balanguier 1998; Scheu, Falca 2000; Takeda, Abe 2001; Stebaeva 2003; Eaton i in. 2004]. Ważnym czyn-

nikiem modyfikującym parametry zgrupowań jest również obecność drapieżców, głównie chrząszczy i pajaków [Kajak 1995, 1997; Kajak i in. 1991; Lawrence, Wise 2000; Hunter i in. 2003, Wise 2004]. Nie mniej jednak, zarówno czynniki warunkujące bytowanie zgrupowań skoczogonków w różnych typach ekosystemów leśnych jak i mechanizmy o tym decydujące nie są w dostatecznym stopniu poznane.

Pożywienie skoczogonków

O pozycji skoczogonków w glebowej sieci troficznej decyduje przede wszystkim rodzaj pobieranego przez nie pokarmu. Zdecydowana większość gatunków odżywia się głównie grzybnią glebową [Poole 1959; Hagvar, Kjondal 1981; Takeda, Ichimura 1983; Gunn, Cherrett 1993; Hasegawa, Takeda 1995; Chen i in. 1995, 1996; Ponge 1991, 2000a]. Podobnie jak wiele innych bezkręgowców glebowych, skoczogonki preferują gatunki grzybów o ciemno zabarwionych strzępkach, które zawierają więcej składników pokarmowych, są mniej toksyczne, a wydzielane przez nie enzymy efektywnie rozkładają związki organiczne zawarte w tkankach roślin [Maraun i in. 2003]. Oprócz grzybni zjadane są również odchody innych zwierząt oraz martwe fragmenty korzeni i ten rodzaj pokarmu jest pobierany najczęściej przez skoczogonki we wszystkich badanych ekosystemach [Gunn, Cherrett 1993]. Wiele gatunków żyjących w warstwie próchnicznej ożywia się mniej lub bardziej rozłożonym humusem. Dodatkowo zjadane są również bakterie, glony oraz pyłek roślin [Ponge 2000a]. Zjawiskiem często obserwowanym jest masowe żerowanie skoczogonków na wysokobiałkowym pokarmie jakim jest pyłek drzew rozsypany na ściółce leśnej lub brzegach jezior w okresie pylenia np. sosny. Niewielka liczba gatunków, takich jak przedstawiciele rodzaju *Willemia* i *Pseudosinella*, wykazują specjalizację pokarmową i odżywiają się tylko grzybnią [Ponge 1991]. Jeszcze rzadsze są przypadki drapieżnictwa, które uprawia rodzaj *Friesea* i *Sinella* [Singh 1969; Gilmore, Potter 1993].

W literaturze istnieje wiele sprzecznych doniesień na temat odżywiania się skoczogonków, które wynikają z przyjętej metody badań. Eksperymenty laboratoryjne wskazują na wysoki stopień selektywności przy wyborze pokarmu, natomiast badania zawartości jelit wykazują nieselektywny charakter żerowania *Collembola*. Ta druga metoda jest zdecydowanie bardziej wiarygodna i stąd wiadomo, że zróżnicowanie składu pokarmu między różnymi miejscami i sezonami jest większe niż pomiędzy gatunkami w jednym miejscu i czasie [Poole 1959; Takeda, Ichimura 1983]. Skoczogonki zwykle pobierają ten rodzaj pokarmu, który jest w największej obfitości w ich bezpośrednim otoczeniu, wykazując przy tym znaczną plastyczność i zdolności adaptacyjne [Ponge 2000a]. Jednocześnie znane są przypadki aktywnego poszukiwania przez skoczogonki pokarmu o większej wartości odżywczej [Schultz 1991; Bengtsson i in. 1991; Varga i in. 2002]. Wykazano również, że dieta składająca się z różnych gatunków grzybów zwiększa przeżywalność i rozrodczość badanych gatunków skoczogonków [Scheu, Folger 2004].

Prawdopodobieństwo wystąpienia specjalizacji pokarmowej zależy od wielkości ciała i miejsca występowania w profilu glebowym – gatunki większe, żyjące w ściółce wykazują większą wybiórczość w wyborze pożywienia, podczas gdy mniej ruchliwy edafon to generaliści pokarmowi [Varga i in. 2002; Maraun i in. 2003]. W jelitach skoczogonków znajdowane są również mineralne cząstki gleby oraz fragmenty martwych tkanek roślinnych, co świadczy o mieszaniu przez nie w trakcie pobierania pokarmu różnych frakcji gleby. Sporadycznie znajdowane są również wylinki oraz fragmenty tkanek zwierzęcych, w tym i skoczogonków [Hagvar, Kjondal 1981; Nayrolles 1990]. W przewodzie pokarmowym *Folsomia candida* stwierdzono bakterie rozkładające chitynę w ilości pięć razy przewyższającej ich zagęszczenie w glebie [Borkott, Insam 1990], co pozwala temu gatunkowi trawić chitynę zawartą w tkankach owadów i grzybów.

Wydaje się, że sukces ewolucyjny *Collembola* mierzony powszechnością występowania w różnych środowiskach w znacznej mierze można przypisać oportunistycznym zwyczajom pokarmowym tej grupy. Z drugiej strony, szeroki polifagizm i sezonowa plastyczność pokarmowa komplikują badanie roli skoczogonków w glebowej sieci troficznej.

Bezpośredni udział w rozkładzie materii

Ocena bezpośredniego wpływu skoczogonków na tempo dekompozycji jest utrudniona ze względu na metodyczne trudności (i) rozdzielenia wpływu bezpośredniego i pośredniego oraz (ii) określenie ilościowego udziału różnych grup zwierząt w tym procesie. Większość wcześniejszych badań w tej dziedzinie dotyczyła zwykle całej fauny lub dużych jej grup takich jak mezofauna czy makrofauna. W badaniach tych udział zwierząt glebowych mierzony był ubytkiem biomasy w woreczkach zawierających ściółkę i faunę w porównaniu z próbką ściółki pozbawionej fauny. Seastedt [1984] w podsumowaniu badań z lat siedemdziesiątych oszacował, że udział drobnych bezkręgowców glebowych, czyli roztoczy i skoczogonków, w rozkładzie materii waha się w szerokich granicach i może wynosić od kilku do blisko 70% w zależności od warunków mikroklimatycznych i rozkładanego substratu. Przeciętnie mesofauna przyspiesza tempo dekompozycji o około 23% i jej wkład jest znacznie bardziej istotny w przypadku ściółki trudno rozkładalnej takiej jak np. liście dębowe. Rozkład bardzo trwałej ściółki iglastej odbywa się również przy znacznym udziale fauny glebowej, która zjadając 30-60% biomasy mikroflory, przyczynia się w 10-49% do mineralizacji azotu w borach sosnowych [Person 1983].

Znaczny postęp w rozpoznaniu roli fauny w procesach dekompozycji nastąpił w latach osiemdziesiątych w wyniku rozwoju badań eksperymentalnych [Anderson i in. 1983, 1985; Ineson i in. 1982; Ingham i in. 1989; Verhoef, Brussaard 1990 i wiele innych]. Wyraźny pozytywny wpływ mesofauny na mineralizację azotu i fosforu w glebach lasów iglastych udowodniony został w kilku eksperymentach z mikrokosmosami [Huhta i in. 1988; Setälä, Huhta 1990, 1991]. Wykazana została również pozytywna korelacja między obecnością fauny, a przyrostem siewek brzozy i rozwojem ich systemu korzeniowego oraz zawartością azotu w liściach tych siewek. Wyniki innych eksperymentów dowodzą, że aktywność skoczogonków ma istotny wpływ na uwalnianie składników pokarmowych zgromadzonych w materii organicznej, aktywność enzymów glebowych i oddychanie gleby [Hagvar 1988; Teuben 1991; Teuben Roelofsma 1990; Teuben Verhoef 1992]. Nie potwierdzają natomiast zależności między dostępnością składników pokarmowych, a produkcją biomasy [Baath i in. 1981; Ineson i in. 1982; Bardgett Chan 1999].

Dalsze badania ujawniły, że warunki środowiskowe takie jak wilgotność, temperatura oraz dostępność i jakość bazy pokarmowej zmieniają skład i strukturę fauny epigeniczo-glebowej do tego stopnia, że modyfikują jej udział w procesach glebowych [Verhoef i in. 1989; Sulkava i in. 1996; Heneghan, Bolger, 1996, 1999; Dilly, Irmiler 1998; Bolger i in. 2000; Scheu, Falca 2000; Pflug, Wolters 2001; Liirii i in. 2002]. Innymi słowy, pierwszorzędne znaczenie dla tempa dekompozycji w lasach mają czynniki abiotyczne i rodzaj ściółki, a udział fauny ma charakter warunkowy i zmienia się w skali przestrzenno-czasowej w przedziale narzuconym przez te parametry.

Zjawisko to dobrze ilustruje praca na temat tempa mineralizacji węgla i azotu w borach różnych regionów Europy obejmująca bory północnej i południowej Szwecji, Niemiec oraz Francji [Schröter i in. 2003]. Liczba grup troficznych i ogólna biomasa glebowej sieci troficznej jest zbliżona we wszystkich badanych borach. We wszystkich regionach mikroflora, w której skład wchodzi grzyby i bakterie, jest odpowiedzialna za około 90% całkowitej mineralizacji węgla. Jednakże, w strefie borealnej udział grzybów w tym procesie kilka razy przewyższa znaczenie bakterii natomiast na stanowiskach południowych biomasa bakterii wyraźnie rośnie,

zwłaszcza w warunkach większej depozycji azotu. Udział fauny w mineralizacji węgla został oszacowany na 7-13% czyli 51-391 kg C ha⁻¹ na rok, przy czym największe znaczenie w tym procesie mają żyjące w wodzie glebowej pierwotniaki. Drugą co do ważności grupą zwierząt są drobne bezkręgowce, wśród których skoczogonki przyczyniają się do 0,2-0,3% mineralizacji tego pierwiastka w borach północnych i 0,5-0,6% na stanowiskach południowych, co stanowi odpowiednio od 2-3 kg C ha⁻¹ do 10-11 kg C ha⁻¹ na rok.

Całkowita ilość azotu uwalnianego przez faunę wynosi od 11 kg N ha⁻¹ na rok w borach północnej Szwecji do 73 kg N ha⁻¹ na rok w borach Europy Środkowej. Grzyby i pierwotniaki mają największy udział w tym procesie, ale ich znaczenie maleje w regionach północnych, gdzie ich rolę częściowo przejmują nicienie. Znaczenie pozostałych grup bezkręgowców glebowych, czyli skoczogonków, roztoczy i wazonkowców wzrasta w gradiencie północ-południe. Istotnym wnioskiem tych badań jest stwierdzenie, że glebowa sieć troficzna borów o podobnej strukturze i zbliżonej biomasy, w północnych rejonach w większym stopniu bazuje na grzybowym kanale dekompozycji, natomiast w południowych borach większego znaczenia nabiera kanał bakteryjny. Rola fauny odżywiającej się grzybnią, w tym i skoczogonków, jest szczególnie istotna w mineralizacji azotu w strefie borealnej, w której ekosystemy leśne funkcjonują w warunkach niedoboru tego składnika.

Znaczenie różnych grup organizmów w glebowej sieci troficznej zależy również od fazy rozkładu materii organicznej [Berg i in. 2001]. W ściółce sosnowej następujące jej warstwy: ściółka L, rozdrobniona ściółka F i próchnica H reprezentują różny stopień zaawansowania procesów dekompozycji. Analiza zasiedlającej je fauny wykazała, że główne grupy funkcjonalne występują we wszystkich warstwach, ale ich struktura ilościowa w poszczególnych poziomach jest różna. Biomasa wszystkich grup przyjmuje największe wartości w wierzchniej warstwie i z wyjątkiem bakterii istotnie zmniejsza się w niżej położonych poziomach. Zmiany w strukturze sieci powodują następujące konsekwencje dla tempa zachodzących procesów w poziomie L i F udział grzybów i bakterii w mineralizacji węgla jest podobny, natomiast w próchnicy H rola bakterii w tym procesie jest trzy razy większa niż grzybów. Łączny udział fauny glebowej w mineralizacji węgla wynosi około 25% w obu górnych warstwach L i F, a jest znacznie mniejszy w głębi profilu glebowego, gdzie wynosi około 15%. Udział skoczogonków w tym procesie wynosi 2,2% w warstwie L oraz 0,6% w F i 0,3% w H.

W przeciwieństwie do mineralizacji węgla, uwalnianie azotu z materii organicznej w 80% zależy od aktywności fauny glebowej, przy czym udział fauny przewyższa cztery razy wkład grzybów. Najbardziej aktywną grupą w tym procesie we wszystkich warstwach ściółki są pierwotniaki oraz roztocza, pajęczaki, nicienie i wazonkowce.

Wymienione przykłady oszacowały udział poszczególnych grup w dekompozycji na podstawie zależności troficznych, czyli zostały obliczone na podstawie wskaźników produkcji i asymilacji pokarmowej poszczególnych grup funkcjonalnych. Nie uwzględniają zatem, bardzo trudno mierzalnego pośredniego wpływu obecności fauny na tempo zachodzących w glebie procesów. Tymczasem oddziaływanie pośrednie fauny na tempo rozkładu materii jest bardzo istotne i przejawia się na wielu płaszczyznach.

Pośredni wpływ na aktywność i biomasa mikroflory glebowej

Występowanie skoczogonków w glebie jest ściśle związane z mikroflorą, a głównie grzybnią glebową, która stanowi podstawowe źródło pokarmu tej grupy. Lussenhop [1992] wymienia sześć następujących typów zależności między mikroflorą glebową a żerującymi na niej bezkręgowcami:

62 Małgorzata Sławska

- selektywne żerowanie drobnych bezkręgowców na mikroflorze,
- rozprzestrzenianie zarodników i innych propaguli,
- dostarczanie mikroflorze przez faunę składników pokarmowych w postaci odchodów,
- stymulowanie aktywności bakteryjnej,
- indukowanie wzrostu kompensacyjnego grzybów w odpowiedzi na żerowanie,
- uwalnianie grzybni z fazy zastoju konkurencyjnego, która obniża zdolności wzrostu.

Istnienie wszystkich wymienionych relacji w glebach leśnych zostało potwierdzone eksperymentalnie. Tempo i strategia wzrostu grzybni glebowej są silnie modyfikowane przez żerowanie skoczogonków, przy czym zmiany te zależą zarówno od intensywności żeru jak i gatunku zjadanego grzyba i zgryzającego go skoczogonka [Hedlund i in. 1991; Hedlung, Öhrn 2000; Kampichler i in. 2004]. Wykazano, że biomasa grzybni glebowej może ulec wyraźnej redukcji w wyniku zjadania przez duże skoczogonki, natomiast żer o zbliżonej presji powodowany przez bardzo licznie występujące małe gatunki stymuluje wzrost kompensacyjny grzybni w pełni rekompensujący jej zjedanie. W przypadku grzybów saprotroficznych odnotowano bardzo ciekawe zjawisko zmiany strategii wzrostu grzybni polegające na zahamowaniu wzrostu w sektorach silnie zjadanych i zmianę strategii zasiedlania nowych miejsc z falangowej na partyzancką [Kampichler i in. 2004]. Ważnym aspektem żerowania fauny glebowej z punktu widzenia warunków wzrostu roślin jest wpływ tego żeru na rozwój mikoryz. Jak wykazano eksperymentalnie grzyby mikoryzowe są znacznie mniej pożywne niż saprotroficzne i pasożytnicze i jeżeli stanowią one dla skoczogonków jedyne źródło pokarmu wzrost i reprodukcja skoczogonków zostaje silnie zredukowana [Klironomos i in. 1999]. Z tego względu doniesienia na temat negatywnego oddziaływania skoczogonków na stan mikoryz mogą być wynikiem zbytznego uproszczenia warunków eksperymentów [Setälä 1995; Setälä in. 1997]. Wykazano natomiast, że obecność skoczogonków w strefie korzeniowej zwiększa dystans kolonizacji grzybów mikoryzowych, wpływając pozytywnie na ich rozprzestrzenienie w glebie [Klironomos, Moutoglis 1999].

Selektywne żerowanie skoczogonków na grzybni jest główną przyczyną różnicowania poziomego występowania różnych gatunków grzybów w glebach leśnych [Hanlon, Anderson 1979; Parkinson i in. 1979; Newell 1984; Shaw 1988]. Badania te wykazały również, że zmiany biomasy grzybów o różnych zdolnościach rozkładu materiału roślinnego wpływają na tempo dekompozycji ściółki leśnej. Następnym żerowania skoczogonków jest też zwiększenie aktywności grzybni, czego przejawem jest wzrost jej oddychania [Hanlon 1981; Visser 1985; Bengtsson i in. 1993]. Żerowanie to ma jeszcze jeden aspekt korzystny z punktu widzenia krążenia pierwiastków, gdyż zapobiega długotrwałemu magazynowaniu w biomase grzybowej wielu cennych składników pokarmowych zasymilowanych przez grzyby. Żerowanie fauny sprawia, że wraz z odchodami wchodzą one ponownie do obiegu. Wykazano, że odchody skoczogonków i wazonkowców zawierają 5 razy więcej azotu i 2 razy więcej węgla niż otaczająca je ściółka [Schrader i in. 1997]. Tak wysoka zawartość składników pokarmowych w odchodach tych zwierząt glebowych sprawia, że zaraz po złożeniu są one szybko zasiedlane przez mikroorganizmy.

Odrębnym zagadnieniem jest działanie skoczogonków jako wektora grzybów glebowych zarówno saprofitycznych i mikoryzowych jak i patogenów. Spory i inne propagule są w warunkach laboratoryjnych wyraźnie preferowanym pokarmem w porównaniu z samymi strzępkami grzybów [Ponge i Charpentier 1981], gdyż prawdopodobnie są bardziej odżywcze. Entomopatogeny grzybowe stosowane do zwalczania szkodliwych owadów nie mają negatywnego wpływu na *Collembola* [Dromph, Vestergaard 2002]. Tylko niektóre z nich, użyte w warunkach laborato-

ryjnych w ilości znacznie przewyższającej obserwowane w przyrodzie, powodują zwiększoną śmiertelność pewnych gatunków skoczogonków. Z drugiej strony zaobserwowano, że miejsca o większej koncentracji konidiów tych grzybów wyraźnie przywabiają skoczogonki, co oznacza że stanowią one cenne źródło pokarmu. Jednocześnie wielokrotnie wykazano też, że skoczogonki przenoszą konidia tych grzybów zarówno na kutykuli [Zimmermann, Bode 1983; Visser i in 1987; Dromph 2001] jak i jelitach razem z pożywieniem [Dromph 2001]. Dane te świadczą o istotnej roli skoczogonków w rozprzestrzenianiu grzybów entomopatogenicznych, a ich funkcja jako wektora może znacznie zwiększać efektywność biologicznych metod kontroli szkodników, zwłaszcza, że środki te wprowadzane są do gleby w postaci granulatów.

Warto wspomnieć o jeszcze jednym rodzaju paratroficznych zależności występujących w środowisku glebowym. Wzajemne zależności między fauną glebową i mikroflorą decydują o warunkach wzrostu roślin, nie tylko przez uwalnianie składników pokarmowych, ale też dzięki modyfikowaniu zależności konkurencyjnych między roślinami, a mikroorganizmami glebowymi [Bonkowski i in. 2000]. Niestety mechanizmy regulujące tego typu powiązania pozostają zupełnie nierozpoznane.

Udział w budowie struktury gleby i dystrybucji materii organicznej

Skoczogonki nie posiadające przystosowań morfologicznych do drążenia korytarzy w glebie nie należą do grupy zwanej inżynierami, aktywnie przekształcającymi środowisko glebowe jak np. dżdżownice czy larwy owadów. Sporadyczne są doniesienia na temat budowniczych zdolności pojedynczych gatunków skoczogonków, które z własnych odchodów budują drobne konstrukcje [Pomorski Weichsel 1993]. Wpływ skoczogonków na strukturę gleby wyraża się głównie w tym, że jak każda grupa zwierząt produkują one odchody. W ekosystemach lądowych odchody fauny glebowej stanowią istotny procent zgromadzonej na powierzchni gleby warstwy organicznej. Na łąkach mogą one tworzyć ponad połowę materii organicznej (56-59%) w wierzchniej warstwie i 47% w poziomie organiczno-mineralnym, przy czym znaczna ich część należy do dżdżownic [Davidson i in. 2002]. Duża ilość odchodów skoczogonków i wazonkowców zmieniających w znacznym stopniu porowatość warstwy mineralnej, znajdująca jest również w glebach uprawnych [Schrader i in. 1997].

Tego typu ocena w odniesieniu do gleb leśnych jest utrudniona, ze względu na liczne występowanie w ściółce ekskrementów wielu owadów, głównie foliofagów. Poza tym odchody znacznej części gatunków są tak niewielkich rozmiarów, że razem z pozostałymi drobnymi cząstkami stanowią amorficzną frakcję gleby. Niemniej jednak odchody przedstawicieli średnich i większych gatunków skoczogonków są przez specjalistów odróżniane od kału roztoczy i wazonkowców [Rusek 1975]. Na tej podstawie wiadomo, że mikrostruktura inicjalnych stadiów pewnych typów gleb, takich jak rędziny czy rankery składa się głównie z odchodów skoczogonków i roztoczy [Kubiena 1955; Kubikova, Rusek 1976; Rusek 1985]. Znaczny udział odchodów tych grup stwierdzono również w wierzchnich warstwach gleb powstających w wyniku rekultywacji hałd pokopalnianych, zwłaszcza we wczesnych stadiach ich zalesień [Frouz i in 2001]. Zgromadzone w ściółce odchody są często zjadane przez dżdżownice i przenoszone w głębsze poziomy gleby. Można więc przyjąć, że również w ekosystemach leśnych z licznym występowaniem skoczogonków wiąże się znaczny udział odchodów tej grupy w składzie glebowej materii organicznej.

Drugim ważnym skutkiem aktywności skoczogonków jest redystrybucja materii organicznej. Gleba leśna jest warstwą heterogenną o znacznym pionowym i poziomym zróżnicowaniu

warunków mikrosiedliskowych [Riha i in. 1986; Ponge 1999; Patzel Ponge 2001]. Nierównomiernie rozmieszczenie zasobów pokarmowych powoduje, że aktywność biologiczna, podobnie jak w innych typach gleb, skupia się w tzw. centrach aktywności [Beare i in. 1995]. Pierwsze z nich to porosfera, znajdująca się w bezpośrednim sąsiedztwie korzeni, w której organizmy żywe skupiają się tzw. ryzosferze i agregatosferze. Drugim miejscem aktywności jest drylosfera (nazwa pochodzi od słowa drylować, czyli dziurawić), która stanowi otoczenie otworów wydrążonych przez bezkręgowce glebowe. W obrębie tej strefy miejscem szczególnie aktywnym jest detrytusosfera. Obszary te stanowią około 10% objętości gleby, ale skupia się w nich ponad 90% aktywności biologicznej.

Eksperymentalnie wykazano, że wydzieliny dżdżownic wyraźnie przywabiają skoczogonki, gdyż są bogatym w składniki odżywcze źródłem pokarmu [Salmon, Ponge 2001]. Wydzieliny korzeniowe i obumarłe korzenie są bazą pokarmową ponad 70% bakterio- i grzybożernych nicieni [Beare i in. 1995] stanowiących główny pokarm drapieżnych *Collembola*. Poszukując aktywnie w glebie miejsc o zwiększonej produkcji mikrobiologicznej skoczogonki, należące do ruchliwych zwierząt, odkładają odchody i wylinki w całym profilu glebowym. Ten aspekt funkcjonowania mesofauny jest szczególnie ważny w trakcie kolonizacji miejsc bezglebowych takich jak wydmy lub hałdy przemysłowe, w których *Collembola* pojawiają się jako jedne z pierwszych zwierząt glebowych i tworzą wyjątkowo liczne zgrupowania [Sławska 1996; Wanner, Dunger 2002].

Pokarm dla fauny drapieżnej

Skoczogonki w warunkach naturalnych są zjadane przez wiele innych zwierząt. Są to głównie drapieżne chrząszcze oraz kosarze, pająki, mrówki, a także drobne kręgowce takie jak gady i ptaki. Zjadanie skoczogonków przez sikorki, kosy, rudziki jest obserwowane dosyć często [Hopkin 1997]. Stwierdzono też obecność przedstawicieli tej grupy w żołądkach innych leśnych ptaków [Betts 1955]. W przypadku gadów *Collembola* mogą stanowić istotny składnik zawartości jelit (30-48%), co świadczy o selektywnym charakterze żerowania [Gasc i in. 1983].

Jednakże ściółkowe skoczogonki zdecydowanie najczęściej są pokarmem dla drapieżnych chrząszczy i pająków [Christiansen 1971; Ernsting, Joosse 1975; Van Straalen 1985; Wise 2004]. Większość tych drapieżców to gatunki nie wykazujące selektywności pokarmowej, czyli zjadające różnorodny pokarm w tym i skoczogonki [Hopkin 1997]. O tym jak ważne są skoczogonki w diecie niektórych owadów świadczą wykształcone u drapieżców w toku ewolucji przystosowania morfologiczne do ich chwytania. Jeden z gatunków kusakowatych *Stenus comma* łapie ofiary za pomocą lepkiej wargi [Bauer, Pfeiffer 1991]. Wiele gatunków biegaczowatych robi w tym celu pułapkę za pomocą czułków (np. *Loricera piliconis*) [Bauer 1982]. Jednym z najlepiej wyposażonych drapieżców jest inny przedstawiciel biegaczowatych *Notiophilus biguttatus*, którego aparat gębowy ma kształt skomplikowanej pułapki w formie klatki bardzo skutecznie łapiącej ruchliwe ofiary [Bauer 1985]. Drobne i mało ruchliwe skoczogonki żyjące w głębszych warstwach gleby oraz jaja i postacie młodociane ściółkowych gatunków stanowią pokarm dla drapieżnych roztoczy [Usher, Bowring 1984].

Stosowane ostatnio w badaniach ekologicznych markery molekularne umożliwiają dokładne opisanie relacji drapieżca – ofiara. Dzięki nim stwierdzono, że w przypadku pająków, dla których skoczogonki są istotnym źródłem pokarmu istnieje specjalizacja, czyli wybór gatunku ofiary [Agustin i in. 2003]. Z badań tych wiadomo też, że w środowiskach, w których inne ofiary występują tylko przez pewien okres lub są mało pożywne (jak np. mszyce w agroekosystemach) skoczogonki są obecną przez cały sezon wegetacyjny uzupełniającą bazą pokarmową.

Presja drapieżców na mesofaunę, która w glebowej sieci troficznej stanowi II poziom destrucentów była badana pod kątem ich wpływu na tempo dekompozycji [Kajak 1995, 1997; Kajak i in. 1991; Lawrence Wise 2000; Hunter i in. 2003]. Eksperymenty te polegały głównie na eliminacji z układu drapieżców i obserwacji liczebności ich ofiar oraz przebiegu procesów glebowych. We wszystkich przypadkach odnotowano istotne zwiększenie liczebności skoczogonków wynoszące od 30 do ponad 60%. Dane te wykazują, że duża część biomasy zgrupowań *Collembola* stanowi źródło pokarmu dla wyższych poziomów troficznych. Zjadanie przez drapieżców znacznej części populacji gatunków może powodować dodatkowy przyrost ich liczebności jako wzrost kompensacyjny, który nie został uwzględniony w tych szacunkach. Na tej podstawie można przyjąć, że rzeczywisty udział mesofauny w diecie drapieżców jest większy. Wyniki przedstawionych badań potwierdzają również pozytywny wpływ skoczogonków na tempo dekompozycji, ponieważ znaczny wzrost ich liczebności w warunkach eliminacji fauny drapieżnej powoduje wyraźne przyspieszenie rozkładu materii organicznej.

Podsumowanie

- ✦ Skoczogonki należą do bezkręgowców bardzo licznie występujących we wszystkich typach gleb leśnych. W lasach strefy umiarkowanej i borealnej tworzą bogate w gatunki zgrupowania o liczebności od kilkunastu do kilkudziesięciu tysięcy osobników na 1 m².
- ✦ Podobnie jak inne zwierzęta żyjące w glebie, skoczogonki przyspieszają uwalnianie składników pokarmowych z materii organicznej zgromadzonej we wszystkich warstwach profilu glebowego.
- ✦ Bezpośredni wpływ skoczogonków na tempo dekompozycji polega na zjedaniu grzybni glebowej i licznych w glebie odchodów oraz bakterii i innych drobnych organizmów. Przedstawiciele tej grupy odżywiają się również przetworzoną materią organiczną, przyspieszając tempo mineralizacji pierwiastków związanych w trudno rozkładalnym detrytusie.
- ✦ Pośrednie oddziaływanie skoczogonków na tempo rozkładu materii przejawia się w stymulowaniu aktywności i rozwoju mikroflory, roznoszeniu propaguli oraz budowie struktury gleby przez odkładanie odchodów.
- ✦ Skoczogonki stanowią ważne źródło pokarmu dla epigeicznej fauny drapieżnej, głównie chrząszczy i pajaków
- ✦ Duża tolerancja na zakwaszenie oraz oportunistyczne zwyczaje pokarmowe tej grupy sprawiają, że jej przedstawiciele mają istotny udział w dekompozycji w glebach ubogich i zde-wastowanych, w których inne zwierzęta występują bardzo nielicznie.

Literatura

- Agusti N., Shayler S. P., Hardwood J. D., Vaughan P., Sunderland K. D., Symondson W. O. C. 2003. *Collembola* as alternative prey sustaining spiders in arable ecosystems: prey detection within predators using molecular markers. *Molecular Ecology* 12: 3467-3475.
- Anderson J. M., Ineson P., Huish S. A. 1983. Nitrogen and cation mobilization by soil fauna feeding on leaf litter and soil organic matter from deciduous woodland. *Soil Biol. Biochem* 15: 463-467.
- Anderson J. M., Leonard M. A., Ineson P., Huish S. A. 1985. Faunal biomass: a key component of general model of nitrogen mineralisation. *Soil Biol. Biochem* 17: 735-737.
- Andrn O., Brussaard L., Clarholm M. 1999. Soil organism influence on ecosystem-level processes – bypassing the ecological hierarchy? *Applied Soil Ecology* 11: 177-188.
- Baath E., Lohm U., Lundgren B., Rosswall T., Sderstrm B., Sohlenius B. 1981. Impact of microbial-feeding animalson total soil activity and nitrogen dynamics: a soil microcosm experiment. *Oikos* 37: 257-264.
- Beare M. H., Coleman D. C., Crossley D. A., Hendrix P. F., Odum E. P. 1995. A hierarchical approach to evaluating the significance of the soil biodiversity to biochemical cycling. *Plant Soil* 170: 5-22.

- Bardegett R. D., Chan K. F. 1999. Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry* 31: 1007-1014.
- Beare M. H., Parmelee R. W., Hendrix P. F., Cheng W., Coleman D. C., Crossley D. A. 1992. Microbial and faunal interaction and effects on litter nitrogen and decomposition in agroecosystems. *Ecol. Monogr.* 62: 569-591.
- Bauer T. 1982. Predation by a carabid beetle specialised for catching *Collembola*. *Pedobiologia* 24: 167-179.
- Bauer T. 1985. Beetles which use a setal trap to hunt springtails: the hunting strategy and apparatus of *Leistus* (*Coleoptera, Carabidae*). *Pedobiologia* 28: 275-287.
- Bauer T., Pfeiffer M. 1991. Shooting springtails with a sticky rod: the flexible hunting behaviour of *Stenus comma* (*Coleoptera, Staphylinidae*) and the counterstrategies of its prey. *Animal Behaviour* 41: 819-828.
- Bengtsson G., Hedlung K., Rundgren S. 1991. Selective odor perception in the soil *Collembola Onychiurus armatus*. *J. Chem. Ecol.* 17: 2113-2125.
- Bengtsson G., Hedlung K., Rundgren S. 1993. Patchiness and compensatory growth in a *fungus-Collembola* system. *Oecologia* 93: 296-302.
- Bengtsson J., Zheng D. W., Agren G. I., Persson T. 1995. Food web in soil: an interface between population and ecosystem ecology. W: Jones C. G., Lawton J. H. [red.]. *Linking Species and Ecosystems*. Chapman & Hall, New York. 159-165.
- Berg M., de Ruiter P., Didden W., Janssen M., Scheuten T., Verhoef H. 2001. Community food web, decomposition and nitrogen mineralisation in stratified Scotch pine forest soil. *Oikos* 94: 130-142.
- Betts M. M. 1955. Food of titmice in oak woodland. *Journal of Animal Ecology* 24: 282-323.
- Bockemuhl J. 1956. Die Apterygoten des Spitzbergs bei Tbingen, eine faunistisch-kologische Untersuchung. *Zoll Jahrb. Abt. Syst.* 84: 113-194.
- Bolger T. M., Heneghan L. J., Neville P. 2000. Invertebrates and nutrient Cycling in Coniferous Forest Ecosystems: Spatial Heterogeneity and Conditionality. W: Coleman D. C., Hendrix P. F. [red.]. *Invertebrates as Webmasters in Ecosystems*. CAB International. 255-269.
- Bonkowski M., Cheng W., Griffiths B. S., Alpeh J., Scheu S. 2000. Microbial-faunal interaction in the rhizosphere and effects on plant growth. *European Journal of Soil Biology* 36: 135-147.
- Borkott H., Insam H. 1990. Symbiosis with bacteria enhances the use of chitin by the springtail, *Folsomia candida* (*Collembola*). *Biology and Fertility of Soil* 9: 126-129.
- Bradford M. A., Tordoff G. M., Eggers T., Jones T. H., Newinton J. E. 2002. Microbiota, fauna, and mesh size interaction in litter decomposition. *Oikos* 99: 317-323.
- Chen B., Snider R. J., Snider R. M. 1995. Food preferences and effects of food type on the life history of some soil *Collembola*. *Pedobiologia* 39: 496-505.
- Chen B., Snider R. J., Snider R. M. 1996. Food consumption by *Collembola* from a northern deciduous forest. *Pedobiologia* 40: 149-161.
- Chernova N. M., Kusnetsova N. A. 2000. *Collembolan* community organisation and its temporal predictability. *Pedobiologia* 44: 451-466.
- Chertov O. G., Komarov A. S. 1997. SOMM: A model of soil organic matter dynamics. *Ecological Modelling* 94: 177-189.
- Christiansen K. 1964. Bionomics of *Collembola*. *Annual Review of Entomology* 9: 147-248.
- Christiansen K. 1971. Factor affecting predation on *Collembola* by various arthropods. *Annales de Spologie* 26: 97-106.
- Coleman D. C., Crossley D. A. 1996. *Fundamentals of Soil Ecology*. Academic Press. San Diego.
- Coleman D. C., Hendix P. F. 2000. *Invertebrates as Webmasters in Ecosystems*. CABI Publishing, Wallington. Oxon.
- Cortet J., Poinso-Balanguer N. 1998. *Collembola* populations under sclerophyllous copices in Provence (France): comparison between two types of vegetation, *Quercus ilex* L. and *Quercus coccifera* L. *Acta Oecologica* 19: 413-424.
- Couteaux M. M., Bottner P., Berg B. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *TREE* 10 (2): 63-66.
- Crossley D. A. 1977. The Roles of Terrestrial Saprofagous Arthropods in Forest Soil: Current Status of Concepts. W: Mattson W. [red.]. *The Role of Arthropods in Forest Ecosystems*. Springer-Verlag. New York, Heidelberg, Berlin. 49-56.
- Davidson D. A., Bruneau P. M. C., Grieve I. C., Young I. M. 2002. Impacts of fauna on upland grassland soil as determined by micromorphological analysis. *Applied Soil Ecology* 20: 133-143.
- D'Haese C. A. 2003. Morphological appraisal of *Collembola* phylogeny with special emphasis on Poduromorpha and a test of the aquatic origin hypothesis. *Zoologica Scripta*. 32: 563-586.
- Dilly O., Irmiler U. 1998. Succession in the food web during decomposition of leaf litter on a black alder (*Alnus glutinosa* (Gaertn.) L.) forest. *Pedobiologia* 42: 109-123.
- Dromph K. M. 2001. Dispersal of entomopathogenic hyphomycete fungi by collembolans. *Soil Biology & Biochemistry* 33: 2047-2051.
- Dromph K. M., Vesergaard S. 2002. Pathogenicity and attractiveness of entomopathogenic hyphomycete fungi to collembolans. *Applied Soil Ecology* 21: 197-210.
- Eaton R. J., Barberchek M., Buford M., Smith W. 2004. Effects of organic matter removal, soil compaction, and vegetation control on *Collembolan* population. *Pedobiologia* 48: 121-128.

- Edwards D., Selden P. A., Richardson J. B., Axe L. 1995. Coprolites as evidence for plant-animal interaction in Siluro-Devonian terrestrial ecosystems. *Nature* 377: 329-331.
- Ernesting G., Joosse E. N. G. 1975. Predation on two species of surface dwelling *Collembola*. A study with a radioisotope labelled prey. *Pedobiologia* 14: 222-231.
- Frouz J., Keplín B., Pilz V., Tajovský K., Stary J., Lucesova A., Novacova A., Balik V., Hansel L., Materna J., Duker C., Chalupsky J., Rusek J., Heinkele T. 2001. Soil biota and upper soil layer development in two contrasting post-mining chronosequences. *Ecological Engineering* 17: 275-284.
- Gasc J. P., Betsch J. M., Massoud Z. 1983. Prédation sélective des *Collemboles* par les Sauriens dans la litière de la forêt dense humide guyanaise. *Bulletin de la Société Zoologique de France*. 108: 467-476.
- Gilmore S. K., Potter D. A. 1993. Potential role of *Collembola* as biotic mortality agent for entomopathogenic nematodes. *Pedobiologia* 37: 30-38.
- Gisin H. 1943. Ökologie und Lebensgemeinschaften der *Collembolen* im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. *Revue Suisse de Zoologie* 50: 131-224.
- Górny M. 1975. Zoekologia gleb leśnych. PWRiL. Warszawa.
- Gunn A., Cherrett J. M. 1993. The exploitation of food resources by soil meso- i macro- invertebrates. *Pedobiologia* 37: 303-320.
- Hagesawa M., Takeda H. 1995. Changes in feeding attributes of four collembolan population during the decomposition process of pine needle. *Pedobiologia* 39: 155-169.
- Hagvar S. 1982. *Collembola* in Norwegian coniferous forest soil. I. Relation to plant communities and soil fertility. *Pedobiologia* 24: 255-296.
- Hagvar S., Kjondal B. R. 1981. Succession, diversity and feeding habits of microarthropods in decomposing birch leaves. *Pedobiologia* 22: 385-408.
- Hagvar S. 1988. Decomposition studies in an easily-constructed microcosm: Effect of microarthropods and varying soil pH. *Pedobiologia* 31: 293-303.
- Hanlon R. D. G. 1981. Influence of grazing by *Collembola* on the activity of senescent fungal colonies grown on media of different nutrient concentration. *Oikos* 36: 362-367.
- Hanlon R. D. G., Anderson J. M. 1979. The effect of *Collembola* grazing on microbial activity in decomposing leaf litter. *Oecologia* 38: 93-99.
- Harley J. L. 1971. Fungi in ecosystems. *J. Ecol.* 59: 653-668.
- Hedlung K., Boddy L., Preston C. M. 1991. Mycelial responses of the fungus, *Mortierella isabelina*, to grazing by *Onychiurus armatus* (*Collembola*). *Soil Biology & Biochemistry* 23: 361-366.
- Hedlund K., Öhrn M. S. 2000. Tritrophic interactions in a soil community enhance decomposition rate. *Oikos* 88: 585-591.
- Heneghan L., Bolger T. 1996. Effects of the components of 'acid rain' on the contribution of soil microarthropods to ecosystem function. *Journal of Applied Ecology* 33: 1329-1344.
- Heneghan L., Bolger T. 1999. The role of microarthropods species in forest ecosystem processes: the delimitation of relevant detail. *Plant and Soil*. 205: 113-124.
- Heneghan L., Coleman D. C., Zou X., Crosley D. A., Haines B. L. 1998. Soil microarthropod community structure and litter decomposition dynamics: A study of tropical and temperate site. *Applied Soil Ecology* 9: 33-38.
- Hirst S., Maulik S. 1926. On some arthropod remains from the Rhynie Chert (Old Red Sandstone). *Geological Magazine* 63: 69-71.
- Hopkin S. P. 1997. *Biology of the Springtails (Insecta: Collembola)*. Oxford University Press. Oxford, New York, Tokyo.
- Huhta V., Setälä H., Haimi J. 1988. Leaching of N and C from birch leaf litter and raw humus with special emphasis on the influence of soil fauna. *Soil Biology & Biochemistry* 20: 875-878.
- Hunt H. W., Coleman D. C., Ingham E. R., Ingham R. E., Elliott E. T., Moore J. C., Rose S. L., Reid S. P. P., Morley C. R. 1987. The detrital food web in a shortgrass prairie. *Biology and Fertility Soil* 3, 57-68.
- Hunter M. D., Adl S., Pringle C. M., Coleman D. C. 2003. Relative effects of macroinvertebrates and habitat on the chemistry of litter during decomposition. *Pedobiologia* 47: 101-115.
- Ineson P., Leonard M. A., Anderson J. M. 1982. Effect of collembolan grazing upon nitrogen and cation leaching from decomposing leaf litter. *Soil Biology & Biochemistry* 14: 601-605.
- Ingham E. R., Coleman D. C., Moore J. C. 1989. An analysis of food web structure and function in a shortgrass prairie, mountain meadow and lodgepole pine forest. *Biology and Fertility Soil* 8: 29-37.
- Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. 1994. Organisms as ecosystems engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Jucevica W., Melecis V. 2002. Long-term dynamics of *Collembola* in a pine forest ecosystem. *Pedobiologia* 46: 365-372.
- Kaczmarek M. 1973. *Collembola* in the biotopes of the Kampinos National Park distinguished according to the natural succession. *Pedobiologia* 13: 257-275.
- Kaczmarek M. 1975. An analysis of *Collembola* communities in different pine forest environments. *Ekologia Polska* 23: 265-293.
- Kajak A. 1995. The role of soil predator in decomposition processes. *European Journal of Entomology* 92: 573-580.

- Kajak A. 1997. Effect of epigeic macroarthropods on grass litter decomposition in mown meadow. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 64: 53-63.
- Kajak A., Chmielewski K., Kaczmarek M., Rembialkowska E. 1991. Experimental studies on the effect of epigeic predators on matter decomposition processes in managed peat grassland. *Polish Ecological Studies* 17: 289-310.
- Kampichler C., Rolschewski J., Donnelly D. P., Boddy L. 2004. Collembolan grazing affects the growth strategy of the cord-forming fungus *Hypholoma fasciculare*. *Soil Biology & Biochemistry* 36: 591-599.
- Klironomos J. N., Moutoglis P. 1999. Colonisation of nonmycorrhizal plants by mycorrhizal neighbours as influenced by the collembolan, *Folsomia candida*. *Biology and Fertility Soil* 29: 277-281.
- Klironomos J. N., Bednareczuk E. M., Neville J. 1999. Reproductive significance of feeding on saprobic and arbuscular mycorrhizal fungi by the collembolan, *Folsomia candida*. *Functional Ecology* 13: 756-761.
- Kopeszki H. 1995. Collembolan Fauna, in Vienna Beech Wood in Relation to Litter Accumulation and Depletion. *Polskie Pismo Entomologiczne* 64: 357-362.
- Kubikova J., Rusek J. 1976. Development of xerothermic rendinas. A study in ecology and soil microstructure. *Rozprawy CSAV, Rada mat pri Ved* 86 (6): 1-79.
- Kubiena W. L. 1955. Animal activity in soil as a decisive factor in establishment of humus forms. W: Kevan D. K. McE. [red.]. *Soil zoology*. Butterworths Scientific Publ, London. 73-82.
- Kurecheva G. F. 1960. Role of soil organism in the breakdown of oak litter. *Pochvovedeniye* 4: 16-23.
- Kurihara Y., Kikkawa J. 1986. Trophic Relation of Decomposers. W: Kikkawa J., Anderson D.J. [red.]. *Community ecology: pattern and process*. Blackwell, Oxford. 127-160.
- Kuznetsova N. M., Krest'yaninova A. I. 1998. Dynamics of Springtail Communities in Hydrological Series of Pine Forests in Southern Taiga. *Entomological Review* 77: 969-981.
- Kuznetsova N. A., 2002. Classification of collembolan communities in the east-european taiga. *Pedobiologia* 46: 373-384.
- Kuznetsova N. A. 2003. Habitat humidity and Collembolan distribution. *Zoll. Zurnal.* 82 (2): 239-247.
- Lavelle P. 2002. Functional domains in soils. *Ecological Research*. 17: 441-450.
- Lawrance K. L., Wise D. H. 2000. Spider predation on forest-floor Collembola and evidence for indirect effects on decomposition. *Pedobiologia* 44: 33-39.
- Liiri M., Setälä H., Haimi J., Pennanen T, Fritze H. 2002. Relationship between soil microarthropod species diversity and plant growth does not change when the system is disturbed. *Oikos* 96: 117-149.
- Loranger G., Bandyopadhyaya I., Razaka B., Ponge J. F. 2001. Does soil acidity explain altitudinal sequences in collembolan communities. *Soil Biology & Biochemistry* 33: 381-393.
- Lussenhop J. 1992. Mechanisms of microarthropod-microbial interaction in soil. *Advances in Ecological Research* 23: 1-33.
- Maraun M., Matrens H, Migge S., Theenhaus A., Scheu S. 2003. Adding to 'the enigma of soil animal diversity': fungal feeders and saphrophagus soil invertebrates prefer similar food substrates. *European Journal of Soil Biology* 39: 85-95.
- Maraun M., Visser S., Scheu S. 1998. Oribatid mites enhance the recovery of the microbial community after a strong disturbance. *Applied Soil Ecology* 9: 175-181.
- Materna J. 1999. *Collembola* of different vegetation patches in mountain beech and spruce forests. *Soil Zoology in Central Europe*. W: Tayovski K., Pilz V. [red.]. ISB ASCR Ceske Budejovice. 211-221.
- Nardi J. B., Mackie R. I., Dawson J. O. 2002. Could microbial symbionts of arthropods guts contribute significantly to nitrogen fixation in terrestrial ecosystems. *Journal of Insect Physiology* 48: 751-763.
- Nayrolles P. 1990. Fauna of Thai caves. III. Two new cavernicolous species of *Arrhopalites* from Thailand (Insecta: *Collembola*). *Bishop Museum Occasional Papers* 30: 288-293.
- Newell K. 1984. Interaction between two decomposer basidiomycetes and a collembolan under Sitka spruce: distribution abundance and selective grazing. *Soil Biology and Biochemistry* 16: 235-239.
- Parkinson D., Visser S., Whittaker J. B. 1979. Effect of Collembola grazing on fungal colonisation of leaf litter. *Soil Biology i Biochemistry* 11: 188-207.
- Patzel N., Ponge J. F. 2001. The heterogeneity of humus components in a virgin beech forest. *Eur. J. Soil Biol.* 37: 117-124.
- Persson T. 1983. Influence of soil animals on nitrogen mineralisation in a northern Scots pine forest. W: Lebrun P., Andre H.M., De Medts, A., Gregorie-Wibo C., Wauthy G. [red.]. *New trends in soil biology*. Dieu-Brichart, Ottignies-Louvain-la Neuve. 117-126.
- Petersen H. 2002. General aspects of collembolan ecology at the turn of the millennium. *Pedobiologia* 46: 246-260.
- Petersen H., Luxton M. 1982. A comparative analysis of soil fauna population and their role in decomposition processes. *Oikos* 39: 287-388.
- Petrusewicz K., Macfadyen A. 1970. *Productivity of Terrestrial Animal: Principle and Methods* IBM Handbook No 13. Blackwell Scientific Publication. Oxford.
- Pflug A., Wolters V. 2001. Influence of drought and litter age on Collembola communities. *European Journal of Soil Biology* 37: 305-308.

- Poole T. B. 1959. Studies on the food of *Collembola* in a Douglas fir plantation. Proceedings of the Zoological Society of London 132: 71-82.
- Pomorski R. J., Weichsel M. 1993. Building behaviour in *Hymenaphorura polonica* Pomorski, 1990 (*Collembola*, *Onychiuridae*). Polskie Pismo Entomologiczne 62: 273-276.
- Ponge J. F. 1991. Food resources and diets of soil animals on a small area of Scots pine litter. Geoderma 49: 33-62.
- Ponge J. F. 1993. Biocenoses of *Collembola* in atlantic temperate grass-woodland ecosystems. Pedobiologia 37: 223-244.
- Ponge J. F. 1999. Heterogeneity in soil animal communities and the development of humus forms. W: Rastin N., Bauhus J. [red.]. Going Underground. Ecological Studies in Forest Soil, Research Signpost, Trivandrum: 33-44.
- Ponge J. F. 2000a. Vertical distribution of *Collembola* (Hexapoda) and their food resources in organic horizons of beech forests. Biol Fertil Soil 32: 508-522.
- Ponge J. F. 2000b. *Acidophilic Collembola*: Living Fossils. Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ. 29: 65-74.
- Ponge J. F. 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. Soil Biology & Biochemistry 32: 935-945.
- Ponge J. F., Charpentier M. J. 1981. Etude des relations microflore-microfaune: expériences sur *Pseudosinella alba* (Packard), *Collembola mycophaga*. Rev. Ecol. Biol. Sol. 18: 291-303.
- Rapoport E. H. 1971. The geographical distribution of Neotropical and Antarctic *Collembola*. Pacific Insects Monographs 25: 99-118.
- Read D. J., Kerley S. 1995. The status and function of ericoid mycorrhizal systems. W: Warma A., Hock D. [red.]. Mycorrhiza. Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology. Springer, Berlin: 501-520.
- Riha S. J., James B. R., Senesac G. P., Pallant E. 1986. Spatial variability of soil pH and organic matter in forest plantation. Soil Sci. Soc. Am. J. 50: 1347-1352.
- Rodin L. E., Bazilevich N. I. 1967. Production and Mineral Cycling in Terrestrial Vegetation. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Rusek J. 1975. Die bodenbildende Funktion von *Collembola* und Acarina. Pedobiologia 15: 299-308.
- Rusek J. 1985. Soil microstructure. Contributions on specific soil organisms. Questiones Entomologicae. 21: 497-514.
- Salmon S., Ponge J. F. 2001. Earthworm excreta attract soil springtails; laboratory experiments on *Heteromurus nitidus* (*Collembola*, *Entomobryidae*). Soil Biol. Biochem. 33: 1959-1969.
- Satchell J. E. 1974. Introduction. Litter interface of animate/inanimate matter. W: Dickinson G. H., Pugh G. J. F. [red.]. Biology of Plant Litter Decomposition. Academic Press, London.
- Scheu S., Falca M. 2000. The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: stable isotope analysis of a macro- and mesofauna-dominated community. Oecologia 123: 285-296.
- Scheu S., Folger M. 2004. Single and mixed diets in *Collembola*: effects on reproduction and stable isotope fractionation. Functional Ecology 18: 94-102.
- Schlesinger W. H. 1991. Biogeochemistry. An analysis of global change. San Diego, Academic Press.
- Schrader S., Langmaack M., Hellming K. 1997. Impact of *Collembola* and *Enchytraeidae* on soil surface roughness and properties. Biology and Fertility of Soil 25: 396-400.
- Schröter D., Wolters V., De Ruiter P. C. 2003. C and N mineralisation in the decomposer food webs of a European forest transect. Oikos 102: 294-308.
- Schultz P. A. 1991. Grazing preferences of two *Collembolan* species, *Fosomia candida* and *Proisotoma minuta*, for ectomycorrhizal fungi. Pedobiologia 35: 313-325.
- Seastedt T. R. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralisation processes. Ann. Rev. Entomol. 29: 25-46.
- Setälä H. 1995. Growth of *Betula pendula* and *Pinus sylvestris* seedlings in relation to grazing by soil fauna on ectomycorrhizal fungi. Ecology 78: 1844-1851.
- Setälä H., Huhta V. 1990. Evaluation of the soil fauna impact on decomposition in a simulated forest soil. Biology and Fertility of Soil 10: 163-163.
- Setälä H., Huhta V. 1991. Soil fauna increase *Betula pendula* growth: laboratory experiments with coniferous forest floor. Ecology 72: 655-671.
- Setälä H., Tynnismäa M., Martikainen E., Huhta V. 1991. Mineralisation of C, N and P in relation to decomposer community structure in coniferous forest soil. Pedobiologia 35: 285-296.
- Setälä H., Marshall V. G., Trofymow J. A. 1996. Influence of body size of soil fauna on litter decomposition and 15N uptake by poplar in a pot trial. Soil Biol. Biochem. 28: 1661-1675.
- Setälä H., Rissanen J., Markkola A. M. 1997. Conditional outcome in the relationship between pine and ectomycorrhizal fungi in relation to biotic and abiotic environment. Oikos 80: 112-122.
- Shaw P. 1988. A consistent hierarchy in the fungal feeding preferences of the *Collembola Onychiurus armatus*. Pedobiologia 31: 179-187.
- Singh S. B. 1969. Studies on the gut contents of suctorial *Collembolan Friesea mirabilis* (Tullberg) (Insecta). Entomologist 102: 180-184.
- Sławska M. 1997. Succession of *Collembola* in an active deflation hollow in Słowiński National Park. Pedobiologia 41: 139-144.

70 Małgorzata Sławska

- Sławska M. 1999. Zmiany w strukturze i różnorodności fauny glebowej i epigeicznej na gruntach leśnych i porolnych – *Collembola* (Apterygota). W: Mazur S., Tracz H. Zmiany w strukturze i różnorodności fauny borów sosnowych świeżych na terenach Puszczy Człuchowskiej w ciągu ostatnich 20 lat. Fundacja Rozwój SGGW. 43-48.
- Sławska M. 2001. Waloryzacja lasów Puszczy Białowieskiej metodą zooindykacji na podstawie epigeiczno-glebowych zgrupowań *Collembola*. W: Szujcecki A., Próba szacunkowej waloryzacji lasów Puszczy Białowieskiej metodą zooindykacyjną. Wydawnictwo SGGW. Warszawa. 35-72.
- Sławska M. 2002. *Collembola* responses to silviculture practices – communities of stand patches retained on logging area. Annals of Warsaw Agricultural University. Forestry and Wood Technology. 52: 3-15.
- Sollins P., Homann P., Caldwell B. A. 1996. Stabilisation and destabilisation of soil organic matter: mechanism and controls. Geoderma 74: 65-105.
- Stebaeva S. 2003. Collembolan communities of the Ubsu-Nur Basin and adjacent mountains (Russia, Tuva). Pedobiologia 47: 341-356.
- Sterzyńska M. 1990. Communities of *Collembola* in natural and transformed soils of the linden-oak-hornbeam sites of the Mazowian Lowland. Fragn. Faun. 34: 1-262.
- Sterzyńska M. 1995. *Collembola* in the process of secondary succession of the pine forests of Puszcza Białowieska. Fragn. Faun. 38: 353-364.
- Sulkava P., Huhta V., Laakso J. 1996. Impact of soil faunal structure on decomposition and N-mineralisation in relation to temperature and moisture in forest soil. Pedobiologia 40: 505-513.
- Takeda H. 1978. Ecological studies of collembolan populations in a pine forest soil. II. Vertical distribution of *Collembola*. Pedobiologia 18: 22-30.
- Takeda H. 1987. Dynamics and maintenance of collembolan community structure in a forest soil system. Researches on Population Ecology 29: 291-346.
- Takeda H., Abe T. 2001. Templates of food-habitat resources for the organisation of soil animals in temperate and tropical forests. Ecological Research 16: 961-973.
- Takeda H., Ichimura T. 1983. Feeding attributes of four species of *Collembola* in a pine forest soil. Pedobiologia 25: 373-381.
- Tamm J. C. 1986. Fünfjährige Collembolensukzession auf einem verbrannten Kiefernwaldboden in Niedersachsen (BRD). Pedobiologia 29: 113-127.
- Teuben A. 1991. Nutrient availability and interaction between soil arthropods and microorganism, during decomposition of coniferous litter: a mesocosm study. Biology and Fertility of Soil 10: 256-266.
- Teuben A., Roelofsma T. A. 1990. Dynamic interaction between functional groups of soil arthropods and microorganisms during decomposition of coniferous litter in microcosm experiments. Biology and Fertility of Soil 9: 145-151.
- Teuben A., Smidt G. R. B. 1992. Soil arthropod number and biomass in two pine forests on different soil, related to functional groups. Pedobiologia 36: 79-89.
- Teuben A., Verhoef H. A. 1992. Relevance of micro- and mesocosm experiments for studying soil ecosystem processes. Soil Biology and Biochemistry 24: 1179-1183.
- Usher M. B., Bowring M. F. B. 1984. Laboratory studies of predation by the Antarctic mite *Gamasellus racovitsai* (Acarina, Mesostigmata). Oecologia 62: 245-249.
- Van Straalen N. M. 1985. Size-specific mortality patterns in two species of forest floor *Collembola*. Oecologia 67: 220-223.
- Varga J., Naar Z., Dobolyi C. 2002. Selective feeding of collembolan species *Tomocerus longicornis* (Mll) and *Orchesella cincta* (L.) on moss inhabiting fungi. Pedobiologia 46: 525-538.
- Verhoef H. A., Brussaard L. 1990. Decomposition and nitrogen mineralisation in natural and agro-ecosystems: the contribution of soil animals. Biogeochemistry 11: 175-211.
- Verhoef H. A., Dorel F. G., Zoomer H. R. 1989. Effect of nitrogen deposition on animal-mediated nitrogen mobilisation in coniferous litter. Biology and Fertility of Soil 8: 255-259.
- Visser S. 1985. Role of the soil invertebrates in determining the composition of soil microbial communities. W: Fitter A. H., Atkinson D., Read D. J., Usher M. B. [red.]. Ecological interaction in soil: plant, microbes and animals. Blackwell, Oxford. 297-317.
- Visser S., Parkinson D., Hassal M. 1987. Fungi associated with *Onychiurus subtenis* (*Collembola*) in an aspen woodland. Can. J. Bot. 65: 635-642.
- Warchendorf C., Irmeler U., Blume H. P. 1997. Relationship between litter fauna and chemical changes of litter during decomposition under different moisture condition. W: Cadisch G., Giller K.E. [red.]. Driven by nature: Plant litter quality and decomposition. CAB International, Wallingford 135-144.
- Wanner M., Dunger W. 2002. Primary immigration and succession of soil organisms on reclaimed opencast coal mining areas in eastern Germany. European Journal of Soil Biology 38: 137-143.
- Wise D. H. 2004. Wandering spiders limit densities of a major microbi-detritivore in the forest-floor food web. Pedobiologia 48: 181-188.
- Zheng D. W., Bengtsson J., Ågren G. I. 1997. Soil food web and ecosystem processes: decomposition in donor-control and Lotka-Volterra systems. American Naturalist. 149: 125-148.

Zimmermann G., Bode E. 1983. Untersuchungen zur Verbreitung des insektenpathogenen Pilzes *Metarhizium anisopliae* (*Fungi imperfecti*, *Moniliales*) durch Bodenarthropoden. *Pedobiologia* 25: 65-71.

SUMMARY

The role of springtails (*Collembola*, *Hexapoda*) in forest ecosystems processes

In this paper the author make a review of data on occurrence and importance of sprintails in forest ecosystems, emphasising their role in soil food web and nutrient cycling. *Collembola* belongs to the most abundant animals in forest soils in nemoral and boreal zones. Alike other soil invertebrates, sprintails accelerate nutrient release from dead organic matter accumulated in all soil horizons. They affect decomposition rate directly by grazing on fungi, bacteria and minute soil animals as well on homogenous organic material (detritus). More pronounced indirect effect consist in stimulation of microbial activity, dispersal of propagulae and taking part in the soil-forming processes by casting faeces. Additionally, springtails are important prey for invertebrate predators living in forest litter and soil. Due to high tolerance to acid condition and opportunistic feeding habits, *Collembola* gain in importance in decomposition processes in barren or devastated soil, where the other invertebrates are reduced in number.