

Fonctions des lombriciens

VII. Une méthode d'analyse de la matière organique végétale ingérée

GÉRARD FERRIÈRE

Avec 4 figures

(Accepté: 10. 05. 79)

1. Introduction

La connaissance du cycle de la matière organique dans le sol est indispensable à une bonne compréhension du fonctionnement des écosystèmes.

Les vers de terre, troisième biomasse active sous nos climats après les végétaux et les microorganismes, exercent un rôle fondamental dans les processus de décomposition et dans les transferts des éléments nutritifs. Un des témoignages objectifs de l'activité de ces animaux peut être fourni par le contenu de leur tube digestif ou endentère. Celui-ci est formé d'un mélange original conçu à partir de la litière et des différentes fractions du sol. Cet ensemble de matières subit pendant le transit intestinal diverses actions mécaniques et enzymatiques. Pour interpréter ces changements, qui portent sur des centaines de tonnes d'ingestats par hectare et par an, il est essentiel de connaître la constitution initial de cet amalgame.

Outre l'analyse de la fraction minérale (BOUCHÉ & KRETZSCHMAR 1974), l'examen qualitatif du substrat organique libre mérite d'être développé. Cette opération permet de définir les préférences alimentaires des lombriciens, d'apporter une réponse en ce qui concerne la compétition éventuelle de plusieurs espèces pour une même source de nourriture, de préciser les catégories écologiques définies par BOUCHÉ (1971, 1977). C'est pourquoi nous avons mis au point une méthode pour déterminer l'origine botanique des fragments végétaux ingérés par les lombriciens.

2. Description d'une technique pour l'identification des fragments végétaux contenus dans le tube digestif des vers de terre

2.1. Principe

Il est possible de reconnaître sans étude particulière certains fragments végétaux présents dans le tube digestif des lombriciens. Des indications sur la nature de l'organe (tige, feuille, racine) et parfois des précisions d'un caractère plus général (monocotylédone — dicotylédone) peuvent alors être données. Cependant, dans bien des cas, ces simples observations ne suffisent pas et il faut avoir recours à l'étude des microcaractères des plantes. Notre attention s'est tournée vers les épidermes qui offrent l'avantage de présenter des structures remarquablement stables et caractéristiques de chaque espèce botanique (PRAT 1932).

Leur observation peut s'effectuer en lumière épiscopique ou en lumière transmise. Dans la première alternative, cette opération est rendue difficile lorsque l'échantillon est recouvert de poils. La deuxième solution suppose l'effacement ou la suppression des tissus profonds en raison de leur opacité. Il est possible d'arriver à ce résultat en éliminant par grattage les cellules adhérent à l'épiderme que l'on veut isoler (PRAT 1935). Mais une telle opération exige beaucoup de pratique afin de parvenir à l'obtention d'une couche unicellulaire parfaitement nette. Nous avons alors recours aux éclaircissants. Cependant, lors de l'analyse des contenus de tube digestif, la matière organique végétale peut, outre l'étude micro-morphologique, être caractérisée par son rapport carbone sur azote: sa composition chimique en ces deux éléments ne devra donc pas être modifiée. En conséquence le chlore, qui offre d'intéressantes propriétés décolorantes en raison de son pouvoir oxydant, est retenu. Il attaque avec vivacité tous les métalloïdes exceptés l'oxygène, le carbone et l'azote.

Deux méthodes sont alors élaborées:

— la première permet d'observer les épidermes des végétaux issus de la station de prélèvement des animaux (Cîteaux, Côte-d'Or) et de constituer une collection de référence,

— la seconde a pour but d'identifier les fragments de plantes ingérées par les vers de terre à partir des microcaractères distingués lors de la précédente analyse, tout en respectant l'essentiel des propriétés chimiques de la matière organique.

2.2. Technique d'étude des épidermes des plantes de Cîteaux

2.2.1. Prélèvement botanique

Afin d'éviter d'éventuelles variations écotypiques des caractères de reconnaissance, seules les plantes de la prairie permanente de Cîteaux sont récoltées. Pour chaque espèce, nous considérons la majorité des organes qui la composent et aussi, au sein de ces derniers, plusieurs localisations. Par exemple, chez les Poacées, nous discernons la gaine (avec les noeuds), le limbe, les glumes et les glumelles. Les racines sont laissées provisoirement de côté en raison de leur complexité et représentent à elles seules le sujet d'une étude.

2.2.2. Décoloration

Les parties de plantes fraîches sont immergées dans un bain d'alcool éthylique à 35°, pendant une journée. Cette phase permet une dissolution partielle de la chlorophylle, chasse l'air et nettoie les surfaces. Ensuite les organes végétaux sont transférés dans des coupelles remplies d'hypochlorite de sodium à 10° chlorométriques. La décoloration s'effectue alors. Après un délai de 24 heures, les épidermes sont lavés avec de l'acide acétique dilué (20 p. 100) qui élimine l'excédent de produit éclaircissant.

2.2.3. Préparations microscopiques

Les fragments végétaux sont montés entre deux lamelles de verre dans un liquide conservateur. Le tout est serti par une pièce métallique dont la partie centrale est ajourée. Ainsi l'une ou l'autre face peut être consultée indifféremment. Comme milieu conservateur, une résine synthétique (Merckoglas, Merck) qui ne nécessite pas l'emploi d'objets déshydratés, donne satisfaction.

Passons maintenant à l'observation. Celle-ci se réalise avec un microscope équipé en contraste interférentiel. Ce dispositif fait ressortir le relief des structures qui possèdent des densités optiques différentes dans les objets non colorés. Dans la plupart des cas, un grossissement de 160 suffit à fournir les premières informations. Les épidermes sont parfaitement visibles. Les poils, souvent bien conservés, sont un critère important pour la détermination.

Une chambre photographique permet de fixer chaque détail. Une série de documents facilement consultables est ainsi constituée. D'autre part, à partir de ces remarques une clé dichotomique des épidermes des plantes de Cîteaux est établie (FERRIÈRE 1979).

2.3. Analyse qualitative de la matière organique végétale ingérée

Dans une première étape, principalement technologique, nous choisissons de n'étudier que le contenu du jabot-gésier des lombriciens. Il est le plus souvent de l'ordre de quelques mg (30 mg au plus chez les adultes de *Lumbricus terrestris*). Cette fraction de l'endentère peut être considérée comme l'échantillon d'ingestat le moins transformé. De plus, le fait d'opérer sur de très petites quantités de matière permettra de suivre ultérieurement l'évolution de ce substrat au cours du transit digestif.

2.3.1. Séparation

La partie de l'endentère concernée est prélevée selon la méthode décrite par BOUCHÉ & KRETSCHMAR (1974). La matière organique non liée est séparée du sol au moyen d'un évaporateur-compensateur (BOUCHÉ & STAWIECKI 1979). L'échantillon est placé dans un mélange de bromoforme et de chloroforme de densité égale à 2. La fraction organique libre de densité voisine de 1 surnage, alors que le complexe organo-minéral se dépose en un culot. Les deux parties sont ensuite recueillies sur des membranes filtrantes en ester de cellulose.

2.3.2. Décoloration

Pour éclaircir la matière organique sans modifier sa composition en carbone et en azote, le chlore qui répond à cette exigence est retenu. Cet élément chimique est employé sous sa forme gazeuse afin de développer une procédure simple et rapide, sans perte de particules et qui tend vers une systématisation poussée (FERRIÈRE 1976, 1977).

Les différentes phases sont les suivantes:

- le filtre avec les fragments végétaux est placé sur une plateforme à l'intérieur d'une enceinte de verre dont les joints sont en chlorure de polyvinyle,
- un courant d'air humide est insufflé pour favoriser l'action de l'éclaircissant,
- la décoloration est alors en mesure d'être effectuée. Celle-ci commence dès l'arrivée du chlore introduit à une pression de 10^5 Pascals. Ce gaz provient de bouteilles délivrées par le commerce. Quarante huit heures suffisent pour que les particules de plantes soient décolorées,
- après ce laps de temps, le filtre est retiré et placé pendant une heure ou deux sous une hotte ventilée pour éliminer le chlore en excès.

2.3.3. Observations

La reconnaissance des fragments végétaux peut se faire directement sur les membranes filtrantes. Elles sont plongées dans un milieu d'indice de réfraction égal au leur et deviennent ainsi transparentes (PETERS 1961). Par exemple pour les filtres en ester de cellulose ($n = 1,495$), ce résultat est obtenu grâce à un mélange de glycérol ($n = 1,474$) et de benzoate de benzyle ($n = 1,568$).

Passons maintenant à l'observation. Un microscope équipé en contraste interférentiel est utilisé comme précédemment. Un compteur de particules à points (James Swift and Son, London) permet d'exprimer les proportions des différentes espèces végétales. Sur le microscope, dont l'oculaire est doté d'un réticule, est fixée une surplatine mobile raccordée à un tabulateur. Après avoir identifié le fragment de plante placé sous la croisée des fils du réticule, nous appuyons sur la touche correspondante du tabulateur. L'une d'elles est réservée à la matière organique parvenue à un stade de décomposition avancée. La pression sur le bouton entraîne un mouvement de 0,3 mm de la surplatine et laisse apparaître un nouveau fragment à déterminer. Nous procédons ainsi jusqu'à traversée complète du filtre. A ce moment, à l'aide d'un bouton cranté, le filtre est déplacé de 1 mm suivant une perpendiculaire à la ligne de parcours précédente. De cette façon, point par point, et ligne par ligne, toute la préparation est balayée. Selon leur taille les débris de plantes sont représentés par un ou plusieurs points. Ainsi, l'aire occupée par chaque fragment est estimée et il est alors possible d'énoncer la composition de l'échantillon en surface et en pourcentage.

3. Illustration des possibilités de la méthode

3.1. Collecte des informations

L'étude porte sur la prairie permanente de Cîteaux située à environ 20 km au sud de Dijon. Des détails sur les caractéristiques du sol, de la flore et de la faune lombricienne ont été fournis par BOUCHÉ (1975; 1976).

Les animaux sont capturés au cours du mois de décembre 1978 par la méthode formol-bêche. Ils sont tués immédiatement par une solution aqueuse à 4 % de formol (30 % de formaldéhyde) puis emmenés au laboratoire où ils sont déterminés, pesés et disséqués. Le contenu de leur tube digestif est soumis à l'application de la méthode décrite précédemment. Les débris végétaux (particules parvenues à un stade de décomposition avancée) sont distingués des fragments identifiables. Pour ces derniers, lorsqu'il s'agit de feuilles ou de tiges, il est possible de préciser à quelle espèce botanique ils appartiennent. Par contre, la détermination des racines s'arrête au niveau de l'organe.

3.2. Résultats

Le tableau N° 1 résume l'ensemble des informations obtenues. Une première analyse factorielle des correspondances est effectuée à partir de ce tableau en introduisant seulement deux colonnes: débris et fragments végétaux identifiables. Elle possède un pourcentage d'explications de 99,9 % représentée sur un axe (Fig. 2).

Une seconde analyse factorielle des correspondances porte sur l'intégralité des colonnes du tableau et met en évidence cinq composantes principales dont les pourcentages d'explication sont respectivement: 26,92, 24,99, 15,60, 9,06 et 5,46 %. La représentation se fait en prenant les composantes 1 et 2 (Fig. 3) puis les composantes 1 et 3 (Fig. 4). La projection des composantes 2 et 3 n'apporte pas d'information supplémentaire.

3.3. Discussion

3.3.0. Note préliminaire

L'interprétation des résultats se fait en utilisant la taxonomie et les catégories écologiques développées par BOUCHÉ (1971; 1972).

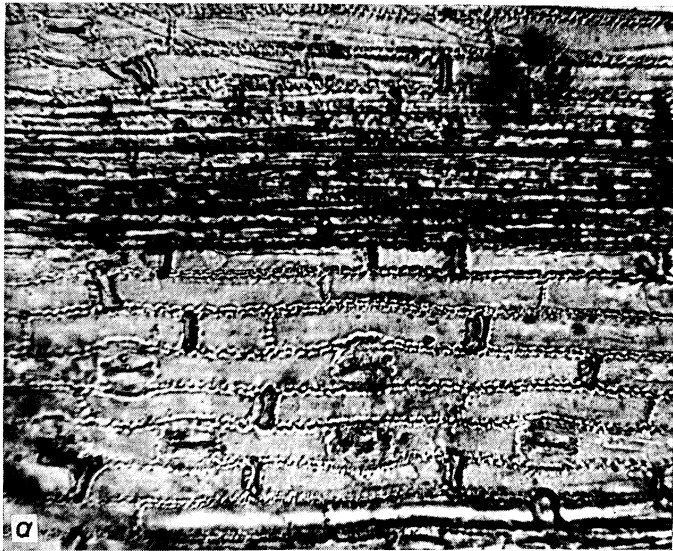


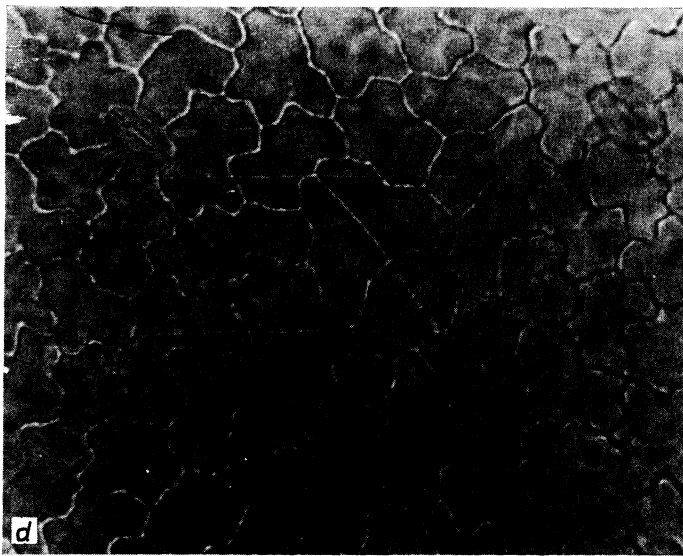
Fig. 1. Fragments végétaux de l'endentère des lombriciens de Cîteaux (21). (a) limbe de *Cynosurus cristatus* L. ($\times 53$, avec contraste interférentiel); (b) limbe d'*Holcus lanatus* L. ($\times 53$, avec contraste interférentiel); (c) feuille de *Trifolium pratense* L. ($\times 53$, avec contraste interférentiel); (d) feuille de *Bellis perennis* L. ($\times 83$, avec contraste interférentiel).

3.3.1. Epigés et épi-anéciques

Le jabot-gésier de ces animaux contient un grand nombre de fragments végétaux peu décomposés et facilement identifiables. Ces lombriciens apparaissent comme fondamentalement consommateurs de litière (straminivores).

Lumbricus castaneus (SAVIGNY, 1826)

Cette espèce est épigée straminicole (vivant dans la litière). Son endentère renferme une proportion importante de matière organique végétale figurée (environ les 2/3) qui souligne son rôle straminivore déjà dégagé par PEARCE (1978). A Cîteaux, elle consomme surtout des feuilles de *Lolium perenne* L. et de *Cynosurus cristatus* L.



Lumbricus terrestris LINNÉ, 1758 em. SIMS, 1973, adulte

L'endentère de cet épi-anécique présente une matière organique formée d'environ 65% de fragments identifiables de taille importante; principalement des feuilles de *Lolium perenne* L., de *Trifolium repens* L., de *Trifolium pratense* L. et des racines.

Lumbricus terrestris, larve

La taille des éléments est plus petite chez les larves que chez les individus sexués. Aucune racine identifiable n'est reconnue.

Dendrobaena mammalis (SAVIGNY, 1826)

Cet animal pholéophile (vivant dans les galeries des autres lombriciens) apparaît également comme un straminivore qui consomme des feuilles d'*Holcus lanatus* L. et de *Lolium perenne* L.

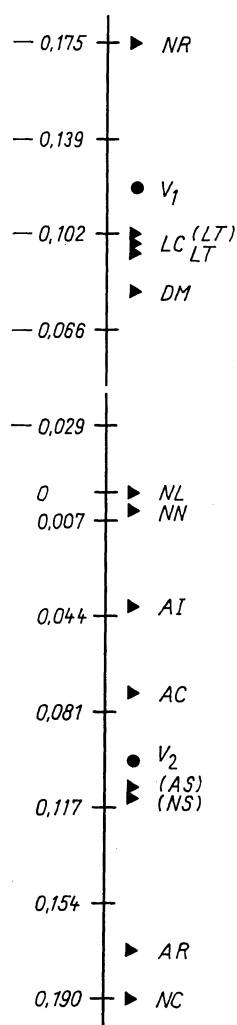


Fig. 2. Analyse des correspondances sur les débris et les fragments végétaux identifiables (abréviations: voir tableau 1).

3.3.2. Endogés

Les endogés vivent profondément dans le sol, sous l'horizon A. Le contenu organique de leur tube digestif offre une proportion importante de débris végétaux très fragmentés parvenus à un stade de décomposition avancée.

Allobolophora rosea rosea (SAVIGNY, 1826)

Seulement environ le tiers des débris de plantes peut être caractérisé. Les animaux capturés à Cîteaux montrent un endentère riche en racines. Ces observations confirment les travaux de BOUCHÉ & KRETZSCHMAR (1972) effectués sur une autre station; le rôle sapro-rhizophagique de cette espèce est probable.

Allobolophora chlorotica chlorotica (SAVIGNY, 1826)

Le jabot-gésier de cet endogé contient peu de débris organiques ce qui avait déjà été constaté par PEARCE (1978). La partie figurée, faiblement représentée, (environ 1/3) est surtout composée de racines mortes et de fragments foliaires de *Bromus mollis* L.

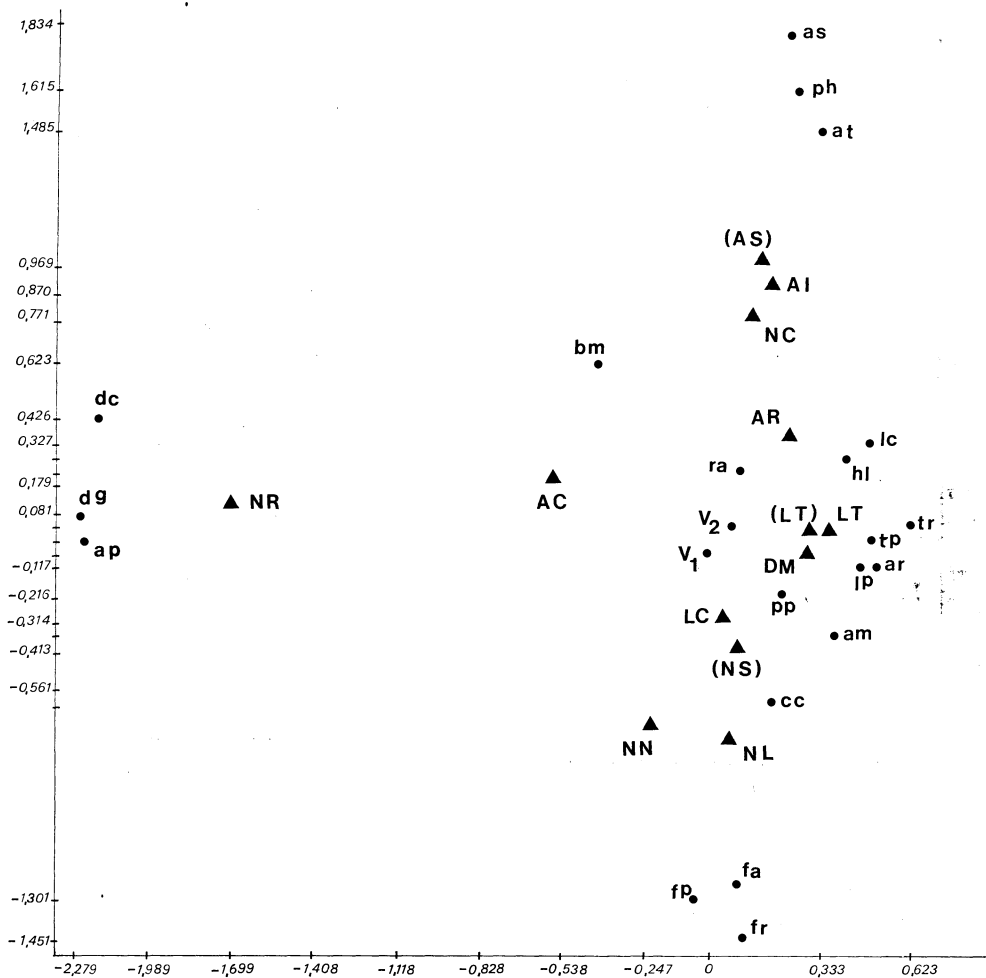


Fig. 3. Analyse des correspondances sur les espèces végétales. Représentation en fonction des composantes 1 et 2 (abrégations: voir tableau 1).

Allolobophora icterica icterica (SAVIGNY, 1826)

La tube digestif de cet endogé, peu riche en matière organique figurée, est bien caractérisé par la présence de morceaux de feuilles de *Phleum pratense* L. et d'*Agrostis stolonifera* L.

Allolobophora sp., juvénile

Cette appellation regroupe les formes juvéniles d'*Allolobophora rosea*, d'*Allolobophora chlorotica* et d'*Allolobophora icterica*. Dans nos échantillons, le tube digestif de ces animaux présente une matière organique évoluée (teinte foncée). La partie figurée de celle-ci est peu représentée (environ 35 %) et composée de fragments foliaires de petite taille (essentiellement *Phleum pratense* L. et *Agrostis stolonifera* L.).

Nicodrilus caliginosus caliginosus (SAVIGNY, 1826)

Cette espèce apparaît comme un endogé. Son endentère présente une matière organique foncée bien intégrée au sol et peu figurée (environ 2/3 de débris). Néanmoins, elle consomme surtout des feuilles de *Phleum pratense* L.

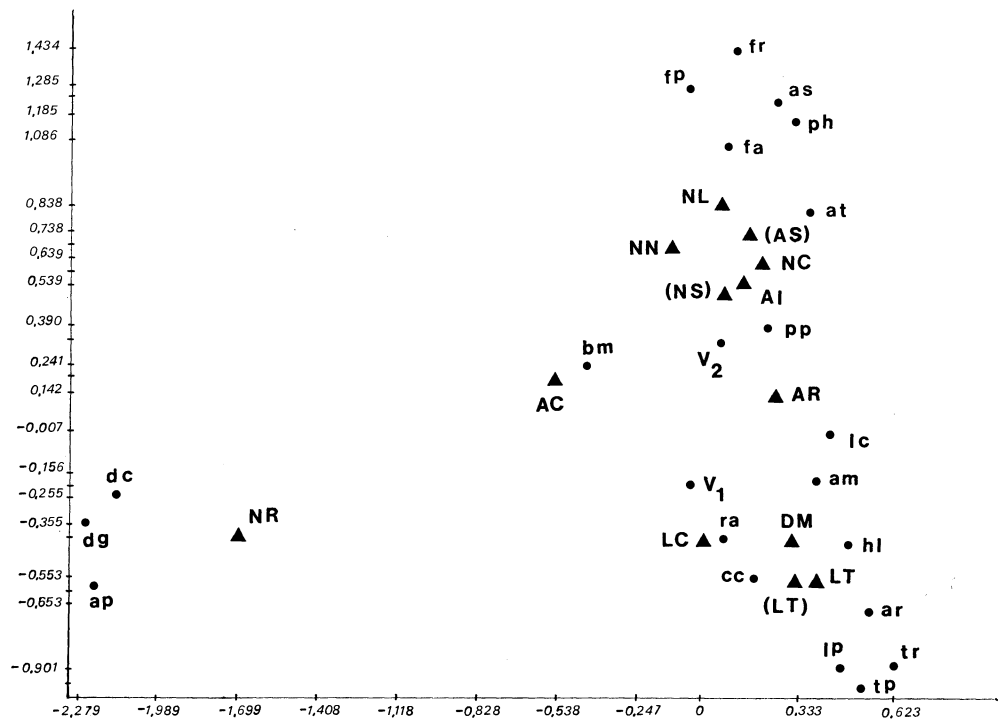


Fig. 4. Analyse des correspondances sur les espèces végétales. Représentation en fonction des composants 1 et 3 (abréviations: voir tableau 1).

3.3.3. Anéciques

Ces animaux fouissent profondément le sol et viennent prendre leur nourriture à sa surface. Leur jabot-gésier contient une matière organique brun clair riche en éléments identifiables provenant d'organes aériens.

Nicodrilus longus longus (UDE, 1886)

L'endentère de cet anécique typique est peu riche en matière organique. Celle-ci se caractérise pourtant par une proportion importante (40 %) de fragments identifiables dont un grand nombre appartient à *Festuca rubra* L.

Nicodrilus nocturnus (EVANS, 1946)

Cette espèce est bien définie par sa forte consommation de morceaux de feuilles de *Festuca pratensis* HUDSON.

Nicodrilus longus ripicola BOUCHÉ, 1972

Le jabot-gésier de ces animaux livre une matière organique peu décomposée et très bien figurée (75 % de fragments identifiables). Ils consomment surtout des feuilles d'*Alopecurus pratensis* L., de *Dactylis glomerata* L. et en moindre quantité de *Daucus carota* L.

Nicodrilus sp. juvénile

Sous ce terme sont regroupées les formes immatures de *Nicodrilus longus longus*, de *Nicodrilus nocturnus* et de *Nicodrilus longus ripicola*. Les dissections montrent une proportion importante (environ 70 %) de fins débris végétaux parvenus à un stade de décomposition avancée. Ces larves effectuent des choix alimentaires différents de ceux des adultes (consommateurs de fragments). Lors d'élevage en laboratoire, cette particularité est également constatée: les larves n'ingèrent que des aliments de petit taille, comme des algues, contrairement aux adultes qui se nourrissent très bien de son.

Tableau 1

	Dénombrement des différentes catégories de matière organique végétale libre observées																									
	Abréviations	Stade: A, adulte; L, larve	Nombre d'animaux étudiés	Poids vif moyen (tube digestif plein) en grammes	V 2 Débris non identifiables	V1 Fragments identifiables	lp <i>Lolium perenne</i> L.	dg <i>Dactylis glomerata</i> L.	hl <i>Holcus lanatus</i> L.	tr <i>Trifolium repens</i> L.	tp <i>Trifolium pratense</i> L.	lc <i>Lotus corniculatus</i> L.	ap <i>Alopecurus pratensis</i> L.	bm <i>Bromus mollis</i> L.	dc <i>Daucus carota</i> L.	ar <i>Agropyrum repens</i> L.	pp <i>Poa pratensis</i> L.	am <i>Achillea millefolium</i> L.	cc <i>Cynosurus cristatus</i> L.	fr <i>Festuca rubra</i> L.	fa <i>Festuca arundinacea</i>	fp <i>Festuca pratensis</i> HUDSON	as <i>Agrostis stolonifera</i> L.	ph <i>Phleum pratense</i> L.	at <i>Agrostis tenuis</i> SIBTH	ra <i>Racines</i>
<i>Lumbricus castaneus</i> (SAVIGNY 1826)	LC	A	20	1,69	63	114	47	4				9					2	45		6	1					
<i>Nicodrilus longus ripicola</i> BOUCHÉ 1972	NR	A	10	1,32	42	128		85		1	36	6														
<i>Dendrobaena mammalis</i> (SAVIGNY 1826)	DM	A	16	0,90	30	46	20	11							6	2	2	5								
<i>Lumbricus terrestris</i> LINNÉ 1758 em. SIMS 1973	LT (LT)	A L	20 25	6,30 1,04	177 60	328 124	177 62	51 25	49 16	33 4	2 3		2					4	12							12
<i>Nicodrilus longus longus</i> (UDE 1886)	NL	A	30	1,84	114	81													36	24	16		5			
<i>Nicodrilus nocturnus</i> (EVANS 1946)	NN	A	30	1,12	82	54		8											2	4	9	28	3			
<i>Nicodrilus caliginosus caliginosus</i> (SAVIGNY 1826)	NC	A	20	0,65	61	33		6					2	1		2								22		
<i>Nicodrilus</i> sp. juvénile	(NS)	L	40	0,44	134	62	2	6			2	2					5	4	6	11	17	7				
<i>Allolobophora chlorotica chlorotica</i> (SAVIGNY 1826)	AC	A	20	0,53	56	20		10					3	2												5
<i>Allolobophora rosea rosea</i> (SAVIGNY 1826)	AR	A	20	1,15	55	23		9	4																4	6
<i>Allolobophora</i> sp. juvénile	(AS)	L	20	0,21	77	38		2			2												19	11	4	
<i>Allolobophora icterica icterica</i> (SAVIGNY 1826)	AI	A	20	0,49	75	41		10															11	20		

4. Conclusions

Pour arriver à définir les préférences alimentaires des lombriciens, de nombreuses études sont souvent conduites uniquement au laboratoire (DUNGER 1958; PEREL & SOKOLOV 1964; SATCHELL & LOWE 1967). Les animaux sont alors placés dans des conditions artificielles de vie et de choix alimentaire. L'expérimentateur leur offre quelques espèces végétales parmi lesquelles il sélectionne certains organes parvenus à un stade de décomposition plus ou moins avancé. Mais en écologie, de tels essais ne peuvent aboutir qu'à des résultats de valeur limitée. Par contre, notre recherche ne s'appuie pas sur des informations élaborées au préalable, mais porte sur des données directement fournies par la nature.

Nos premiers travaux sur l'analyse qualitative de l'endentère révèlent la possibilité de recueillir des informations très riches. Les préférences alimentaires des lombriciens peuvent être définies avec précision. Les informations obtenues confirment et complètent les observations de PEARCE (1978) et démontrent que, lorsque des espèces cohabitent, la compétition conduit au partage des sources nutritionnelles entre les catégories écologiques (BOUCHÉ 1971; 1977), les espèces et les stades de développement.

Pour obtenir des informations plus complètes, il faudra suivre l'évolution des contenus de jabot-gésier en fonction des saisons et élargir la méthode par des analyses physico-chimiques de la fraction minérale et organique.

5. Remerciements

Nous tenons à remercier Monsieur BOUCHÉ pour les conseils qu'il nous a prodigués, Monsieur RICHARD pour sa collaboration technique et Monsieur FRANCILLON pour son aide amicale lors du traitement automatique des données.

6. Résumé • Summary • Zusammenfassung

Une technique permettant l'identification et la quantification des fragments végétaux ingérés par les lombriciens est décrite. Après avoir été séparée de la fraction minérale, la matière organique libre est éclaircie avec du gaz chlore. La reconnaissance des débris végétaux se fait en comparant leurs épidermes à ceux des plantes de la station d'étude. Une application de la méthode illustre la possibilité de rassembler des informations très riches qui permettent de préciser les préférences alimentaires des espèces, des stades de développement et des catégories écologiques.

The function of lumbricids. VII. A method for analyzing the organic vegetable ingests

A technique dealing with identification and quantification of plant remains ingested by earthworms is described. After sorting from the mineral fraction of soil, the free organic matter is clarified up by the chlorine gas. Then, identification of plant remains is made up by comparison of epidermis from these remains and those from fresh plants coming from the same site as earthworms. A first application shows a very rich information which allows a precise definition of feeding habits of species, stages and ecological groups of earthworms.

Funktion der Lumbriciden. VII. Eine Methode zur Analyse der als Nahrung aufgenommenen vegetabilischen organischen Materie

Es wird eine Technik beschrieben, die die Identifizierung und Quantifizierung von vegetabilischen Fragmenten aus dem Darmtrakt von Regenwürmern erlaubt. Nach Befreiung von mineralischen Partikeln wird die organische Substanz in Chlorgas gebleicht. Dann erfolgt die Identifikation der pflanzlichen Rückstände aus dem Darmtrakt durch mikroskopischen Vergleich (im Phasenkontrast) mit der Epidermis von frischen Pflanzenmaterialien aus dem Habitat der Regenwürmer. Eine Anwendung der Methode zeigt die Möglichkeit, reichliche Informationen zur Präzisierung der Nahrungspräferenz der Regenwurmart, ihrer Entwicklungsstadien und von ökologischen Gruppen zu erlangen.

7. Références

- BOUCHÉ, M. B., 1971. Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes, illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. In: Pesson, La vie dans les sols, éd. Gauthier-Villars, Paris, 187—209.
- BOUCHÉ, M. B., 1972. Répartition des vers de terre, appréciée par le rapport carbone azote dans les types d'humus en France. C. R. du IV^e Colloquium Pedobiologiae, Dijon, septembre 1970, éd. I. N. R. A., Paris (An. zool.-écol. anim. numéro hors série 71/7), 481—493.

- BOUCHÉ, M. B., 1975. Fonctions des lombriciens. III-Premières estimations quantitatives des stations françaises du P. B. I. Rev. écol. biol. sol **12**, 1, 25-44.
- BOUCHÉ, M. B., 1976. Etude de l'activité des invertébrés épigés prairiaux. I - Résultats généraux et géodrilogiques (Lumbricidae: Oligochaeta). Rev. écol. biol. sol **13**, 2, 261-281.
- BOUCHÉ, M. B., 1977. Stratégies lombriciennes. In: Soil organism as components of ecosystems. Ecol. bull. (Stockholm) **25**, 122-132.
- BOUCHÉ, M. B., & A. KRETZSCHMAR, 1974. Fonctions des lombriciens. II - Recherches méthodologiques pour l'analyse du sol ingéré (étude du peuplement de la station R. C. P.-165 (P. B. I.). Rev. écol. biol. sol **11**, 1, 127-139.
- BOUCHÉ, M. B., & J. STAWIECKI, 1979. Séparation de la matière organique libre du sol: description d'un dispositif évitant les pertes d'éléments. Doc. pédzoool. **1**, 1, 58-64.
- DUNGER, W., 1958. Über die Zersetzung der Laubstreu durch die Boden-Makrofauna im Auenwald. Zool. Jb. Syst. **86**, 139-150.
- FERRIERE, G., 1976. Contribution à l'étude écologique des fonctions des lombriciens: mise au point d'une méthode pour l'analyse qualitative de la matière organique végétale ingérée. Mémoire thèse E. N. I. T. A., F-21800 Quétigny, 1-72.
- FERRIERE, G., 1977. Contribution à la caractérisation de l'endentère des lombriciens: élaboration d'une méthode d'identification des fragments végétaux ingérés. D. E. A. écol. Fac. sci. Lyon, 1-48.
- FERRIERE, G., 1979. Etude micromorphologique des végétaux de la prairie de Cîteaux (Côte-d'Or), France. Doc. pédzoool. **1**, 1, 66-79.
- JUNG, J., & L. BROUSSE, 1959. Classification modale des roches éruptives utilisant les données fournies par le compteur de points. Ed. Masson et Cie, 1-52.
- PEREL, T. S., & D. F. SOKOLOV, 1964 (en russe). Quantitative evaluation of the participation of the earthworms *Lumbricus terrestris* LINNÉ (Lumbricidae, Oligochaeta) in the digestion of fallen leaves in the forest. Zool. ž. **43**, 11, 1618-1625.
- PETERS, W., 1961. Méthode d'obtention de préparations éclaircies. Zool. Anz. **167**, 233-240.
- PIEARCE, T. G., 1978. Gut contents of some lumbricid earthworms. Pedobiologia **18**, 2, 153-157.
- PRAT, H., 1932. L'épiderme des Graminées: étude anatomique et systématique. Ann. sci. nat. Bot. sér. 1, **15**, 117-324.
- PRAT, H., 1935. Sur l'étude microscopique des épidermes végétaux. Bull. soc. fr. microscop. **4**, 86-104.
- SATCHELL, J. E., & D. G. LOWE, 1967. Selection of leaf litter by *Lumbricus terrestris*. In: O. GRAFF & J. E. SATCHELL (eds.): Travaux récents de la biologie du sol, éd. Vieweg and Sohn, 102-119.

Adresse de l'auteur: Dr. GÉRARD FERRIERE, Laboratoire de Zoologie du Sol, I. N. R. A., 17, rue Sully, F - 21034 Dijon, France.

Department of Biology, Liverpool Polytechnic, United Kingdom

Production and energy flow in two species of *Onychiurus*
(Collembola, Insecta Apterygota)

W. G. HALE

With 9 figures

(Accepted: 30. 06. 79)

Contents

1. Introduction	274
2. Methods	276
3. Results	276
3.1. Breeding biology; 3.2. The survivorship curve; 3.3. Seasonal fluctuations and production; 3.4. Respiration; 3.5. Calorific equivalents in <i>Onychiurus</i>	276
4. Discussion	286
5. Summary	287
6. Literature	287

1. Introduction

The study of energy flow and production in all soil microarthropods has been hampered generally by the difficulty of producing life tables and survivorship curves and particularly by the ageing of individual animals. HEALEY (1967) has attempted to solve some of these difficulties by using as a survivorship curve a histogram giving the total numbers of individuals in each of a series of arbitrarily selected size classes in a population of *Onychiurus procampatus* in a full calendar year. As he rightly points out, this can only be justified if the animals grow straight through all the size classes without interruption. An additional factor, which was not taken into account in this paper, is that it would be necessary for each size class to represent groupings of similar duration which is, in fact, not the case; in other words whilst the Y axis represents numbers in a class the X axis represents duration in time.

In springtails no proper cohort analysis is usually possible, as more than one generation is normally present in samples, though in *Onychiurus latus*, at high altitudes, this was carried out by HALE (1965b), in determining the duration of instars in the field. HALE (1966) demonstrated a relationship between the weight of *Onychiurus* spp. and the length of the head capsule (and thus the instar), and PETERSEN (1971), in an elegant study of *Onychiurus furcifer*, demonstrated a direct relationship between age and length. This latter work was based on research on the millipede *Glomeris marginata* by BOCK, MOUNTFORD & HEATH (1967), where growth curves were established which were good estimates of the field population and conversions of size structure to age structure were possible, so separating overlapping cohorts.

Other problems associated with the establishment of a good survivorship curve for springtails include differential extraction of different sized animals from soil samples and differential growth between the sexes. In this work, on two species of *Onychiurus*, an attempt is made to solve those problems in order to give as accurate an estimate as possible of production and energy flow.