

ELŻBIETA PAPLIŃSKA

Udział larw muchówek w procesach glebowych

Jednym z podstawowych zagadnień zoologii gleby, interesujących wielu autorów już od końca zeszłego stulecia, jest rola fauny glebowej w procesach rozkładu materii organicznej i tworzenia gleby. Bogate dane literaturowe dotyczą zazwyczaj kompleksowych badań nad udziałem w tych procesach całej fauny glebowej, łącznie z mikroorganizmami, lub też porównania działalności mezofauny jako całej grupy z działalnością mikroorganizmów. Znacznie uboższe informacje dotyczą roli poszczególnych grup systematycznych lub gatunków zwierząt, biorących udział w procesach rozkładu i mineralizacji resztek roślinnych i odchodów zwierzęcych, tworzenia humusu, wpływu na aktywność biologiczną gleby itp. Wśród grup zwierząt rozpatruje się rolę pierwotniaków, nicieni, wazonkowców, dżdżownic, dwuparców, stonóg, ślimaków, roztoczy, skoczogonków, termitów oraz larw owadów. Wśród tych ostatnich ważną rolę odgrywają larwy muchówek, które w wielu ekosystemach są bardzo liczne. Jako ważny komponent mezofauny glebowej biorą one aktywny udział w wielu procesach glebowych, głównie w rozkładzie martwej materii organicznej.

Udział glebowych larw muchówek w rozkładzie materiału pochodzenia roślinnego

Rozkład martwej materii organicznej w warunkach środowisk naturalnych

Ilość materii organicznej, dochodzącej do gleby w różnych środowiskach, jest bardzo zróżnicowana. Tak np. w ekosystemach leśnych i lasostepach opad liści i drewna może osiągać wartości 1-12 t/ha w ciągu roku (Heath 1961, Nye 1961, Madge 1965), a nawet notowano wartości opadu przewyższające 16 t/ha (Persal 1945). Główna masa, tj. około 60-85% produkowanego przez drzewa opadu, przypada na liście. Znaczną ilość materii organicznej gleba leśna może otrzymywać

także przy dobrym rozwoju runa. Opad traw, np. w lasach dębowych, stanowi około 16% rocznej produkcji całego opadu w lesie. Również wysoki procent martwej materii organicznej stanowią obumierające w glebie korzenie. Całkowita średnia masa resztek roślinnych, będąca produktem nadziemnych części roślin i korzeni w lasach szpilkowych i liściastych, waha się w granicach 2 - 7 t/ha w ciągu roku.

Martwa materia organiczna stanowi bazę pokarmową dla większości bezkręgowców, znajdujących się w glebie i na jej powierzchni. W ekosystemach łąkowych (stepach, lasostepach i halach) bezkręgowce glebowe rozkładają 13 - 17% opadu trawiastego, a w niektórych ekosystemach leśnych (np. w lasach dębowych) aż 70 - 78% (Van der Drift 1970a, Zlotin, Chodašova 1972). W ekosystemach tych bezkręgowce saprofagi biorą udział również w rozkładzie korzeni roślin. Do najbardziej aktywnych destruentów martwych resztek roślinnych zaliczyć można nicienie, wazonkowce, dżdżownice, roztocze z rzędu *Oribatida* i larwy owadów (Gilarov 1968).

Ze względu na charakter odżywiania się podzielono konsumentów martwej materii organicznej na destruentów pierwotnych, wtórnych i dalszych rzędów. Pierwotni destruenty to saprofagi odżywiające się obumarzonymi częściami roślin, zachowującymi strukturę komórkową, a wtórni, czyli detrytofagi, to konsumenci silnie rozdrobnionych resztek roślinnych i zwierzęcych, które utraciły strukturę komórkową, produktów ich rozpadu, a także martwych i żywych komórek bakteryjnych. Konsumenci dalszych rzędów to między innymi mikrofitofagi, odżywiające się saprofagicznymi mikroorganizmami rozwijającymi się na resztkach roślinnych w glebie. Organizmy te częstokroć przejawiają wybiórczość pokarmową w stosunku do poszczególnych gatunków grzybów i bakterii (Dunger 1958a, 1963, 1969, Gilarov, Striganova 1978).

Do konsumentów pierwotnych należą obok ślimaków, dżdżownic, wazonkowców, dwuparców i niektórych skoczogonków również larwy muchówek, a głównie przedstawiciele trzech rodzin: *Tipulidae*, *Bibionidae* i *Sciaridae*. Większość gatunków tych rodzin to prawie wyłącznie saprofagi, przetwarzające aktywnie martwe resztki roślinne. Mogą one występować w ściółce w dużych skupieniach, tworząc kolonie (głównie *Bibionidae* i *Sciaridae*). Liczebność niektórych przedstawicieli rodzaju *Bibio* może osiągać wartość 3 - 12 tys. osobn./m². Larwy *Bibionidae* spełniają istotną rolę w rozkładzie materii organicznej w lasach, ponieważ obok opadu liściastego mogą intensywnie przerabiać drewno (np. dębu), a także najbardziej trudną do rozkładu ściółkę lasów iglastych (Schremer 1958, Krogerus 1960, Karpachewski et al. 1968). Larwy z rodziny *Sciaridae* mogą osiągać duże liczebności, które w lasach strefy północnej dochodzą do 100 osobn./m², w południowej mogą zaś

tworzyć dywany stanowiące, wraz z rozdrobnionym przez nie opadem, warstwę do 4 cm grubości. Larwy z rodziny *Tipulidae* spotyka się w ściółce, glebie i gnijącym drewnie. Wykazują one specjalizację pokarmową, na podstawie której niektórzy autorzy wydzielają w tej rodzinie troficzne grupy fito- i saprofitów oraz saproksylofagów. Do larw aktywnie konsumujących opad liściowy wśród muchówek zalicza się także niektóre gatunki należące do rodzin *Limnobiidae*, *Cecidomyiidae*, *Erinnidae*, *Stratiomyidae*, *Muscidae* i inne (Kurčeva 1971, Brauns 1975).

Stwierdzono różne sposoby i formy zjadania resztek roślinnych przez bezkręgowce. Mianowicie, niektóre z nich minują wewnętrzną tkankę parenchymatyczną, inne zjadają naskórek i komórki skórki, jeszcze inne zjadają cały liść pozostawiając jedynie szkielet tkanki naczyniowej i tak dalej (Richards 1979). Larwy muchówek, głównie z rodzin *Tipulidae* i *Bibionidae*, należą obok równonogów i dwuparców do grupy konsumującej miękisz liściowy, przy czym niektóre larwy *Tipulidae* mogą także zjadać i drobniejsze żyłki liściowe.

Prócz specjalizacji w sposobie konsumowania opadu stwierdzono wśród zwierząt glebowych również wybiórczość w stosunku do gatunku drzew z jakich opad pochodzi, jak i wieku opadłych liści. Wśród muchówek larwy z rodziny *Bibionidae* (*Pantheria holosericea* Meig.) chętnie wykorzystują liście olchy, a znacznie słabiej liście dębu (Franz 1950). Z kolei larwy z rodziny *Sciaridae* (*Neosciara modesta* Now.) preferują liście bzu, brzozy, trzmieliny, zaś niechętnie zjadają liście olchy, klonu platanolistnego, natomiast w ogóle nie jedzą liści brzozy, dębu i igieł sosny (Zraževskij 1957).

Wśród larw muchówek obserwuje się częstokroć wąską specjalizację pokarmową nawet w obrębie jednej rodziny. Na przykład u larw *Tipulidae* większość gatunków żyjących w glebach leśnych odżywia się opadem liściastym, ale spotyka się także wśród nich wyspecjalizowane ksylofagi (*Ctenophora* Meig.). Z kolei w północnej tundrze spotyka się larwy *Tipulidae* na nagim gruncie, odżywiające się glonami glebowymi (Striganova 1957). Szczególnie ważna jest rola larw *Tipulidae* w ekosystemach stepowych, a przede wszystkim w lasostepach z dużym udziałem dębu w drzewostanie. Są one aktywnymi destruentami dębowego opadu, który przez inne saprofagi konsumowany jest niechętnie i w nieznacznej ilości. Przystawalność liści dębu u larw *Tipulidae* dochodzi do 55,7%. Na dębowych plantacjach w półpustynnych rejonach zakaspijskich stwierdzono wysokie zagęszczenie larw *Tipulidae* osiagające 120 osobn./m². Konsumowały i przetwarzały one w ciągu miesiąca do 900 kg opadu dębowego na hektar (Striganova 1975). Wysoką aktywność larw *Tipulidae* potwierdzają laboratoryjne badania prowadzone nad rozkładem, np. ściółki brzozowej. Na larwy *Tipula peliostigma* Schum-

mel przypadało 75% całkowitego rozkładu tej ściółki, w stosunku do pozostałych 25% rozkładanych przez inne organizmy (Pareel, Karpachevsky, Jegorowa 1971a).

Bezkręgowce glebowe najchętniej konsumują wylugowany opad roślinny, z którego wypłukane zostały szkodliwe dla nich związki, np. polifenole (Heath, King 1964, Lofty 1974). Zauważono także pewną wybiórczość w stosunku do różnych, pod względem miejsca i czasu wzrostu, liści tego samego gatunku drzew. Tak więc liście, które wyrosły na drzewie z jego północnej strony są preferowane w porównaniu z bardziej grubymi liśćmi strony południowej (Edwards, Heath 1975), a opad wiosenny jest chętniej zjadany niż jesienny (Kurčeva 1966). Stwierdzono, że wybiórczość pokarmowa zwierząt uzależniona jest m.in. od zawartości w konsumowanej materii organicznej azotu i od wartości stosunku węgla do azotu (C/N). Im opad jest bogatszy w azot ogólny i im mniejsza jest wartość wskaźnika C/N tym chętniej jest on konsumowany przez zwierzęta i szybciej się rozkłada (Witkamp 1966, Górny 1975).

Ujemny wpływ na wybiórczość pokarmową przypisywany jest obecności w resztkach roślinnych trudno rozkładalnej celulozy, ligniny, związków bitumicznych i hemiceluloz (Utenkova 1959, Witkamp, Drift 1961, Heath 1967, Striganova 1969b). Jednak larwy *Tipulidae* są zdolne do trawienia celulozy (Kozlovskaja, Zaguralskaja 1967), a larwy *Sciaridae* do trawienia tłuszczu, celulozy i ligniny (Pobozsny 1967).

Mimo pewnej specjalizacji pokarmowej, wykazywanej przez bezkręgowce glebowe, występuje u nich zdolność adaptacji do różnego typu pokarmu, a właściwie do odżywiania się gatunkami roślin najbardziej charakterystycznymi dla danego biotopu. Świadczy o tym zasiedlanie przez ekologicznie plastyczne gatunki bezkręgowców glebowych lasów o złożonym składzie gatunkowym drzew, będących w różnych warunkach przyrodniczych, lub też w tych samych warunkach przyrodniczych różnych siedlisk, tj. lasów, łąk, stepów itp. (Kurčeva 1962, 1965, 1970).

Bezkręgowce glebowe bezpośrednio uczestniczą w mechanicznym rozdrabnianiu resztek roślinnych, w mieszaniu ich z mineralną częścią gleby, częściowej ich mineralizacji i humifikacji, a co za tym idzie w tworzeniu i formowaniu najbardziej żyznej, humusowej warstwy gleby (Gilarov 1965, Brauns 1968, Tišler 1971, Edwards et al. 1970, Mraz 1975). Mechaniczna destrukcja materiału roślinnego w glebie dokonuje się tylko przez bezkręgowce glebowe i nie dubluje się z działalnością żadnych innych organizmów zasiedlających glebę. Zatem tempo rozdrabniania resztek roślinnych zależy od poziomu liczebności i struktury troficznej zespołów bezkręgowców glebowych. W procesach tych zachodzi wielokrotne zwiększenie powierzchni tkanek roślinnych,

przez co stają się one bardziej dostępne dla mikroorganizmów, stymulując tym samym chemiczną fazę rozkładu (Górny 1975). Zwierzęta glebowe w różnych typach gleb zdolne są przepuszczać przez swój przewód pokarmowy 20 - 100% masy resztek roślinnych (Nickolson et al. 1966).

Istotną rolę w tworzeniu humusu i syntezie związków organicznych w glebie pełnią enzymy glebowe. Wytwarzane są one przez korzenie roślin wyższych, mikroorganizmy, a także przez zwierzęta glebowe i wydzielane do gleby w czasie ich życia i po śmierci. Larwy muchówek obok pierścienic, równonogów i dwuparców posiadają bogaty zestaw enzymów trawiennych, takich jak pektynaza, ksylaza, maltaza, celobioza i inne hydrolizujące wielocukry, a także amylazę rozszczepiającą skrobię. Enzymy te wraz z odchodami dostają się do gleby. Dzięki nim następuje rozpad substancji organicznych, będących wyjściowymi produktami w tworzeniu substancji humusowych.

Bezkregowce glebowe mogą także syntetyzować substancje humusowe w procesie trawienia wewnątrz swych przewodów pokarmowych z pomocą enzymów typu fenoloksydazy wydzielanych przez symbionty jelitowe, jak również prawdopodobnie przez same zwierzęta. W odchodach larw muchówki *Tipula scripta* Meig. żywionych liśćmi dębu stwierdzono wysoki procent substancji humusowych. Larwy te, podobnie jak dżdżownice, wykazują w wysokim stopniu zdolność produkowania w swych przewodach pokarmowych substancji humusowych, a zachodzi to nawet przy konsumpcji trudno rozkładającego się pokarmu.

Glebowe saprofagi, odżywiające się resztkami roślinnymi, zwracają do gleby z odchodami lub wydaliniami elementy rozkładu w postaci słabo zhydrolizowanych związków. Zwierzęta te, niszcząc mechanicznie resztki roślinne, stymulują ługowanie łatwo hydrolizujących związków z wnętrza komórek roślinnych do roztworu glebowego. W procesie tym najbardziej intensywnie uwalniane są związki magnezu i sodu.

Przy aktywnym udziale zwierząt duża część elementów pobranych z pokarmem przekształca się w dostępne dla roślin formy. Na przykład saprofagi odżywiające się opadem dębowym zwracają do gleby z odchodami i wydaliniami 36,1% wapnia, 24,9% magnezu, 26,2% potasu zawartego w ich pokarmie (Pokażevskij 1976).

Zwierzęta glebowe zdolne są również do kumulowania niektórych pierwiastków w swoich organizmach. Na przykład równonogi i dwuparce aktywnie koncentrują wapń (Byzova 1970), a dżdżownice i larwy muchówek z rodziny *Bibionidae* kumulują znaczne ilości magnezu (Pokażevskij 1975).

Podsłmowując, bezkregowce glebowe, a w ich liczbie i larwy muchówek, zdolne są zarówno do mechanicznego, jak i do chemicznego rozkładu substancji organicznych. Częściowo mineralizując, przetwarzają je w inne formy związków wzbogacając nimi glebę. Rola bezkreg-

gowców przejawia się również w przyspieszaniu biochemicznych procesów glebowych dzięki stymulowaniu działalności mikroorganizmów, mechanicznemu rozdrabnianiu materiału roślinnego, mieszaniu organicznych resztek z mineralnymi częściami gleby, polepszaniu areacji, zwiększaniu porowatości gleby itp.

Rozkład martwej materii organicznej w warunkach eksperymentalnych

W celu uwydatnienia zjawisk zachodzących w procesach związanych z rozkładem materii organicznej prowadzone są badania eksperymentalne, polegające na wykładaniu do gleby określonych porcji materiału roślinnego w postaci pakietów umieszczonych np. w workach o różnej wielkości oczek, mających eliminować w ten sposób dostęp do substratu różnych grup bezkręgowców glebowych. Są to szeroko rozpowszechnione badania, mające głównie na celu ocenę tempa sukcesji i udziału poszczególnych grup zwierząt glebowych w procesie rozkładu różnych części roślin (Gilarov 1970, 1975, Gilarov et al. 1974, Gilarov, Černov 1975, Kajak, Jakubczyk 1976, Pomianowska-Pilipiuk 1976). W ekosystemach leśnych zajmowano się głównie rozkładem opadu liściastego drzew oraz różnych składników runa. Przykładem takich badań mogą być np. prowadzone w Rothamsted w Anglii (Edwards, Heath 1963) doświadczenia nad rozkładem opadu liściastego w lasach dębowych czy też badania nad rozkładem liści dębu i sosny w okolicy Moskwy (Perel, Karpačevskij 1966, 1968).

Podjęmowano również tego typu badania w środowiskach pól uprawnych i łąk. Przykładem ich mogą być prowadzone na Litwie badania polowe nad rozkładem słomy i łubinu (Ejminavičjute et al. 1975), a także niektóre badania prowadzone w Instytucie Ekologii PAN. W latach 1976 - 1977 w Mikołajkach na Mazurach badano rozkład resztek poźniwnych jęczmienia, wprowadzanych do gleby zaraz po zebraniu plonu (Bieńkowski, Paplińska, Wasilewska, Wasylik, dane nie publikowane), a w latach 1979 - 1980 analizowano tempo rozkładu części nadziemnych turzycy *Carex brizoides* L., dominującego gatunku runa w ekosystemach leśnych na Śląsku (Paplińska, Sztrantowicz, dane nie publikowane).

W latach 1972 - 1974 prowadzono badania nad rozkładem ściółki i korzeni traw w ekosystemach łąkowych w okolicach Warszawy na poletkach doświadczalnych nawożonych różnymi dawkami NPK. Celem tych badań było ustalenie zależności wskaźnika tempa ubywania ściółki nadziemnej i rozkładu korzeni traw w glebie od warunków środowiskowych (Jakubczyk 1976), klimatycznych, składu chemicznego i intensywności respiracji substratu oraz rozwoju mikroflory (Jakubczyk, Chmielewski, Tatur 1976) i fauny saprofagicznej (Pomianowska-Pili-

piuk 1976) w materiale roślinnym wykładanym do gleby lub umieszczanym na jej powierzchni.

W przypadku ściółki leśnej stwierdzono wysoki udział w jej rozkładzie mezofauny glebowej. W pakietach, do których zwierzęta glebowe miały swobodny dostęp, rozkład liści dębu następował w różnych typach gleb w 80 - 94%, w przeciwieństwie do pakietów o gęstych siatkach, gdzie dostęp zwierząt glebowych był ograniczony i w których rozkład nastąpił zaledwie w 12% (Heath, Arnold, Edwards 1966). W rozkładzie słomy i łubinu brała udział głównie mikroflora, pierwotniaki, nicienie i roztocze. Przedstawiciele makrofauny glebowej spotykano sporadycznie w pakietach doświadczalnych, głównie zasiedlała ona glebę w pobliżu pakietów i odgrywała ważną rolę w dalszych etapach rozkładu (Ejtminavičjute et al. 1975). W przypadku rozkładu ściółki i korzeni traw w ekosystemach łąkowych średni sezonowy udział saprofagów glebowych w procesie rozkładu martwej materii organicznej oceniono na 15 - 25% w wariancie nie nawożonym i 20 - 27% w nawożonym (Pomianowska-Pilipiuk 1976). W doświadczeniach nad rozkładem resztek poźniwnych jęczmienia stwierdzono wysoki udział nicieni, roztoczy i skoczogonków oraz larw muchówek z rodziny *Cecidomyiidae*, których zagęszczenie w pakietach rozkładającej się materii roślinnej było w swych maksymalnych wartościach blisko 100-krotnie wyższe niż w otaczającej glebie. Nie stwierdzono natomiast dużego udziału larw muchówek w rozkładzie turzycy *Carex brizoides* L. (Paplińska, dane nie publikowane).

Szczególnym typem eksperymentalnych prac nad rozkładem liści i ściółki różnych ekosystemów leśnych były badania prowadzone w Puszczy Kampinoskiej przez pracowników Instytutu Ekologii PAN. Celem ich było określenie tempa uwalniania biogenów oraz roli mikroorganizmów i saprofagów glebowych w procesie rozkładu martwej materii organicznej (Stachurski, Zimka 1975, 1976, Zimka, Stachurski 1976). Pracownicy Uniwersytetu Śląskiego, z kolei, prowadzili badania nad wpływem jonów metali ciężkich i ich soli na tempo rozkładu liści bukowych i igieł sosny wprowadzanych do gleby zbiorowisk leśnych pasa ochronnego GOP na Śląsku (Badura et al. 1980).

Rozkład fekalii

Obok martwej materii organicznej, dostającej się do gleby w postaci resztek roślinnych, istotną rolę we wzbogacaniu gleby w substancje podwyższające jej żyzność pełnią odchody zwierząt przede wszystkim wyższych kręgowców — ptaków i ssaków (Černova 1966), a także żerujących na roślinach owadów (Zlotin, Chodaszova 1972). Istotną rolę

w rozkładzie i mineralizacji odchodów zwierzęcych obok koprofagicznych chrząszczy pełnią larwy muchówek. Przykładem badań nad rolą koprofagicznych larw muchówek w rozkładzie nawozu krowiego i końskiego na pastwiskach są doświadczenia terenowe prowadzone przez węgierskiego dipterologa Pappa (1971a, 1975) i Laurence'a (1954) w Anglii. Papp (1975) badał również przydatność larw muchy domowej do rozkładu nawozu świńskiego w chlewniach. Koprofagiczną mezofaunę nawozu owczego, ze szczególnym uwzględnieniem larw muchówek, na pastwiskach górskich badała Olechowicz (1974, 1976).

Larwy muchówek w badanym nawozie krowim Papp sklasyfikował w dwóch grupach. Pierwsza to muchówki wykorzystujące nawóz w półpłynnej, drobnoziarnistej postaci o wielkości cząstek do 0,1 mm. Do grupy tej zaliczył larwy z rodzin: *Sepsidae*, *Sphaeroceridae* i *Muscidae*, a także niektóre gatunki z *Anthomyiidae* i *Psychodidae*. Muchówki te najchętniej zasiedlają świeży nawóz. Druga grupa to muchówki zasiedlające stary nawóz, częstokroć zalegający w okresie zimowym przez parę miesięcy. Zaliczani są do niej przedstawiciele *Chironomidae*, *Sciaridae*, a z *Bibionidae* rodzajów *Biblio* i *Dilophus*. Nieco inny podział larw muchówek przeprowadziła Olechowicz (1974). Podzieliła ona larwy muchówek zasiedlające nawóz owczy na trzy grupy: 1) koprofagi właściwe rozwijające się w świeżym nawozie, wśród których dominantami są larwy z *Anthomyiidae*, *Sepsidae*, *Borboridae* i *Scatophagidae*; 2) koprofagi wtórne — typowe saprofagi, głównie z *Chironomidae*, *Cecidomyiidae*, *Sciaridae* i *Psychodidae*; 3) migrujące larwy, głównie drapieżne, należące do *Muscidae*, *Stratiomyidae* i *Scatopsidae*.

Zarówno w fekaliach krowich, jak i owczych dominowały pod względem liczebności i biomasy larwy należące do pierwszej grupy. Larwy muchówek stanowią 1 - 5% suchej masy odchodów krowich. Konsumują one 15 - 24% substratu (Papp 1975), przy czym większość tych substancji powraca do środowiska w postaci ich odchodów. Podobne wartości konsumpcji nawozu owczego przez larwy muchówek uzyskała Olechowicz (1974), która oszacowała je na 16%. Pozostały wyschnięty i nie skonsumentowany przez larwy muchówek i chrząszczy nawóz w ciągu kilku tygodni ulega rozproszaniu i zapada się między korzenie roślin, gdzie następuje rozkład na drodze mikrobiologicznej.

Tempo rozkładu nawozu jest najwyższe w pierwszych dniach ekspozycji. Koprofagiczne larwy muchówek najaktywniej działają w okresie pierwszych pięciu dni. Udział ich w ogólnych ubytkach, np. nawozu owczego, wynosi wówczas 5,5% - 11,5%. W późniejszym okresie aktywność ich maleje i powodują już tylko 0,4% - 1,2% ogólnych ubytków nawozu (Olechowicz 1974).

Muchówki koprofagiczne, prócz wpływu na tempo rozkładu nawozu,

przyczyniają się również do zmian jego właściwości fizycznych i chemicznych. W nawozie krowim larwy te powodują rozkład ciekłej, cementującej frakcji odchodów, umożliwiając rozproszenie nawozu w dalszych etapach dekompozycji. Ponadto konsumując pewną część substancji organicznej usuwają ją w postaci własnych odchodów, bardziej przydatnych do rozkładu na drodze mikrobiologicznej. Nawóz owczy po kilku dniach działalności zwierząt jest przesuszony i rozpulchniony, co umożliwia rozproszenie go po pastwisku. Spada w nim zawartość tłuszczów, węgla i azotu, a także zachodzi silna mineralizacja, wyrażająca się znacznym wzrostem procentowej zawartości popiołu (Olechowicz 1974).

Obecność larw muchówek w nawozie krowim i owczym powoduje blisko 2-krotny wzrost tempa ich rozkładu w porównaniu z rozkładem wyłącznie na drodze mikrobiologicznej. Ich rola nie jest tak wielka w przypadku nawozu świńskiego (Papp 1975). Papp wykazał, że przy maksymalnym wysyceniu nawozu larwami muchy domowej spadek suchej masy nawozu jest nie większy niż 3-krotna masa wyprodukowanych larw. Autor doszedł do wniosku, że dla rozkładu nawozu świńskiego bardziej ekonomiczny jest rozkład na drodze mikrobiologicznej.

Rozkład kompostów

Odmienną formą materii organicznej, służącej do użyźniania gleby, jest mieszanina resztek roślinnych i odchodów zwierzęcych w postaci kompostów. Podobnie jak w omawianych już typach rozkładu, również i w kompostach larwy muchówek pełnią dosyć istotną rolę.

Liczne badania prowadzone nad udziałem bezkręgowców glebowych, w tym również i larw muchówek, w rozkładzie różnych typów kompostów koncentrowały się głównie na ocenie dynamiki liczebności i biomasy oraz sukcesji poszczególnych gatunków tych zwierząt w miarę starzenia się przyzmy kompostowej (Černova 1966).

Dla wielu synantropijnych gatunków *Diptera* wysoka temperatura przyzmy kompostowej stanowi barierę uniemożliwiającą rozwój tych zwierząt. Istnieją jednak larwy dobrze przystosowane do tego typu warunków, często spotykane w przyzmach kompostowych, szczególnie w ich powierzchniowych warstwach, a mianowicie larwy *Drosophilidae*. Po obniżeniu się temperatury w masie przyzmy kompostowej staje się ona sprzyjającym środowiskiem dla rozwoju licznych przedstawicieli rodzin: *Sciaridae*, *Cecidomyiidae*, *Scatopsidae*, *Chironomidae* i *Ceratopogonidae* (Černova 1966).

Muchy zasiedlające komposty łączą wysoką płodność i krótki cykl rozwojowy ze znaczną aktywnością w przetwarzaniu materii organicznej. Černova (1966) wyróżniła trzy typy kompostów: glebowo-nawozowy, torfowo-nawozowy i liściasty. We wszystkich tych typach larwy muchówek pod względem liczebności stanowiły jedną z liczniejszych grup. Muchówki z rodziny *Drosophilidae* masowo występowały w słabo rozłożonym nawozie przygotowanym do założenia kompostu glebowo-nawozowego lub torfowo-nawozowego. Liczebność ich dochodziła do 5600 osobn./m.² Poza nimi we wszystkich badanych przez autorkę wariantach kompostów spotykany był masowo gatunek z rodziny *Chironomidae* — *Krenosmittia* sp., którego liczebność sięgała 14 000 osobn./m.². Gatunek ten preferował wierzchnie warstwy przyzmy, ale wysoką jego liczebność stwierdzono także i w głębokich 40 - 50 cm warstwach kompostu torfowo-nawozowego. W kompostach spotykano również przedstawicieli rodziny *Scatopsidae*, głównie *Scatopse brevicornis* Mg., i to zazwyczaj w głębszych warstwach przyzmy, co sugeruje ich odporność na podwyższoną temperaturę i wysokie wymagania dotyczące wilgotności środowiska. Ogólna liczebność *Scatopsidae* była niższa niż *Chironomidae* (4000 osobn./m.²). Z innych grup *Diptera* w kompostach spotykano również larwy *Cecidimyidae* i *Ceratopogonidae*, ale głównie w kompostach liściastych. Najbardziej masowe ich pojawy obserwowano na wiosnę i w początku lata. Preferowały one bardziej wilgotne części przyzmy.

Współdziałanie larw *Diptera* z innymi organizmami glebowymi

Obok bezpośredniego udziału larw muchówek w procesach rozkładu martwej materii organicznej należy uwzględnić ich wpływ na inne organizmy, biorące udział w tych procesach i zamieszkujące to samo środowisko, głównie na mikroorganizmy i pozostałe grupy bezkręgowców.

Przetwarzanie resztek roślinnych w organizmie saprofagów glebowych realizuje się przy dużym udziale symbiotycznych mikroorganizmów. U licznych bezkręgowców występuje złożony kompleks symbiontów, w jego liczbie pierwotniaków i bakterii. Prócz tego saprofagi wybiórczo wykorzystują aktywność różnych grup mikroflory glebowej, czasowo przebywających w ich przewodach pokarmowych, do których dostają się wraz z pokarmem (Górny 1975). Kozlovskaja (1976) opisywała również swoiste czasowo-symbiotyczne stosunki między bakteriami i bezkręgowcami na przykładzie kompleksów zwierząt gleb torfiastych. W procesie przechodzenia kęsu pokarmowego przez przewód pokarmowy zwierząt obserwuje się ograniczanie jednych i stymulowanie innych grup mikroorganizmów. Stwierdzono przypadki, gdy stymulo-

wana jest aktywność organizmów rozkładających celulozę lub odwrotnie, rozkład celulozy jest hamowany, a intensyfikuje się przekształcanie związków zawierających azot i następnie formowanie cząstek związków huminowych. W treści przewodów pokarmowych larw muchówek z *Tipulidae*, występujących w torfowych glebach lasów sosnowo-brzozowych, początkowo zachodzi nasilenie rozwoju bakterii fluorescencyjnych i rozkładających celulozę, po czym zaczynają dominować żółtopigmentowe bakterie-amonifikatory, a w ślad za nimi pojawiają się promieniowce — destruenci błonnika. Wśród bakterii z rodzaju *Bacillus* w odchodach *Tipulidae* wzrasta rola tylko *Bacillus megatherium*, a liczebność bakterii sporowych i grzybów jest znacznie ograniczona w porównaniu z otaczającą glebą. Przy badaniu koprolitów larw *Tipula sp.* w tundrze również stwierdzono obniżoną liczebność grzybów (Stebaev 1958a). Podobne warunki rozwoju mikroorganizmów w fekaliach, jak u larw *Tipulidae* występują również wśród larw muchówek z rodziny *Bibionidae* i *Sciaridae*. Jak widzimy w przewodzie pokarmowym saprofagicznych larw glebowych wytwarzają się sprzyjające warunki dla masowego rozwoju poszczególnych przedstawicieli mikroflory, która po wydaleniu wraz z odchodami wzbogaca glebę, stymulując tym samym różnego typu procesy rozkładu materii organicznej.

Istotne znaczenie dla procesów rozkładu przebiegających w jelicie bezkręgowców ma działalność amonifikatorów uwalniających azot. W przewodach pokarmowych pierwotnych destrucentów resztek roślinnych, do których należą również larwy muchówek, zachodzi rozkład słabo zhydrolizowanych organicznych związków azotowych wskutek działania żółtopigmentowych i fluorescencyjnych form bakterii, dominujących w opadzie roślinnym w początkowych stadiach jego rozkładu. Aktywizacji amonifikatorów towarzyszy intensywny rozkład celulozy, w czasie którego wydziela się kwas węglowy i obniża parcjalne ciśnienie dwutlenku węgla. Bakterie celulolityczne szczególnie intensywnie namnażają się w przewodach pokarmowych dwuparców, mięczaków, nicieni, niektórych gatunków skoczogonków i roztoczy. Maksimum liczebności tych bakterii u larw muchówek obserwuje się w odchodach.

Bezkręgowce glebowe stymulują działalność mikroorganizmów również innymi drogami. Tworząc liczne chodniki, polepszają tym samym aerację gleby, co ułatwia przebieg procesów aerobowych rozkładu mikrobiologicznego, prowadząc tym samym do najbardziej pełnej mineralizacji resztek roślinnych. Zwiększając pulchność gleby, podwyższają przepustowość wodną i polepszają warunki wilgotnościowe. Wciągając resztki roślinne, stymulują mikrobiologiczne procesy rozkładu w głębszych warstwach gleby. Stwarzając korzystne warunki rozwoju bakterii w swych przewodach pokarmowych, zabezpieczają je przed atakami

bakteriofagicznych pierwotniaków. Enzymy zwierząt identyczne z egzoenzymami bakterii przyspieszają rozkład określonych grup związków organicznych, co powoduje, że produkty hydrolizy przyswajane są zarówno przez mikroflorę, jak i zwierzęta (Kozłovskaja 1976).

Wśród glebowych saprofagów tylko określone grupy odżywiają się komórkami bakteryjnymi. Zwierzęta konsumujące i trawiące martwe tkanki roślin wyższych i związane symbiotycznie z mikroflorą nie trawią komórek bakteryjnych i te ostatnie wydalane są z ich organizmów razem z nie strawionymi resztkami. Konsumowanie mikroflory wśród tych zwierząt obserwuje się tylko przy długotrwałym głodowaniu (Reves, Tiedie 1976).

Omawiając rolę saprofagicznych i fitosaprofagicznych larw muchówek w procesach glebowych, nie można pominąć muchówek, należących do innych grup troficznych. Częstokroć dominującą grupą w zespole larw muchówek glebowych jest grupa drapieżców. Większość gatunków drapieżnych — głównie przedstawicielei *Empididae*, *Dolichopodidae*, *Rhagionidae*, *Asilidae*, podrodziny *Phaoniinae* i niektórych rodzajów *Cecidomyiidae* atakuje wazonkowce, nicienie, skoczogonki, niektóre larwy saprofagicznych chrząszczy i muchówek, ograniczając tym samym liczebność organizmów aktywnie rozkładających resztki roślinne, a co za tym idzie niekorzystnie wpływając na tempo mineralizacji martwej materii organicznej, sprzyjając natomiast jej retencji w ekosystemie (Kajak 1977). Również niekorzystną rolę w procesie rozkładu pełnią drapieżce atakujące dżdżownice. Należą do nich wśród muchówek gatunki z rodzin *Tabanidae*, *Rhagionidae* i *Cecidomyiidae* (Brauns 1975). Znane są również przypadki pasożytnictwa larw muchówek na dżdżownicach, np. larw *Calliphoridae* (Viktorov, Verves 1975). Wśród muchówek spotyka się również pasożyty larw *Tipulidae*. Larwy muchówek z kolei mogą służyć jako pokarm niektórym kręgowcom — ptakom, ryjówkom i kretom.

Powyżej przedstawione wyniki badań nad bezkręgowcami gleby dalekie są od pełnego wyjaśnienia poruszanych zagadnień. Problem roli mezofauny w procesach zachodzących w glebie nadal jest głównym punktem zainteresowania wielu zoologów. Doszukują się oni wskaźnikowej roli tych zwierząt w określaniu morfologii profilu glebowego, fizycznych i chemicznych właściwości gleby, a także tempa obiegu i retencji materii organicznej (Kajak 1977, Gilarov, Striganova 1978). Larwy muchówek spełniają w tych procesach niepoślednią rolę zarówno ze względu na szerokie rozprzestrzenienie, znaczną liczebność w wielu typach środowisk, jak i dużą odporność na destrukcyjny wpływ gospodarczej działalności człowieka na przyrodę.

PIŚMIENNICTWO

- Badura L., Górska B., Pachó J., Smyła A. 1980. Zbadanie procesu mikrobiologicznego rozkładu substancji organicznej w ekskrementach narażonych na działanie emisji przemysłowych (10.2.07.04.01). Materiały Ogólnopolskiego Seminarium pt.: „Określenie wpływu warunków regionu przemysłowego na biologię człowieka oraz rozwój świata zwierzęcego i roślinnego”, Katowice—Wisła 21 - 28.03.1980 : 42 - 45.
- Brauns A. 1968. Praktische Bodenbiologie, Stuttgart, 470 s.
- Brauns A. 1975. Owady leśne. PWRiL Warszawa, I, II, 962 s.
- Byzova J. B. 1970. Ob ocenke roli *Diplopoda* v krugovorote kalcii. Zool. Žur. 49 : 1638 - 1642.
- Černova N. M. 1966. Zoologičeskaja charakteristika kompostov. M., Nauka, 153 s.
- Drift van der J. 1970a. Production and decomposition of organic material in an oakwood. Progress Report 1968 - 1969 Neth. Comm. IBP, 10 - 11.
- Dunger W. 1958a. Über die Zersetzung der Laubstreu durch Boden. Makrofauna in Auenwald. Zool. Jahrb., 86 : 138 - 180.
- Dunger W. 1963. Leistungsspezifität bei Streuzersetzung. W: Soil organisms, Doeksen van der Drift (Eds), Amsterdam: 92 - 102.
- Dunger W. 1969. Über den Anteil der Arthropoden an der Umsetzung des Bestandesabfalles in Anfangs-Bodenbildungen. Pedobiologia 9 : 366 - 371.
- Edwards C. A., Heath G. W. 1963. The role of soil animals in breakdown of material. W: Soil organisms, Amsterdam: 76 - 84.
- Edwards C. A., Heath G. W. 1975. Studies in leaf litter breakdown. III. The influence of leaf age. Pedobiologia, 5 : 348 - 554.
- Edwards C. A., Reichle D. E., Crossly D. A. 1970. The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. W: Ecol. stud., analysis and synthesis, 1 : 147 - 172.
- Ejtminavičjute I. S., Atlavinite O. P., Bogdanovičene Z. P., Budavičene I. A., Vanagas I. J., Kadite B. A., Lazauskene L. A., Laskauskajte D. A., Sukackene I. K., Srazdenev M., Sjaurukejte Ž. M., Slepene J. A. 1975. Sukcesionnye izmenenija počvennych organizmov v processe razloženiija ljupina i solomy v dernovo-podzolistnoj počve. W: Problemy počvennoj zoologii. Vil'njus, 347 - 348.
- Franz H. 1950. Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege. Berlin, 316 s.
- Gilarov M. S. 1965. Zoologičeskij metod diagnostiki počv. M., Nauka, 275 s.
- Gilarov M. S. 1968. Kornevye sistemy i počvennye bespozvonočnye. W: Metody izučeniija produktivnosti kornevych sistem i organizmov rizosfery, M., Nauka : 27 - 31.
- Gilarov M. S. 1970. Soil biocenosis. W: Methods of study on soil ecology, Paris UNESCO : 67 - 77.
- Gilarov M. S. 1976. Uslovija obitania bespozvonočnych životnych raznyh razmernih grupp v počve. W: Metody počvennozoologičeskich issledovanii, M., Nauka : 7 - 11.
- Gilarov M. S., Černov J. I. 1975. Počvennye bespozvonočnye v sostave sobščestv umerennogo pojasa. W: Resursy biosfery (Itogi sovetskich issledovanij po MBA), 1, Nauka : 218 - 240.

- Gilarov M. S., Perel T. S., Striganova B. R., Černova N. M. 1974. Rol' bespozvonočnych v razložení i gumifikacji rastitel'nych ostatkov. W: Trudy 10-go Meždunarodnogo kongresa počvovedov, 3, M., Nauka: 35-42.
- Gilarov M. S., Striganova B. R. 1978. Rol' počven'nych bespozvonočnych v razložení rastitel'nych ostatkov i krugovorote veščestv. W: Zoologia bespozvonočnych (red. Poznanin L. P.), Itogi nauki i tehniki, Moskva, 5:8-69.
- Górny M. 1975. Zoologia gleb leśnych. PWRiL Warszawa, 311 s.
- Heath G. W. 1961. Biology of forest soils. Rept. Forest Res., :92-94.
- Heath G. W., Arnold M. K. 1966. Studies in leaf litter breakdown. II. Breakdown rate of "sun" and "shade" leaves. Pedobiologia, 6:238-243.
- Heath G. W., Arnold M. K., Edwards C. A. 1966. Studies in leaf litter breakdown. I. Breakdown rates of leaves of different species. Ibid., 6:1-12.
- Heath G. W., King L. C. 1964. Litter breakdown in deciduous forest soils. W: Trans. 8th Int. Congr. Soil Sci., 5:979-987.
- Jakubczyk H. 1967. The dependence of the rate of plant material decomposition a meadow upon mineral fertilization and environmental factor. Pol. ecol. Stud., 2:259-286.
- Jakubczyk H., Chmielewski K., Tatur A. 1976. The relationship among potential respiration rate of a meadow litter, its chemical composition and number of microflora. Pol. ecol. Stud., 2:299-314.
- Kajak A. 1977. Drapieżne bezkręgowce w ekosystemach trawiastych (Invertebrate predators in grassland). Wiad. Ekol., 23:132-178.
- Kajak A., Jakubczyk H. 1976. Experiments on the influence of predatory arthropods on the member of saprophages and disappearance rate of dead plant material. Pol. ecol. Stud., 2:219-229.
- Kajak A., Jakubczyk H. 1976. Trophic relationship of epigeic predators. Pol. ecol. Stud., 2:219-229.
- Karpachevsky L. O., Perel T. S., Bartosewicz V. V. 1968. The role of *Bibionidae* larvae in decomposition of forest litter. Pedobiologia, 8:146-148.
- King H. G. C., Heath G. W. 1967. The chemical analysis of small samples of leaf material and the relationship between the disappearance and composition of leaves. Pedobiologia, 7:192-197.
- Kozlovskaja L. S. 1976. Rol' bespozvonočnych v transformacii organičeskogo veščestva bolotnych počv. I., Nauka, 211 s.
- Kozlovskaja L. S., Zaguralskaja L. M. 1967. Vzaimnootnošeniya ličinek komarov i počvennoj mikroflory v zaboločennyh lesach. W: Vzaimnootnošeniya lesa i bolota, M., Nauka: 89-97.
- Krogerus R. den. 1960. Ökologische Studien nordischer Moorarthropoden. Comment. biol. Soc. scient. fennica, 21:239 s.
- Kurčeva G. F. 1962. Rol' bespozvonočnych v razložení rastitel'nogo opada v uslovijach Central'no-Černozemnoj polosy. Voprosy ekologii, 7:94-95.
- Kurčeva G. F. 1965. Stepen' učastija bespozvonočnych životnych v processe razloženiya dubovogo opada v lesu i zavisimost' ich dejatel'nosti ot pogodnyh uslovij. Trudy Central'no-Černozemnogo gos. zapovednika, 8:167-193.
- Kurčeva G. F. 1966. Rol' počvennych bespozvonočnych v razložení travianistoj rastitel'nosti. W: Problemy počvennoj zoologii, M., Nauka, 99-100.

- Kurčeva G. F. 1970. Pancirnyje klešči Zakarpat'ja. W: Oribatidy (*Oribatei*), ich rol' v počveobrazitel'nych procesach. Vil'njus, 73 - 79.
- Kurčeva G. F. 1971. Rol' počvennych životnych v razložení i gumifikaciji rastitel'nych ostatkov. M., Nauka, 155 s.
- Laurence B. 1954. The larval inhabitants of cow path. J. Anim. Ecol., 23 : 234 - 260.
- Lofty J. R. 1974. Oligochaetes. W: Biology of plant litter decomposition V. 2, London, New York, 467 - 488.
- Madge D. S. 1965. Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest, Pedobiologia, 5 : 273 - 288.
- Mraz K. 1975. Die Ursachen der differenzierten Bildung von Mulund Morhumformen aus mikromorphologischer Sicht. W: Trudy 10-go Meždunarodno-go kongresa počvovedov, t. 12, M., Nauka, 319 - 328.
- Nickolson P. B., Bockock K. L., Heal O. W. 1966. Studies on the decomposition of the fecal pellets of a millipede *Glomeris marginata* Villers, J. Ecol., 54 : 755 - 766.
- Nowak E. 1976. The effect of fertilization on earthworms and other soil macrofauna components. Pol. ecol. Stud., 2 : 195 - 207.
- Nye P. H. 1961. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. Plant and Soil, 13 : 333 - 346.
- Olechowicz E. 1974. Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (The Carpathians). X. Sheep dung and the fauna colonizing it. Ecol. pol., 22 : 589 - 616.
- Olechowicz E. 1976. The role of coprophagous dipterans in a mountain pasture ecosystems. Ecol. pol., 24 : 125 - 165.
- Papp L. 1971a. Ecological and production biological data on the significance of flies breeding in cattle droppings. Acta Zool. Hung., 17 : 91 - 105.
- Papp L. 1975. Ecological and zoogeographical data on flies developing in excrement dropping (*Diptera*). Acta Zool. Acad. Sci. Hung., 22 : 119 - 138.
- Papp L. 1975. House fly larvae as proteine source from pig manure. Folia Entomol. Hung., 28 : 127 - 136.
- Perel' T. S., Karpačevskij L. O. 1966. Rol' bespozvonočnych životnych v rozložení lesnogo opada. W: Problemy počvennoj zoologii M., Nauka, 63 - 64.
- Perel' T. S., Karpačevskij L. O. 1968. O nekotorych osobennostjach razložénija opada v širokolisvennych lesach. Pedobiologia, 8 : 306 - 312.
- Perel' T. S., Karpačevskij L. O., Jegorova S. V. 1971a. The role of *Tipulidae* (*Diptera*) larvae in decomposition of forest leaf litter. Ibid., 11 : 66 - 70.
- Persall W. H. 1945. Leaf fall in Hertfordshire woodlands. Trans. Herbst. Natur. History Soc., 22 : 97.
- Pobozsny M. 1976. *Bratysia brunripes* (Meigen 1804) (*Diptera*, *Sciaridae*) und Bedeutung für die Streuzersetzung. Acta zool. Acad. Sci. Hung., 22 : 130 - 143.
- Pokarževskij A. D. 1975. Kal'cij i magnij v počvennych saprofagach. W: Problemy počvennoj zoologii, Vil'njus, 255 s.
- Pokarževskij A. D. 1976. Učastje počvennych saprofagov v migraciji zol'nych elementov v lasostepnych biogeocenozach. W: Biota osnovnych geosistem central'noj lasostepii. M., Int. geografin. AN SSSR, 96 - 108.

- Pomianowska-Pilipiuk I. 1976. The contribution of saprofaunal fauna to disappearance of dead plant material on „Bródno” meadow. Pol. ecol. Stud., 2: 287 - 297.
- Reves V. G., Tiedje J. M. 1976. Ecology of the gut microflora of *Tracheoniscus rathkei* (Crustacea, Isopoda). Ibid., 16: 67 - 74.
- Richards B. N. 1979. Wstęp do ekologii gleby. PWN Warszawa, 327 s.
- Schremmer P. 1958. iBbliolarven als Verarbeiter von Nadelstreu. Ein Beitrag zur Okologie der *Bibionidae* (Diptera). Anz. Schädlingskunde, 31: 151 - 153.
- Stachurski A., Zimka J. R. 1975. Leaf fall and the rate of litter decay in some forest habitats. Ekol. pol., 23: 103 - 108.
- Stachurski A., Zimka J. R. 1976. Methods of studying forest ecosystems. Nutrient release from the decomposing litter. Ekol. pol., 24: 253 - 262.
- Stebaev I. V. 1958a. Rol' bespozvonočnych v razvitii mikroflory počv subarkti-ki. Dokl. AN SSSR, 122: 720 - 722.
- Striganova B. R. 1967. Über die Zersetzung von überwinterter Laubstreu durch Tausendfüßler und Landasseln. Pedobiologia, 7: 125 - 134.
- Striganova B. R. 1969b. Raspredelenie dvuparnonogich mnogonožek (*Diplopoda*) v smešannyh lesach Severogo Kavkaza i ich rol' v razrušenii lesnoj podstilki. Zool. žurn., 48: 1623 - 1628.
- Striganova B. R. 1975. Piščevaja aktivnost' počvennych ličinek dolgonožek (*Tipulidae*, Diptera). Zool. žurn., 54: 377 - 383.
- Tišler V. 1971. Selskochozjajstvennaja ekologija. M., Kolos, 455 s.
- Utenkova A. P. 1959. Rezul'taty izučeniya razloženiya opada v dubovom lesu. Trudy Voronežskogo gos. zapovednika, 8: 245 - 254.
- Viktorov-Nabokov O. V., Verves J. T. 1975. K izučeniju much (*Diptera*, *Calliphoridae*, *Sarcophagidae*), parazitirujuščich v dožddevyeh červjach (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*). W: Problemy počvennoj zoologii, Vil'njus, 97 - 98.
- Witkamp M. 1966. Decomposition of leaf litter in relation to environment microflora and microbial respiration. Ecology, 47: 194 - 201.
- Witkamp M., Drift van der J. 1961. Breakdown of forest litter in relation to environmental factors. Plant and Soil, 15: 295 - 311.
- Zimka J. R., Stachurski A. 1976. Vegetation as a modifier of carbon and nitrogen transfer to soil in various types of forest ecosystems. Ekol. pol., 24: 493 - 514.
- Zlotin R. I., Chodašova K. S. 1972. Vlijanie ekskrementov rastitel'nojadnych životnyh na skorost' razrušenija opada v lasostepi. W: Problemy počvennoj zoologii, Moskva, Nauka, 59 - 60.
- Zraževskij A. I. 1957. Dožddevye červi kak faktor plodorodija lesnyh počv. Kijev. Izd-vo AN SSSR, 271 s.