Untersuchungen zur Interpretierbarkeit von Darminhaltsanalysen an Collembolen*

VOLKMAR WOLTERS

Mit 1 Tabelle

Abstract

A critical discussion of the limits of gut content analysis is presented. Using extensive trophic investigations of the Collembolan population of a beech forest on limestone near Göttingen as an example, the sources of error in interpreting results from gut content analyses are demonstrated:

- The Macfadyen-extraction of the fauna shifts the gut contents toward humiphagy.
- Different species feeding on the same food source differ greatly in the appearance of their gut contents. A statement about the food source or the place of feeding is thus prevented.
- Utilization of the same substrate several times through coprophagy makes a decision about the nutritional value of e. g. the resource "spores" impossible.
- As shown by REM, distinct utilization of the same food by different species, e. g. with specific digestive enzymes, makes an evaluation of the food utilization difficult.
- The composition of the gut contents of simultaneously captured individuals of the same species in different microhabitats can be so different that specific statements are impossible.
- Collembola can adapt to changes in food availability by changing their assimilation efficiencies.
- The conclusions about what an individual utilizes and how this utilization is related to availability depends on the categories investigated (e. g. "mineral particles" or "amorphous substance").

In the beech forest on limestone near Göttingen approximately the same quantity of plant material is ingested by eu- and hemiedaphic springtails as by epedaphic species. The only suitable differentiating characters are algae and pollen. On the basis of these sources of error, it is concluded that the analysis of the recent discussed correlation between preferred soil horizon, food availability and life-history-strategy of Collembola with the help of data from gut content analysis is possible.

1. Einleitung

Das Subsystem „Boden“ ist ein heterogener Lebensraum mit vertikalen und horizontalen Unterschieden in der Akkumulation organischer Substanzen. In Anlehnung an die Theorie der r- und K-Strategie hat PETERSEN (1980) eine der interessantesten Hypothesen zur Anpassung der Collembolen an die vertikale Schichtung ihres Habitats entwickelt. Er sieht in dem Metabolismus und dem Fortpflanzungsverhalten der Lebensformtypen der Springschwänze Adaptationen an die Struktur ihrer Umwelt und an die Qualität und Variabilität der Nahrung in den von den Tieren bevorzugten Bodenhorizonten. Ihren Ausgangspunkt nehmen diese Überlegungen an den Beobachtungen BÖDVARSSONS (1970). Dieser Autor glaubte aus der Analyse von Darminhalten und Darmfüllungszuständen ableiten zu kön-

* Aktualisierte Kurzfassung eines Vortrages im Fuhrrott-Museum, Wuppertal, am 17. 11. 1984.

nen, daß Oberflächen-Arten selten fressen, aber dafür Pilze mit hohem Nährwert aufnehmen, während Tiefenbewohner kontinuierlich fressen, aber dafür in ihrer Umgebung überwiegend schwer nutzbare Humuspartikel vorfinden.

Viele Befunde von Darminhaltsanalysen deuten allerdings auf ein unspezifisches Fraßverhalten der Springschwänze hin. Die von AGRELL (1941) untersuchten Tiere zeigten an verschiedenen Standorten eine ganz unterschiedliche Zusammensetzung des Darminhaltes. Im Gegensatz dazu erörterte RUSEK (1975) die Spezialisierung zumindest einiger Arten. Er verglich drei Vertreter der Gattung *Onychiurus* und konnte eine erhebliche Differenzierung der Nahrungsbiologie zeigen. An den Därmen von vier in einem *Formica rufa*-Nest vorkommenden Onychiuriden konnten McMILLAN & HEALEY (1971) hingegen keine signifikanten Unterschiede nachweisen.

Vor dem Hintergrund der sehr weitgehenden Interpretation von Ergebnissen aus Darminhaltsanalysen scheint eine kritische Auseinandersetzung mit den Grenzen dieser Methode dringend geboten. Am Beispiel der Collembolen-Population eines Kalkbuchenwaldes bei Göttingen (WOLTERS 1983) sollen im folgenden

- Fehlerquellen bei der Bewertung der Darminhaltsanalysen aufgezeigt und
- die Übertragbarkeit der Thesen von PETERSEN (1980) auf das Ökosystem Kalkbuchenwald geprüft werden.

Eine knappe Literaturübersicht soll die Einordnung der Ergebnisse erleichtern.

2. Methoden

Die für die Untersuchungen verwendeten Tiere wurden auf Versuchsflächen gesammelt, die sich auf dem 7 km östlich von Göttingen gelegenen Muschelkalkplateau des „Göttinger Waldes“ (+ 417 m NN) befinden. Der Buchenbestand der Probefläche ist etwa 120 Jahre alt. Auf einer Mull-Rendzina mit hoher kleinräumiger Variabilität hat sich ein Melico-Fagetum herausgebildet. Das Klima ist im großklimatischen Rahmen als subatlantisch mit einem geringen subkontinentalen Einfluß zu bezeichnen. Bodenkerne wurden mit Probenbohrern von 5,5 cm Durchmesser entnommen. Die Extraktion erfolgte in einer modifizierten Macfadyen-Apparatur (WOLTERS 1983). Zusätzlich waren auf der Fläche mit 70%iger Pikrinsäure gefüllte Bodenfallen (Durchmesser 5 cm) installiert. Für Darminhaltsanalysen habe ich den Tieren den Darm herauspräpariert und diesen mit einem Deckglas zerquetscht. Zur Bewertung der in den Därmen gefundenen Substanzen wurde der prozentuale Anteil von 7 Kategorien (Hyphen, Sporen, Algen, pflanzliches Material, amorphe Substanz, mineralische Partikel, Pollen) geschätzt. Wenn nicht anders erwähnt, liegen alle Angaben die Analysen von mindestens 15 Individuen mit einer Darmfüllung von mehr als 50% zugrunde. Laborexperimente erfolgten bei 15° C (Dauerdunkel) in Glasgefäßen, deren Boden von einem Gips-Aktivkohle-Gemisch bedeckt war.

3. Ergebnisse

3.1 Untersuchungen zur Interpretierbarkeit von Darminhaltsanalysen

3.1.1 Einfluß der Extraktion auf den Darminhalt der Springschwänze

Für eine Abschätzung der Wirkung der Art der Gewinnung des Tiermaterials auf die Zusammensetzung des Darminhaltes habe ich die Därme von in Bodenfallen gefangenen Individuen der Art *Tomocerus flavescens* (TULLBERG 1871) ($n = 10$) mit dem Darminhalt von aus Bodenkernen extrahierten Vertretern derselben Spezies ($n = 10$) verglichen (Leerung der Fallen und Entnahme der Bodenproben innerhalb derselben Woche im März). Danach wurde das Nahrungsspektrum durch die Extraktion deutlich zugunsten der amorphen Bestandteile verschoben. Während sich der Anteil der mineralischen Partikel verdreifacht hatte, ging der Prozentsatz an Hyphen und Sporen zurück, und Algen waren überhaupt

nicht mehr nachzuweisen. Ein Vergleich der Standardabweichungen zeigte, daß im Hinblick auf pflanzliche Materialien und amorphe Bestandteile die Unterschiede zwischen den extrahierten Individuen abnahmen, d. h. daß sich unter dem Hitzeinfluß das Fraßverhalten der Tiere vereinheitlichte.

3.1.2 Fraßversuche mit definierten Substraten

An adulte Individuen der Arten *Hypogastrura denticulata* (BAGNALL 1941), *Onychiurus furcifer* (BÖRNER 1901) und *Orchesella flavescens* (BOURLET 1839) wurden Grünalgen (*Chlorella fusca*) verfüttert. Bei *O. furcifer* fanden sich im Darminhalt 70% intakte Zellwände, bei *H. denticulata* nur 30% und bei *O. flavescens* weniger als 5%. Trotz der großen Zahl scheinbar unversehrter Zellen im Darm von *O. furcifer* waren nur in etwa 20% der Algen noch Inhaltsstoffe sichtbar, während bei *H. denticulata* immerhin 60–70% der Zellen eine deutliche dunkelgrüne Färbung aufwiesen. Die Verfütterung von überwintertem Buchen-Fallaub an *Folsomia quadrioculata* (TULLBERG 1871) (= F.q.), *Isotoma notabilis* SCHÄFFER 1896 (= I.n.) und *Onychiurus scotarius* GISIN 1954 (= O.s.) führte zu folgender Zusammensetzung des Darminhaltes:

Hyphen (F.q. 20%; I.n. 5%; O.s. 5%), Sporen (F.q. 10%; I.n. 5%; O.s. 5%), pflanzliches Material (F.q. 40%; I.n. 10%; O.s. 70%) und amorphe Bestandteile (F.q. 40%; I.n. 80%; O.s. 20%).

3.1.3 Koprophagie

In Zuchtgefäße mit *Onychiurus tricamptatus* GISIN 1956 wurde zu Beginn des Experimentes ein Mycelstück von *Epicoccum* spec. gegeben. Da in den folgenden Wochen dieses Nahrungsangebot nicht erneuert wurde, konnte der Einfluß des mit der Nahrungsverknäpfung zunehmenden Fraßes am Kot der Artgenossen durch die Entnahme und Präparation von Tieren verfolgt werden: Obwohl zu Beginn des Experimentes ausschließlich Hyphen gefressen und nur wenig zerkleinert wurden, bestand nach 14 Wochen der Inhalt der Därme überwiegend aus zerbissenen Sporen. Die Länge der Hyphenstücke nahm im Laufe der Zeit ab. Interessanterweise zeigten die einzelnen Individuen in der Anfangsphase des Experimentes deutliche Unterschiede bei der Bevorzugung des unbefressenen Pilzes bzw. Kots der Artgenossen: Während ein Teil der Population noch die Reste des Mycels (ohne Sporen) aufnahm, war ein anderer Teil der Population schon zur Koprophagie übergegangen. Dies spricht dafür, daß für einen Teil der Tiere der Zugang zur Nahrung erschwert war.

3.1.4 Submikroskopische Veränderung der gefressenen Nahrung

Nachdem die Tiere an derselben *Epicoccum*-Art gefressen hatten, wurde der Fäzes von *Hypogastura burkilli* (BAGNALL 1940) und *F. quadrioculata* mit Hilfe des Raster-Elektronenmikroskops untersucht. Während die Oberfläche der Sporen im Kot von *F. quadrioculata* nur eine geringe Skulpturierung aufwies, ließen die von *H. burkilli* gefressenen Sporen deutliche Hinweise auf die Einwirkung von Verdauungsenzymen erkennen.

3.1.5 Der Einfluß des Nahrungsangebotes auf die Zusammensetzung des Darminhaltes

Der Darminhalt von in Baumelektoren gefangenen *T. flavescens* und *O. flavescens* wurde mit dem von zur gleichen Zeit in der Streu gesammelten Tieren verglichen. Während im Darm der kletternden Individuen beider Arten Algen und amorphes Material dominierten (>50%), waren von den in der Streu lebenden Tieren überwiegend (>50%) Sporen und Hyphen gefressen worden. Insgesamt waren sich die am Algenrasen der Buchen weidenden Tiere unterschiedlicher Arten ähnlicher als die in unterschiedlichen Bereichen eines Habitats lebenden Tiere derselben Art.

3.2 „Lebensform“ und Nahrungsqualität im Göttinger Kalkbuchenwald

Die Zusammensetzung des Darminhaltes von 18 auf der Versuchsfläche gefangenen Collembolenarten wurde untersucht. Der Anteil an mineralischen Partikeln im Darm dieser Tiere kann als Maß für die ungerichtete Aufnahme von Nahrung dienen. Ein grober Zusammenhang zwischen den hauptsächlich besiedelten Horizonten (d. h. den Lebensform-

typen) und der Selektivität bei der Nahrungsaufnahme war deutlich: Tiefenbewohner hatten meist einen höheren Anteil mineralischer Partikel im Darm als an der Oberfläche lebende Arten. Unter den Entomobryomorpha war der geringe Anteil mineralischer Partikel im Darm von *Lepidocyrtus lignorum* (FABRICIUS 1781) und der hohe Anteil im Darm von *T.*

Art	Autor	Sammelzeit Tierzahl	Fundort	H Y P H E N S P O R R E N Z L P F A L T P O L L E N A L L G E N A M O R P H A M I N E R A L						
				+	+	+	-	+	+	+
<i>Neanura muscorum</i>	11		Laub- u. Nadelstreu England	Darminhalt flüssig mit suspendierten Partikeln						
<i>Onychiurus furcifer</i>	9	6.70 n=5	Formica rufa - Nest/Kent	9,7	3,0	81,3	0,7	-	2,5	3,0
<i>Onychiurus furcifer</i>	8	12.69-11.70 n=60	Formica rufa - Nest/Kent	9,8		50,7	-	-	-	39,4
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	5	s. 4 n=ca.154	versch. Wälder Südschweden	69,5* (7,1)	27,3*	-	0*	-	98,7*	60,4*
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	10	1.2.55 n=10	Douglasienanpflanzg./Wales	80,0	10,0	Lignin oder Zellulose				-
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	2	s. 4	Rendzina/Wald	+	0	0	0	0	0	+
<i>Tullbergia callipygos</i>	9	6.70 n=5	Formica rufa - Nest/Kent	4,0	1,9	93,9	0,1	-	0,5	0,1
<i>Tullbergia callipygos</i>	10	7.55 n=10	Douglasienanpflanzg./Wales	30,0	20,0	Lignin oder Zellulose				-
<i>Folsomia quadrioculata</i>	6	s. 4 n=ca.261	versch. Wälder Südschweden	76,6* (28,0)	20,3*	-	0*	-	98,1*	63,2*
<i>Folsomia quadrioculata</i>	10	5.u.7.55 n=16	Douglasienanpflanzg./Wales	40,6	19,6	Lignin oder Zellulose				+
<i>Folsomia quadrioculata</i>	2	s. 4	Rendzina/Wald	+	+	0	0	0	0	+
<i>Isotomiella minor</i>	5	s. 4 n=ca. 291	versch. Wälder Südschweden	83,2* (18,9)	18,2*	-	0*	-	98,6*	60,1*
<i>Isotomiella minor</i>	10	5.u.7.55 n=6	Douglasienanpflanzg./Wales	28,9	11,1	Lignin oder Zellulose				+
<i>Isotomiella minor</i>	2	s. 4	Rendzina/Wald	+	0	0	0	0	0	0
<i>Isotoma notabilis</i>	5	s. 4 n=ca.263	versch. Wälder Südschweden	44,2* (4,7)	17,4*	-	0*	-	99,2*	47,2*
<i>Isotoma notabilis</i>	10	5.u.7.55 n=50	Douglasienanpflanzg./Wales	92,0	8,0	Lignin oder Zellulose				+
<i>Isotoma notabilis</i>	2	s. 4	Rendzina/Wald	+	+	0	0	0	0	+
<i>Orchesella flavescens</i>	1	4.68-4.69 n=188	Castanea sativa -Laubstr./Kent	9,8	+	90,0	-	-	-	-
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	9	6.70 n=5	Kompost(Eiche + Gras)/Kent	0,7	72,0	27,2	0,1	-	1,0	0
<i>Pseudisabella alba</i>	2	s. 4	Rendzina/Wald	+	0	0	0	0	0	+
<i>Heteromurus nitidus</i>	2	s. 4	Rendzina/Wald	Darminhalt flüssig						
<i>Tomocerus flavescens</i>	3	3.-11.66 n=8	Zentralalpen ca. 1300m ü.NN	87,0* (12,5)	75,0* (37,5)	90,0*	50,0*	12,5*	0*	62,5*
<i>Tomocerus flavescens</i>	9	6.70 n=5	Buchenstreu/Kent	43,4	3,4	52,6	0,4	-	0,3	0,2
<i>Tomocerus flavescens</i>	7	5.72-3.73 n=42	Laubwald/ North Carolina	73,8*		Organischer Detritus				41,4*
<i>Tomocerus flavescens</i>	7	s. o. n=23	Nadelwald/ North Carolina	82,6*		Organischer Detritus				17,4*
<i>Tomocerus minor</i>	3	3.-11.66 n=57	Zentralalpen ca. 1300m ü.NN	81,0* (11)	73,7* (15,8)	90,0*	14,0* (1,8)	3,5*	32,5* (5,9)	65,0* (1,8)
<i>Tomocerus minor</i>	9	6.70 n=5	Buchenstreu/Kent	27,3	3,0	68,9	0,5	-	0,3	0
<i>Tomocerus minor</i>	1	4.68-4.69 n=198	Castanea sativa -Laubstr./Kent	9,8	+	90,0	-	-	-	-
<i>Megalothorax minimus</i>	5	s. 4 n=ca.235	versch. Wälder Südschweden	28,9*	14,0*	-	1,3*	-	98,7*	82,5*
<i>Sminthurides pumilus</i>	10	7.7.55 n=10	Douglasienanpflanzg./Wales	85,0	15,0	Lignin oder Zellulose				+

Tab. 1: Literaturangaben über Darminhaltsanalysen an im Göttinger Kalkbuchenwald vorkommenden Collembolenarten (Die Daten sind zum Teil verrechnet. Die Namensgebung folgt der Gisin'schen Nomenklatur. Nicht weiter gekennzeichnete Zahlen geben den prozentualen Anteil der betreffenden Substanz in einem theoretischen „Durchschnittsdarm“ an; * = Prozentsatz der Tiere, bei denen die Substanz nachgewiesen wurde; () = Anteil der Tiere mit viel bzw. sehr viel der Substanz im Darm; + = Substanz als vorhanden vermerkt; - = keine Angaben; die Zahlen in der Spalte „Autor“ beziehen sich auf die im Literaturverzeichnis gekennzeichneten Zitate.).

flavescens besonders auffällig. Während der Befund für *L. lignorum* gut mit Literaturangaben übereinstimmt (Tab. 1), lassen die Daten anderer Autoren *T. flavescens* zum Teil als sehr selektiv und zum Teil als sehr unselektiv fressende Art erscheinen. Gemessen an der Aufnahme mineralischer Partikel wären die euedaphische Art *O. tricampatus* und die epedaphische Art *Dicyrtomina ornata* (NICOLET 1842) als „hemiedaphisch“ einzustufen. Der sehr geringe Anteil mineralischer Partikel im Darm der in Bodenfallen gefangenen, aber überwiegend an Rinde lebenden Art *Entomobrya corticalis* (NICOLET 1841) weist darauf hin, daß diese Art, wenn sie die Bäume verläßt, entweder sehr gezielt oder sehr wenig in der Streuschicht frißt.

Durch die Darstellung in Prozentzahlen werden Bestandteile, die das Tier möglicherweise nur aufgrund einer bestimmten Fraßtechnik mit aufgenommen hat, die aber ohne jede Bedeutung für seine Lebensvorgänge sind, überbetont. In besonderem Maße gilt das für die mineralischen Partikel im Darm der Collembolen. Ich habe die Ergebnisse der von mir durchgeführten Darminhaltsanalysen um diesen Anteil korrigiert und die einzelnen Nahrungsbestandteile nach Literaturdaten auf Energiemengen umgerechnet. Es zeigte sich, daß im Göttinger Kalkbuchenwald von den eu- und hemiedaphischen Collembolen etwa die gleiche Menge pflanzlicher Substanz (= Humuspartikel) umgesetzt wird wie von den epedaphischen Arten (eu- und hemiedaphisch: 14,5 kJ/y = 18,7%, epedaphisch: 13,5 kJ/y = 18,5%). Nach ANDERSON (1975) gibt es bei Milben einen Zusammenhang zwischen Mykophagie und der Menge der im Darm nachweisbaren amorphen Substanzen. Faßt man also die mit Sporen, Hyphen und amorphen Material konsumierte Energie zusammen, zeigt sich, daß diese Nahrungsbestandteile bei den epedaphischen Arten 58%, bei den hemiedaphischen Arten 84% und bei den euedaphischen Arten 76% der Gesamtkonsumption ausmachen. So bleiben als wesentliche Unterschiedsmerkmale in der Nahrung von „Oberflächen“-Arten und „Tiefen“-Bewohnern nur noch die Algen und die Pollenkörner. Diese beiden Komponenten repräsentieren tatsächlich die „Verfügbarkeit“ bestimmter Nahrungsquellen in dem untersuchten Lebensraum.

Diskussion

Tabelle 1 bietet eine Literaturübersicht über häufig zitierte Ergebnisse von Darminhaltsanalysen an verschiedenen, im Göttinger Wald lebenden Collembolen-Arten (WOLTERS 1983). Es wird deutlich, daß die Befunde zum Teil erheblich voneinander abweichen (z. B. bei *Tullbergia callipygos* BÖRNER 1902 oder *Tomocerus minor* (LUBBOCK 1862)). In neuerer Zeit wird zu Recht kritisiert, daß in der Ökologie Gesetzmäßigkeiten häufig mehr vorausgesetzt als bewiesen werden (SIMBERLOFF 1980). So scheint mir auch die Methode der Darminhaltsanalyse nicht geeignet zu sein, die von PETERSEN (1980) aufgestellten Hypothesen über den adaptiven Wert biologischer Leistungen der Springschwänze an die Ernährungssituation in verschiedenen Bodenschichten zu belegen. Obgleich intuitiv überzeugend (da von der großen Sachkenntnis des Autors getragen), stützt sich ein Teil seiner Thesen doch auf eine mit zu starken Fehlermöglichkeiten behaftete Methode:

- Die besonders bei euedaphischen Arten erforderliche Gewinnung des Tiermaterials durch Extraktion verschiebt den Darminhalt in Richtung „Humiphagie“ – also in eine Richtung, die den Kern der Hypothesen ausmacht (Kap. 3.1.1).
- Bei Fraß an derselben Nahrungsquelle unterscheiden sich die Darminhalte und deren optischer Eindruck bei verschiedenen Arten erheblich (Kap. 3.1.2). Eine Aussage über die Nahrungsquelle oder den Ort der Nahrungsaufnahme wird dadurch verhindert.
- Mehrfache Nutzung desselben Substrates durch Koprophagie macht eine Beurteilung des Wertes z. B. der Ressource „Sporen“ unmöglich (Kap. 3.1.3).
- Eine unterschiedliche Nutzung gleicher Nahrung durch verschiedene Arten, z. B. durch

spezifische Verdauungsenzyme, erschwert die Bewertung der Nahrungsnutzung (Kap. 3.1.4).

– Die Zusammensetzung des Darminhaltes von zur selben Zeit in unterschiedlichen Bereichen desselben Lebensraumes gefangenen Individuen einer Art kann so verschieden sein, daß spezifische Aussagen unmöglich sind (Kap. 3.1.5).

– Collembolen können sich an das im Jahreslauf stark wechselnde Nahrungsangebot durch eine Veränderung der Assimilationseffizienz anpassen (WOLTERS 1985).

– Die Schlußfolgerungen über das, was ein Individuum nutzt und wie dieses „Nutzen“ im Verhältnis zur Verfügbarkeit steht, hängt von den untersuchten Kategorien ab (JOHNSON 1980; z. B. „mineralische Partikel“ oder „amorphe Substanzen“, Kap. 3.2).

Phylogenetische Überlegungen haben einen Teil der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den taxonomischen Gruppen der Springschwänze deutlich werden lassen (z. B. MASSOUD 1976). Allgemein wird ein Einfluß der physikalischen Bedingungen bevorzugter Bodenhorizonte auf die Pigmentierung bzw. die Ausbildung der Körperanhänge einiger Arten vermutet (DUNGER 1983). Darüber hinaus gibt es jedoch keine gesicherten Erkenntnisse über die treibenden Kräfte der Evolution der Collembolen. In Umgebungen mit hoher Nahrungsdichte (wie dem A_H-Horizont) sollte die Selektion eher in Richtung auf gezielte Auswahl hochwertiger Nahrungsbestandteile durch die Tiere wirken als in Aufenthaltsbereichen mit weit verstreuter Nahrung, in denen viel Zeit und Energie auf die Nahrungssuche verwendet werden muß (PIANKA 1978). Die überwiegende Zahl der Collembolen hält sich in den meisten Lebensräumen in den oberen 5 cm des Bodens auf (SCHLEUTER 1985). Hier ist auch in der Regel die aktuelle mikrobielle Biomasse hoch: In jedem Quadratmeter dieser Bodenschicht legt allein die stoffwechselaktive, mikrobielle Biomasse des Göttinger Kalkbuchenwaldes zu jedem Zeitpunkt etwa 100 g Kohlenstoff fest (DOMSCH 1982) – also das Vielfache der von den Springschwänzen im Laufe eines Jahres konsumierte Energie (WOLTERS unpubl.). Von wenigen Ausnahmen abgesehen sind die extremen Unterschiede zwischen den verschiedenen Böden Mitteleuropas erst durch anthropogenen Einfluß entstanden (ELLENBERG 1978). Bei diesen Ausgangsbedingungen ist nur schwer vorzustellen, daß sich die Selektion bestimmter Lebensformtypen der Collembolen oder auch nur die Zusammensetzung einer bestimmten Artengemeinschaft in unseren Breiten mit groben Kategorien wie „omnipräsent“ oder „qualitativ minderwertig“ erklären läßt. Die Analyse einer Springschwanzpopulation muß sich also stärker mit den Aspekten der „Nahrungsnutzung“ und den Interaktionen mit anderen Bodenorganismen befassen.

Literatur

- (Die mit * gekennzeichneten Zahlen weisen auf die in Tab. 1 zitierten Autoren hin.)
- AGRELL, I. (1948): Zur Ökologie der Collembolen. Untersuchungen in Schwedisch Lappland. – Opusc. ent., Suppl., **3**, 236 S.
- ANDERSON, J. M. (1975): Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. – J. Anim. Ecol. **44**, 475–495.
- ANDERSON, J. M. & HEALEY, I. N. (1972): Seasonal and interspecific variation in major components of the gut contents of some woodland collembola. – J. Anim. Ecol. **41**, 359–368 (1*).
- ARPIN, P., KILBERTUS, G., PONGE, J.-F. & VANNIER, G. (1980): Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. – In: PESSON, P. (ed.), actualités d'écologie forestière; sol, flore, faune. Paris (Gauthier-Villars), 87–150 (2*).
- BERNARDI, F. de & PARISI, V. (1968): Osservazioni sul regime alimentare di alcune specie di Orchesella e Tomocerus (Collembola) in una valle alpina (Val Malenco). – Rend. acc. Naz. Lincei (Cl. fis. nat.) **45**, 98–106 (3*).

- BÖDVARSSON, H. (1961): Beitrag zur Kenntnis der südschwedischen bodenlebenden Collembolen. – Opusc. ent. **26**, 178–198 (4*).
- (1970): Alimentary studies of 7 common soil-inhabiting Collembola of Southern Sweden. – Ent. Scand. **1**, 74–80 (5*).
- (1973): Contributions to the knowledge of Swedish forest collembola, with notes on seasonal variation and alimentary habits. – Institut of Forest Zoology, Research Notes **13**, 1–43 (6*).
- DOMSCH, K. H. (1982): Produktion und Umsetzung mikrobieller Biomasse im Boden. – Arbeitsber. (1981/82) aus dem SFB 135 – Ökosysteme auf Kalkgestein, 175–208.
- DUNGER, W. (1983): Tiere im Boden. – 3. Aufl., Wittenberg (Ziemsen), 280 S.
- ELLENBERG, H. (1978): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. – 2. Aufl., Stuttgart (Ulmer).
- KNIGHT, C. B. (1976): Seasonal and microstratal dietary research on Tomocerus. – Rev. Ecol. Biol. Sol **13**, 595–610 (7*).
- JOHNSON, D. H. (1980): The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. – Ecology **61**, 65–71.
- MASSOUD, Z. (1976): Essai de synthèse sur la phylogénie de Collemboles. – Rev. Ecol. Biol. Sol **13**, 241–252.
- McMILLAN, J. H. (1975): Interspecific and seasonal analysis of the gut contents of three Collembola (Fam. Onychiuridae). – Rev. Ecol. Biol. Sol **12**, 449–457 (8*).
- McMILLAN, J. H. & HEALEY, I. N. (1971): A quantitative technique for the analysis of the gut contents of Collembola. – Rev. Ecol. Biol. Sol **8**, 295–300 (9*).
- PETERSEN, H. (1980): Population and metabolic characterisation of Collembola species in a beech forest ecosystem. – In: DINDAL, D. L. (ed.), Soil biology as related to land use practices. Washington (EPA), 806–833.
- PIANKA, E. R. (1978): Evolutionary ecology. – New York (Harper & Row), X + 385 S.
- POOLE, T. B. (1959): Studies on the food of Collembola in a Douglas fir plantation. – Proc. zool. Soc. Lond. **132**, 71–82 (10*).
- RUSEK, J. (1975): Die bodenbildende Funktion von Collembolen und Acarina. – Pedobiologia **15**, 299–308.
- SCHLEUTER, M. (1985): Zur Kenntnis der Collembolenfauna des Naturparkes Kottenforst-Ville. – Decheniana (Bonn) **138**, 149–156.
- SIMBERLOFF, D. S. (1980): A succession of paradigms in ecology: Essentialism to materialism and probabilism. – Synthese **43**.
- SINGH, S. B. (1970): A preliminary observation on the gut contents of Neanura muscorum (Templeton). – Ent. mon. Mag. **106**, 85–87 (11*).
- WOLTERS, V. (1983): Ökologische Untersuchungen an Collembolen eines Buchenwaldes auf Kalk. – Pedobiologia **25**, 73–85.
- (1985): Resource allocation in Tomocerus flavescens (TULLBERG 1871) (Insecta Collembola): A study with c-14-labelled food. – Oecologia (Berl.) **65**, 229–235.

Anschrift des Verfassers:

Dr. V. WOLTERS, II. Zoologisches Institut und Museum der Universität / Abt. Ökologie, Berliner Straße 28, D-3400 Göttingen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal](#)

Jahr/Year: 1987

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Wolters Volkmar

Artikel/Article: [Untersuchungen zur Interpretierbarkeit von Darminhaltsanalysen an Collembolen 10-16](#)