

Collembolernes ernæringsbiologi og dennes økologiske betydning

En oversigt over nyere litteratur og enkelte originale iagttagelser

af HENNING PETERSEN

(With a summary: The nutritional biology of Collembola and its ecological significance. A review of recent literature with a few original observations).

1. INDLEDNING

Collembolerne eller springhalerne udgør en af landjordens individrigeste leddyrordener. Deres økologiske såvel som geografiske udbredelse er overordentlig omfattende. De findes i alle klimabælter fra høarktiske områder til Antarktis, og deres biotoper omfatter bl. a. trækroner og stammer, urtevegetation, stubbe og andet dødt plantemateriale, tangvolde, eksponerede strandbredder, vader, huler, myre- og termitreder, overfladehinden af søer og vandløb og selvfølgelig ikke mindst jordbunden i vid betydning.

Blandt jordbundens dyr overgås collembolernes individtæthed oftest kun af protozoer, nematoder og mider. Individttætheden varierer betydeligt fra sted til sted, men Dunger (1964) har beregnet et gennemsnit på 50.000 og et optimumtal på 400.000 pr. m² og i 0–30 cm dybde ud fra forskellige moderne angivelser for europæiske lokaliteter. Dertil svarer beregnede biomasser på henholdsvis 0,6 og 10 g pr. m². I betragtning af disse store indvidtal undrer det ikke, at collembolerne har tiltrukket sig stor opmærksomhed både hvad angår deres taxonomi, morfologi, biologi og økologi. Ud fra en økologisk og også økonomisk betragtningssmåde er ikke mindst collembolernes rolle ved nedbrydningen af det døde plantemateriale og ved dannelsen og vedligeholdelsen af jordbunden af stor interesse. Også visse arters omend pletvise optræden som skadedyr på forskellige afgrøder har givet anledning til omhyggelige studier. Med udgangspunkt i sådanne interesseområder har det været nærliggende at sætte meget ind på studiet af collembolernes ernæringsbiologi. Det kan derfor nok undre, at det er forholdsvist vagt, hvad man i dag kan klarlægge vedrørende collembolernes ernæringsbiologi og økologiske betydning. Jeg skal imidlertid i det følgende prøve at

Collembolernes ernæringsbiologi

bringe lidt rede på de omfangsrige, men spredte og ofte modstridende oplysninger, der i dag foreligger i den zoologiske og jordbundsvidenskabelige litteratur.

2. COLLEMBOLERNES MUNDDELE

Collembolernes munddele er i princippet sammensat som hos insekterne, men mandibler, maxiller og hypopharynx er som hos proturer og diplurer indesluttet i en slags mundhule, i hvis væg labrum indgår fortil og labium bagtil.

En grundig nyere undersøgelse over collembolmunddelenes anatomi og funktionsmorfologi er publiceret af Wolter (1963). Sharma & Kevan (1965) har givet en foreløbig beskrivelse af resultater, der stort set stemmer med Wolters. Wolter skelner mellem 3 typer: tyggende, ridsende-sugende og stikkende-sugende munddele. Den tyggende type anses for at være »normaltypen« eller den primitive udformning, hvorfra de andre typer har udviklet sig som specialiseringer til en bestemt fødebiologi.

Den tyggende type er da også langt den almindeligst forekommende og er enerådende indenfor familierne *Onychiuridae*, *Isotomidae*, *Neelidae* og *Sminthuridae*. Mandiblerne (fig. 1) er uleddede. Den langstrakte basale del strækker sig i hvile langt tilbage i hovedet. Forrest er mandiblerne udformet som et bide- eller griberedskab med nogle få kraftige indadrettede tænder. Bag denne del danner mandiblerne en indadvendt knude, molarpladen, der er tæt besat med hundreder af ganske fine tænder. Muskler, der muliggør rotation af mandiblerne omkring deres længdeakse er særlig kraftigt udviklet hos denne mundbygningstype, hvilket sandsynliggør, at molarpladerne er i stand til ligefrem at male føden imellem sig.

Maxillerne, der er placeret under mandiblerne, er flerleddede. Det forreste led, maxilhovedet (fig. 4) er en kort og kraftig, meget kompliceret bygget struktur sammensat af indadrettede tænder, lameller og fjerformede vedhæng. Maxilhovedet varierer betydeligt fra art til art, og det synes nærliggende at tillægge den komplicerede bygning en eller anden sammenhæng med specialiseringer i de enkelte arters fødebiologi (Strenzke, 1955). Sådanne formodninger er dog i intet tilfælde endnu blevet bekræftet. Som det vil fremgå af det følgende, er der, i betragtning af det manglende held man hidtil har haft til at påvise sådanne specialiseringer i fødevalg hos collemboler, lang vej igen på dette felt. Maxillerne er lateralt forsynet med palper. Maxillernes muskulatur hos den tyggende type betinger først og fremmest klippende bevægelser ind mod og bort fra hinanden.

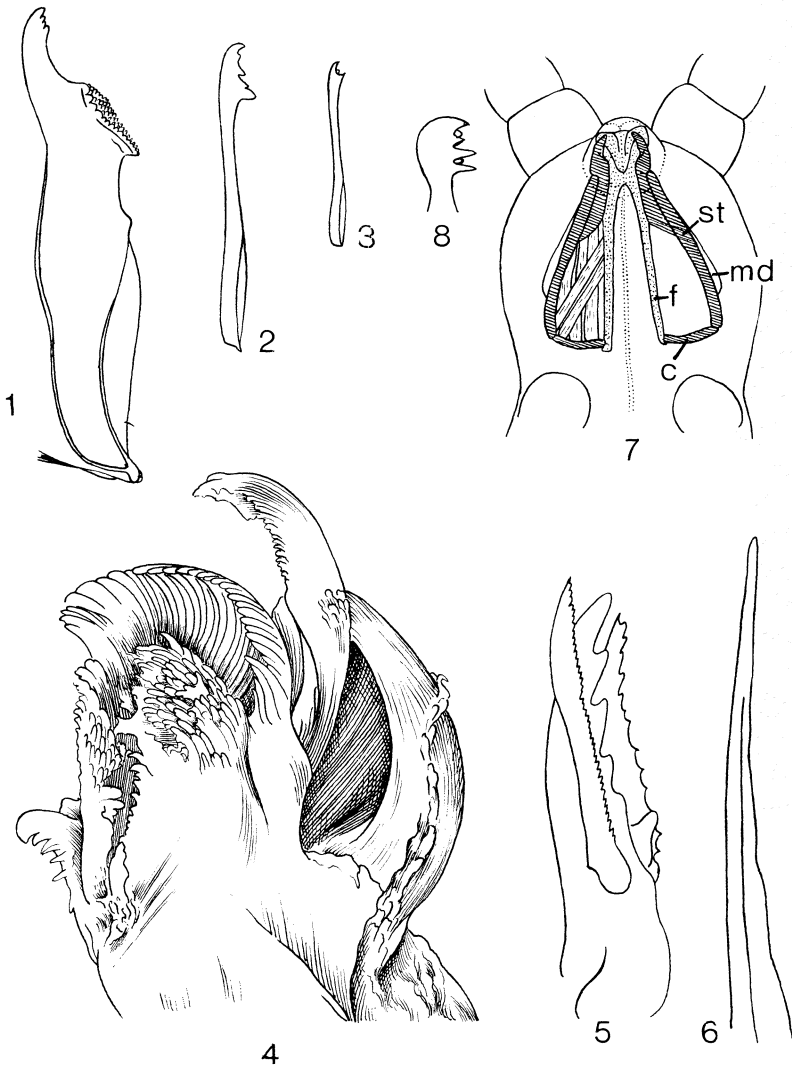


Fig. 1–8. Munddele af colleboler. Fig. 1–3. Mandibler repræsenterende 1. den tyggende, 2. den ridsende-sugende og 3. den stikkende-sugende mundbygningstype. Fig. 4. Maxilhoved af *Tomocerus minor*, repræsenterende den tyggende mundbygningstype. Fig. 5–6. Maxilhoveder repræsenterende 5. den ridsende-sugende og 6. den stikkende-sugende mundbygningstype. Fig. 7–8. Maxiller, hypopharynx og maxillarmuskulatur hos *Friesea mirabilis*. 8. Selve maxilhovedet. Skraveret: Maxiller; punkteret: Hypopharynx; c: Cardo; f: Fulcrum; md: Mandibel; st: Stipes. (1–3 samt 7–8 efter Wolter, 4 tegnet efter scanning elektronmikroskop-foto hos Lawrence, 5–6 efter Dunger).

Hos den ridsende-sugende type er mandiblerne karakteriseret ved at mangle molarpladen (fig. 2). De er slanke strukturer, der forrest er forsynet med oftest kraftige skærende tænder. Muskulaturen hos denne mundbygningstype betinger først og fremmest bevægelser i retningen frem og tilbage. Denne form for mandibler findes f. eks. typisk udviklet hos slægterne *Anurida** og *Friesea*. I slægterne *Brachystomella* og *Odontella*, hvis mundbygning af Wolter ligeledes klassificeres som ridsende-sugende, mangler mandiblerne derimod fuldstændigt.

Maxilhovedet hos denne mundbygningstype mangler det rige udstyr af fjerformede vedhæng som vist i fig. 4, men er forsynet med flere kraftige, indadrettede tænder hos slægter som *Anurida*, *Brachystomella* og *Odontella* (se fig. 5), medens det er nærmest kloformet hos *Friesea* (fig. 8). Maxilmuskulaturen (fig. 7) muliggør hos den ridsende-sugende type en sammensat bevægelse af maxilhovederne, dels mod hinanden og tilbage, dels fra hinanden og frem, et bevægelsesmønster der vil give en ridsende eller savende virkning samtidig med, at føden føres tilbage mod svælget.

Mundbygningen hos slægterne *Neanura* og *Pseudachorutes* er af Wolter klassificeret som stikkende-sugende. Her er den specialisering, der kendetegner den ridsende-sugende type, ført videre, således at både mandibler og maxiller er blevet mere eller mindre stiletformede (fig. 3, 6). Muskulaturen er fæstnet således, at den betinger bevægelser frem og tilbage. Hos de stikkende-sugende former og i nogen grad også hos de ridsende-sugende er de yderste dele af munddelene indesluttet i en slags kort kegleformet snabel, mundkeglen, der er dannet af det sammenvoksede labrum og labium.

3. FORDØJELSESSYSTEMET

Collembolernes fordøjelseskanal, der er omhyggeligt beskrevet af Toth (1942), består af fortarm, midttarm og bagtarm. Ifølge Wolter (1963) synes der at være en karakteristisk sammenhæng mellem fordøjelseskanalens udformning og munddelenes bygning. Former med tyggende munddele har en forholdsvis svag dilaterende (udvidende) svælgmuskulatur, og midttarmen, hvor den største del af fordøjelsen finder sted, har form som et ukompliceret rør. Hos de ridsende-sugende og stikkende-sugende former er svælgets væg derimod rigeligt forsynet med dilaterende muskler, således at svælget kan fungere som en slags sugepumpe. Midttarmen er hos *Neanura* og *Pseudachorutes*, der begge er slægter med stikkende-sugende munddele, for-

* Slægternes omfang følger Gisins systematik (Gisin, 1960).

synet med divertikler. Hos de tropiske slægter *Ceratrimeria* og *Protanura* er sådanne divertikler særligt kraftigt udviklet (Paclt, 1956). Også hovedets kirtler, specielt de såkaldte spytkirtler, synes at være udviklet i overensstemmelse med munddelenes specialisering. Således er spytkirtlerne særdeles kraftigt udviklet hos *Neanura muscorum* (Templeton) (Wolter, 1963).

4. VEGETATIONENS COLLEMBOLFAUNA

Indenfor familierne *Sminthuridae* og *Entomobryidae* findes en lang række arter, der tilbringer størstedelen af deres liv frit på urters og trærs blade og grene. Hos sminthuriderne hører former tilpasset et ægte jordbundsliv oven i købet til undtagelserne. Alle disse arter fra vegetationen har tyggende munddele. Visse af dem har i særlig grad tiltrukket sig opmærksomheden, idet de kan optræde som alvorlige skadedyr på nytteplanter. En lang række rapporter om skader på planter forårsaget af collemboler er sammenfattet af Folsom (1933) og Paclt (1956). I nogle af disse tilfælde drejer det sig dog sikkert om skader, der primært er forvoldt af andre organismer (se Gisin, 1948).

I alle tilfælde to sminthurider må regnes for alvorlige planteskadedyr i visse egne af verden. Der er dels *Bourletiella hortensis* (Fitch), der særligt i Nordamerika har forvoldt betydelig skade på kimplanter af en lang række grøntsager, dels lucerneloppen, *Sminthurus viridis* (L.). Den sidste hører oprindeligt hjemme i den palæarktiske region, men er nu indslæbt til både Nordamerika, Australien og Sydafrika (Walters, 1967/68). Interessant er det, at dens betydning som skadedyr i den gamle verden har været forholdsvis begrænset, medens den i Australien og Sydafrika har givet alvorlige problemer (Holdaway, 1927; Davidson, 1934; Wallace, 1967; Walters, 1967/68). Holdaway (1927, cit. fra Folsom, 1933) kaldte den »the most important insect pest of fieldcrops in South Australia to day«. *Sminthurus viridis* æder mange forskellige planters blade, men den synes at foretrække blade af ærteblomstrede, såsom lucerne og kløver. Meget unge nymfer æder ganske små huller i bladets epidermis og fjerner det underliggende mesofylvæv. Ældre dyr fjerner større områder af epidermis og æder det underliggende mesofyl. Kun den modsatte bladsides epidermis levnes og fremtræder som et »vindue« i bladet. Svære angreb af *Sminthurus viridis* bevirker dværgvækst hos de angrebne planter og kan ifølge Walters' forsøg mere end halvere udbyttet af lucerne, medens skaden på kløver og græs var mindre udtalt. *S. viridis* er på ingen måde kræsen i sit fødevalg. Udover grønne blade synes svampehyfer, svampesporer, alger, mosser og ikke

Collembolernes ernæringsbiologi

mindst pollen at spille en vigtig rolle som fødeemner. Selv æg og ådsler af såvel andre dyr som af egne artsfæller forsmås ikke.

For de fleste andre sminthurider synes pollen at være den vigtigste næringskilde (Gisin, 1948), men som hos *S. viridis* er monofagi ukendt. Svampehyfer og svampesporer findes hyppigt i sminthuridernes tarm, og hos de større arter forekommer også stumper af levende eller dødt plantevæv. Sminthurider kan, ligesom de større former af jordbundens collemboler, begynde nedfaldne blade (Zachariae, 1963). Fourman (1938) iagttog en sminthuride æde træ af en fugtig egestub og kunne konstatere, at denne art kunne leve flere måneder og formere sig i kulturer med fugtige træstykker som eneste næringskilde.

5. JORDBUNDENS OG JORDOVERFLADENS COLLEMBOLER

Langt den overvejende del af collebolerne er knyttet til jordbunden taget i vid betydning. Mange former forekommer kun i de øvre jordlags partikkel mellemrum (interstitier), kommer aldrig op til jordoverfladen, og viser en række karakteristiske tilpasninger til deres levested. De er små, upigmenterede, ofte tynde og langstrakte, med korte lemmer og antenner, som regel uden furca og med manglende eller reducerede øjne. Andre lever overvejende på grænsen mellem det, der i snæver forstand forstås ved jordbunden og laget af nedfaldsløv, eller i selve løvlaget. Andre igen lever mere eller mindre eksponeret på nøgne jordoverflader, på stubbe, dødt træ, på strandbredder, på vader o. s. v. De er morfologisk karakteriseret ved at være pigmenterede, ved at have veludviklede øjne, og ved ofte at have relativt lange lemmer, antenner og furca.

A. Collemboler med tyggende munddele

Hos de til jordbunden knyttede former er alle de tre ovenfor beskrevne mundbygningstyper repræsenteret. Collemboler med tyggende munddele er dog langt de mest dominerende, og de følgende oplysninger refererer så godt som udelukkende til disse former.

Hos små dyr som collemboler, der oftest lever mere eller mindre skjult, er det praktisk talt umuligt direkte i naturen at iagttage fødeoptagelsen. De efterhånden mange oplysninger vedrørende collembolernes fødebiologi, der findes i litteraturen, bygger stort set enten på undersøgelser af tarmindehold hos dyr indsamlet i naturen, eller på eksperimenter udført i laboratoriekulturer. Andre metoder for afsløring af collembolernes fødebiologi har

dog også været forsøgt. Resultaterne af disse undersøgelser har til dels været modstridende, og det er på collemboleforskningens nuværende stade umuligt at konkludere noget alt for håndfast om de jordbundslevende collemboles fødebiologi.

Tarmundersøgelser

Det er ofte let at skelne tarmen og dens indhold in situ på dyr, der er præpareret i Faure-Berlese's medium eller andre klarende medier, en præparationsmetode der er rutine, når collemboles skal artsbestemmes. Nogle undersøgelser bygger da også på iagttagelser af tarmindeholdet in situ (Bödvarsson, 1970), medens andre bygger på iagttagelser af squash-præparater af uddissekeret tarmindehold (Poole, 1959; Knight & Angel, 1967). Macmillan & Healey (i tryk, 1970) beskriver en mere udviklet teknik til udpræparering af tarmindeholdet på cellulose-acetat filtre, der muliggør en kvantitativ bestemmelse af tarmindeholdet, hvor de øvrige forfattere har måttet benytte en mere subjektiv bedømmelse af forekomsten af forskellige fraktioner i tarmindeholdet.

De nævnte forfattere har skelnet mellem følgende fraktioner: bladfragmenter, svampehyfer, svampesporer, pollen, mineralpartikler og uidentificerbart materiale. Desuden beskrives den mere spredte forekomst af exuvier og skæl af collemboles, setae af enchytræer, andre arthropodrester og skalbærende amøber. Poole skelner mellem forekomsten af cellulose- og ligninholdige elementer, medens Bödvarsson ikke ser sig i stand til at udskille karplanterester fra det, han kalder »amorf masse«. Knight & Angel opererer både med en kategori kaldet »amorf materiale« og en kaldet »humus«. Macmillan & Healey inddeler plantemateriale og svampehyfer i størrelsesklasser.

På trods af den forskellige teknik og den forskellige opdeling og definition af undersøgelsesmateriale når de nævnte forfattere dog til den nogenlunde samstemmende konklusion, at collemboles er uspecialiserede, hvad angår fødevalg; sådan at forstå, at de ikke udelukkende er henvist til én næringskilde, og at der ikke er tydelig forskel på tarmindeholdet hos forskellige arter på samme lokalitet. Allerede Agrell (1941) viste, at ingen af de af ham undersøgte arter var henvist til en bestemt ernæringskilde, men at man på et bestemt sted kunne finde, at alle individer uanset art havde tarmen fuld af svampehyfer, medens de samme arter på en anden lokalitet alle havde udelukkende amorf detritus i tarmen. Amorf detritus blev beskrevet som den gennemgående mest almindelige føde. Agrell udleder af disse fund, at føden ikke spiller nogen rolle som begrænsende faktor for de jordbunds-

levende collemboler. Poole fandt, at der på den samme lokalitet (en Douglas-fyrplantage i N. Wales) var betydelig årstidsvariation i tarmindeholdets sammensætning, men at svampehyfer gennemgående udgjorde den vigtigste komponent. Macmillan & Healey mener ud fra deres undersøgelse at kunne slutte, at collemboler ikke alene ikke er henvist til en bestemt fødekilde, men også æder helt tilfældigt af det, der omgiver dem. Derimod mener Poole, at hvor varieret end tarmindeholdet kan være, så viser den hyppige forekomst af dyr, der har tarmen helt stoppet med svampehyfer dog, at collemboler er selektive i deres fødevalg, således at de opsøger svampekolonier i jorden. Kun når svampemycelier mangler, ædes henfaldende fyrrenåle i mangel af bedre. Han anser det også for sandsynligt, at de henfaldende fyrrenåle kun er egnede som føde på et bestemt nedbrydningsstadium, og at de måske i dette bestemte stadium i virkeligheden udgør den foretrukne føde, men at forrådet er begrænset.

Knight & Angel's undersøgelse synes at vise, at collemboler er selektive i deres fødeoptagelse, og det uanset af hvad der fremgår af sammensætningen af tarmindeholdet hos individer fra naturlige populationer. Hos sådanne individer af *Tomocerus*-arter havde kun 34% tarmindehold overhovedet, og af disse havde igen 70% bladfragmenter i tarmen, medens ca. 60% havde svampehyfer og 40% svampesporer. Hvis fødevalget i laboratorieforsøg var begrænset til enten svampe alene (der må være tale om svampe isoleret fra tarmkanalen af dyr fra felten – forf. bem.!) eller kombinationer mellem svampe og henholdsvis bladmateriale og steriliseret humus, bestod tarmindeholdet derimod overvejende af svampesporer og kun 4% at tarmene var tomme.

Et stort antal individer tilsyneladende uden tarmindehold er noteret af flere forfattere. Poole (1959) mener, at tarmene virkelig er tomme, eller at de indeholder materiale, der ikke kan skelnes i mikroskopet. Christiansen (1964) anser det for sandsynligt, at de »tomme tarme« indeholder bakterier eller anden føde, der ikke kan skelnes i mikroskopet. De With og Joosse (i tryk, 1970) har for en række større collemboler påvist, at 75% af dyr med tom tarm er i færd med at skulle skifte hud. Ifølge disse forfattere skal *Orchesella cincta* (L.) være ude af stand til at optage føde som følge af forberedelser til hudskifter i 43% af dens tilværelse, medens tilsvarende *Tomocerus minor* ikke kan optage føde i 39% af dens tilværelse. Singh (1964) har imidlertid observeret, at *Tomocerus longicornis* (Müller) kun i kort tid før hudskiftet helt standser fødeoptagelsen, men at der i nogen tid før sker en ændring af fødevalget fra fast føde i form af svampekolonier til udelukkende flydende organisk føde.

Bödvarsson (1970) fandt, at de dyberelevende arter havde en højere frekvens af fyldte tarme end de mere overfladisk levende. Forekomsten af svampehyfer var hyppigere i de overfladisk levendes tarm end i de dybere levendes. Bödvarsson mener, at der er den sammenhæng mellem disse fund, at de dybere levende formers føde er af dårligere kvalitet end de overfladelevende formers rigere svampenæring, og at dette medfører, at de dyberelevende må æde mere kontinuerligt end de overfladelevende. Bödvarsson undersøgte også, om der kunne være en sammenhæng mellem på den ene side jordbundstype og vegetationstype og på den anden side mængdeforholdet mellem de forskellige bestanddele i tarmindeholdet. Det var ikke tilfældet for *Lepidocyrtus lanuginosus* (Gmelin) og *Folsomia quadrioculata* (Tullberg). Der var en svag tendens til, at svampehyfer spillede en større rolle for *Isotomiella minor* (Schäffer) i nåleskove og blandede skove end i andre vegetationstyper. Bödvarsson fandt på ingen lokaliteter, at svampehyfer spillede en så dominerende rolle i collembolernes tarmindehold som beskrevet af Poole.

Tarmundersøgelsernes begrænsning

Tarmundersøgelser som basis for vurdering af dyrs ernæring er kritisabel på et væsentligt punkt. De vil have tendens til at medføre en overvurdering af de svært fordøjelige eller ufordøjelige dele af føden, medens det, dyret faktisk lever af, hurtigt fordøjes og optages fra tarmen. Poole (1959) mener dog, at denne indvending delvis kan imødegås ud fra den iagttagelse, at ingen af tarmindeholdets komponenter konstant tiltager i mængde fra den forreste til den bageste del af midttarmen, og at tarmen ofte er så fuld af svampehyfer, at der knap nok er plads til andet. Før mere vides om føde-transporten i tarmen og betydningen af strukturløst og gennemsigtigt fødemateriale, kan man dog nok ikke så let afvise den ovennævnte kritik.

Laboratorieeksperimenter

Præferensforsøg, hvor collemboler bliver præsenteret for en række fødeemner, som de får lov at vælge imellem, vil kunne give en idé om, hvorvidt collemboler æder alt i flæng, eller om de foretrækker visse stoffer for andre. Strebel (1932) gennemførte sådanne forsøg med *Hypogastrura purpureescens* (Lubbock), men de fødeemner, dyrene blev tilbudt: ost, flæsk, smør, kogte kartofler m. m. var desværre langt fra at være blandt disse dyrs naturlige fødekilder, og det er nok begrænset, hvilke slutninger man kan drage ud fra dem. Strebel konkluderede imidlertid, at proteiner og kulhydrater blev

foretrukket fremfor fedtstoffer, og at blødere materialer blev foretrukket for hårdere. Ellers viste denne art ikke udpræget præferens for nogle af de tilbudte stoffer.

Foreløbige forsøg, udført af denne artikels forfatter, i hvilke forsøgsdyrene kunne vælge mellem en række mikroorganismer (svampe, gærarter og bakterier) isoleret fra den skovbund, hvorfra dyrene var uddrevet, og dyrket på agarplader, syntes at vise, at en hel del mikroorganismer ædes, men at nogle foretrækkes og andre undgås. Visse gærarter bl. a. af slægten *Candida* hørte til de mest foretrukne (Petersen, i tryk 1970). Imidlertid skal resultaterne af sådanne forsøg tydes med en vis varsomhed, idet mikroorganismernes vækstform, måske uanset smagskvaliteten, ofte synes at spille en rolle for, hvad dyrene vil vælge. Nogle mikroorganismer kan på agar forme uregelmæssige, svampede eller skorpeformede kolonier forsynet med hulrum, hvori collembolerne holder af at gemme sig, skifte hud og lægge æg, medens andre danner uigennemtrængelige skove af klæbende hyfer. Hvordan disse mikroorganismers kolonier ser ud i jordbunden, ved man ikke meget om. Endelig er det sandsynligt, at både vandindhold og måske også smag og næringsindhold påvirkes af agarmediet.

Tillbrook (1970) har foretaget lignende eksperimenter med den antarktiske collembol *Cryptopygus antarcticus* Willem. Han fandt, at præferensen kan skifte fra et tidspunkt til et andet. Knight & Angel's (1967) forsøg, som allerede er omtalt, viste, at der er forskel på det, *Tomocerus*-arter foretrækker i laboratorieeksperimenter, og det de faktisk æder i naturen, – måske som følge af, at mængden af den foretrukne føde er begrænset i naturen.

Müller (1959) uddrev ved hjælp af en Tullgren-tragt collemboler således, at de faldt ned i centrum af cirkulært anbragte testsubstrater, der bestod af jord blandet med mel af forskellige tørrede landbrugsplanter, friske eller rådne, eller af steriliseret jord tilsat forskellige svampekulturer. Collembolerne viste en statistisk signifikant fordeling mellem de tilbudte substrater. Gennemgående foretrak de jord med plantemel fremfor jord uden tilsætning. Plantemel med stort kvælstofindhold (f. eks. lucerne) blev foretrukket for plantemel med relativt mindre kvælstofindhold (f. eks. rugstrå). Jord podet med visse svampe blev foretrukket fremfor steriliseret jord, medens der ikke var nogen præferens for jord podet med andre svampearter. Der var betydelige forskelle i forskellige arters præferens.

Forsøg på baggrund af lignende problemstillinger er udført af von Törne (1961, 1963) med anvendelse af en teknik, der bygger på graden af collembolpopulationernes succes i forskellige kunstige eller mere eller mindre modificerede naturlige substrater som f. eks. pulveriseret hvedestrå, der

kan være steriliseret og podet med mikroflora fra forskellige naturlige substrater. Disse forsøg er ligesom Müllers præferensforsøg inspireret af Gisela Gisin's interessante observationer vedrørende collembolfaunaen i bladkompost (G. Gisin, 1952). Forekomsten af bestemte collemboler i kompost syntes nøje korreleret med en bestemt tilstand af komposten, og forsøg på kunstigt at introducere manglende arter fra andre kompostdynger slog altid fejl. Gisela Gisin mener, at en forskellig sammensætning af mikrofloraen må være den udslagsgivende faktor, sandsynligvis fordi de forskellige collembolarter er afhængige af bestemte mikroorganismer (bakterier) som føde. Von Törne's ovennævnte eksperimenter bekræfter visse collembolers artsspecifikke afhængighed af bestemte mikrobiologiske forhold, uden at det dog endnu er lykkedes at definere de enkelte arters krav eller præferens i form af eksakte beskrivelser af mikrofloraens sammensætning og aktivitet.

At collembolers fødekrav kan variere fra art til art viser Sharma & Kevan's undersøgelser (1963 a, b og c). *Isotoma notabilis* (Schäffer) og *Folsomia candida* (Willem) kunne trives udmærket både på gær og på fragmenter af amerikansk elm og sukkerahorn, medens *Pseudosinella alba* (Packard) og *Folsomia similis* (Bagnall) kun trivedes godt, når både gær og blade var til stede. *Pseudosinella petterseni* og *P. alba* undgik begge svampehyfer, medens *I. notabilis* gerne åd svampehyfer.

Schaller (1950) og Dunger (1956) undersøgte collembolers evne til at fortære nedfaldsløv og ekskrementer af andre jordbundsdyr med henblik på at bestemme deres rolle ved nedbrydningen af det døde plantemateriale. Mange arter er i stand til at gnave af eller ligefrem skelettere blade af forskellige løvtræer. Dog angribes ikke alle træers blade lige let. Blade af hyld og el begnaves kraftigt, medens ege- og bøgeblade kun langsomt angribes. Der synes at være en nøje sammenhæng mellem bladenes kemiske sammensætning og deres egnethed som føde for collemboler. Jo større kvælstofindholdet er i forhold til kulstofindholdet, des hurtigere bliver bladet ædt af collemboler (Dunger, 1956). Dette falder sammen med den almindelige tendens til, at kvælstofrige blade lettere nedbrydes end kvælstoffattige blade (Wittich, 1943). Der er uoverensstemmelse mellem Schallers og Dungers resultater i spørgsmålet om betydningen af bladenes tilstand og alder. Schaller fandt, at grønne blade og friskt nedfaldsløv ikke blev ædt, idet en vis opblødning og nedbrydning ved hjælp af bakterier og svampe var nødvendig, før collembolerne ville fortære bladene. Dunger fandt derimod, til dels for de samme arter, at en sådan begyndende nedbrydning nok gjorde bladene lettere at angribe, men ikke var absolut nødvendig. Ekskrementer

Collembolernes ernæringsbiologi

af andre jordbundsdyr blev gerne ædt af collemboler. Angribeligheden af ekskrementerne afhang både af, hvilket dyr der havde produceret dem, og den føde dette dyr havde indtaget. Den før nævnte rækkefølge af angribelighed af blade gik igen, når det gjaldt angribeligheden af ekskrementer produceret på grundlag af disse blade (Dunger, 1956).

Andre eksperimenter

Coleman (1970) har gjort de første forsøg på at efterspore fødekæder i jordbunden ved hjælp af radioaktivt mærkede svampemycelier, der indplantes i jordbunden. Metoden synes lovende, men de publicerede resultater kan endnu ikke føre til konklusioner vedrørende jordbundsdyrenes fødebiologi. Også jordbundsbiologerne på de amerikanske Oakridge-laboratorier arbejder på ved hjælp af isotopteknik at udrede jordbundens fødekæder (Reichle & Crossley, 1965).

B. Collemboler med specialiserede munddele

Det er karakteristisk for både de ridsende-sugende og stikkende-sugende collemboler, at tarmen næsten aldrig indeholder partikler og derfor synes tom. Dette i forbindelse med deres anatomiske udstyr synes at vise hen til, at disse collemboler indtager flydende føde, eller i hvert fald føde uden fremtrædende og modstandsdygtige strukturer, som tilfældet er hos de fleste tyggende former. De stikkende-sugende arters føde kender man praktisk talt ikke. Schaller (1950) fandt *Neanura muscorum* suge på gule slimede svampe, og Sharma & Kevan (1965) nævner, at *Neanura* punkterer væv (uden at nævne hvilket væv!) ved hjælp af den tilspidsede mundkegle, hvorefter mandibler og maxiller bearbejder vævet, så det kan suges op. Det er måske sandsynligt, at disse former hovedsageligt ernærer sig ved at punktere og udsuge svampehyfer og måske mykorrhiza i lighed med visse procturer (Sturm, 1959).

Anurida maritima, der har ridsende-sugende munddele, lever hovedsageligt af opskyllede marine dyr (Schuster, 1962). *Friesea*-arterne synes overvejende at ernære sig som rovdyr. Cassagnau (1952) nævner, at tarmen hos 2 *Friesea*-arter ofte indeholdt hjuldyrkæber. I kulturer af collemboler fra undersøgelsesområdet i skoven, Kalø Hestehave, har jeg flere gange observeret *Friesea mirabilis* (Tullberg) angribe æg af andre collemboler på en så effektiv måde, at den synes at forudsætte et specielt tilpasset adfærdsmønster. Når *Friesea mirabilis* kommer i kontakt med et æg, der vist nok helst skal ligge i en fordybning i kulturkammerets bund, krummer den sig over

det og presser tilsyneladende af fuld kraft hovedet ned mod æggets overflade samtidig med, at munddelene ivrigt bearbejder overfladen. I et tilfælde faldt ægget sammen ret pludseligt allerede efter et par minutters forløb, medens det i andre tilfælde tog længere tid. Det kunne ske, at ægget »smuttede« og trillede rundt med dyret, hvorefter dyret igen gik løs på det samme eller et andet æg. Andre collemboler er flere gange rapporteret som rovdyr, men der synes kun at være få arter, der er specialiseret til denne levevis. Oftest er byttet i et inaktivt stade: æg, midenymfer (Tillbrook, 1970), cyster af planteparasitiske nematoder (Murphy & Doncaster, 1957), men den nordamerikanske art *Isotoma macnamarai* Folsom er ifølge Macnamara (1924) et aktivt rovdyr, der også i naturen overfalder andre collemboler. Mandiblernes molarplade er hos denne art udformet med en gruppe kraftige koniske tænder (Macnamara, 1924). Brown (1954) nævner en isotomide, der æder aktive nematoder.

6. HVOR MEGET ÆDER COLLEMBOLERNE?

Soudek (1928, cit. fra Schaller, 1950) og Schaller (1950) har forsøgt at beregne den gennemsnitlige daglige fødeoptagelse pr. individ og for en gennemsnitspopulation pr. m² ud fra tarmens volumen og en skønnet udskiftningshastighed af tarmindeholdet. Schaller antager, at tarmindeholdet udskiftes 1 gang pr. døgn og kommer til et gennemsnit på 0.005 mm³ pr. individ pr. døgn eller 0.5 cm³ pr. døgn pr. m² for en population på 100.000 individer pr. m². (En sådan individtæthed er usædvanlig høj!). Det bliver til en årlig passage af omkring 183 cm³ materiale gennem collembolernes tarmkanaler svarende til en aflejring af 1/3 mm tykt lag af collebolekskremer. Dunger (1956) fandt, at *Folsomia fimetaria* (L.) i kultureksperimenter dagligt konsumerede 0.049 mm³ bladsubstans, altså betydeligt mere end det Schaller beregnede. Dungers tal, der refererer til voksne middelstore collemboler, er dog givetvis for høje til at være repræsentative for en total naturlig collembolpopulation.

7. HVAD FORDØJES I COLLEMBOLTARMEN?

I det foregående er givet en række oplysninger, om hvad og hvor meget collebolerne æder. Et andet spørgsmål er, hvad og hvor meget af den konsumerede føde, der optages fra tarmen og udnyttes ved collebolerens stofskifte. Mange, der har undersøgt collebolerens tarmindehold og faeces, har bemærket, at mange partikler synes at passere uforandrede igennem tarmen (Poole, 1959; Dunger, 1956; Christiansen, 1964; Hale, 1967).

Collembolernes ernæringsbiologi

Svampesporer kan passere helt uskadte og stadig spiringsdygtige gennem tarmkanalen (Kühnelt, 1963). Dog kan visse svampesporers spiringsdygtighed blive betydeligt nedsat som følge af tarmpassagen (Cervek, i tryk 1970). Scott og Stojanovich (1963) kunne på klarede præparater af *Onychiurus pseudo-fimetarius* Folsom følge den gradvise nedbrydning af *Juniperus* (ene)-pollen fra den forreste til den bageste del af tarmkanalen og mente på grundlag af de fordøjede strukturer i pollenkornene at måtte forudsætte tilstedeværelsen af en række enzymer: proteinase, lipase, cellulase, pektinase og exinase i bestemte zoner af tarmkanalen. Evne til at nedbryde strukturelle polysakkarider som cellulose og pektin hos collemboler er også blevet postuleret af andre (Laatsch, 1948, cit. fra Paclt, 1956), men Zinkler (1969, i tryk 1970) fandt ved kromatografiske undersøgelser af enzymaktiviteten hos homogeniserede collemboler, at hverken cellulose, xylan eller pektin blev spaltet. Zinklers undersøgelse viser meget overbevisende, at de af ham undersøgte collemboler ikke er i stand til at udnytte de stoffer, der udgør hovedmassen af nedfaldsløvet's tørstof. Da disse polysakkarider er cellevæggenes hovedkomponenter, vil de samtidig bevirke, at det lettere fordøjelige protoplasmamateriale vil være svært tilgængeligt. Christiansen (1964) henviser til collebolernes konsumering af andre jordbundsdyrs (inkl. collebolers) ekskrementer og forestiller sig, at udnyttelsen af jordbundens organiske materiale sker gradvist og i samarbejde med jordbundens mikroflora, ved at det samme materiale gang på gang passerer gennem forskellige jordbundsdyrs tarmkanaler.

8. COLLEMBOLERNES BETYDNING FOR OMSÆTNINGEN AF DET DØDE PLANTEMATERIALE

Jordbundsfaunaens betydning for nedbrydningen af det døde plantemateriale og dens indflydelse på jordbundens egenskaber i det hele taget (struktur, vandkapacitet, kemi o. s. v.) er omtalt af bl. a. Fourman, 1938; Kubiena, 1955; Nef, 1957; Dunger, 1964; Wallwork, 1970 og Edwards, Reichle og Crossley, 1970. Zachariae (1965) har ved hjælp af tyndslib af jord og løvlag imprægneret med kunstharpiks været i stand til nøje at studere alle spor af dyrisk aktivitet i tyske bøgeskoves jordbund. Alle de nævnte forfattere har fremhævet faunaens store betydning for jordbundens dynamik. Collebolernes andel i dette bliver dog meget forskelligt bedømt af forskellige forfattere. Schallers og Dungers ovenfor omtalte undersøgelser viser, ligesom også mange undersøgelser af tarmindholdet, at collemboler er i stand til at æde af og ligefrem skelettere nedfaldne blade. Den rent mekaniske bearbejdning og findeling har naturligvis betydning for

omsætningen af plantematerialet, idet den større overflade gør materialet lettere tilgængeligt for andre nedbrydningsprocesser.

Betydningen af den kemiske påvirkning af det konsumerede materiale i collemboltarmen er derimod usikker, men det ser ifølge Zinklers undersøgelse ud til, at de i det hele taget vanskeligt nedbrydelige strukturelle polysakkarider: cellulose, lignin og xylan ikke kan nedbrydes og udnyttes af collembolere. Hvad det så egentlig er, collembolerne fordøjer og optager fra de døde plantedele, vides ikke. Måske er det i virkeligheden i højere grad mikrofloraen i og på bladene end bladsubstansen selv. Det er allerede omtalt, at noget henfaldne blade angribes fremfor friskt nedfaldsløv og grønne blade, selv om de sidste kategorier i nogen grad kan fortæres (Dunger, 1956). Dunger nævner, at stærkt lignin- og celluloseholdige plantedele så godt som ikke forandres selv efter at have passeret collembolernes fordøjelseskanaal to gange. Derimod sker der en blotlægning af vanskeligt nedbrydelige strukturelementer, ved at det omkringliggende væv nedbrydes. En sammenhobning af blotlagte ligninholdige trachévægsfortykkelser, som Dunger ofte konstaterede i collembolernes tarmkanal og ekskrementer, anså



Fig. 9. Underside af et bøgeblad fra løvlaget. a: Område, der er nedbrudt i ringe grad. b: Område med videre fremskreden nedbrydning. c: Områder, hvis epidermis har løsnet sig. d: Områder, hvor epidermis og dele af mesofyllet er fjernet, måske ædt af collembolere. e: Ekskrementer af collembolere, der har ædt bladvæv (efter Zachariae).

han for væsentlig i betragtning af lignins formodede rolle som udgangsstof for huminstofdannelsen. Det antydes hermed, at collembolerne kunne spille en rolle ved dannelsen af de komplekse, stabile forbindelser, der sammenfattes under betegnelsen humus, hvis betydning for jordbundens egenskaber dårligt kan overvurderes.

Zachariae (1963, 1965) vendte opmærksomheden fra collembolernes evne til at fortære visse blade til den kendsgerning, som det også fremgik af Schallers og Dungers arbejder, at blade af de (i Tyskland) forstmæssigt vigtigste træer: bøg, eg og nåletræer, netop ikke bliver angrebet i særlig grad af collemboler, og at de blade, der let angribes af collemboler, i alle tilfælde let ville blive nedbrudt af andre organismer. Kun de største overfladelevende collembol-arter kan på ege- eller bøgeblade bortæde bladundersidens epidermis og mesofyl i felterne mellem de fineste bladstrengene (fig. 9). Sådanne bortgnavede dele af bladene kan i gunstigste tilfælde udgøre 5–6 % af bladmassen, men også oribatider og barklus bidrager til sådanne gnavspor. Fyrrenåle bliver kun i ekstreme tilfælde, f. eks. ved masseoptræden af *Sminthurus fuscus* (L.), begnavet, og i så tilfælde kun de allerede delvist nedbrudte nåle. Collembolerne i fyrreskovbunden lever ellers udelukkende af svampehyfer, bakterieslim og alger.

Omend collembolernes rolle ved den primære nedbrydning af de døde plantedele i de fleste tilfælde er beskeden i forhold til andre dyregruppers præstationer i så henseende, hævder mange forfattere, at collembolerne indirekte fremmer omsætningsprocessen i betydelig grad, dels ved at konsumere og viderebearbejde andre jordbundsdyrs ekskrementer og dels ved på forskellig måde at påvirke mikrofloraen i jordbunden (Poole, 1959; Hale, 1967; Kühnelt, 1963). Som ovenfor demonstreret udgør mikroorganismernes en betydelig del af collembolernes føde. Collembolerne kan der ved tænkes at bidrage til mikroorganismernes spredning, idet sporer kan passere ufordøjede og spiringsdygtige gennem tarmkanalen. Måske er collebolekskrementer et særligt velegnet spiringsmedium for mikroorganismer. Bakteriekolonier stagnerer, når de når en vis størrelse, men stimuleres til fornyet vækst, når de begnaves (Hinshelwood, 1951; cit. fra Kühnelt, 1963). Ved at æde mikroorganismer kan collemboler således øge disses celleproduktion og dermed deres nedbrydende aktivitet. Collemboler kan muligvis influere på mikrofloraens sammensætning, idet nogle former ædes frem for andre (Kühnelt, 1963). Collembolerne skal således være medvirkende til at bevare et passende forhold mellem svampe og bakterier i jordbunden. Zachariae (1963) mener dog, at også collembolernes gavnlige indflydelse på mikrofloraen er blevet betydeligt overvurderet.

Med den usikkerhed, der end måtte være, hvad angår collembolernes generelle betydning i nedbrydningsprocessen, bør man dog nævne, at visse jordbundstyper i meget høj grad er præget af collembolernes aktivitet. Det er først og fremmest vist for initiale jordbundsdannelser i kalkbjerge, kaldet protorendziner (Kubiena, 1953), der er op til 30 cm tykke aflejringer næsten udelukkende sammensat af collebolekskrementer blandet med kalkpartikler. Collebolekskrementer synes også at udgøre en væsentlig del af den jordbundstype, der benævnes »moder« eller »insektmuld«, en slags overgangstype mellem mor og muld; men det er her vanskeligt at vurdere den relative betydning af henholdsvis collembol- og enchytræ-ekskremitter.

At collebolerne utvivlsomt i visse situationer kan have en betydelig accelererende virkning på nedbrydningen af nedfaldsløv i naturen fremgår af eksperimenter med forskellige pesticiders indvirkning på jordbundsfaunaen (Edwards og Dennis, 1960; cit. fra Edwards, Reichle og Crossley, 1970). Edwards og Dennis viste, at der var en positiv sammenhæng mellem collembolernes individtæthed og nedbrydningshastigheden, målt som tørvægtstab af ege-nedfaldsløv, hvorfra regnorm var udelukket. I aldrinbehandlet jord, hvor collembolantallet blev slået kraftigt ned, blev egeløvet nedbrudt langsommere end i ubehandlet jord, medens nedbrydningshastigheden tiltog i DDT-behandlet jord, hvor collembolernes antal øgedes, sandsynligvis som følge af, at DDT eliminerer gamasiderne, en gruppe mider, der hører til collembolernes vigtigste fjender, medens collebolerne kun i ringe grad påvirkes af dette stof.

9. SAMMENFATNING

I denne artikel blev det forsøgt at give en oversigt over de oplysninger, man i den nyere litteratur kan finde om collembolernes ernæringsbiologi og dennes betydning for jordbundens dynamik. Artiklen prætenderer ikke at ville indbefatte alt, hvad der er skrevet om dette emne, men der er lagt vægt på at forsøge at finde et slags mønster i de spredte oplysninger og at illustrere det ved eksempler og at konfrontere de forskellige forfatters konklusioner, hvor de synes modstridende.

Collembolernes munddele kan klassificeres i 3 typer: tyggende, ridsende-sugende og stikkende-sugende. Den tyggende mundbygningstype er langt den mest udbredte. Collemboler, der lever frit på vegetationen, først og fremmest sminthurider, æder som helhed hovedsageligt pollen, men nogle former er lokalt vigtige skadedyr på landbrugs- og gartneriafgrøder. De af

Collembolernes ernæringsbiologi

jordbundens og jordoverfladens collemboler, der har tyggende munddele, konsumerer en lang række emner, af hvilke de vigtigste er nedfaldne blade, svampehyfer, svampesporer, bakterier, gærarter, andre jordbundsdyrs ekskrementer samt mere eller mindre amorft materiale, humus o. lign. Der er indenfor samme art betydelig variation i fødevalget fra individ til individ, fra lokalitet til lokalitet og fra tidspunkt til tidspunkt. Dømt ud fra tarmindholdet er der derimod ikke tydelige artsforskelle i fødevalget. Tarmundersøgelserne har næsten alle ført til den konklusion, at collebolerne ikke er diskriminerende i deres fødeoptagelse. Mange laboratorieforsøg tyder dog på, at collebolerne har udviklet en vis fødepræferens, at denne er mere eller mindre artsspecifik, og at forskellige arter trives med forskellig succes ved forskellige fødesammensætninger. De modstridende konklusioner draget ud fra tarmundersøgelserne og præferenseksperimenterne kunne muligvis forenes, hvis man tænker sig, at præferensen på ethvert tidspunkt er virksom over for de fødeemner, der er til stede i dyrets nærmeste omgivelser, og at dyrenes ophold på et bestemt sted forlænges med mængden og kvaliteten af tilgængelig føde.

Visse former med ridsende-sugende munddele lever af ådsler, medens *Friesea*-arterne synes at være rovdyr. *Friesea mirabilis* har ifølge mine egne observationer en tilsyneladende vel tilpasset adfærd som ægpredator. Collemboler med stikkende-sugende munddele lever muligvis af at punktere svampehyfer o. lign. og udsuge celleindholdet.

Collembolernes rolle ved omsætningen af nedfaldsløvet bliver uensartet bedømt af de forskellige forfattere. Som primære nedbrydere kommer kun de større former på tale og er sikkert af underordnet betydning ved nedbrydningen af forstmæssigt betydningsfulde træarter som eg, bøg og fyr. Der er sikkert kun tale om en mekanisk nedbrydning, idet der i collembolernes tarm ikke er konstateret enzymer, der er i stand til at nedbryde strukturelle plantepolysakkarider. Gennem deres indvirkning på jordbundens mikroflora har collebolerne muligvis en inddirekte betydning for nedbrydningsprocesserne. I alle tilfælde viste forsøg med hæmning eller stimulering af collembolfaunaen ved hjælp af pesticider, at der var en positiv sammenhæng mellem collembolernes antal og nedbrydningshastigheden for egeblade.

SUMMARY:

The nutritional biology of Collembola and its ecological significance. A review of recent literature with a few original observations.

The review does not pretend to include all records published in the field, but only to find and exemplify a pattern of the widely scattered and often contradictory data available.

The mouthparts of Collembola were classified by Wolter (1963) into three types: chewing, cutting-sucking (ritzend-saugend) and piercing-sucking. The chewing type is by far the most dominant of these.

Collembola, especially Sminthurids, living on surface vegetation, consume mainly pollen (Gisin, 1948), but some are locally serious pests on agricultural and horticultural crops. *Sminthurus viridis* has mainly been of economic significance in Australia and South Africa (Holdaway, 1927; Davidson, 1939; Wallace, 1967; Walters, 1967/68). Severe attacks may more than halve the yield of lucerne (Walters, 1967/68).

The soil and soil surface living Collembola having chewing mouthparts, consume a range of items, of which fungal hyphae and spores, bacteria, yeasts, faeces of other soil animals and more or less amorphous materials, e. g. »humus«, are the most important. The diet of the same species varies considerably between individuals, localities and at different times (Agrell, 1941; Poole, 1959; Singh, 1964; Tillbrook, 1970; de With & Joosse, in press 1970). On the other hand, gut content analyses generally have not shown species-specific differences in food selection (Poole, 1959; Bødvarsson, 1970). Gut content examinations have nearly all led to the conclusion that Collembola are more or less nondiscriminating feeders (Agrell, 1941; Bødvarsson, 1970; McMillan & Healey, in press 1970). Many laboratory experiments, however, suggest a certain degree of species-specific food preference (von Törne, 1961, 1963; Tillbrook, 1970; Petersen, in press 1970). The apparently contradictory conclusions from the gut content investigations and the preference-experiments may be combined in the hypothesis that the preference behaviour is acting on the food items present at a specific time in the immediate vicinity of the animals, and that the duration of the stay of an animal in a certain place is governed by the quantity and the quality of the available food.

Some forms having cutting-sucking mouthparts feed on carrion (Schuster, 1962), but at least the species of *Friesea* seem to be predators (Cassagnau, 1952). My own observations on *Friesea mirabilis* show an apparently well adapted predatory behaviour on eggs of other Collembola. Collembola with piercing-sucking mouthparts possibly puncture fungal hyphae and the like and suck out the cell content (Sharma & Kevan, 1965; Wolter, 1963).

Different authors do not agree upon the importance of the Collembola in the process of decomposition of the litter material and the formation and maintenance of the soil.

Only the larger species of Collembola contribute to the direct break-down of the litter material. These forms, however, seem to be of minor importance, compared to other soil animal groups in the break-down of litter of economically important trees such as beech, oak and pine (Zachariae, 1963, 1965). The primary decomposition of litter seems to be restricted to a mechanical homogenization since no enzymes attacking structural plant polysaccharides have been demonstrated in Collembola (Zinkler, 1969, in press 1970). The Collembola may be indirectly important for the decomposition by consuming faeces of other soil animals and promote the microbial activity in the soil (Poole, 1959; Kühnelt, 1963; Hale, 1967). Zachariae (1963), however, does not consider these indirect influences

Collembolernes ernæringsbiologi

upon the decomposition as being of any importance. Nevertheless, Edwards and Dennis (1960; cited from Edwards, Reichle and Crossley, 1970) have determined the positive effect of Collembola on the decomposition by artificially increasing and decreasing the natural population by DDT and aldrin respectively.

Initial rendzina soils seem to consist mainly of Collembola faeces (Kubiena, 1953), and Collembola faeces may also form a considerable part of »moder« soils (Kubiena, 1955; Hale, 1967).

LITTERATUR

- Agrell, I., 1941: Zur Ökologie der Collembolen. Untersuchungen im Schwedischen Lapp-land. *Opusc. ent.*, Suppl. III: 1–236.
- Brown, W. L. jr., 1954: Collembola feeding upon Nematodes. *Ecology*, 35: 421.
- Bödvarsson, H., 1970: Alimentary Studies of seven common soil-inhabiting Collembola of Southern Sweden. *Ent. scand.*, 1: 74–80.
- Cassagnau, P., 1952: Sur le régime alimentaire des *Friesea* Dalla Torre (Collemboles Poduromorphes). *Vie Milieu*, 3: 304–305.
- Cervek, S., in press 1970: Fertility of Conidiospores of *Penicillium* sp. in the Excrements of *Entomobrya purpurescens* (Packard). Collembola, Entomobryidae. *Colloque International Zoologie Sol*, Dijon 1970.
- Christiansen, K., 1964: Bionomics of Collembola. *A. Rev. Ent.*, 9: 147–178.
- Coleman, D. C., 1970: Food webs of small arthropods of a broomsedge field studied with radioisotope labelled fungi. In J. Phillipson (ed.): *Methods of Study of Soil Ecology*. IBP/UNESCO, Paris, pp. 203–207.
- Davidson, J., 1934: The luzerne flea, *Sminthurus viridis* (L.) (Collembola), in Australia. *Bull. Coun. scient. ind. Res., Melb.*, 79: 4–65.
- Dunger, W., 1956: Untersuchungen über Laubstreuzersetzung durch Collembolen. *Zool. Jb. (Syst.)*, 84: 75–98.
- 1964: Tiere im Boden. *Die Neue Brehm-Bücherei*, Wittenberg Lutherstadt, 265 pp.
- Edwards, C. A., Reichle, D. E. & Crossley, D. A. jr., 1970: The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. In D. E. Reichle (ed.): *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*, pp. 147–172.
- Folsom, J. W., 1933: The economic importance of Collembola. *J. econ. Ent.*, 26: 934–939.
- Fourman, K. L., 1938: Untersuchungen über die Bedeutung der Bodenfauna bei der biologischen Umwandlung des Bestandeabfalles forstlicher Standorte. *Mitt. Forstw. Forstwiss.*, 9: 144–169.
- Gisin, G., 1952: Oekologische Studien über die Collembolen des Blattkomposts. *Revue suisse Zool.*, 59: 543–578.
- Gisin, H., 1943: Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. *Revue suisse Zool.*, 50: 131–224.
- 1948: Etudes écologiques sur les Collemboles épigés. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, 21: 485–515.
- 1960: Collembolenfauna Europas. Genève.
- Hale, W. G., 1967: Collembola. In A. Burges & F. Raw (eds.): *Soil Biology*. London, New York, pp. 397–411.
- Holdaway, F. G., 1927: The bionomics of *Sminthurus viridis* (L.). *Coun. scient. ind. Res. Melb.*, Pamph. 4: 1–23.

- Knight, C. B. & Angel, R. A., 1967: A preliminary study of the dietary requirements of *Tomocerus* (Collembola). *Am. Midl. Nat.*, 77: 510–517.
- Kubienna, W. L., 1953: The Soils of Europe. London.
- 1955: Animal activity in soils as a decisive factor in establishment of humus forms. In D. K. McE. Kevan (ed.): Soil Zoology, London, pp. 73–82.
- Kühnel, W., 1963: Funktionelle Beziehungen zwischen Bodentieren und Mikroorganismen. In J. Doeksen & J. van der Drift (eds.): Soil Organisms, Amsterdam, pp. 333–341.
- McMillan, J. H. & Healey, I. N., in press 1970: A quantitative technique for the analysis of the gut contents of Collembola. *Colloque International sur les Collembolés*, Paris 1970.
- Macnamara, C., 1924: The food of Collembola. *Can. Ent.*, 56: 99–105.
- Murphy, P. W. & Doncaster, C. C., 1957: A culture method for soil meiofauna and its application to the study of Nematode predators. *Nematologica*, 2: 202–214.
- Müller, G., 1959: Untersuchungen über das Nahrungswahlvermögen einiger im Ackerboden häufig vorkommender Collembolen und Milben. *Zool. Jb. (Syst.)*, 87: 231–256.
- Nef, L., 1957: État actuel des connaissances sur le rôle des animaux dans la décomposition des litières de forêts. *Agricultura*, 5: 245–316.
- Paclt, J., 1956: Biologie der primär flügellosen Insekten. Jena, 258 pp.
- Petersen, H., in press 1970: Methods for estimation of growth of Collembola in cultures and in the field, exemplified by preliminary results for *Onychiurus furcifer* (Börner). *Colloque International Zoologie Sol*, Dijon 1970.
- Poole, T. B., 1959: Studies on the food of Collembola in a Douglas Fir Plantation. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 132: 71–82.
- Reichle, D. E. & Crossley, D. A., 1965: Radiocesium dispersion in a cryptozoan food web. *Hlth Phys.*, 11: 1375–1384.
- Schaller, F., 1950: Biologische Beobachtungen an humusbildenden Bodentieren, insbesondere an Collembolen. *Zool. Jb. (Syst.)*, 78: 506–525.
- Schuster, R., 1962: Das marine Litoral als Lebensraum terrestrischer Kleinarthropoden. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 47: 359–412.
- Scott, H. G. & Stojanovich, C. J., 1963: Digestion of Juniper pollen by Collembola. *Fla Ent.*, 46: 189–191.
- Sharma, G. D. & Kevan, D. K. McE., 1963a: Observations on *Isotoma notabilis* (Collembola, Isotomidae) in Eastern Canada. *Pedobiologia*, 3: 34–47.
- 1963b: Observations on *Folsomia similis* (Collembola, Isotomidae) in Eastern Canada. *Pedobiologia*, 3: 48–61.
- 1963c: Observations on *Pseudosinella petterseni* and *Pseudosinella alba* (Collembola, Entomobryidae) in Eastern Canada. *Pedobiologia*, 3: 62–74.
- 1965: The mouthparts of Collembola. *Proc. XII Int. Congr. Ent.* London, 1964: 142.
- Singh, S. B., 1964: Periodicity in the feeding habit of *Tomocerus longicornis* (Müller), Collembola. *Indian J. Ent.*, 26: 123–124.
- Strebel, O., 1932: Beiträge zur Biologie, Ökologie und Physiologie einheimischer Collembolen. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 25: 31–153.
- Strenzke, K., 1955: Thalassobionte und thalassophile Collembola. *Tierwelt N- u. Ostsee*, 36: 1–52.
- Sturm, H., 1959: Die Nahrung der Proturen. *Naturwissenschaften*, 46: 90–91.
- Tillbrook, P. J., 1970: The biology of *Cryptopygus antarcticus*. *Antarctic Ecology*, 2: 908–918.

Collembolernes ernæringsbiologi

- Toth, L., 1942: Der Darmkanal der Collembolen. *Arb. ung. biol. Forsch. Inst.*, 14: 397–440.
- von Törne, E., 1961: Ökologische Experimente mit *Folsomia candida* (Collembola). *Pedobiologia*, 1: 146–149.
- 1963: Collembolen als Indikatoren von Rotteprozessen. In J. Doeksen & J. van der Drift (eds): *Soil Organisms*, Amsterdam, pp. 322–326.
- Wallace, M. M. H., 1967: The ecology of *Sminthurus viridis* (L.) (Collembola). I. *Austr. J. Zool.*, 15: 1173–1206.
- Wallwork, J. A., 1970: *Ecology of Soil Animals*. London, 283 pp.
- Walters, M. C., 1967/68: A study of *Sminthurus viridis* (L.) (Collembola) in the Western Cape Province. *Entomology Mem.*, 16: 1–99.
- de With, N. D. & Joosse, E. N. G., in press 1970: The ecological effect of moulting in Collembola. *Colloque International sur les Collemboles*, Paris 1970.
- Wittich, W., 1943: Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung auf einen Boden mit Mullzustand. II. *Forstarchiv*, 19: 1–18.
- Wolter, H., 1963: Vergleichende Untersuchungen zur Anatomie und Funktionsmorphologie der stechend-saugenden Mundwerkzeuge der Collembolen. *Zool. Jb. (Anat.)*, 81: 27–100.
- Zachariae, G., 1963: Was leisten Collembolen für den Waldhumus? In J. Doeksen & J. van der Drift (eds): *Soil Organisms*. Amsterdam, pp. 109–124.
- 1965: Spuren tierischer Tätigkeit im Boden des Buchenwaldes. *Forstwiss. Forsch.*, 20: 1–68.
- Zinkler, D., 1969: Vergleichende Untersuchungen zum Wirkungsspektrum der Carbohydrasen von Collembolen. (Apterygota). *Verb. dt. zool. Ges.*, 1968: 640–644.
- in press 1970: Carbohydrasen streubewohnender Collembolen und Oribatiden. *Colloque International Zoologie Sol*, Dijon 1970.

Forfattere's adresse/Author's address:
Molslaboratoriet, 8443 Femmøller, Danmark.