

IZABELLA OLEJNICZAK¹
GRZEGORZ MAKULEC²

Wpływ dżdżownic na zespoły skoczogonek (Collembola) w uprawach trawiastych jedno i wielogatunkowych³

Słowa kluczowe: dżdżownice, skoczogonki, różnorodność gatunkowa, monokultura trawiasta, trawiasta uprawa wielogatunkowa

Key words: earthworms, springtails, species diversity, grass monoculture, grass polyculture

SUMMARY

The impact of earthworms on collembolan (Collembola) communities in grass mono- and polycultures

In 2004-2005 a lysimetric experiment was designed to determine whether and how plant diversity and earthworms could influence diversity and densities of collembolan communities. We compared two grass cultures: monoculture of *Festuca rubra* L. and a polyculture, the

¹ Adres: Uniwersytet Kardynała Stefana Wyszyńskiego w Warszawie, Instytut Ekologii i Bioetyki, ul. Wóycickiego 1/3, b. 24, p. 402, 01-938 Warszawa. Adres e-mail: iza-olejniczak@wp.pl.

² Adres: Uniwersytet Kardynała Stefana Wyszyńskiego w Warszawie, Instytut Ekologii i Bioetyki, ul. Wóycickiego 1/3, b. 23, p. 304, 01-938 Warszawa. Adres e-mail: g.makulec@uksw.edu.pl.

³ Projekt zamawiany: PBZ-KBN-087/P04 20009 – „Różnorodność ekosystemów – geneza i funkcja” (2003–2006). „Wpływ zróżnicowanej roślinności i inżynierskich gatunków dżdżownic na kształtowanie różnorodności biologicznej edafonu i przebieg podstawowych procesów glebowych” zrealizowany w Centrum Badań Ekologicznych PAN.

mixture of grasses (8 species) commonly used in agriculture. In addition to two plant communities of different diversity, we used in our experiments an engineering species of earthworm – *Aporrectodea caliginosa* (Sav.). The experiment was initiated in May 2004, when the lysimeters were sown with *F. rubra* or with a mixture of grasses. The following year, in May 2005, we introduced 6 individuals (that correspond with average densities of 200 ind.m⁻² in natural environment) of *A. caliginosa* to half of the lysimeters. In experiments we used plastic lysimeters, 450 cm² in area and 20 cm high, filled with alluvial coarse sandy soil. The same soil was used in environment of the lysimeters. Soil samples were taken at the depths of 0-5cm, 5-10cm, 10-15cm and 15-20cm, before introducing earthworms and after 60, 120 and 180 days from introducing earthworms. On each occasion, samples were taken from six or ten lysimeters in each variant of the experiment. Soil samples were taken from central parts of lysimeter to avoid the edge effect.

Springtails were extracted in the Tullgren's apparatus and then were determined basing on Stach's (1955) and Fjellberg's (1998, 2007) keys and taxonomic paper of Rusek (1982).

For statistical analysis we used nonparametric tests. Species diversity of Collembola communities was calculated according to Shannon-Wiener equation using logarithms at a base of 2 (Shannon and Wiener 1963). Hutcheson's test was used to determine the statistical significance of differences between the H indices (Hutcheson 1970). Three ecological groups were distinguished among collembolans basing on their preference to soil layer: epigeic, hemiedaphic and euedaphic (Christiansen 1964).

We found that soil layer (Kruskal-Wallis test: N = 432, H=18,25, P=0,0004), biodiversity of grass culture (N=432, H=14,59, P=0,0001) and the period of the season (N=432, H=24,24, P=,00000) had an important effect on densities of collembolan communities independently of earthworms presence (N=432, H=1,99, P=0,16).

We found 18 species of springtails and the number of species decreased with soil layer. The most abundant were *Cryptopygus bipunctatus* and *Isotomodes productus*.

1. Wstęp

Bezkręgowce glebowe pełnią istotną rolę w procesach mineralizacji (Bradford et al. 2002, Scheu 2002, Kreuzer et al. 2004.). Przyczyniają się do obiegu nutrientów w glebie i ich dostępności dla roślin (Wardle 1999), tym samym mogą więc w sposób pośredni wpływać na zbiorowiska roślinne (Haimi et al. 1992, Wardle 1999, Scheu, Setälä 2002, Bonkowski, Scheu 2004, Salamonet al. 2004). Dzieje się tak, bowiem bezkręgowce glebowe, zwłaszcza dżdżownice, a także skoczogonki modyfikują aktywność i rozmieszczenie przestrzenne w glebie mikroorganizmów i grzybów (Scheu, Setälä 2002, Bonkowski, Scheu 2004). Uważa się, że dżdżownice należą do jednych z najważniejszych organizmów glebowych odpowiedzialnych za obieg nutrientów, zwłaszcza w ekosystemach trawiastych (Edwards, Bohlen 1996, Spehn et al. 2000, Scheu 2003), zaś wśród stawonogów istotną rolę w procesach glebowych odgrywają skoczogonki (Hopkin 1997, Gange 2000).

Istnieje wiele prac potwierdzających rolę bezkręgowców glebowych w stymulowaniu rozwoju roślin (np. Scheu et al. 1999, Schmidt, Curry 1999, Kreuzer et al. 2004).

Dżdżownice żyjące w głębszych warstwach gleby takie jak np. *Aporrectodea caliginosa* (Sav.), drążąc korytarze mogą nie tylko wpływać na własności gleby, ale również na rozprzestrzenianie się organizmów glebowych, w tym skoczogonek (Wickenbrock, Heisler 1997).

Wpływ dżdżownic na mezofaunę glebową jest przedmiotem badań ostatnich kilkadziesiąt lat, a mimo to ich wyniki są stale niejednoznaczne. Prezentowane tu doświadczenie jest częścią kompleksowych badań dotyczących wpływu dżdżownic na faunę glebową.

Celem prezentowanego doświadczenia było określenie czy i jak zróżnicowanie gatunkowe roślinności oraz obecność dżdżownic wpływają na zagęszczenie i różnorodność gatunkową zespołów skoczogonek.

2. Metody

W latach 2004-2005 przeprowadzono eksperyment wazonowy, w którym badano wpływ zróżnicowania roślinności oraz obecności dżdżow-

nic glebowych na zespoły zwierząt glebowych. Doświadczenie prowadzono w wazonach, o powierzchni 450 cm² i wysokości 20 cm, wypełnionych jednorodną glebą lekką. Wazonów doświadczalnych, ogółem 600, były wkopane na poletku doświadczalnym. W maju 2004 roku jedną połowę wazonów obsiano kostrzewą czerwoną (*Festuca rubra* L.) (monokultura M) a drugą mieszanką 8 gatunków traw, zwykle stosowaną w łąkarstwie (wielogatunkowa uprawa W). W lipcu 2005 roku do połowy wazonów doświadczalnych z kostrzewą czerwoną i mieszanką traw wprowadzono dżdżownice, po 6 osobników *Aporrectodea caliginosa*, co odpowiada średniemu zagęszczeniu 130 osobników na metr kwadratowy w środowisku naturalnym położonym na tym samym typie gleby, jakiego użyto w wazonach i obsianym częściowo kostrzewą czerwoną a częściowo mieszanką traw (wazony z kostrzewą umieszczone były we fragmencie poletka obsianym kostrzewą czerwoną a wazony z mieszanką traw we fragmencie obsianym mieszanką traw). Rośliny należące do innych gatunków niż wysiane na początku doświadczenia były sukcesywnie usuwane z wazonów. Roślinność na poletku doświadczalnym oraz w wazonach była koszona dwukrotnie w sezonie: w czerwcu i we wrześniu. Pokos usuwano z poletka i wazonów. Badania poświęcone zespołom skoczogonek obejmowały część wazonów każdego z wariantów doświadczenia.

Z wazonów doświadczalnych pobrano próby glebowe i dzielono na warstwy: 0-5cm (a), 5-10cm (b), 10-15cm (c) i 15-20cm (d), w kwietniu (przed wprowadzeniem dżdżownic), w lipcu (po 60 dniach od wprowadzenia dżdżownic), we wrześniu (po 120 dniach) i listopadzie (po 180 dniach). Każdorazowo pobierano 6 lub 10 prób z każdego wariantu doświadczenia, z różnych wazonów doświadczalnych. Próbkę pobierano w środkowej części wazonu, aby uniknąć efektu brzeżnego. Skoczogonki wypłaszano z próbek glebowych w aparacie Tullgrena, następnie oznaczano do gatunku na podstawie kluczy Stacha (1955), Ruska (1982) oraz Fjellberga (1998, 2007).

2.1. Statystyczna analiza wyników

Do analizy średnich zagęszczeń zastosowano nieparametryczny test – kolejności par Wilcoxon, a do określenia wpływu obecności

dżdżownic i czasu ich działania, typu uprawy trawiastej, oraz warstwy gleby nieparametryczny test ANOVA rang Kruskala-Wallisa.

Do analizy zróżnicowania gatunkowego zespołów Collembola zastosowano wskaźnik różnorodności Shannona-Wienera (1963). Do analizy różnic zastosowano test Hutchesona (1970).

Ponadto w zespołach Collembola wyróżniono udział gatunków epi-geicznych, hemiedaficznych i euedaficzne według Christiansena (1964).

3. Wyniki

Biorąc pod uwagę czas trwania doświadczenia i zebrany w ciągu niego materiał stwierdzono, że liczebności skoczogonek zależały od typu uprawy ($N=432$, $H=14,59$, $P=0,001$), warstwy gleby ($N=432$, $H=18,26$, $P=0,0004$) oraz okresu pobierania prób ($N=432$, $H=24,24$, $P=0,0000$). Obecność dżdżownic nie wpływała istotnie na zagęszczenia skoczogonek ($N=432$, $H=1,99$, $P=0,16$). Jeśli jednak rozpatrzy się liczebności skoczogonek w poszczególnych typach uprawy z podziałem na wazony z dżdżownicami i bez to okazuje się, że większe zagęszczenia notowano w wazonach bez dżdżownic niż z dżdżownicami zarówno w monokulturze (M) jak i wielogatunkowej uprawie (W) (Tab. 1).

Tabela 1. Średnie zagęszczenia skoczogonek (Collembola) oraz odchylenia standardowe (SD) dla całego okresu trwania doświadczenia, łącznie dla wszystkich warstw gleby, z których pobierano próby (liczebności podano w tys. osobników /m²).

Typ uprawy	Wazony bez dżdżownic N±SD	Wazony z dżdżownicami N±SD
Monokultura trawiasta (M)	7,8±3,3 ^{a, b}	2,8±1,0 ^c
Wielogatunkowa uprawa trawiasta (W)	8,7±1,2 ^a	5,6±1,6 ^b

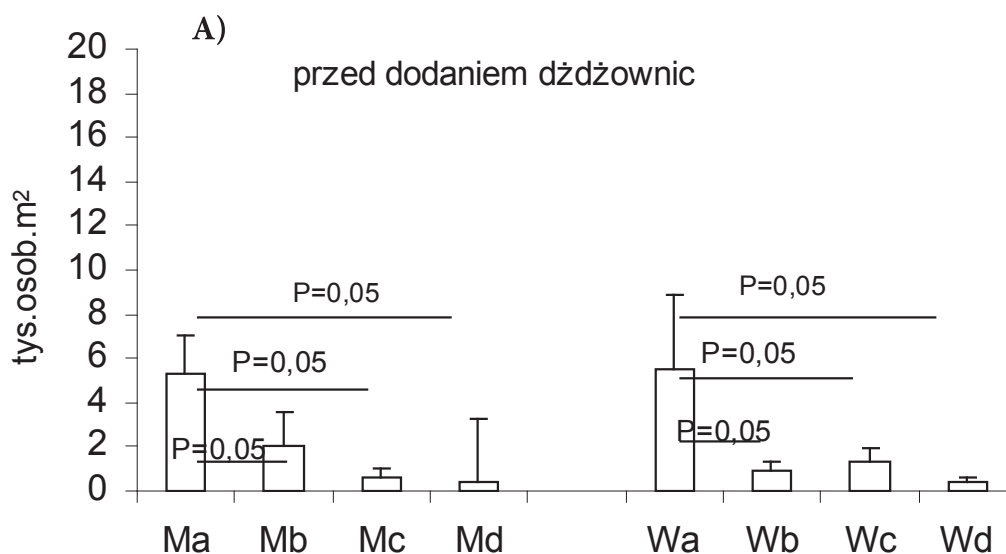
a) różnice istotne statystycznie między liczebnością skoczogonek w monokulturze z i bez dżdżownic, $P<0,05$

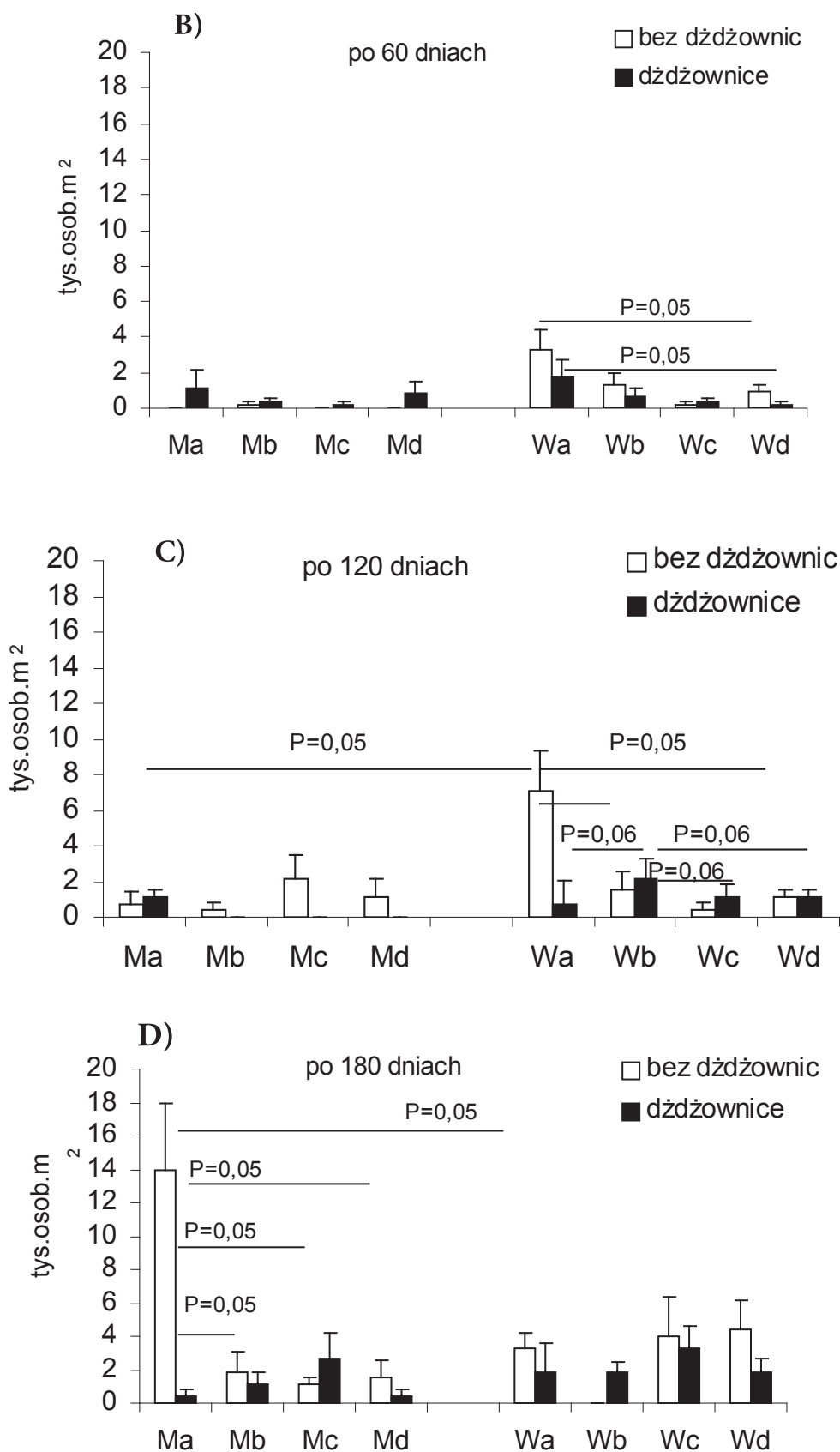
b) różnice istotne statystycznie między liczebnością skoczogonek w uprawie wielogatunkowej z i bez dżdżownic, $P<0,05$

c) różnice istotne statystycznie między liczebnością skoczogonek w monokulturze a liczebnością w uprawie wielogatunkowej w przypadku wazonów z dżdżownicami, $P<0,05$

Liczebności skoczogonek w poszczególnych wazonach eksperymentalnych różniły się w kolejnych terminach. Przed wprowadzeniem dżdżownic, zarówno w monokulturze jak i uprawie wielogatunkowej obserwowano istotnie wyższe zagęszczenia badanych bezkręgowców w wierzchniej warstwie gleby, tj. do głębokości 5 cm niż w głębszych warstwach (Rys. 1A). W początkowym okresie po wprowadzeniu dżdżownic do wazonów doświadczalnych większe liczebności Collembola odnotowano w wazonach z dżdżownicami niż bez dżdżownic, ale tylko w wierzchniej warstwie gleby w monokulturze (Rys. 1B). Z upływem czasu wpływ dżdżownic był niejednoznaczny i zaznaczał się w warstwie gleby od 5 do 15 cm (Rys. 1C i D). Po wprowadzeniu dżdżownic, w większości wazonów doświadczalnych notowano większe zagęszczenia Collembola w wielogatunkowej uprawie. Jednakże po 180 dniach zanotowano wyraźnie wyższe liczebności skoczogonek w monokulturze, w wierzchniej warstwie gleby, podczas gdy w pozostałych wariantach liczebności były podobne (Rys. 1D).

Rys. 1. Dynamika liczebności skoczogonek w monokulturze (M) i wielogatunkowej uprawie (W) bez i z dżdżownicami, w poszczególnych warstwach (a – 0-5cm, b – 5-10cm, c – 10-15cm, d – 15-20cm).





W monokulturze kostrzewy czerwonej (M) stwierdzono 11 gatunków skoczogonek, a w wielogatunkowej uprawie (W) 16 gatunków (Tab. 2 i 3). W składzie gatunkowym zespołów skoczogonek nie stwierdzono wyraźnych różnic związanych z obecnością dżdżownic czy różnorodnością roślinności. W zespołach skoczogonek w obu uprawach najliczniej występowały przedstawiciele *Cryptopygus bipunctatus* i *Isotomodes productus* (Tab. 2 i 3). Ponadto w monokulturze (M i M+dż) liczna była *Proisotoma minuta* i *Schoetella ununguiculata*, a w wielogatunkowej uprawie z dżdżownicami (W+dż) – *Friesea mirabilis* (Tab. 2 i 3)

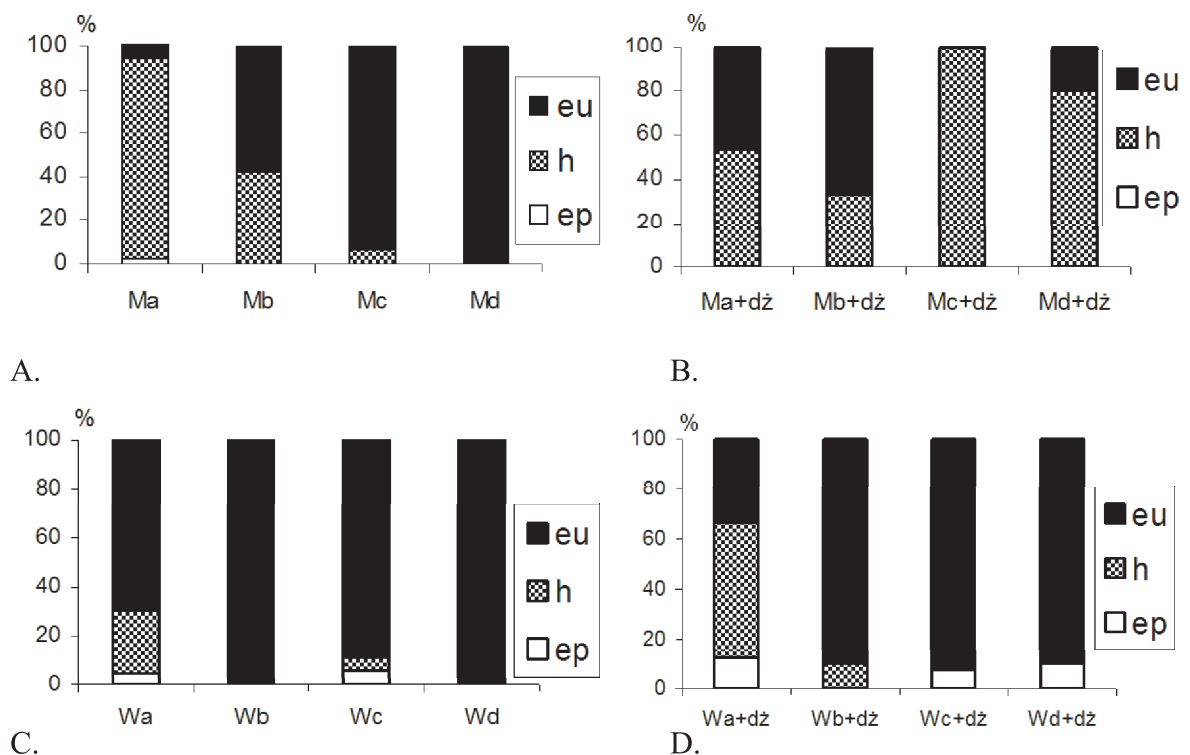
W zespołach skoczogonek dominowały gatunki hemiedaficzne i eu-edaficzne, a gatunki epigeiczne były obecne głównie w wazonach z wielogatunkową uprawą trawiastą (Rys. 2C i D). W uprawie tej zanotowano obecność gatunków epigeicznych nie tylko w wierzchniej warstwie gleby ale także w głębszych warstwach gleby (Rys. 2 D). W wazonach z dżdżownicami nawet na głębokości do 20 cm (Rys. 2 D).

Tabela 2. Struktura dominacyjna Collembola w monokulturze bez (M) i z dżdżownicami (M+dż), w poszczególnych warstwach: a-0-5cm; b-5-10cm; c-10-15cm; d-15-20cm (na podstawie całego materiału).

Gatunek	Ma	Mb	Mc	Md	Ma+dż	Mb+dż	Mc+dż	Md+dż
<i>Cryptopygus bipunctatus</i>	4,8	0	6,7	20	40	33,3	0	0
<i>Cryptopygus thermophilus</i>	4,8	7,1	0	0	6,7	0	25	60
<i>Entomobrya arborea</i>	1,6	0	0	0	0	0	0	0
<i>Friesea mirabilis</i>	3,2	7,1	6,7	0	40	0	0	0
<i>Isotomiella minor</i>	0	0	6,7	30	0	0	0	0
<i>Isotomodes productus</i>	1,6	57,1	80	40	6,7	33,3	0	20
<i>Isotomurus palustris</i>	1,6	0	0	0	6,7	0	0	0
<i>Parisotoma notabilis</i>	1,6	0	0	0	0	0	0	0
<i>Proisotoma minuta</i>	46	28,6	0	0	0	0	0	20
<i>Pseudachorutella assigillata</i>	6,3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Schoetella ununguiculata</i>	28,6	0	0	0	0	33,3	75	0

Tabela 3. Struktura dominacyjna *Collembola* w wielogatunkowej uprawie bez (W) i z dżdżownicami (W+dż), w poszczególnych warstwach: a-0-5cm; b-5-10cm; c-10-15cm; d-15-20cm (na podstawie całego materiału).

Gatunek	Wa	Wb	Wc	Wd	Wa+dż	Wb+dż	Wc+dż	Wd+dż
<i>Cryptopygus bipunctatus</i>	61	28,6	29,4	25	12,1	50	14,3	20
<i>Cryptopygus thermophilus</i>	0	0	5,9	0	0	0	0	0
<i>Entomobrya arborea</i>	3,4	0	0	0	12,1	0	7,1	10
<i>Friesea mirabilis</i>	11,9	0	0	0	36,4	0	0	0
<i>Isotomiella minor</i>	0	7,1	0	10	3	0	0	0
<i>Isotomodes productus</i>	3,4	57,1	29,4	60	15,1	40	57,1	40
<i>Isotomurus palustris</i>	10,2	0	0	0	0	10	0	0
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	1,7	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	1,7	0	0	5	0	0	21,4	10
<i>Mesaphorura sp.</i>	0	0	17,6	0	0	0	0	0
<i>Orchesella cincta</i>	0	0	5,9	0	0	0	0	0
<i>Pseudachorutella assigillata</i>	0	0	0	0	6,1	0	0	0
<i>Schoetella ununguiculata</i>	3,4	0	0	0		0	0	0
<i>Sminthurinus aureus</i>	0	0	0	0	12,1	0	0	0
<i>Sminthurus viridis</i>	3,4	0	11,8	0	0	0	0	0
<i>Sphaeridia pumilis</i>	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Tomocerus albinus</i>	0	7,1	0	0	0	0	0	20



Rys. 2. Udział gatunków występujących w różnych warstwach gleby w monokulturze (M) i w wielogatunkowej uprawie trawiastej (W) bez i z dżdżownicami (odpowiednio: M+dż i W+dż), w poszczególnych warstwach: a-0-5cm; b-5-10cm; c-10-15cm; d-15-20cm (ep- gatunki epigeiczne, h – hemiedaficzne, eu – euedaficzne).

Zróżnicowanie gatunkowe zespołów skoczogonek było nieznacznie wyższe w wazonach z dżdżownicami niezależnie od typu uprawy trawiastej, jednak różnice te nie były istotne statystycznie (Tab. 4).

Tabela 4. Zróżnicowanie gatunkowe zespołów skoczogonek (Collembola) (wskaźnik Shannona) w wazonach obsianych kostrzewą czerwoną (monokultura – M) oraz 8 gatunkami traw (wielogatunkowa uprawa – W) (na podstawie całego materiału).

Wariant	Monokultura - M	Wielogatunkowa uprawa – W
Bez dżdżownic	2,5	2,5
Dżdżownice	2,7	2,8

4. Dyskusja

Skoczogonki stosunkowo licznie występują w glebach łąk, gdzie ich zagęszczenia wynoszą od 1000 do 100000 osobników na m² (Petersen, Luxton 1982). W doświadczeniu, w którym badano wpływ koprolitów dżdżownic na zespoły skoczogonek, w dwóch typach uprawy trawiastej: monokulturze kupkówki i mieszance 6 gatunków traw zagęszczenia skoczogonek wahały się od 32900 do 48600 osobników m² (Olejniczak 2000). Salamon i współpracownicy (2004) w swoich badaniach dotyczących ekosystemów trawiastych zanotowali zagęszczenia Collembola w zakresie od 6637 do 21717 osobników m². W prezentowanym doświadczeniu zagęszczenia skoczogonek wahały się od 2800 do 8700 osobników m², a więc blisko minimalnych wartości notowanych przez innych autorów.

Olejniczak (2000) we wcześniejszych badaniach wazonowych dotyczących uproszczenia uprawy trawiastej nie stwierdziła wyraźnych różnic między zagęszczeniami skoczogonek w monokulturze trawiastej a zagęszczeniami w wielogatunkowej uprawie trawiastej. Podobne wyniki otrzymali Salamon ze współpracownikami (2004), choć sugerują, że skład gatunkowy roślin może wpływać na zagęszczenia skoczogonek.

W prezentowanym doświadczeniu także nie zaobserwowano wpływu bogactwa gatunkowego uprawy trawiastej na zagęszczenia skoczogonek, jednakże tylko w przypadku wazonów bez dżdżownic. W wazonach z dżdżownicami zagęszczenia skoczogonek były wyższe w uprawie wielogatunkowej niż monokulturze. Niektórzy autorzy (np. Salamon et al. 2004) sugerują istnienie zależności między skoczogonkami a zróżnicowaniem gatunkowym roślinności oraz obecnością dżdżownic. Zarówno dżdżownice jak i skoczogonki wpływają na ryzosferę, zwykle powodując spadek biomasy korzeni (Partsch et al. 2006). Zjadając mikroorganizmy i grzyby redukują konkurencję o nutrieny między roślinami a mikroorganizmami i grzybami (Partsch et al. 2006). Milcu i współpracownicy (2006) stwierdzili, że aktywność dżdżownic jest większa w środowiskach ze zróżnicowaną roślinnością. Być może wyż-

sze zróżnicowanie roślin i związana z tym większa aktywność dżdżownic przyczyniły się do szybszego rozwoju mikroorganizmów i grzybów w uprawie wielogatunkowej, w związku z czym skoczogonki miały bogatsze źródło pokarmu, co z kolei przekładało się na ich zwiększoną liczebność.

Należy tu wspomnieć, że dżdżownice także mogą zjadać mikroorganizmy i grzyby, więc konkurują o pokarm ze skoczogonkami (Brown 1995, Kreuzer et al. 2004). Być może brak konkurencji powodował, że w wazonach bez dżdżownic ilość dostępnego dla skoczogonek pokarmu była wyższa i tym samym notowano wyższe zagęszczenia tych zwierząt. Partsch i współpracownicy (2006) uważają, że istnieje funkcjonalne sprzężenie zwrotne pomiędzy roślinami i organizmami odpowiedzialnymi za rozkład materii. Uważają, że kluczową rolę odgrywają tutaj właśnie dżdżownice i skoczogonki.

Na liczebność skoczogonek poza zasobami pokarmu, istotny wpływ mają warunki środowiskowe, zwłaszcza wilgotność gleby, kwasowość, temperatura (Christiansen 1964, Butcher et al. 1971, Alvarez et al. 1997, Hagvar 1982). Odzwierciedleniem tego jest dynamika sezonowa liczebności Collembola. W ekosystemach naturalnych i półnaturalnych (lasy, łąki, pastwiska) obserwuje się dwa szczyty liczebności (Christiansen 1964, Butcher et al. 1971). Liczebności skoczogonek były więc większe w okresach wilgotnych z umiarkowanymi temperaturami (tutaj okres wiosenny i jesienny). Te naturalne cykle liczebności mogły więc przysłać wpływ dżdżownic i różnorodności roślinności.

W prezentowanym doświadczeniu dominowały gatunki należące do pionierskich, szybko kolonizujących nowe środowiska (Dunger 1991). Może to tłumaczyć słabą reakcję skoczogonek na warunki doświadczenia. Obecność gatunków epigeicznych w głębszych warstwach gleby może wskazywać na wpływ dżdżownic na rozmieszczenie organizmów glebowych, także skoczogonek.

Podsumowanie

Wydaje się, że dżdżownice i ich inżynierska działalność, może:

- wpływać nie tyle na zagęszczenia *Collembola*, co na ich rozmieszczenie w glebie, umożliwiając im wykorzystywanie większej ilości przestrzeni, modyfikując wilgotność i własności gleby. (Dżdżownice mogą stymulować lub hamować aktywność skoczogonek w różnych okresach w sezonie. Przyczyniają się do przesuszenia gleby.)
- przyczyniać się do zwiększania dostępności bazy pokarmowej,

Wydaje się, że wpływ dżdżownic na zgrupowania *Collembola* jest silniejszy niż zróżnicowanie gatunkowe roślinności, niemniej jednak, oba te czynniki mogą wspólnie oddziaływać na zgrupowania skoczogonek.

Bibliografia

- Alvarez T., Frampton. G. K., Goulson. D., 1997, *Population dynamics of epigeic Collembola in arable fields: the importance of hedgerow proximity and crop type*. *Pedobiologia*, 41, 110-114.
- Bonkowski, M., Scheu S., 2004, *Biotic interactions in the rhizosphere: effects on plant growth and herbivore development*, *Ecological Studies*, 173, 71-91.
- Bradford M. A., Jones T. H., Bardgett R. D., Black H. I. J., Boag B., Bonkowski B., Cook R., Eggers T., Gange A. C., Grayston S. J., Kandeler E., Mc Caig A. E., Newington J. E., Prosser J. I., Setälä H., Stadton P. L., Tordoff G. M., Tscherko D., Lawton J. H., 2002, *Impacts of soil faunal community composition on model grassland ecosystems*, *Science*, 298, 615-618.
- Brown G. G., 1995, *How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity*, *Plant and Soil*, 170, 209-231.
- Butcher J. W., Snider R., Snider J., 1971, *Bioecology of edaphic Collembola and Acarina*, *Ann.Rev.Entomology*, 16, 249-287.

- Christiansen K., 1964, *Bionomics of Collembola*, Ann.Rev.of Entomol, 9, 147-178.
- Dunger W., 1991, *Zur Primärsukzession humiphager Tiergruppen auf Bergbauflächen*, Zool.Jb.Syst., 118, 423-447.
- Edwards, C. A., Bohlen P., 1996, *Biology and ecology of earthworms*, wyd. Chapman and Hall, Londyn.
- Fjellberg A., 1998, *The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part I: Poduromorpha*, Fauna Entomologica Acandinavica, 35, 1-184.
- Fjellberg A., 2007, *The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part II: Entomobryomorpha and Symphypleon*, Fauna Entomologica Acandinavica, 42, 1-266.
- Gange, A., 2000, *Arbuscular mycorrhizal fungi, collembola and plant growth*, Trends in Ecology and Evolution, 15, 396-372.
- Haimi J., Huhta V., Boucelham M., 1992, *Growth increase of birch seedlings under the influence of earthworms: a laboratory study*. Soil Biology & Biochemistry, 24, 1525-1528.
- Hector A., et al., 1999, *Plant diversity and productivity experiments in European grasslands*, Science, 286, 1123-1127.
- Hopkin, S. P., 1997, *Biology of the springtails*. Oxford University Press, New York.
- Hutcheson K., 1970, *A test for comparing diversities based on the Shannon formula*, J. Theor. Biol., 29, 151-154.
- Kreuzer K., Bonkowski M., Langel R., Scheu S., 2004, *Decomposer animals (Lumbricidae, Collembola) and organic matter distribution affect the performance of Lolium perenne (Poaceae) and Trifolium repens (Fabaceae)*, Soil Biology & Biochemistry, 36, 2005-2011.
- Marinissen J. C. Y., Bok J., 1988, *Earthworm-amended soil structure: its influence on collembola populations in grassland*, Pedobiologia, 32, 243-252.
- Olejniczak I., 2000, *Effect of simplification of grass cultures and soil conditions on Collembola (Apterygota) communities in a lysimetric experiment*, Pol.J.Ecol., 48, 209-224.

- Partsch S., Milcu A., Scheu S., 2006, *Decomposers (Lumbricidae, Collembola) affect plant performance in model grasslands of different diversity*, *Eciology*, 87(10), 2548-2558.
- Petersen H., Luxton M., 1982, *A comparative analysis of soil fauna populations and their role in the composition processes*, *Oikos*, 39, 265-388.
- Ponge J. F., 1993, *Biocenoses of Collembola in atlantic temperature grass-woodland ecosystems*, *Pedobiologia*, 37, 223-244.
- Salamon J. A., Schaefer M., Alpheie J., Schmid B., Scheu S., 2004, *Effects of plant diversity on Collembola in an experimental grassland ecosystem*, *Oikos*, 106, 51-60.
- Scheu S., 2002, *The soil food web: structure and perspectives*, *European Journal of Soil Biology*, 38, 11-20.
- Scheu S., 2003, *Effects of earthworms on plant growth: patterns and perspectives*, *Pedobiologia*, 47, 846-856.
- Scheu S., Theenhaus A., Jones T. H., 1999, *Links between the detritivore and the herbivore system: effects of earthworms and Collembola on plant growth and aphid development*, *Oecologia*, 119, 541-551.
- Scheu S., Setälä H., 2002, *Multitrophic interactions in decomposer communities*, in: Tscharrntke T., Hawkins B. A. (eds), "Multitrophic level interactions", 223-264.
- Shannon C. E., Wiener W., 1963, *The mathematical theory of communication*, Univ. of Illinois Press, Urbana.
- Schmidt O., Curry J. P., 1999, *Effects of earthworms on biomass production, nitrogen allocation and nitrogen transfer in wheat-clover intercropping model systems*, *Plant and Soil*, 214, 187-198.
- Spehn E. M., Joshi J., Schmid B., Alpheie J., Körner C., 2000, *Plant diversity effects on soil heterotrophic activity in experimental grassland ecosystems*, *Plant and Soil*, 224, 217-230.
- Wickenbrock L., Heisler C., 1997, *Influence of earthworm activity on the abundance of Collembola in soil*, *Soil Biol. Biochem.*, 29, 517-521.