

# Le petit Collembole illustré

Bulletin de l'Association entomologique d'Auvergne



**N° 51-52**  
1<sup>er</sup> semestre  
2010

# arvernensis



# « Le petit Collembole illustré »

La classe des Collemboles  
« des Hexapodes vieux de 400 millions d'années,  
cousins des Insectes,  
si communs, mais... si méconnus... »

Jean-Marc THIBAUD Professeur Honoraire au Muséum National d'Histoire Naturelle  
Cyrille A. D'HAESE Chargé de Recherches au Centre National de la Recherche Scientifique  
MNHN - Département Systématique & Evolution -UMR-CNRS 7205 - Entomologie  
CP 50 ; F - 75231 Paris cedex 05

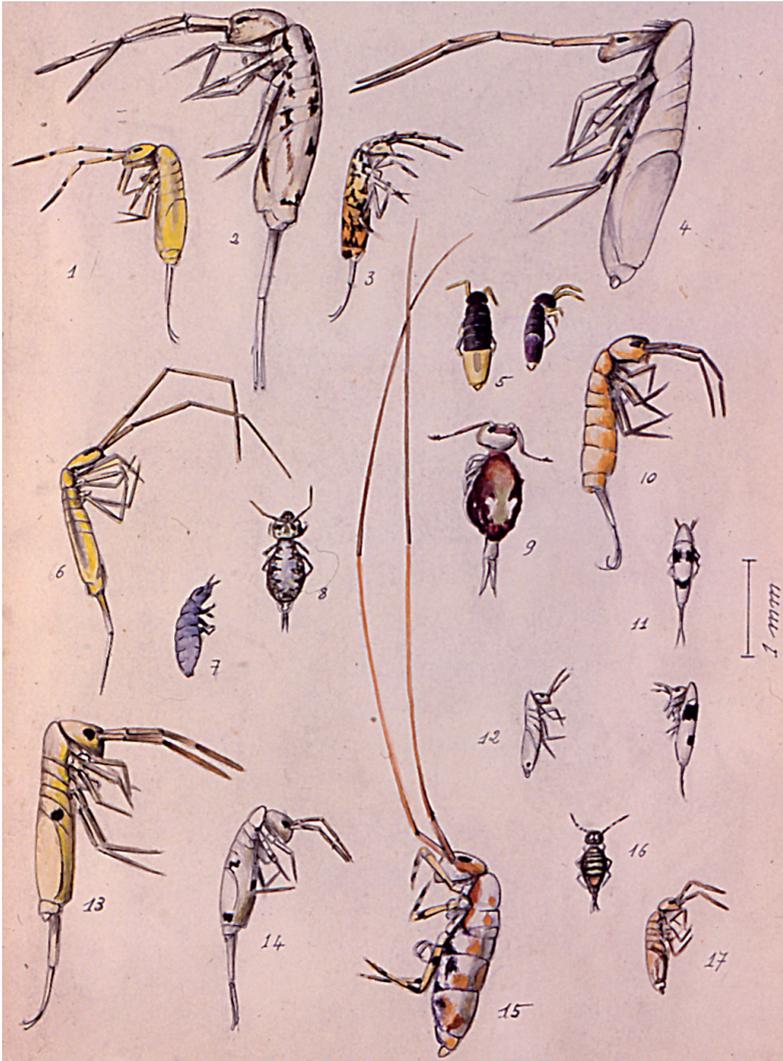


Fig. 1 - Divers Collemboles du Brésil, d'après une aquarelle de R. Arlé.

Les Collemboles cousins des Insectes, sont des Arthropodes\* formant une classe au sein de la super-classe des Hexapodes qui sont des Invertébrés possédant 3 paires de pattes. Les Collemboles sont après les Acariens les Arthropodes les plus nombreux, en espèces et en individus, dans le sol, la végétation, les grottes, le littoral sableux et la canopée. Cependant leur petite taille les rend difficiles à observer par un non-spécialiste et, pour cette raison, ils sont encore très méconnus du grand public. Il n'y a pas « d'amateurs » collectionnant ou travaillant sur les Collemboles, seule une centaine de professionnels s'y intéressent de par le monde. Ces Collemboles sont caractérisés par leur tube ventral ou collophore et par leur organe de saut la furca, restes d'appendices abdominaux.

En 1873, Lubbock leur donna le nom scientifique de *Collembola* à cause de la présence de ce tube ventral-collophore, du grec colle (colle) et embolon (piston).

Près de 8.000 espèces sont décrites dans le monde. Il doit en rester, au moins, 5 fois plus à découvrir.

---

\* Voir def d'identification et figures pages 50-51.



Fig. 2 - Voilà un *Neotropiella carli*, Collembole Neanuridae qui va vous servir de guide pour vous faire découvrir sa "classe" (photo D'Haese).

## I - Survol historique des recherches en systématique sur les Collemboles

En 350 AC, Aristote, dans son *Historia animalium*, mentionne pour la première fois un Collembole, sous le nom de “Puce des neiges, rougeâtre (sic) et velue”. Elle se nomme actuellement *Isotoma saltans* (Isotomidae), espèce pullulante sur les névés.

En 1743, le Suédois De Geer fait la première description “scientifique” d’une espèce de Collembole, le Symphyléone *Smythurus fuscus*, actuellement nommée *Allacma fusca* (Sminthuridae).

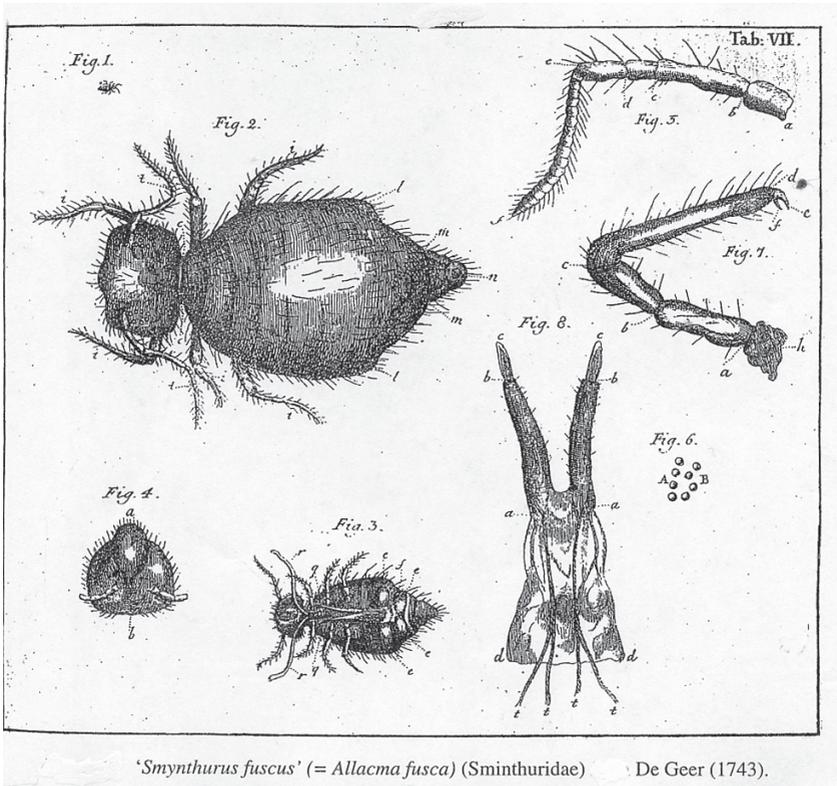


Fig. 3 - *Smythurus fuscus* (= *Allacma fusca*) (Sminthuridae)  
(d’après De Geer, 1743).

En 1758, Linné dans la 10<sup>e</sup> édition de *Systema naturae*, mentionne dix espèces de Collemboles, qu'il place dans la classe des Insecta, ordre des Aptera et toutes dans le genre «*Podura*».

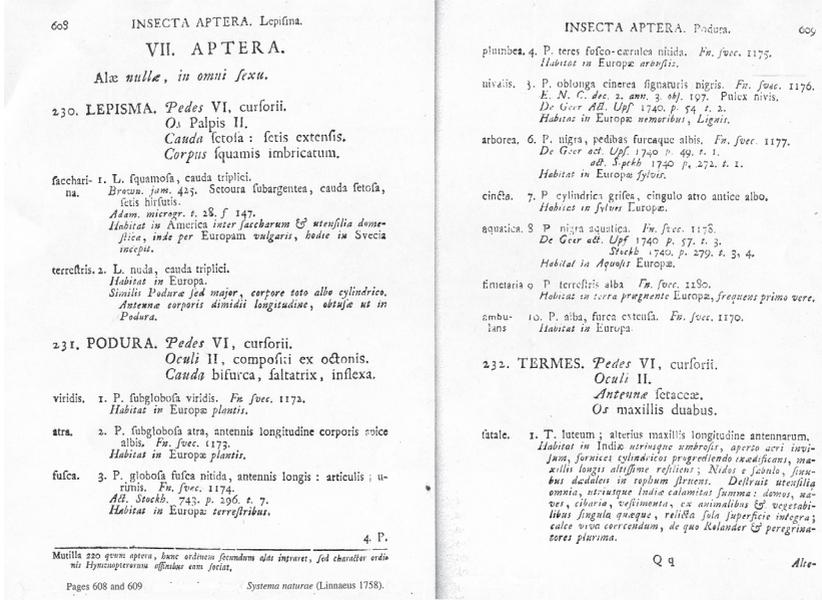


Fig. 4 - Pages 608 - 609 de la 10<sup>e</sup> édition de *Systema naturae* Linné (1758).

En 1873, l'Anglais Lubbock publie la première Monographie des Collemboles. Il y mentionne 130 espèces, toutes très bien illustrées. C'est le début de la "Collembologie" vraiment scientifique.

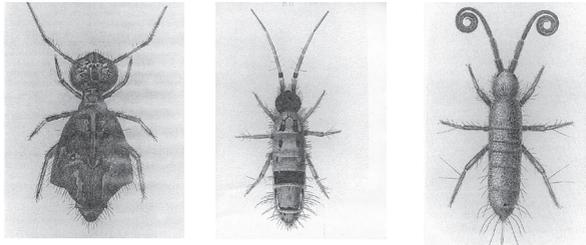


Fig. 5 - à gauche : *Sminthurus viridis* (*Sminthuridae*) (d'après Lubbock, 1873);  
Fig. 6 - au centre : *Orchesella cincta* (*Entomobryidae*) (d'après Lubbock, 1873);  
Fig. 7 - à droite : *Tomocerus longicornis* (*Tomoceridae*) (d'après Lubbock, 1873).

Depuis 1873, plus de 8.000 espèces ont été décrites dans le monde, dont la majorité après 1950.

## II - Position phylogénétique des Collemboles

Depuis longtemps, l'ancien groupe des Insectes sans aile, ou Aptérygotes, était basé sur une « symplésiomorphie », c'est-à-dire basé sur un caractère primitif partagé, à savoir l'absence d'aile.

Récemment, on a considéré que les Hexapodes se divisaient en deux grands groupes, groupes alors basés sur la position des pièces buccales :

1) Les Insectes, au sens strict, ou Ectognathes\*, caractérisés par des pièces buccales extérieures à la tête.

Ils comprennent les Insectes ailés, ou Ptérygotes, et les anciens Thysanoures, c'est-à-dire les Archaeognathes (Machilis) et les Zygentomes (Lépismes).

2) Les Entognathes\*, caractérisés par la position de leurs pièces buccales, situées dans une cavité à l'intérieur de la tête.

Ils comprennent les Diploures (Campodéidés et Japygidés), les Protoures et nos Collemboles.

\* Voir clef d'identification et figures pages 50-51.

### Phylogénie des Hexapodes : un essai de synthèse raisonnable...

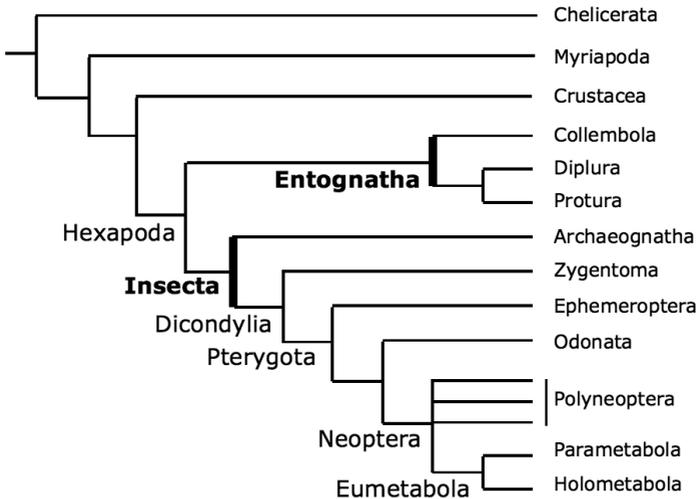


Fig. 8 - Essai de synthèse « raisonnable » de la phylogénie des Hexapodes (D'Haese, 2004).

### III - Morphologie des Collemboles

Les Collemboles sont donc des Hexapodes Entognathes aptères et de petite taille.

Cette taille est le plus souvent comprise entre 1 et 3 mm.

Le Collembole le plus petit actuellement connu est un ♂ de *Sphaeridia pilleata*, un Symphypléone Sminthurididae du Brésil, mesurant 0,12 mm et qui est, sans doute, le plus petit Hexapode adulte connu au monde.

Le plus grand Collembole connu est un Neanuridae de Nouvelle-Zélande, *Holacanthella duospinosa*, long lui de 1,7 cm.

Les Collemboles sont constitués d'une tête et de 9 segments postcéphaliques : 3 thoraciques et 6 abdominaux.

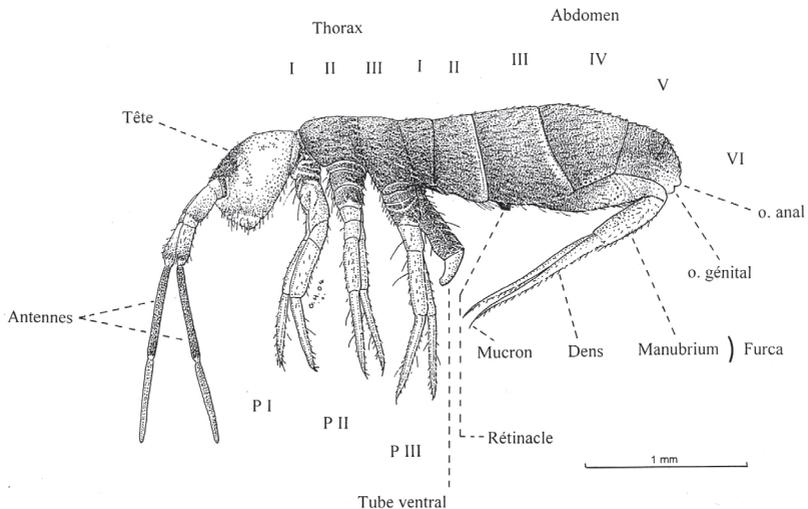


Fig. 9 - Habitus de *Dicranocentrus chimborazoensis*,  
Collembole de l'Equateur (Entomobryidae) (L : 3 à 4 mm)  
vivant sur les pentes du volcan Chimborazo  
(modifié de Najt, Thibaud & Mari Mutz, 1988).

Ces segments, thoraciques et abdominaux, sont parfois plus ou moins fusionnés chez les Néélepléones et les Symphyléones.

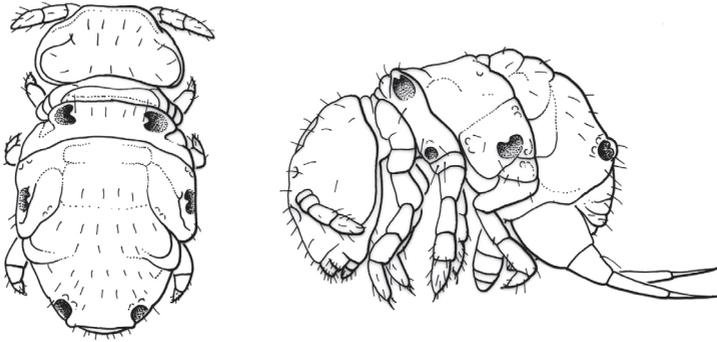


Fig.10 - Habitus de *Megalothorax minimus*, petit Néélepléone (Neelidae) (L : 0,4 mm), borearctique (modifié de Willem, 1900).

La tête, ou capsule céphalique, porte une paire d'antennes de 4 articles chacune, parfois subsegmentés. Elles sont richement ornementées, spécialement le 4<sup>e</sup> article, l'apical, de soies et de sensilles de longueur et de formes très diverses selon les taxa.

Ces soies et sensilles sont des récepteurs sensoriels.

Le 3<sup>e</sup> article porte un organe sensoriel plus ou moins complexe, typique des Collemboles, appelé organe antennaire III.

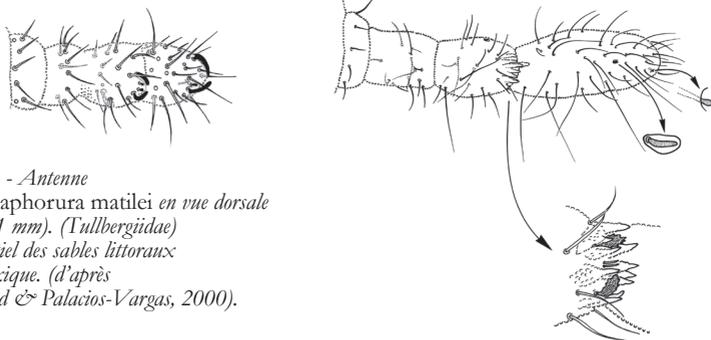


Fig. 11 - Antenne de *Mesaphorura matilei* en vue dorsale (L : 0,1 mm). (Tullbergidae) interstitiel des sables littoraux du Mexique. (d'après Thibaud & Palacios-Vargas, 2000).

Fig. 12 - Antenne de *Ongulonychius colpus* en vue dorsale (L : 0,7 mm) (Onychiuridae) troglobie d'une grotte des Picos de Europa (Espagne) (modifié de Thibaud & Massoud, 1986).

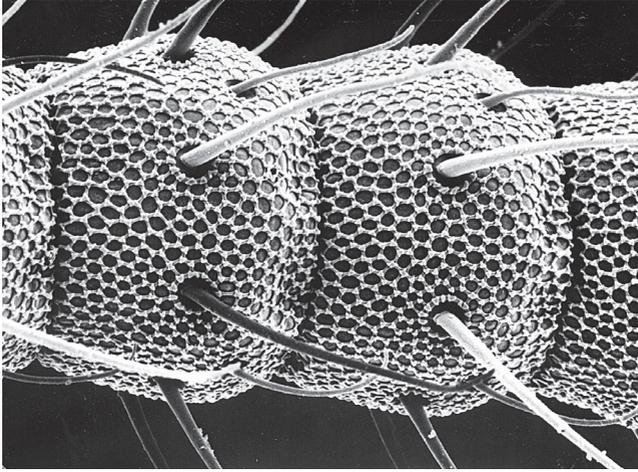


Fig. 13 - Deux articles de l'antenne d'un *Symphypleone* vus au microscope électronique à balayage (MEB X3.000) (Photo Thibaud).

Les pièces buccales des Collemboles (mandibules et maxilles), situées donc dans une cavité de la tête, sont le plus souvent de type broyeur. Les mandibules ont ainsi une partie apicale incisive (p.i.) et une partie molaire (p.m.)

Seuls des Poduromorphes Odontellidae, Brachystomellidae et Neanuridae possèdent des pièces buccales de type suceur-piqueur.

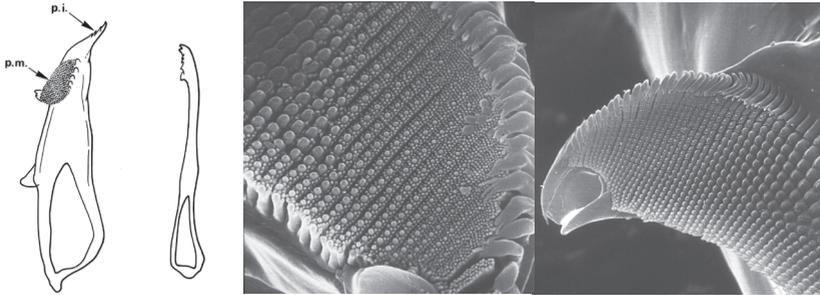


Fig. 14 - à gauche : Mandibule classique de type broyeur, avec p. m. : pars molaris ; p.i. : pars incisiva. Plus à droite : mandibule de type suceur d'un *Neanuridae* ;

Fig. 15 - à droite : Détails de la partie apicale d'une mandibule (MEB X4.000) et de la partie molaire (MEB X7.000) (Photos Thibaud).

La tête porte classiquement 16 yeux élémentaires « atypiques », soit 8 cornéules de chaque côté. Ce nombre est souvent réduit, et parfois même nul, chez des espèces édaphiques, interstitielles ou troglobies.

Vu le nombre réduit de cellules nerveuses dans les lobes optiques, l'acuité visuelle des Collemboles, même pour les espèces avec 16 cornéules, doit être très réduite.

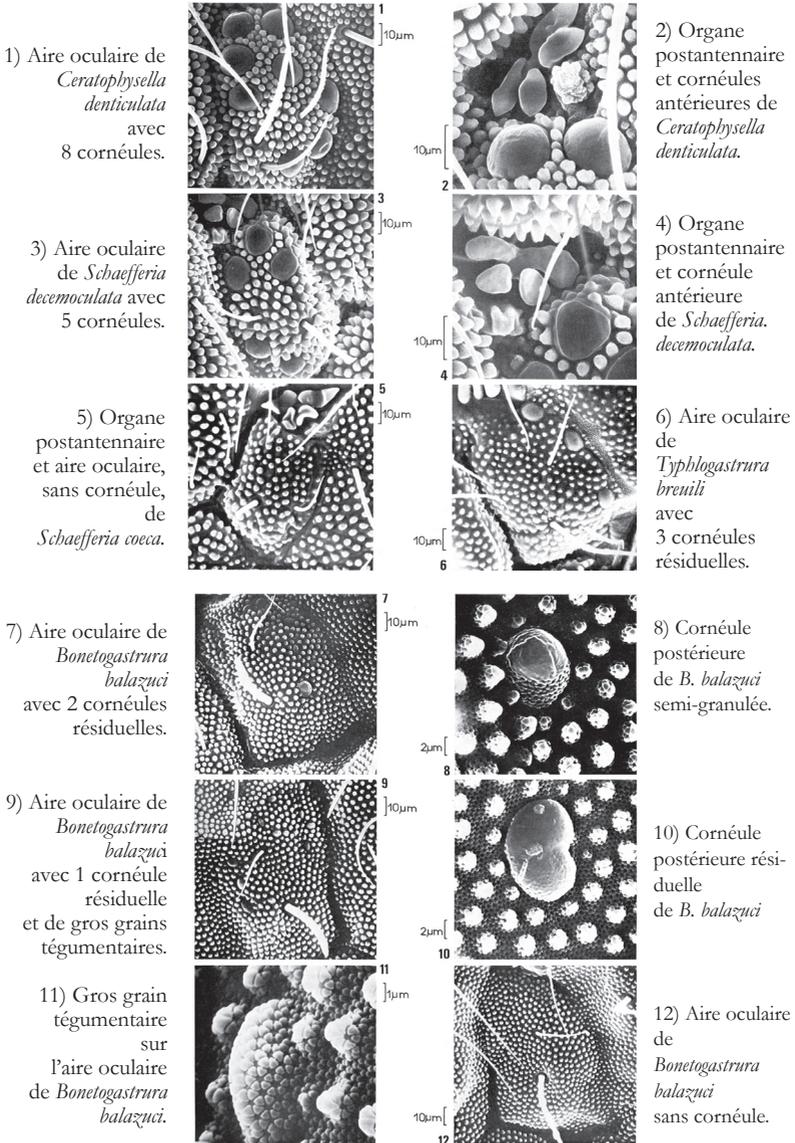


Fig. 16 - Photos au MEB d'aïres oculaires, avec un nombre de cornéules complet (8 + 8) ou régressé, chez des Poduromorphes Hypogastruridae héméidaphiques et cavernicoles (d'après Thibaud & Massoud, 1973).

Toujours sur la tête, entre la base antennaire et l'aire oculaire, se trouve l'organe postantennaire de forme variable selon les groupes, parfois lui aussi absent chez quelques genres d'Hypogastruridae, d'Entomobryidae, de Tomoceridae et de Sminthuridae.

Cet organe aurait un rôle sensoriel olfactif. Il est assimilé, par certains auteurs, à l'organe de Tömösvary des Myriapodes et aux pseudoculi des Protoures.

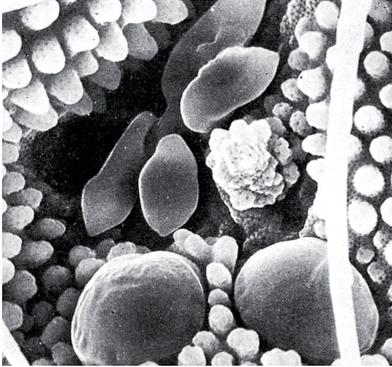


Fig. 17 - Photo au MEB de l'organe postantennaire et de 2 cornéules de *Ceratophysella denticulata* (Hypogastruridae) (d'après Thibaud & Massoud 1973).

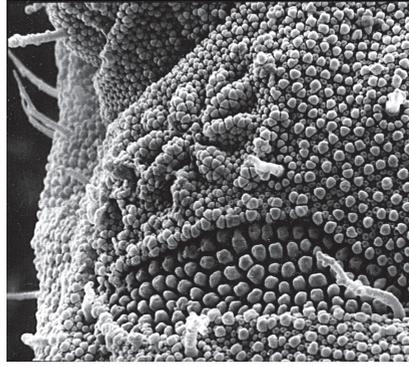


Fig. 18 - Photo au MEB d'une pseudocelle, en haut, et de l'organe postantennaire, en bas, d'un *Scaphaphorura arenaria* (Tullbergiidae) (d'après Thibaud & Christian, 1989).

Le thorax est formé de 3 segments portant chacun une paire de pattes uniramées constituées de 6 articles recouverts de soies, avec à l'apex un tibiotarse terminé par une griffe plus ou moins longue et fine.

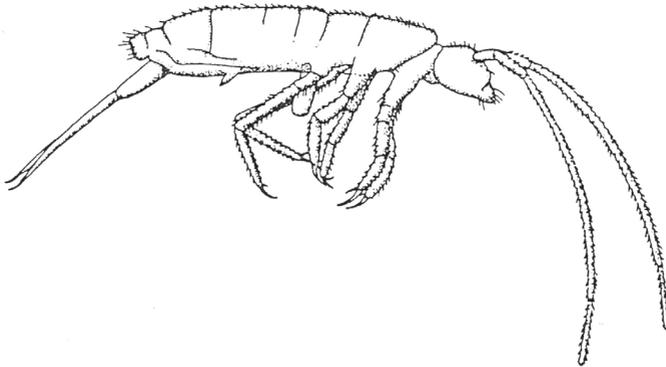


Fig. 19 - Habitus de *Tritomurus falcifer* (Tomoceridae) troglodyte endémique des grottes de Haute-Garonne, aveugle et dépigmentée (L. : 2 mm) (d'après Thibaud, 2003).

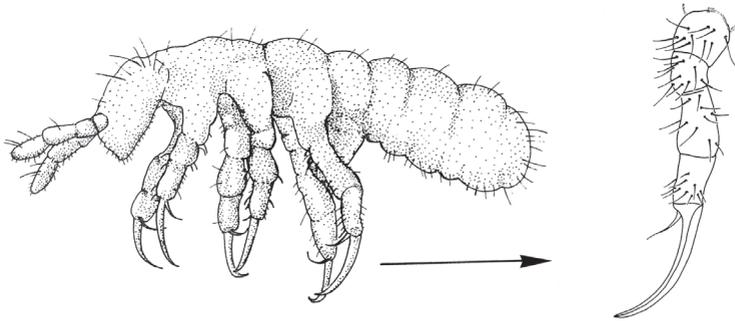


Fig. 20 - Habitus et détail de la patte III d'*Ongulonychiurus colpus*, (*Onychiuridae*) troglobie endémique des Picos de Europa (Espagne) (L : 3 mm) (d'après Thibaud & Massoud, 1986).

L'abdomen est formé de 6 segments. Certains d'entre eux portent des appendices ventraux :

- le 1<sup>er</sup> sternite porte le tube ventral ou collophore, cylindrique, plus ou moins long selon les groupes. Chez les Symphypléones on note la présence de deux filaments exsertiles parfois très longs. Ce tube ventral est toujours présent. Il joue un rôle important dans l'équilibre ionique et hydrique et pour l'adhérence de l'animal à certains substrats. C'est un caractère unique (synapomorphie) définissant les Collemboles.

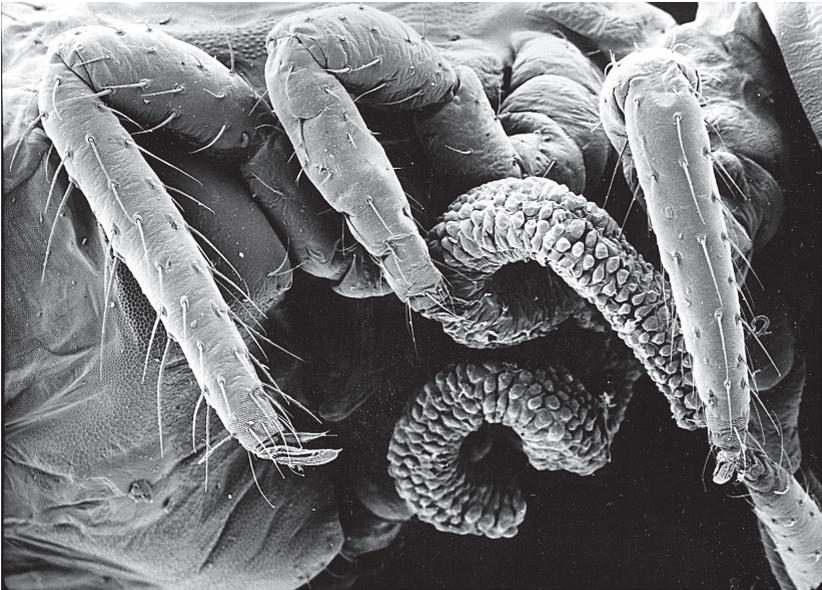


Fig. 21 - Photo au MEB des pattes et des filaments exsertiles du tube ventral d'un Symphypléone (photo Thibaud).

- le 2<sup>e</sup> sternite ne porte pas d'appendice.
- le 3<sup>e</sup> sternite porte le rétinaclum ou tenaculum, organe d'accrochage de la furca. Il est formé d'un corps impair où s'insèrent deux bras pairs dentés.
- le 4<sup>e</sup> sternite porte la furca, l'organe de saut emblématique des Collemboles. Cette furca est constituée d'un manubrium basal impair où sont insérées les 2 dents terminées chacune par un mucron.

Cet organe de saut permet un comportement de fuite devant les prédateurs. Les bons sauteurs, tels les Entomobryomorphes du genre *Entomobrya* (Entomobryidae) de 1 mm de haut, font des bons de 16 cm !

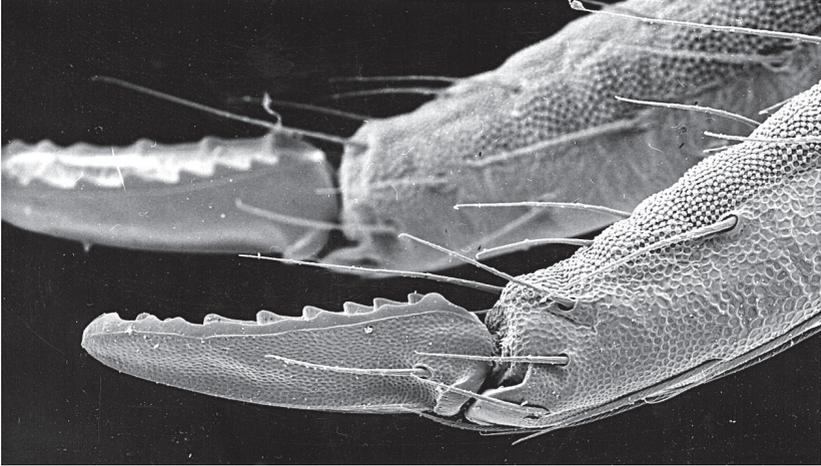


Fig. 22 - Photo au MEB des mucrons et de la partie apicale des dents d'un Symphyléone (photo Thibaud).

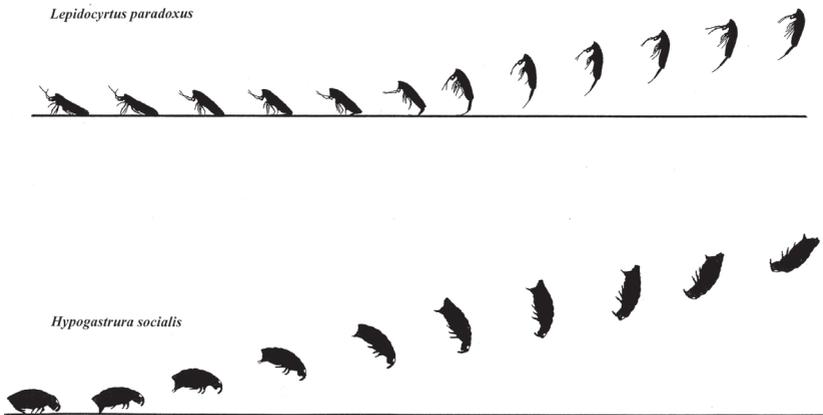


Fig. 23 - Séquences du début de saut périlleux, en bas, chez *Hypogastrura socialis* (Hypogastruridae) et, en haut, chez *Lepidocyrtus paradoxus* (Entomobryidae) (modifié de Christian, 1979).

Chez de nombreux taxa édaphiques ou interstitiels, ces deux derniers appendices ventraux, rétinaclé et furca, sont régressés ou même, sont absents comme chez la plupart des Onychiuridae et tous les Tullbergiidae.

L'orifice génital impair est situé, chez les deux sexes, sur une plaque génitale placée sur le 5<sup>e</sup> sternite.

L'orifice anal est situé sur le 6<sup>e</sup> et dernier sternite, où il débouche entre les 3 valves anales.

Le 6<sup>e</sup> segment porte, dorsalement, chez de nombreux Poduromorphes et Entomobryomorphes, deux ou plusieurs épines anales.

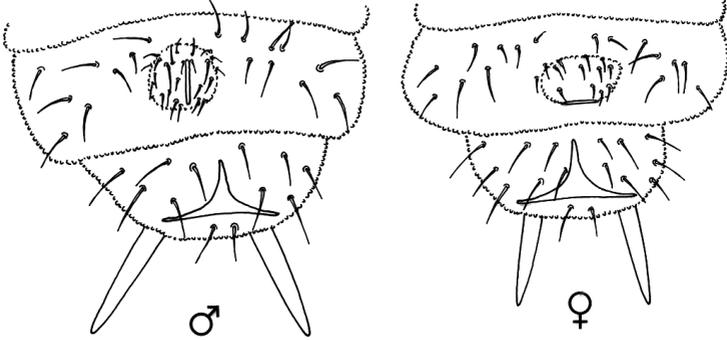


Fig. 24 - Sternites V et VI d'un ♂, à gauche, et d'une ♀, à droite, avec 2 épines anales dorsales, chez un Hypogastruridae.

Rappelons que chez les Symphyléones et les Néépléones, le thorax et l'abdomen peuvent voir certains de leurs segments fusionnés.

L'aspect du corps et la pigmentation de l'épiderme sont très variables comme nous le verrons sur des photos plus loin.

Le tégument, peu sclérifié, présente des ornements ou des granulations épicuticulaires diverses et variées. Il porte des soies ordinaires mécanoréceptrices et des sensilles plutôt chémoréceptrices.

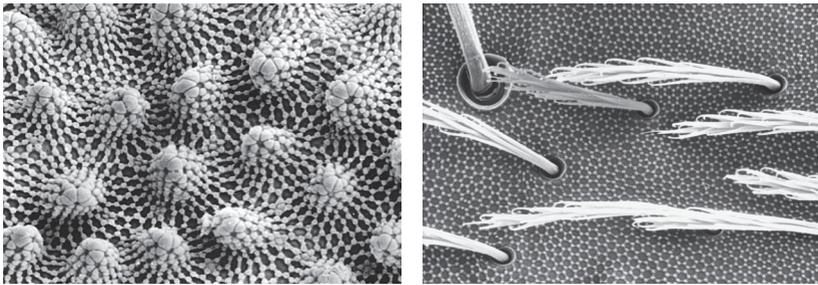


Fig. 25 - Photos, à gauche : du tégument de *Neanura muscorum* (Neanuridae) (MEB X1.200) et, à droite : du tégument et de soies d'un Arthropléone (MEB X1.000) (photos Thibaud).

L'étude de la position et de la forme de ces soies et de ces sensilles, fait l'objet de la chétotaxie. Cette chétotaxie est devenue très importante pour la description des espèces et l'étude des lignées phylétiques.

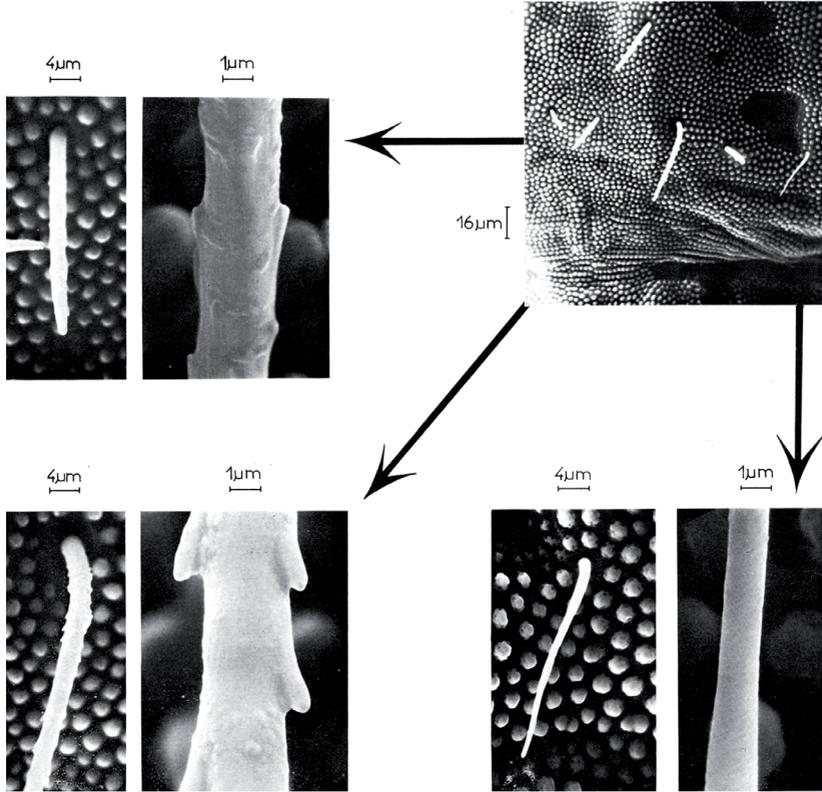


Fig. 26 - Photos au MEB du tergite III de *Bonetogastrura balazuci* (Hypogastruridae). Photos montrant les soies de la rangée postérieure, avec de gros plans de la microchète p1 (en haut à gauche), de la macrochète p2 (en bas à gauche) et de la soie sensorielle p4 (en bas à droite) (d'après Thibaud & Massoud, 1973).

Fig. 27 - Page ci-contre :  
 Dessins illustrant la description d'une espèce des sables littoraux de Nouvelle-Calédonie :  
*Paraxenylla piloua* (Hypogastruridae).  
 La chétotaxie dorsale de la tête et du corps est représentée à gauche, celle des articles antennaires III et IV en haut à droite, celle ventrale de l'abdomen en bas à droite et celles de la furca et du tibiotarse de la patte I au milieu. (d'après Thibaud et Weiner, 1997).

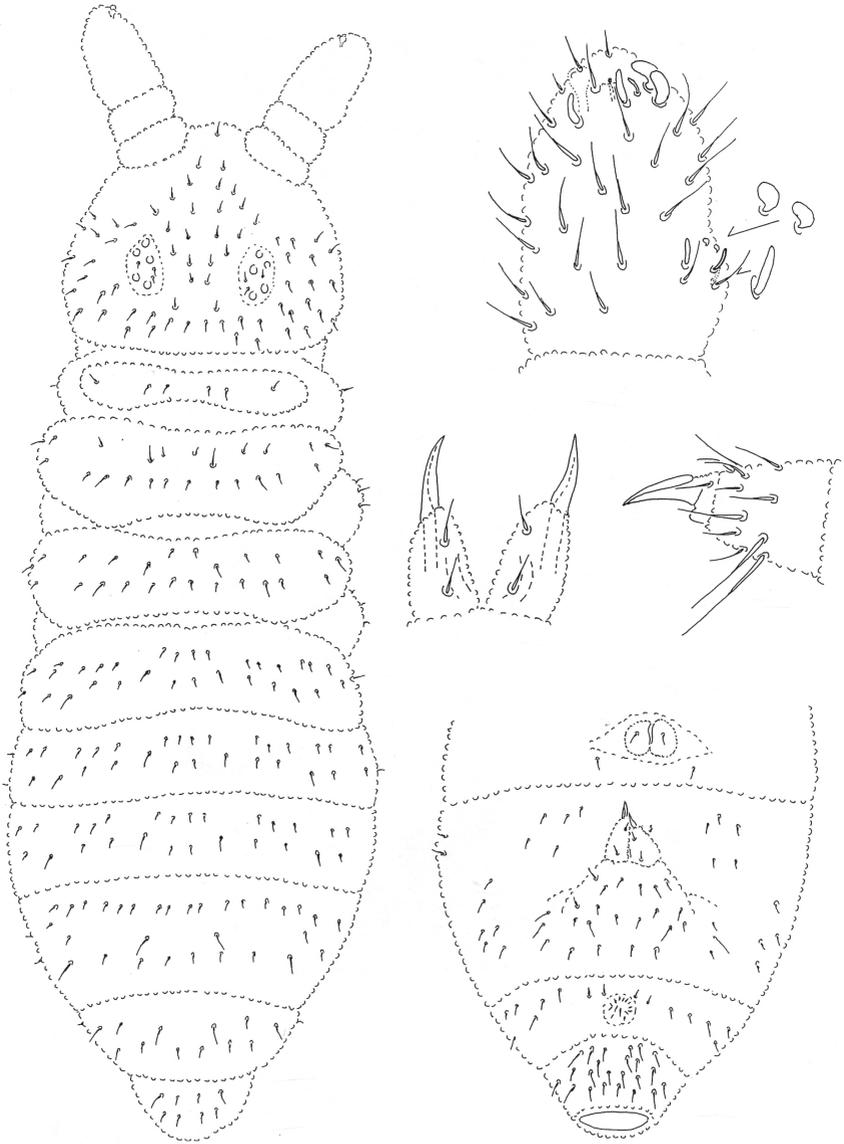


Fig. 27.

Le corps de nombreux genres de Tomoceridae, d'Entomobryidae et de Paronellidae est couvert de soies et d'écaillés, ces dernières étant des soies transformées.

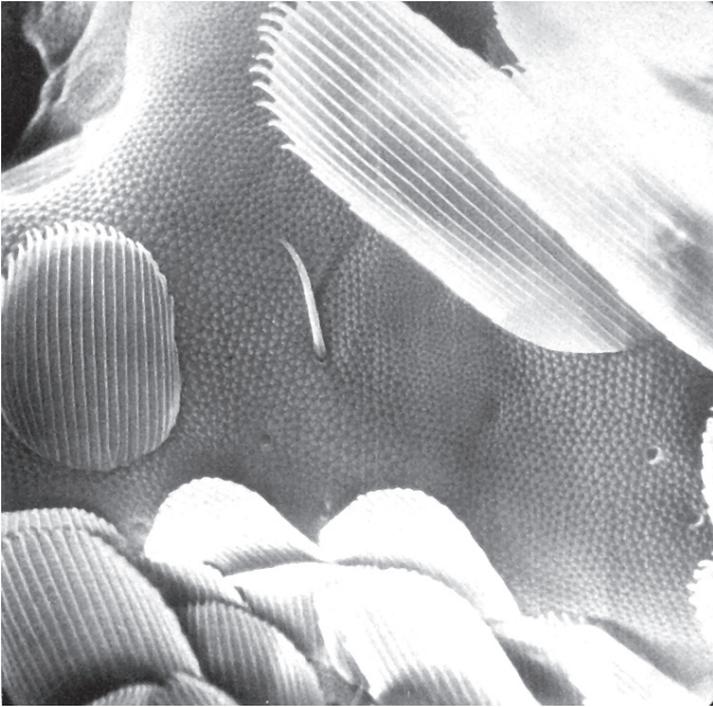


Fig.28 - Photo au MEB d'écaillés de *Plutomurus* sp. (Tomoceridae) du Japon (photo Thibaud).

Le tégument des Onychiuridae porte des pores spéciaux, improprement nommées « pseudocelles », qui, lors de l'attaque d'un prédateur, sécrètent un liquide répugnatoire qui les protège.

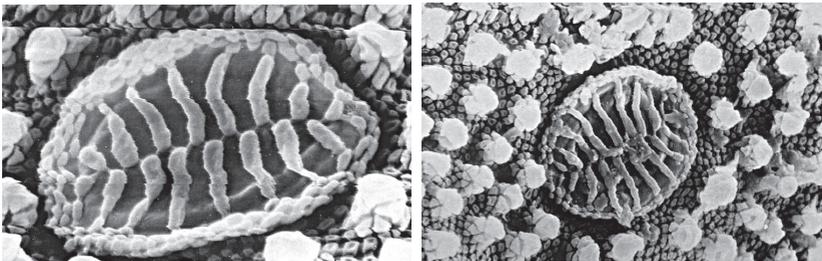


Fig. 29 - Photos au MEB de Pseudocelles. A droite, d'un *Protaphorura* sp. (Onychiuridae). A gauche, d'un *Ongulonychiurus colpus* (Onychiuridae) (d'après Thibaud & Massoud, 1986).

## IV - Classification des Collemboles

La classe des Collemboles fut subdivisée en quatre ordres par Börner en 1906, division basée sur la morphologie.

- Corps allongé et segmenté (« Arthropleona ») :

Poduromorpha et Entombryomorpha,

- Corps arrondi et à la segmentation plus ou moins effacée (« Symphypleona » s.l.) :

Neelipleona et Symphypleona.

Ces quatre ordres sont subdivisés maintenant en seize super-familles :

- Poduromorpha : au pronotum (thorax I) bien développé, avec trois super-familles :

Hypogastruroidea, Neanuroidea et Onychiuroidea.

- Entombryomorpha : au pronotum réduit, avec trois super-familles : Isotomoidea, Tomoceroidea et Entombryoidea.

- Neelipleona : au thorax plus développé que l'abdomen, avec une super-famille : Neelidea.

- Symphypleona : à l'abdomen plus développé que le thorax, avec neuf familles :

Arrhopalitidae, Bourletiellidae, Dicyrtomidae, Katiannidae, Mackenziellidae, Sminthuridae, Sminthurididae, Spinothecidae et Sturmidae.

Remarquons que les récents travaux de Cladistique et de Systématique Moléculaire ne remettent pas fondamentalement en cause cette subdivision des Collemboles, subdivision datant de plus d'un siècle...

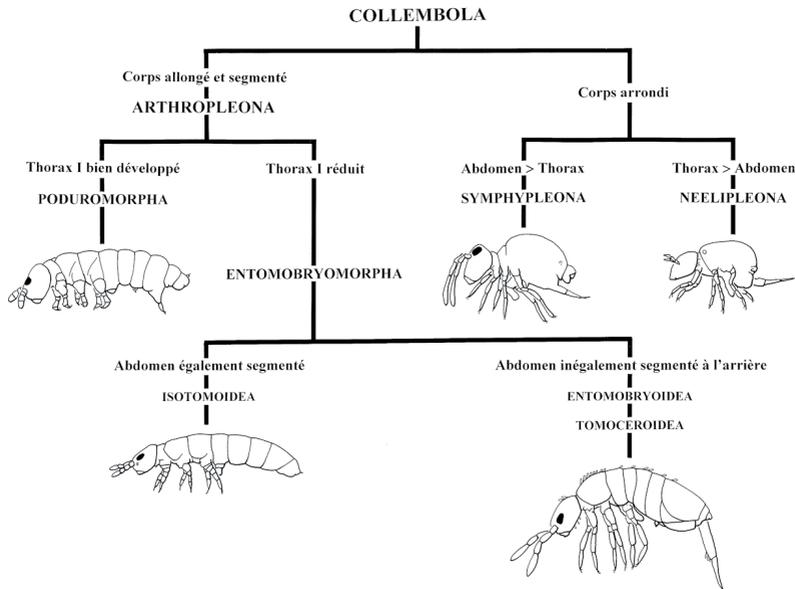


Fig. 30 Classification de la classe des Collemboles (d'après Thibaud, 2003).

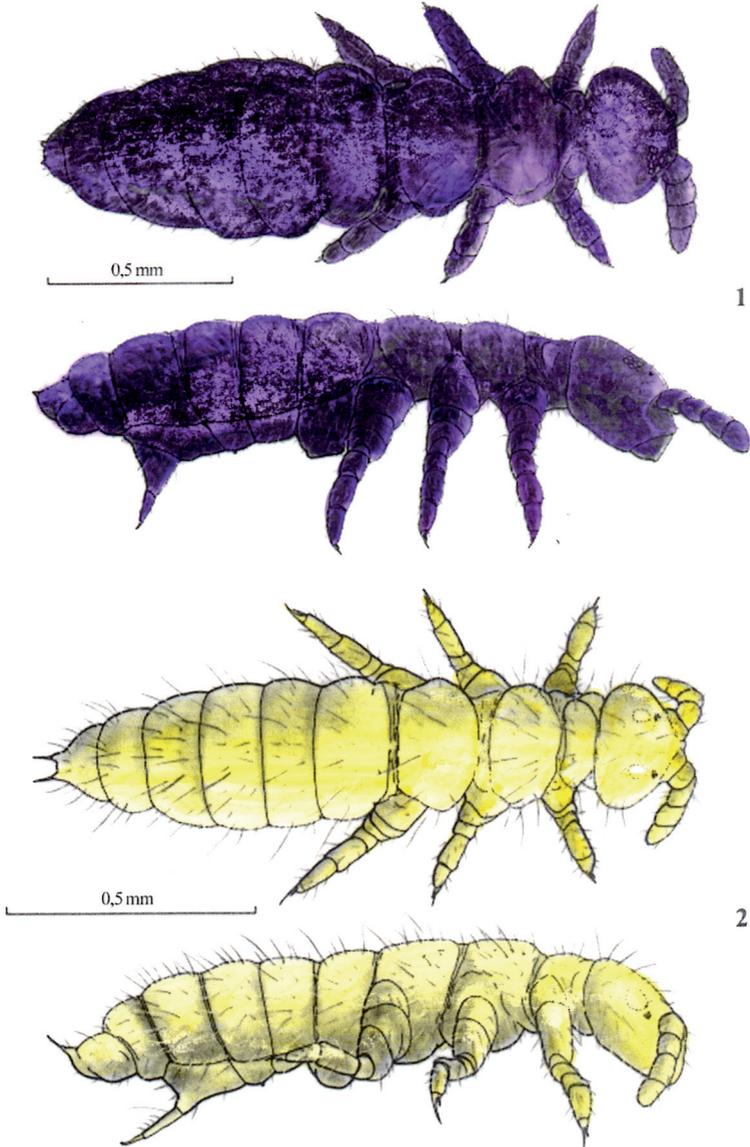
**Poduomorpha - Hypogastruridae**

Fig. 31 - 1 : Habitus dorsal et de profil d'*Hypogastrura viatica*, espèce hémiedaphique, cosmopolite ;  
2 : Habitus dorsal et de profil de *Bonetogastrura balazuci*,  
espèce troglobie, endémique d'une grotte d'Ardeche  
(modifié de Thibaud, Schulz & Gama Assalino, 2004).

**Poduromorpha - Neanuridae**

Fig. 32 - à gauche : *Caledonimeria mirabilis* endémique de Nouvelle-Calédonie. 5 mm (photo Thibaud). A droite : *Synameria orientalis* endémique du Népal. 2 mm (photo Cassagnan).



Fig. 33 - *Holacanthella paucispinosa* endémique de Nouvelle-Zélande (L : 3 à 12mm) (photo D'Haese).

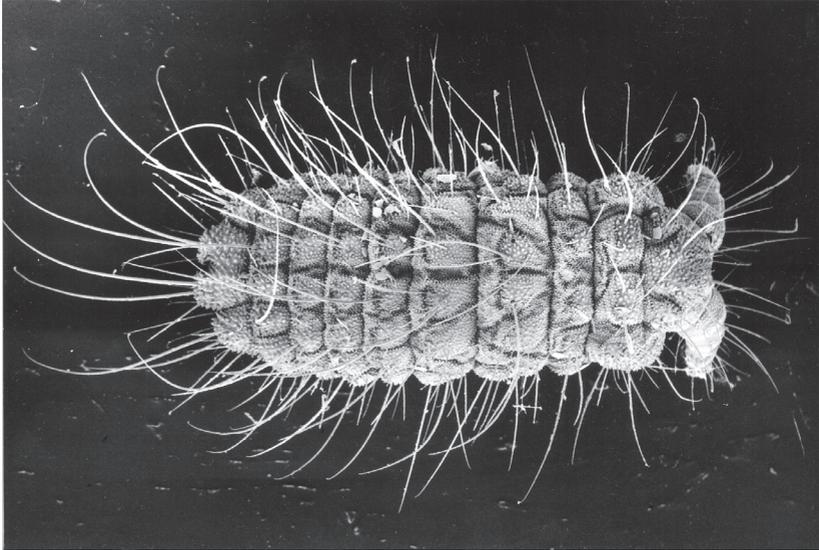


Fig. 34 - *Neanura muscorum cosmopolite* (L : 2 à 3,5mm) (photo Thibaud).

### Poduromorpha - Onychiuridae



Fig. 35 - A gauche : *Tetrodontophora bielensis* d'Europe Centrale (L : 5 à 12 mm) (photo Thibaud) ; à droite : *Onychiurus* sp. d'Argentine (photo D'Haese).

### Entomobryomorpha - Isotomidae



Fig. 36 - *Crytopygus sverdrupi*, *Isotomidae antarctique* (L : 1,2 mm) (photo D'Haese).

### Entomobryomorpha - Tomoceridae



Fig. 37 - *Tomocerus (Pogonognathellus) sp. d'Europe* (L : 4 à 6mm) (photo D'Haese).

## Entomobryomorpha - Entomobryidae

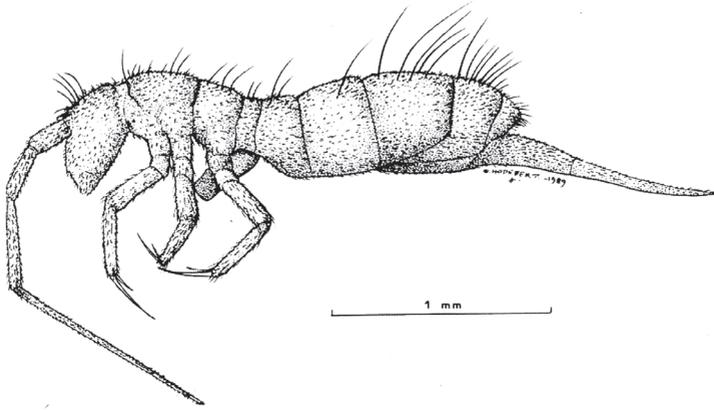


Fig. 38 - *Bessoniella procerata troglodie relicta* des Pyrénées (L : 2 à 2,6mm)  
(d'après Debarveng & Thibaud, 1989).



Fig. 39 - *Orchesellinae* (*Dicranocentrus* sp. ?) des Yungas argentins (photo D'Haese).

## Neelipleona - Neelidae



*Fig. 40 - Neelus sp. d'Europe centrale (L. : 0,6 mm)  
(photo D'Haese).*

## Symphyleona



*Fig. 41 - Allacma sp. (Sminthuridae) de Nouvelle-Calédonie, sur champignons (photo D'Haese).*



Fig. 42 - En haut, *Allacma* sp (*Sminthuridae*) de Nouvelle-Zélande  
et en bas, *Dicyrtoma* sp (*Dicyrtomidae*) de France (photos D'Haese).

## V - Paléontologie des Collemboles

Les Collemboles sont les premiers Hexapodes à apparaître dans les archives fossiles au début du Dévonien (- 390 millions d'années) dans la faune de Rhynie en Ecosse. Cette espèce, *Rhyniella praecursor*, a été décrite à partir de spécimens qui appartiendraient au moins à trois groupes différents : Hypogastruridae, Neanuridae et Isotomidae.

Exception faite de ces fossiles remarquables, on connaît aussi un Isotomidae trouvé dans l'ambre du Canada qui daterait du Crétacé. D'autres gisements d'ambre ont fourni des fossiles beaucoup plus récents (éocène) au Canada, au Liban, au Mexique, en République Dominicaine et en Pologne, ces fossiles appartiennent à des genres actuels, voir même à des espèces actuelles. Les Collemboles constituent généralement 3,5 % de toutes les espèces trouvées dans l'ambre.

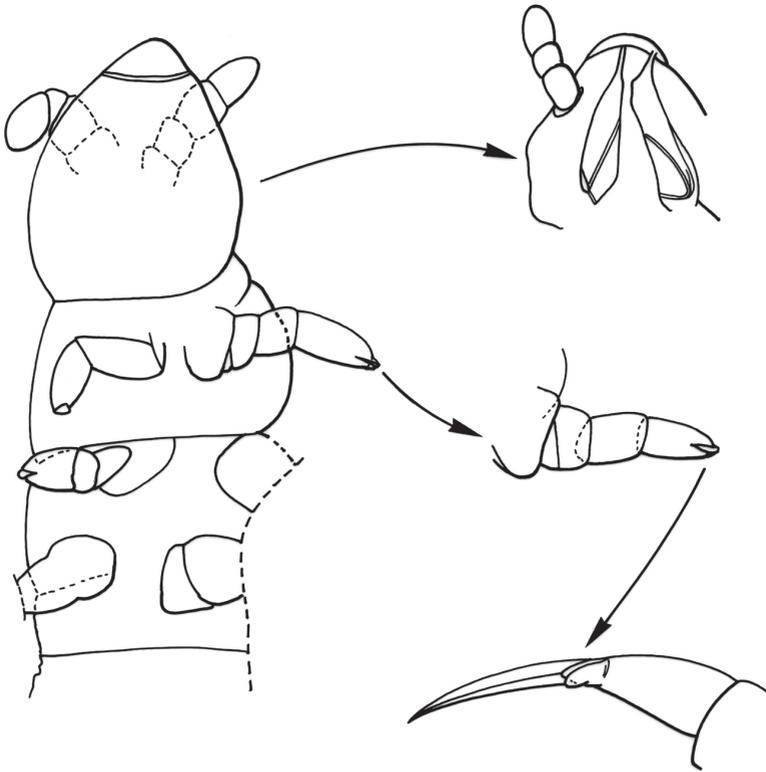


Fig. 43 - Dessin du Collembole fossile *Rhyniella praecursor* du Dévonien moyen.  
(- 400 millions d'années) (modifié de Massoud, 1967).

La découverte de coprolithes de la fin du Silurien (412 millions d'années) et du début du Dévonien suggèrent que des Myriapodes et des Collemboles, auraient eu un rôle fondamental dans les premiers écosystèmes terrestres.

L'ancienneté des fossiles de Collemboles atteste la précocité de l'émergence de ce groupe primitivement aptère au sein des Hexapodes.

Plus de 8.000 espèces de Collemboles ont été décrites à ce jour, ce qui ne représente probablement qu'une petite partie de la diversité spécifique totale de ce groupe et témoigne donc de l'explosion évolutive de ceux-ci et de leur succès évolutif dans tous les milieux.



Fig. 44 - *Symphyléone Sminthuridae* (*Allacma* sp.?) fossile de l'ambre de la Baltique (photo D'Haese).

## VI - Anatomie des Collemboles

Tous les Collemboles, même les plus petits comme les interstitiels sa bleux de 0,2 mm de long, présentent les mêmes organes internes. C'est un extra-ordinaire exemple de « miniaturisation ».

La tête contient :

- les pièces buccales,
- les glandes salivaires (3 ou 4 paires),
- les néphridies labiales (1 paire),
- le tube digestif antérieur, ou stomodeum, prolongation de la cuticule externe dans la tête, qui est donc soumis régulièrement au phénomène de la mue.
- le cerveau,
- le ganglion sous-oesophagien,
- le système neuro-sécréteur, dont des corpora allata avec peu de cellules.
- un manchon aortique.

Le corps contient :

- le corps gras, ou tissu adipeux,
- le système musculaire, très complexe,
- le système circulatoire, ou « cœur dorsal »,
- la chaîne nerveuse, formée de 3 ganglions thoraciques et 1 abdominal, ce dernier fusionné avec le ganglion métathoracique,
- les ovaires ou les testicules,
- le tube digestif moyen, ou mesenteron, endodermique, qui subit lui aussi un remplacement total à chaque mue,
- le tube digestif postérieur, ou proctodeum, ectodermique et donc soumis, lui aussi, à la mue.

Les Collemboles n'ont pas de néphridie abdominale.

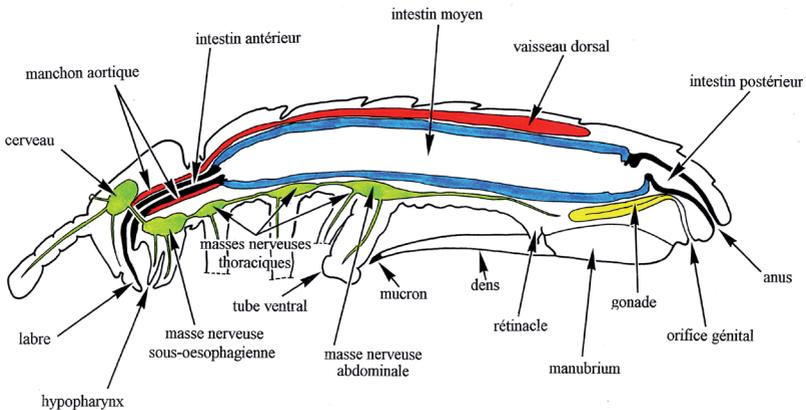


Fig. 45 - Coupe anatomique schématique d'un Collembole Arthropléone.

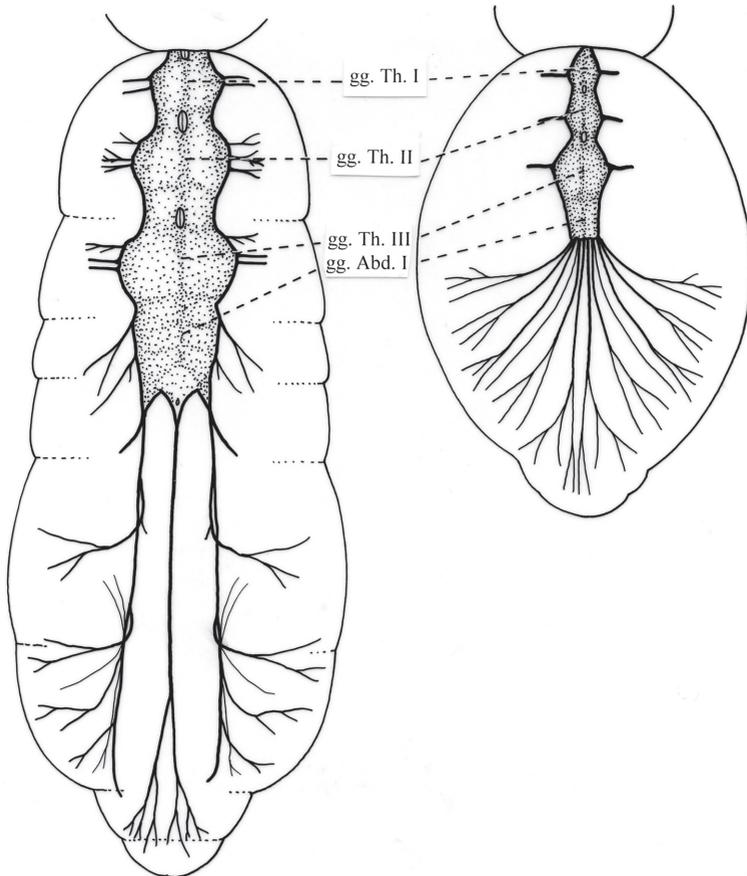


Fig. 46 - Système nerveux thoracique et abdominal de Collemboles :  
à gauche, d'un *Tomocerus* (Tomoceridae) ; à droite d'un *Allacma* (Sminthuridae)  
(modifié de Brauner, 1981).

La majorité des espèces de Collemboles ont une respiration cutanée.

Seuls les Entomobryomorphes Actaletidae et la plupart des Symphyléones ont un système respiratoire trachéen plus ou moins développé, système qui leur a permis en partie, pour certains, de s'épanouir hors du sol dans la strate herbacée, la végétation et même la canopée.

Certains Symphyléones ont aussi leur cuticule recouverte d'une couche de cire hydrofuge. La présence de trachées et celle de cire sur la cuticule limitent les pertes d'eau corporelle et permettent donc, à certaines de leurs espèces, la colonisation du milieu aérien. Cependant, c'est sans doute aussi, et surtout, dans la composition de l'hémolymphe de ces biotes qu'il faut chercher pour expliquer leurs possibilités exceptionnelles de rétention hydrique.

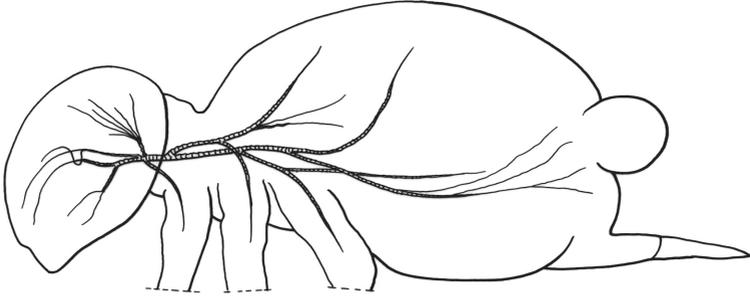


Fig. 47 - Schéma du réseau trachéen d'un *Allacma* (*Sminthuridae*)  
(modifié de Betsch & Vannier, 1977).

## VII - Reproduction chez les Collemboles

Les sexes sont séparés, il y a donc des ♂ et des ♀.

En général, il n'y a pas de différence morphologique très importante entre les deux sexes, seule la forme des orifices génitaux diffère.

Cependant, chez certaines espèces de Symphypléones les ♂ présentent des caractères sexuels secondaires sur les antennes et l'abdomen. Quant aux ♀ elles portent des appendices anaux et des soies élargies.

La reproduction se fait sans accouplement. Le ♂ dépose sur le substrat des spermatophores formés d'une gouttelette de sperme portée, le plus souvent, par un pédoncule. La taille de ces spermatophores varie, selon les espèces, de 50 µm à 1 mm.

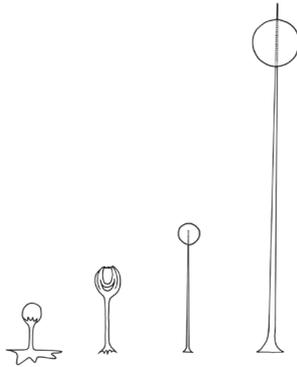


Fig. 48 : Quelques spermatophores de Collemboles.

Chez la plupart des espèces le dépôt des spermatophores et la fécondation de la ♀ se font au « hasard ».

Chez de nombreuses espèces d'Entomobryomorpes le dépôt des spermatophores est stimulé par la présence de la ♀.

Chez de plus rares espèces encore, le dépôt et la réception sont « dirigés » par les deux partenaires : - le ♂, très actif, pousse la ♀ vers les spermatophores, chez *Podura aquatica* (Poduridae); - le ♂ ébauche une parade nuptiale, puis « entoure » la ♀ d'une barrière de spermatophores chez *Dicyrtomina minuta* (Dicyrtomidae); - ♂ et ♀ effectuent une vraie parade nuptiale, avec succession d'interactions de stimuli-réponses comme chez *Vertagopus* et *Proisotoma* (Isotomidae); - allant jusqu'au transport du ♂ par la ♀, par accrochage de leurs antennes, puis dépôt du spermatophore, et, enfin, le ♂ « conduit » la ♀ au spermatophore chez *Sminthurides aquaticus* (Sminthurididae).

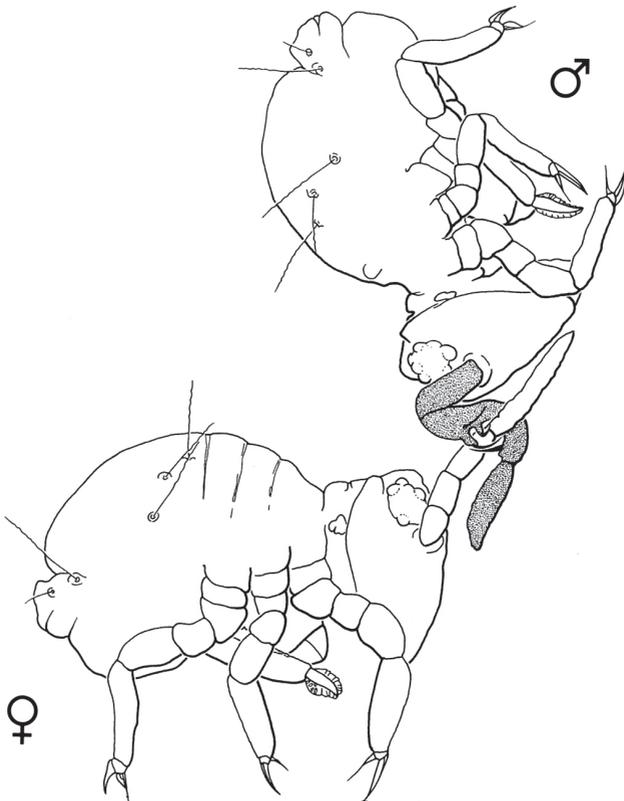


Fig. 49 - Schéma de la parade nuptiale de *Sminthurides aquaticus* (Sminthurididae).  
La ♀ portant le ♂ par accrochage de leurs antennes (modifié de Betsch, 1980).

La reproduction parthénogénétique est signalée chez quelques espèces des genres *Mesaphorura*, *Neanura*, *Folsomia* et *Isotoma*.

## VIII - Œufs, développement embryonnaire

Les œufs sont pondus le plus souvent par paquet de 8 à 80, mais parfois isolément comme chez les *Tomocerus* (Tomoceridae)

Une ♀ pond de 1 à 10 fois dans sa vie selon les espèces.

Les œufs sont sphériques, d'un diamètre moyen de 0,1 à 0,3 mm, avec une paroi lisse ou ornementée selon les taxa.

Les œufs sont parfois enrobés d'excrément comme chez les *Dicyrtomina* (Dicyrtomidae) pour résister à la dessiccation du biotope.

Les œufs de certaines espèces, surtout épigées, sont des formes de résistance pour passer les périodes climatiques difficiles.

La durée du développement embryonnaire est très variable selon les espèces et les conditions du milieu : de 2/3 jours jusqu'à près de 2 mois et même 6 chez *Tetrodontophora* (Onychiuridae), mais en général de 2 semaines.



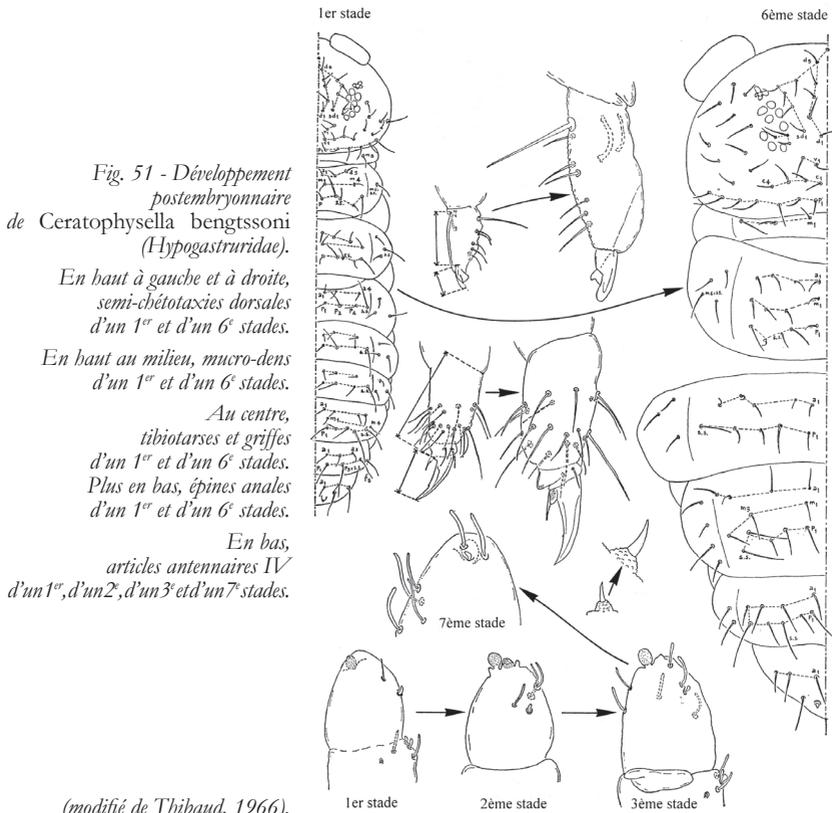
Fig. 50 - *Neanura muscorum* (Neanuridae) et sa ponte (photo D'Haese).

## IX - Développement postembryonnaire

Les Collemboles sont des « amétaboles », c'est-à-dire qu'ils ne subissent pas de métamorphose. De l'œuf sort un jeune, le 1<sup>er</sup> stade, presque identique morphologiquement à l'adulte, mais plus petit. Selon les espèces, il continuera à grandir pendant 2 à 12 mues juvéniles pour parvenir à la maturité sexuelle, puis continuera à muer sa vie durant. La chétotaxie se développe petit à petit par addition de soies à chaque mue juvénile jusqu'au stade adulte.

La durée du développement postembryonnaire est très variable selon les espèces et les conditions du milieu : de 1 semaine jusqu'à 5 mois, en général de 1 à 2 mois.

La croissance linéaire est discontinue, puisqu'elle est conditionnée par les mues alors que la croissance pondérale est plus continue.



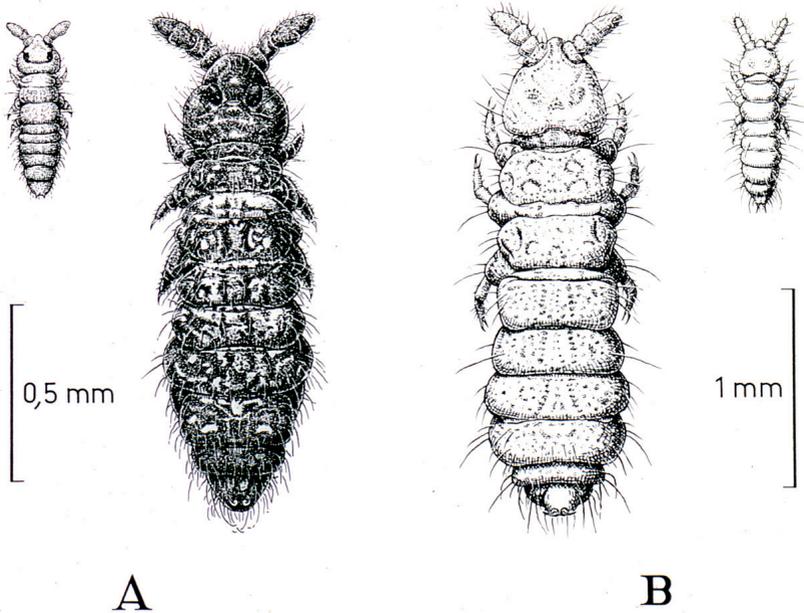


Fig. 52 - Habitus dorsaux de 1er stades et d'adultes d'Hypogastruridae.  
 A gauche, *Ceratophysella denticulata*, espèce hémiedaphique-troglobile, cosmopolite  
 (L : 1 mm, pigmentée, avec 8+8 cornéules).  
 A droite, *Bonetogastrura balazuci* espèce troglobie, endémique d'une grotte d'Ardèche  
 (L : 2 mm, dépigmentée, avec de 3+3 à 0+0 cornéules) (d'après Thibaud, 1970).

## X - Cycle vital, longévité

Le cycle vital, c'est-à-dire la durée de vie allant de l'œuf à l'œuf est, selon les espèces, de 2 mois à 1 an.

La longévité est, selon les espèces, de 3 mois à 3 ans.

Ces durées sont de plus en plus longues au fur et à mesure que l'on passe des espèces épigées aux espèces hémiedaphiques, puis aux espèces troglobies.

Signalons que les Collembolés, comme de nombreux autres Arthropodes, stockent de moins en moins d'eau et de plus en plus de graisse dans leurs tissus au fur et à mesure de leur croissance et de leur vieillissement.

## XI - Cycle d'intermue (CIM) des adultes

L'existence de mues chez l'adulte est un caractère primitif que les Collemboles partagent avec les autres « Aptérygotes » et avec certains Myriapodes, Arachnides et Crustacés. Lors de ces mues adultes, ni la taille, ni la morphologie ne changent, sauf dans les cas d'épitoque comme nous le verrons plus loin.

La durée du CIM, période allant de la mue  $n$  à la mue  $n+1$ , varie, selon les espèces, de 4 jours à 2 mois, en général de 1 semaine à 1 mois.

Durant sa vie adulte un Collembole peut muer une vingtaine à une soixantaine de fois selon les espèces et les conditions du milieu.

Chaque intermue peut se diviser en 3 périodes (ex. des durées pour un *Bonetogastrura* (Hypogastruridae) troglobie :

- Première période de jeûne, courte (1 jour), juste avant l'exuviation, le nouveau mesenteron n'étant pas encore fonctionnel,

- Période d'alimentation, beaucoup plus longue (26 à 30 jours), le mesenteron étant alors fonctionnel,

- Deuxième période de jeûne (3 à 7 jours), correspondant à la dégénérescence du vieux mesenteron et à la formation de la nouvelle cuticule et du nouveau mesenteron.

Ceci explique pourquoi les Collemboles ont une alternance régulière de périodes de jeûne et de périodes d'alimentation et, ce, durant toute leur vie. Ceci est important en écologie, car un Collembole doit donc être considéré comme « inactif » dans le système saprophage pendant près de 20 à 30% de sa durée de vie ! Ce phénomène n'est pratiquement jamais pris en considération dans les études d'écologie globale...

Les Isotomidae semblent avoir les CIM les plus courts, puis les Hypogastruridae et les Entomobryidae, ensuite les Tomoceridae et, enfin, les Neanuridae et les Onychiuridae dont les CIM sont aussi les plus divers en durée.

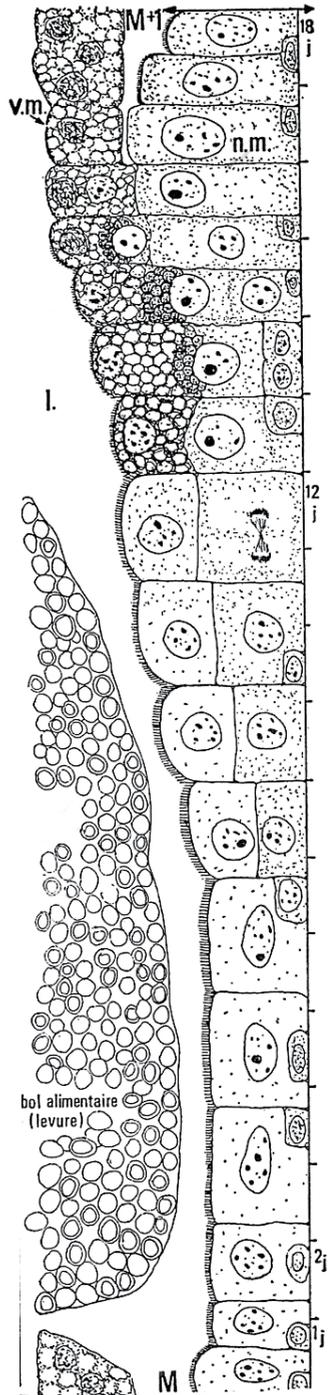


Fig. 53 - Schéma du cycle du mesenteron lors de l'intermue. *l* : lumière du mesenteron ; *M* : mue ; *M + 1* : mue suivante ; *n.m.* : nouveau mesenteron ; *v.m.* : vieux mesenteron. (d'après Thibaud, 1970).

## XII - Influence des facteurs du milieu sur la vie des Collemboles température et humidité

### Quelques définitions :

Les températures et humidités léthales sont, conventionnellement, celles auxquelles 50% des individus d'une population meurent en 24 heures. Il y en a donc une inférieure et une supérieure.

L'optimum global est une zone favorable à la vie, zone assez large, entre les deux températures et les deux humidités léthales.

L'optimum absolu est une zone plus ponctuelle.

Ces optimums combinent une température et une humidité, ou une bande de températures et d'humidités très favorables, ou favorables, à la célérité des phénomènes biologiques et physiologiques, avec une mortalité la plus basse, ou assez basse, inférieure ou égale à 10% environ.

### Température

Pour les œufs, les jeunes et les adultes des espèces de Collemboles européennes :

Les températures léthales inférieures sont en général de -1 à -4°C, mais parfois de -10°C.

Il faut souligner que tous les Collemboles sont intolérants à la congélation et, pour surmonter les périodes de gel, les individus abaissent leur point de congélation en maintenant leur milieu intérieur en l'état de « surfusion », c'est-à-dire à l'état liquide, afin d'éviter la formation de cristaux de glace pouvant endommager leurs tissus.

Certaines espèces d'Onychiuridae et d'Isotomidae, vivant sur le continent Antarctique (*Cryptopygus antarcticus*), au Spitzberg ou sur les glaciers, peuvent abaisser leur point de congélation jusqu'à -30°C et ceci grâce à la production d'un « agent antigel » dans leurs tissus.

Les températures léthales supérieures vont de 25 à 30°C, selon les espèces, mais pour certaines, plus rares, jusqu'à 50°C.

En Europe, l'optimum thermique va de 8 à 16°C.

Sous les Tropiques, l'optimum thermique est plus élevé, il va de 22 à 32°C.

Les Collemboles sont donc des animaux plutôt eurythermes, c'est-à-dire à assez large tolérance thermique.

Les durées du développement et du CIM des adultes diminuent au fur et à mesure que la température augmente et, ce, jusqu'à la température léthale supérieure.

Durée des stades juvéniles et l'intermue chez l'adulte  
en fonction de la température

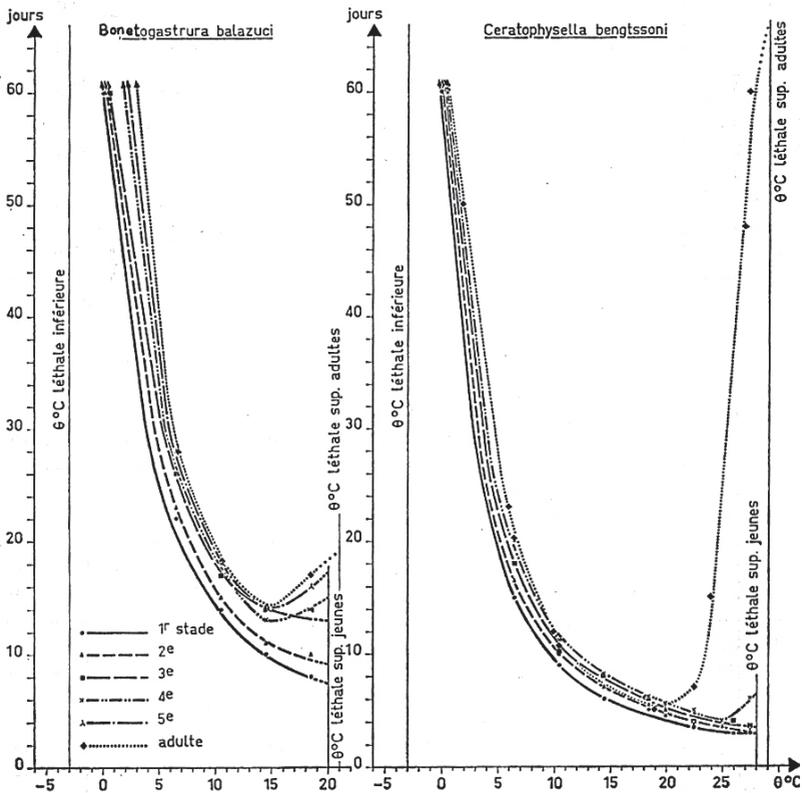


Fig. 54 - Durée des stades juvéniles et de l'intermue chez l'adulte en fonction de la température chez *Bonetogastrura balazuci*, troglobie et chez *Ceratophysella bengtssoni*, hémiedaphnique (*Hypogastruridae*). La durée des stades diminue au fur et à mesure que la température augmente, sauf pour les 4<sup>e</sup>, 5<sup>e</sup> stades et les adultes de *Bonetogastrura* et les 4<sup>e</sup>ème stades et les adultes de *Ceratophysella* (d'après Thibaud, 1970).

### Humidité

L'optimum hygrométrique pour les Collemboles est de 90 à 100% d'Humidité Relative de l'air (HR). Ce sont donc des animaux sténogrobes, c'est-à-dire à faible tolérance au déficit hygrométrique de l'air.

Rappelons que la majorité des espèces de Collemboles ont une respiration cutanée. Cette perméabilité cuticulaire permet donc les échanges respiratoires et facilite les transferts hydriques corporels. Seuls les Entomobryomorphes

Actaletidae et la plupart de Symphyléones ont un système respiratoire trachéen, une cuticule et une hémolymphé spéciale, ce qui leur a permis de vivre hors du sol dans la strate aérienne herbacée.

La plupart des Collembolés édaphiques répondent au dessèchement du substrat seulement après le point de flétrissement permanent ( $pF = 4,2$ ) : Ce sont donc des animaux eurydrobies. Ils fuient le substrat avant que le point d'hygroscopie maximale ne soit atteint, c'est-à-dire après le départ de l'eau capillaire et au moment où il règne encore dans les interstices du substrat une HR de l'air de près de 100%.

C'est l'impossibilité pour ces animaux d'utiliser l'eau du substrat qui détermine leur fuite. Même soumis à un fort dessèchement le sol en profondeur constitue donc toujours un excellent milieu protecteur grâce à ses réserves hydriques utilisables par ces biotes.

Les Collembolés du sol sont donc plus aptes à lutter contre la dessiccation que ne le pensaient les anciens auteurs. Il ne faut pas confondre en effet « résistance au dessèchement du substrat » et « résistance à un déficit hygrométrique de l'air ambiant ».

Enfin, certaines espèces de Brachystomellidae (*Brachystomella parvula*) et d'Isotomidae (*Folsomides parvulus* et *Isotomurus palustris*) développent une adaptation spéciale à la dessiccation, l'anhydrobiose. Ils fabriquent des « logettes » et peuvent se « dessécher » plusieurs mois et reprendre ensuite leur activité si le milieu se réhydrate.

### Vie sub-aquatique

Chez certains taxa, surtout des édaphiques et des troglobies, des œufs immergés dans l'eau se développent normalement et éclosent sous l'eau. Cette possibilité des œufs à survivre sous l'eau confère à certaines espèces de Collembolés une grande résistance aux inondations et un pouvoir de dissémination par les eaux.

Les jeunes et les adultes de ces mêmes espèces peuvent vivre plus d'un mois sous l'eau. Ils finissent, le plus souvent, par mourir quand se produit leur mue, ne pouvant alors se débarrasser de leur exuvie.

Beaucoup d'espèces de Collembolés, surtout celles du sol et des grottes, ont donc une possibilité de vie sub-aquatique.

Ceci nous permet de mieux imaginer la vie de ces Hexapodes dans les forêts marécageuses du Carbonifère. A l'apparition de la forêt feuillue, à la fin du Crétacé inférieur, au sol couvert d'humus, les Collembolés ont alors colonisé le sol et le sous-sol en occupant les niches disponibles. Cette expansion a été possible grâce à leur polyphagie, à leurs caractères physiologiques et à leurs facultés d'adaptation écologique. Ce sont, pour certains, de véritables « fossiles vivants », encore appelés espèces « panchroniques », dont les larges aptitudes écophysiologiques leur ont permis de traverser les ères géologiques tout en conservant le faciès de leurs lointains ancêtres.

### XIII - Nourriture des Collemboles

Ils sont, pour la plupart, polyphages principalement détritivores. Ils se nourrissent de débris organiques : parenchyme foliaire, bois en décomposition, excrément et cadavre d'animaux, et surtout de pollens, d'Algues, de mycelium et spore de Champignons et de Bactéries.

Ce sont donc des détritivores et ils jouent un rôle non négligeable dans les processus de Biodégradation comme nous le verrons plus loin.

Certaines espèces, spécialement les troglobies, sont limivores : elles absorbent des limons argileux, enrichis par des Bactéries et des Champignons en substances azotées et en facteurs de croissance.

De rares espèces sont carnivores, telles des *Friesea* et des *Metisotoma*. Ils mangent ainsi des Nématodes, des Tardigrades et des Rotifères.

Des cas de cannibalisme ont été signalés chez les *Friesea*, qui mangent aussi les œufs d'autres espèces.

### XIV - Prédateurs et parasites des Collemboles

Les prédateurs des Collemboles sont des Myriapodes Chilopodes, des Araignées, des Opilions, des Pseudoscorpions, des Acariens, des Insectes Diptères, Coléoptères et Formicidae, ainsi que certains Reptiles, Batraciens et Oiseaux.

Ce rôle, important, des Collemboles comme ressource trophique, reste encore trop souvent négligé en écologie.

Rappelons que les Onychiuridae et d'autres Poduromorphes sont épargnés par les prédateurs, grâce à leur production de substances « repoussantes » (autohémorrhée), substances excrétées à travers des pores cuticulaires, tels les « pseudocelles », ou au niveau des articulations du corps (cf. Fig. 29)

Les parasites internes des Collemboles sont des Microsporidies et d'autres Protozoaires, des Grégarines et des Nématodes.

### XV - Récolte des Collemboles

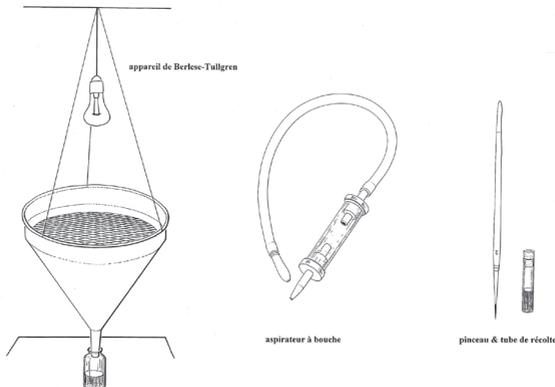


Fig. 55 - Appareil de Berlese-Tullgren, aspirateur à bouche, pinceau et tube de récolte, utilisés pour la collecte des Collemboles .

Ces petits animaux se collectent par « chasse à vue », avec un pinceau ou un aspirateur à bouche ou à poire.

Pour des études quantitatives, on utilise un appareil dit de « Berlese-Tullgren », appareil pouvant être plus ou moins sophistiqué.

Les Collemboles sont conservés dans de l'éthanol (70 à 95%). Leur étude nécessite, après décoloration, un montage entre lame et lamelle dans un liquide conservateur, avant leur examen au microscope.

## XVI - Densité de population, biomasse et distribution

La densité des Collemboles est très variable selon les biotopes. Quand ils sont présents, cette densité varie de 1.000 à 1.000.000 d'individus au m<sup>2</sup> avec des moyennes de 10.000 à 100.000.

Par exemple, dans une forêt de chênes sessiles en Ile-de-France, on trouve :

litière : 6.000 individus au m<sup>2</sup>,

0 - 5 cm : 20.000 individus au m<sup>2</sup>,

- 5 - 10 cm : 2.000 individus au m<sup>2</sup> = soit un total de 28.000/m<sup>2</sup>.

La majorité des Collemboles vivent dans la litière et les couches superficielles des sols forestiers et dans la végétation.

Selon les espèces :

Le poids frais d'un Collembole adulte varie de 0,2 à 1,5 mg.

Le poids sec d'un Collembole adulte varie de 0,05 à 0,3 mg.

La biomasse, pour 50.000 individus/m<sup>2</sup>, varie de 10 à 75 g / poids frais.

La biomasse, pour 50.000 individus/m<sup>2</sup>, varie de 2,5 à 15 g / poids sec.

La biomasse des Collemboles du sol représenterait ainsi de 1 à 10% de la biomasse de la faune du sol.

Le métabolisme de leurs populations serait, elle aussi, de 1 à 10% du métabolisme de la faune édaphique.

Les Collemboles représenteraient de 0,4 à 3% de l'énergie des écosystèmes terrestres.

Certaines espèces de Collemboles ont une répartition au « hasard », souvent en agrégats. Ceci pouvant s'expliquer par l'hétérogénéité des sols et donc des sources de nourriture et, aussi, par le fait que leurs œufs sont pondus en tas et que ces biotes se déplacent assez peu.

30 à 40 espèces de Collemboles peuvent parfois coexister dans le même biotope.

## XVII - Rôles des Collemboles dans les écosystèmes terrestres

Ces microarthropodes constituent, avec les Acariens, un élément majeur dans la mésofaune du sol, aussi bien en densité (10.000 à 100.000 individus par m<sup>2</sup>) qu'en nombre d'espèces (20 à 60 % du nombre total d'arthropodes). Même s'ils ne sont pas les plus remarquables, les Collemboles sont probablement parmi les Hexapodes les plus abondants à la surface de la planète. Ceci est d'autant plus vrai que l'on a jusqu'à présent très largement sous-estimé leur diversité dans certains milieux inhabituels comme la canopée des forêts ou encore aux pôles.

Les Collemboles interviennent de manière relativement importante dans les processus de transformation de la matière organique, la biodégradation, en disséminant et en contrôlant les organismes décomposeurs.

En effet, rappelons que la majorité des Collemboles se nourrissent aux dépens de la Microflore du sol (Algues, Bactéries et Champignons) et jouent ainsi un rôle important dans le maintien de l'équilibre de la chaîne alimentaire et, donc, dans l'équilibre des écosystèmes terrestres dans leur ensemble. Ils forment un maillon de la chaîne des décomposeurs du sol.

Ce sont aussi des « fragmenteurs » secondaires qui réduisent peu à peu la taille des éléments organiques soit directement, soit par l'intermédiaire des déjections des fragmenteurs primaires (Isopodes, Diplopodes, larves d'Insectes).

Sous l'action microbienne, leurs milliards de crottes ou fèces diffusent dans les sols des nutriments organo-argileux indispensables au développement de la végétation... et donc aussi du notre !

## XVIII - Habitats et formes de vie

Les Collemboles ont envahi tous les biotopes terrestres de notre planète. On les rencontre ainsi des bords de mer jusqu'aux neiges éternelles à plus de 7.700 m et même en Antarctique. Ils sont présents sous tous les climats et sous toutes les latitudes.

Ils vivent le plus souvent en forêt dans la litière, l'humus, les premiers centimètres du sol et dans la végétation. Certains se sont adaptés à la vie cavernicole, d'autres à la vie dans l'interstitiel sableux et dans les déserts. Certains Entomobryoides et Symphyléones se sont « émancipés » du sol humide et ont envahi le milieu épigé aérien.

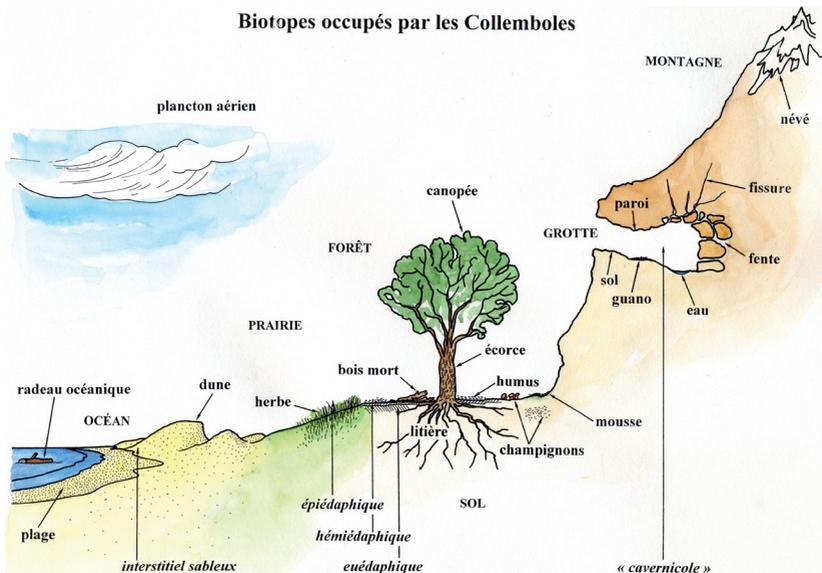


Fig. 56 - Biotopes occupés par les Collemboles.

On peut distinguer les :

- **épiédaphiques**, vivant au-dessus du sol, sur la végétation : Entomobryoides et Symphyléones. Ils sont bien pigmentés, avec yeux, antennes, pattes et furca bien développés. Ces biotes occupent aussi la canopée, où ils sont, ici encore, l'un des groupes dominants (6 à 7 %).

- **hémiedaphiques**, vivant dans la litière et les premiers centimètres du sol (humus) : Poduromorphes (ex. type les *Hypogastrura*) et Isotomides. Ils présentent des caractères morphologiques intermédiaires entre les précédents et les suivants.

- **euédaphiques**, vivant dans le sol profond : Onychiurides. Ils sont dépigmentés, avec yeux, antennes, pattes et furca réduits et, même souvent absents pour les yeux et la furca.

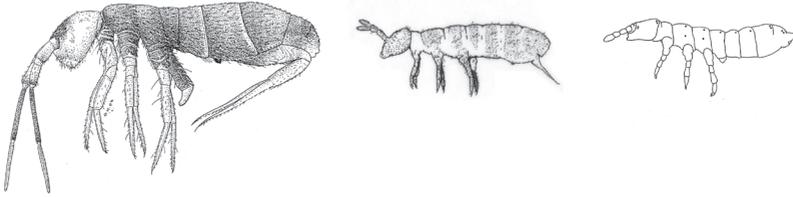


Fig. 57 - Habitus de 3 formes de vie : à gauche, épiédaphique *Dicranocentrus chimborazoensis* (Entomobryidae) ; au centre, hémiedaphique *Folsomia candida* (Isotomidae) ; à droite, euédaphique *Onychiurus* sp (Onychiuridae) (modifiés de Najt, Thibaud & Mari Mutz, 1988 ; et de Thibaud & Massoud, 1986).

- **interstitiels sableux**, ou psammobiontes, vivant dans les sables littoraux et continentaux : Certaines espèces d'Hypogastruridae, de Neanuridae, de Tullbergiidae, d'Isotogastruridae et d'Isotomidae. Ils se rapprochent des euédaphiques, et sont donc dépigmentés, avec des appendices assez courts, très souvent sans yeux et sans furca. Mais ils possèdent un corps souvent très souple leur permettant de s'insinuer entre les grains de sable sans en démolir la structure.

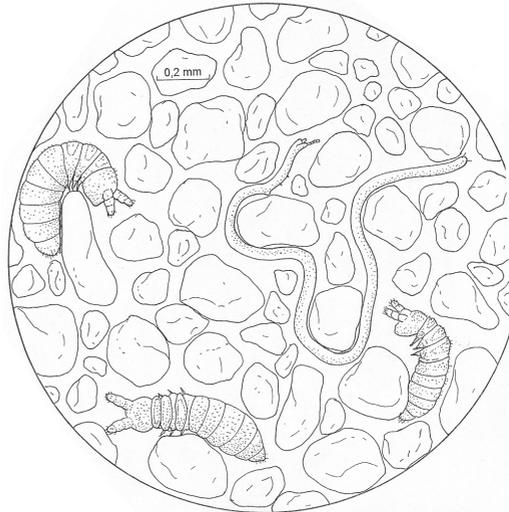


Fig.58 - Sable littoral vu sous la loupe binoculaire, avec trois spécimens de *Friesea anophthalma* (Neanuridae) et un de l'Acarien *Nematalycidae* *Gordialycus* (d'après Thibaud, 2007).

- **troglobies**, ou cavernicoles « vrais », vivant exclusivement dans les grottes : Les espèces des genres *Bonetogastrura*, *Typhlogastrura*, *Ongulogastrura*, *Ongulonychurus*, *Bessoniella*, *Tritomurus*, *Verboesfiella*, *Troglopedetes*, *Pseudosinella*, *Arrhopalites*. Ils sont eux aussi dépigmentés et sans yeux, mais avec des appendices souvent allongés et les griffes des pattes et les sensilles très longues et fines. Cependant, leur adaptation à la vie cavernicole est surtout biologique et écophysologique, comme nous le verrons plus loin.

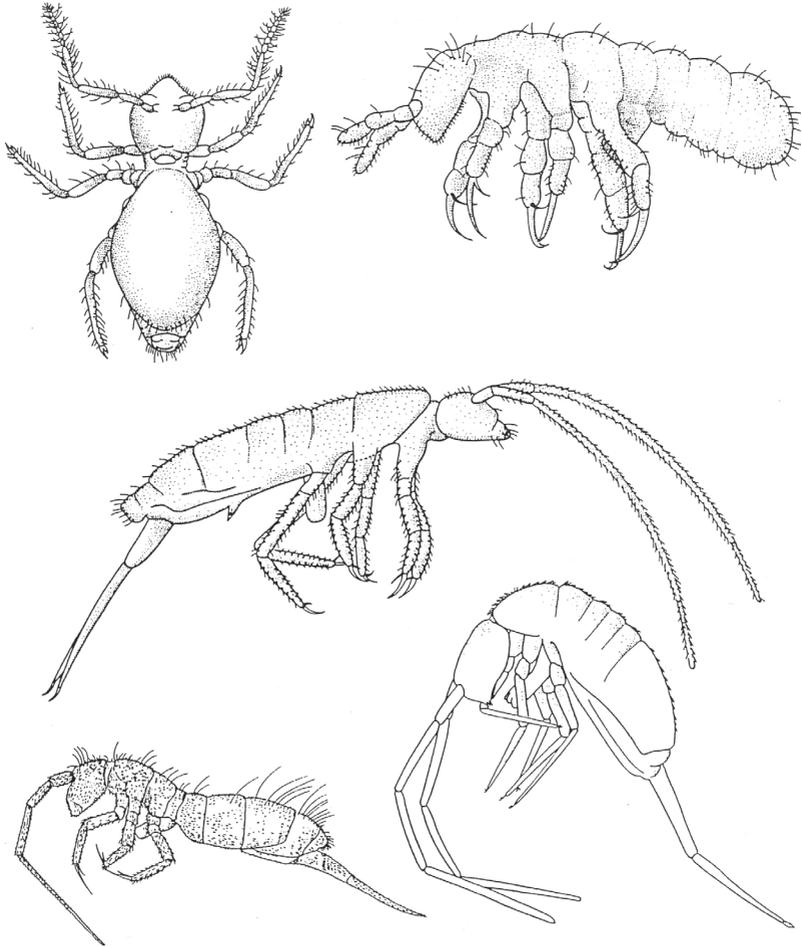


Fig. 59 - Habitus de Collemboles troglobies. En haut à gauche : *Arrhopalites pygmaeus* (*Arrhopalitidae*) de nombreuses grottes d'Europe ; en haut à droite : *Ongulonychurus colpus* (*Onychiuridae*) de gouffres des Picos de Europa, Espagne ; au centre : *Tritomurus falcifer* (*Tomoceridae*) de grottes de Haute-Garonne, France ; En bas à gauche, *Bessoniella procera* (*Orchesellinae*) de grottes des Pyrénées, France ; En bas à droite : *Troglopedetes delamarei* (*Paronellidae*) d'une grotte de Cuba (d'après Thibaud & Deharveng, 1994).

- « **marins** » ou thalassobiontes, espèces inféodées aux milieux littoraux plus ou moins salés (zone intertidale) : *Anurida maritima*, *Friesea valeriae*, *Weinera ghislainiae*, *Halisotoma maritima* et les espèces des genres *Anuridella*, *Isotogastrura*, *Archisotoma* et *Psammisotoma*. A part la structure et l'ornementation de leur cuticule, l'adaptation à ce milieu salé serait surtout écophysiologique, afin de pouvoir tolérer les hautes salinités et la forte pression osmotique.

- « **surface d'eau douce** » ou épineustoniques, espèces vivant à la surface des nappes d'eau douce : *Podura aquatica*, nombreux *Isotomurus* et Sminthurides. Outre l'hydrophobie de leur cuticule, elles présentent des griffes et des mucrons plus ou moins modifiés pour marcher sur l'eau. Certaines de ces espèces peuvent effectuer la totalité de leur cycle de vie à la surface de l'eau.

- **termitophiles** et **myrmécophiles** vivant dans les termitières ou les fourmilières : Cyphoderidae (Entomobryomorpes), famille de près 130 espèces dépigmentées et sans yeux, se caractérisant par leur mucron allongé. La moitié de ces espèces appartiennent au genre cosmopolite *Cyphoderus*. Les espèces, bien moins nombreuses, des genres plus spécialisés, tels *Colobatinus* et *Cyphoderinus*, présentent des pièces buccales évoluant vers le type suceur et une régression de leurs griffes. Ils vivent en commensaux des Termites dans le milieu clos et isolé des termitières, en populations nombreuses.

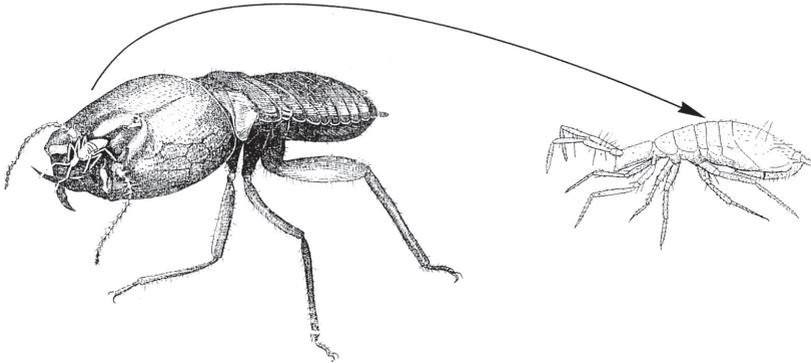


Fig. 60 - Un Collembole *Colobatinus* (Cyphoderidae) sur la tête d'un soldat de *Bellicositermes* (Termité), en position pour attraper de la nourriture quand une ouvrière vient donner la becquée au soldat. (modifié de Delamare Deboutteville, 1948).

## XIX - Dispersion des Collemboles

La dispersion de ces petits animaux se fait par :

- la marche et le saut : *Hypogastrura socialis* (Hypogastruridae) peut parcourir, sur la neige, de 200 à 300 m par jour.
- l'air et le vent : des collemboles ont été récoltés dans le « plancton aérien », jusqu'à 2.000 m d'altitude.
- les oiseaux et autres animaux.
- l'eau des torrents et des rivières.
- les « radeaux » trans-océaniques.
- les diverses activités humaines : les « introductions ».

## XX - « Rassemblements » des Collemboles

Certaines espèces, telles *Anurida maritima* (Neanuridae) et *Actaletes neptuni* (Actaletidae), dans la zone de balancement des marées, *Isotoma saltans* la « puce des glaciers » (Isotomidae) sur les névés, *Ceratophysella sigillata* et *Hypogastrura socialis* (Hypogastruridae), se rassemblent parfois en de spectaculaires taches colorées de 1 à plus de 300 m<sup>2</sup>. Ces « rassemblements » se font par millions d'individus, jeunes et adultes (jusqu'à 100 millions) pour des causes encore inconnues, peut-être des reproductions massives dues à des conditions climatiques et nutritionnelles exceptionnelles.



Fig. 61 - Photo d'un « rassemblement » de *Ceratophysella sigillata* (Hypogastruridae).

## XXI - Les Collemboles comme nuisibles

Seules quelques très rares espèces de Symphyléones sont reconnues comme nuisibles aux cultures. Ce sont *Bourletiella hortensis* (Bourletiellidae) qui s'attaque au collet de certaines plantules d'arbres au Canada et *Sminthurus viridis* (Sminthuridae) qui s'attaque aux champs de Luzerne en Australie.

Il s'agit cependant d'espèces « introduites », en « rupture de ban » écologique pourrait-on dire car, dans leur zone d'origine, l'Europe, ces espèces sont inoffensives pour les cultures.

## XXII - Écomorphoses, épitoquie et cyclomorphoses chez les Collemboles

### Écomorphoses :

Sous certaines conditions climatiques, hautes températures et basse hygrométrie, surtout au printemps dans les régions méditerranéennes, certaines espèces d'Hypogastruridae et d'Isotomidae peuvent avoir une activité nutritionnelle et respiratoire réduites lors d'un ou plusieurs stades juvéniles. Ils développent alors des modifications morphologiques et chétotaxiques, comme une régression des pièces buccales et du mucron, et un développement d'épines surnuméraires sur leur abdomen.

Ils présentent aussi des modifications internes, telles une atrophie du tube digestif et des gonades, et une accumulation de corps gras et de granules d'excrétion. Cette crise métabolique temporaire est déclenchée par l'inhibition des *corpora allata* à produire de l'hormone juvénile. Cette absence plonge l'organisme de ces formes, essentiellement cryophiles, dans un contexte physiologique qui leur permet alors d'échapper aux vicissitudes de la saison chaude et sèche.

Toutes ces modifications sont réversibles à la fin de l'écomorphose.

Quand certains de ces changements, tels réductions du mucron et des épines anales, réduction ou agrandissement de certaines soies, se produisent en lien avec le cycle reproducteur, on parle alors d'**épitoquie**.

Quand certains de ces changements se produisent au cours d'un cycle saisonnier, on parle alors de **cyclomorphose**. Ceci surtout chez des espèces cryophiles d'*Isotoma* (Isotomidae) qui présentent alors une forme d'été et une forme d'hiver.

Un même individu peut passer à travers 2 ou 3 stades et présenter 3 différents morphes, ou « formes » : A active, B active, puis transition vers C cyclomorphique.

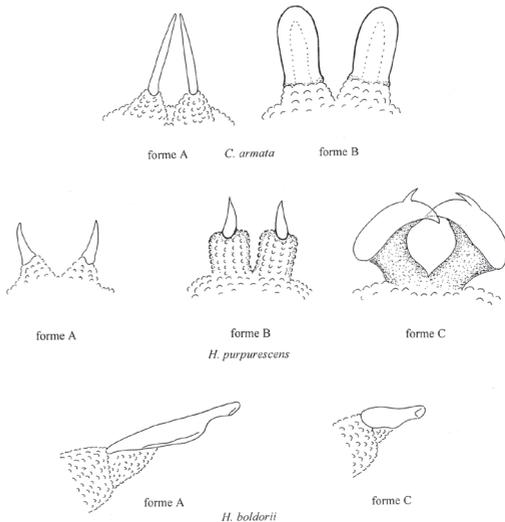


Fig. 62 - Transformations morphologiques, au cours de l'écomorphose, portant sur les épines anales et le mucron chez *Ceratophysella armata*, *Hypogastrura purpureescens*, *H. boldorii* (Hypogastruridae) (modifié de Cassagnau, 1986).

## XXIII - Adaptation de certains Collemboles à la vie dans un milieu extrême : le « cavernicole »



Fig. 63 - Grotte des Trois Frères (Ariège) (photo Thibaud).

En Europe, sur près de 2.000 espèces de Collemboles connues, 15% environ peuvent être considérées comme troglobies, c'est-à-dire vivant exclusivement dans les grottes, et 13% environ comme troglaphiles ou guanobies, c'est-à-dire vivant soit dans les grottes ou le guano des grottes, soit à l'extérieur.

Citons quelques espèces parmi les troglobies les plus spectaculaires :

- Hypogastruridae : *Ongulogastrura longisensilla* d'une grotte froide d'altitude des Pyrénées-Atlantiques (France) ; *Bonetogastrura balazuci* (Fig. 31/2) d'une grotte d'Ardèche (France).

- Onychiuridae : *Ongulonychiurus colpus* (Fig 59, en haut à droite) d'un gouffre froid d'altitude des Picos de Europa (Espagne).

- Entomobryidae : *Bessoniella procera* (Fig. 59 ; en bas à gauche) de deux grottes des Pyrénées-Atlantiques (France) ; *Verboeffiella longicornis* des grottes du karst Dinarique (Croatie).

- Tomoceridae : *Tritomurus falcifer* (Fig. 59, au centre) de grottes de Haute-Garonne (France) ; *Tomocerus problematicus* de grottes des Pyrénées Centrales (France).

- Arrhopalitidae : *Arrhopalites boneti* de grottes d'Espagne.

Les espèces troglobies présentent un certains nombre de caractères morphologiques dits « troglomorphes » : dépigmentation et régression oculaire, allant souvent jusqu'à l'anophtalmie. Mais ces deux caractères se rencontrent aussi chez certaines espèces édaphiques.

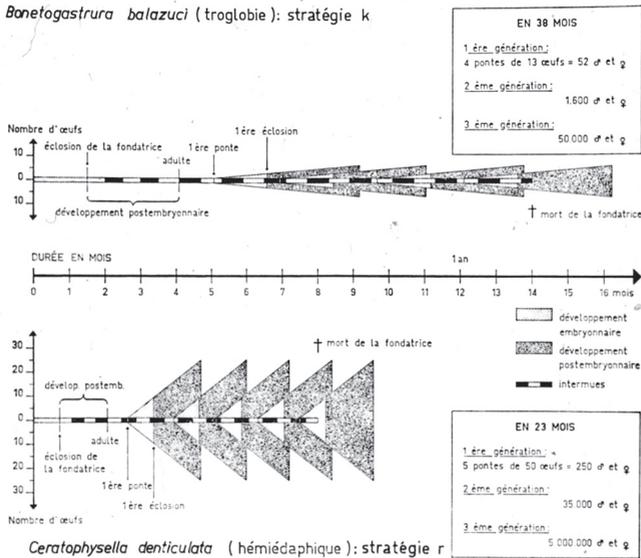
On observe également un allongement spectaculaire de leurs appendices : antennes, pattes, et surtout de leurs griffes, et de leurs sensilles.

Cependant, comme chez de nombreux autres Arthropodes, la seule connaissance de l'habitat et l'examen de la morphologie ne permettent pas de faire une distinction nette entre les espèces troglobies et les autres. Seule une connaissance précise de la Biologie et de l'Écophysiologie des espèces permet de les classer (Thibaud, 1986).

Ainsi, les espèces de Collemboles troglobies présentent :

1) une productivité plus faible que les formes hémiedaphiques. : chez les Hypogastruridae, une ♀ de *Bonetogastrura balazuci*, troglobie, engendrerait 50.000 descendants en 3 générations en 3 ans, alors qu'une ♀ de *Ceratophysella denticulata*, hémiedaphique, engendrerait 5.000.000 de descendants en 3 générations en 2 ans seulement.

SCHÉMA COMPARATIF DU CYCLE DE REPRODUCTION  
DE DEUX ESPÈCES D'HYPOGASTRURIDAE



- Remarquer encore les différentes stratégies entre la forme hémiedaphique (r) et la forme troglobie (K) ; (20).

Fig. 64 - Schéma comparatif de la productivité chez deux espèces d'Hypogastruridae troglobie et hémiedaphique (d'après Thibaud, 1970).

2) un ralentissement des processus biologiques : les durées des développements embryonnaire et postembryonnaire et celles des cycles d'intermue des adultes sont plus longues chez les formes troglobies.

3) une plus forte teneur en graisse des tissus : chez les Tomoceridae, *Tomocerus problematicus*, troglobie, a une teneur en graisse de 18 à 32%, alors que chez *Tomocerus minor*, hémiedaphique-troglophile, elle est seulement de 6 à 16%.

Ce stockage de graisse est le résultat d'une adaptation à vivre dans un milieu « extrême », cas du milieu cavernicole. Les sources de nourriture, peu abondantes et peu diversifiées, imposent aux habitants de ce milieu d'adapter leur physiologie pour faire face à d'éventuelles périodes de diète. Dans ces périodes de jeûne les Collemboles puisent dans leurs réserves lipidiques pour survivre. Ainsi, la teneur en graisse diminuera environ de moitié après 45 à 90 jours de jeûne chez les espèces mentionnées ci-dessus.

4) une moindre teneur en eau dans les tissus : Avec de 288 à 305% pour *T. problematicus* troglobie et 316 à 360% pour *T. minor* hémiedaphique.

5) un moindre pouvoir de régulation et de rétention hydrique : Les troglobies, telle *T. problematicus*, sont des formes qui n'exercent plus aucun contrôle sur leur perte en eau corporelle ; elles sont de type « hygrophile ».

Par contre, l'hémiedaphique-troglophile *T. minor* est du type « mésophile » et est donc encore capable de maintenir son flux d'évaporation corporelle à un niveau stable pendant un certain temps.

6) un moindre métabolisme respiratoire : Toujours chez les mêmes espèces de Tomoceridae, la consommation moyenne d'oxygène des troglobies est très inférieure à celle des hémiedaphiques : 0,195 µl contre 0,292 µl / par heure / pour un poids sec de 0,250 mg.

7) une nette tendance à la géophagie : L'étude du tube digestif et des fèces au microscope électronique montre que l'hémiedaphique *T. minor* est surtout fongivore, alors que *T. problematicus*, troglobie, elle aussi fongivore, ingère surtout de grande quantité d'argile riche en bactéries

8) les troglobies sont plus résistantes au jeûne : *T. problematicus* résiste 2 à 3 mois, *T. minor* 1 mois seulement.

Signalons que *Bonetogastrura balazuci* (Hypogastruridae), troglobie, a pu survivre 1 an et 7 mois sans nourriture, un record !

Toutes ces caractéristiques mettent bien en évidence le ralentissement de la vie et de la productivité des formes troglobies, correspondant à une stratégie de type k, en contraste avec celle de type r que présentent de nombreux Collemboles épigés ou édaphiques.

Ceci corrobore les idées généralement exprimées en Biospéologie sur le statut de ces formes troglobies. Elles représenteraient le terme d'une évolution régressive comportant une réduction, puis une perte à peu près totale, des facultés d'autorégulation, avec un métabolisme ralenti par rapport à celui des formes édaphique ou épigées.

## XXIV - Écotoxicologie

Les tests-standard en écotoxicologie, pour le milieu terrestre, sont surtout basés sur le ver de terre *Eisenia foetida*.

Le Collembole *Folsomia candida* (Isotomidae) (Fig. 57 au centre) hémiedaphique et cosmopolite, est lui aussi utilisé dans les travaux d'écotoxicologie pour sa facilité d'élevage au laboratoire et pour son cycle reproducteur court (espèce parthénogénétique).

L'objet de ce protocole est de déterminer l'effet de pesticides et de polluants sur la reproduction et la mortalité de cette espèce et de comparer ces résultats avec ceux obtenus pour le ver de terre.

Parfois on utilise aussi *Protaphorura armata* (Onychiuridae) ou *Orchesella cincta* (Orchesellinae).

## XXV - Génétique

Chez les Collemboles le nombre de chromosomes est faible. Ainsi, chez la plupart des Arthropléones le nombre haploïde est de 6 à 8 (11 chez *Podura aquatica*), et de 5 chez les Symphypléones.

Les Neanuridae à pièces buccales réduites présentent des glandes salivaires avec des noyaux géants à chromosomes polytènes (ou « chromosomes géants »), c'est-à-dire qu'il y a multiplication des chromatides dans chaque chromosome. Ce phénomène assez exceptionnel, connu aussi chez certaines larves de Diptères (Drosophiles et Chironomes), est probablement lié au mode de nutrition. La digestion se fait alors d'une manière « extra orale », par une abondante sécrétion salivaire, riche en divers peptides, déversée sur la nourriture qui est ensuite réaspirée dans la cavité buccale.

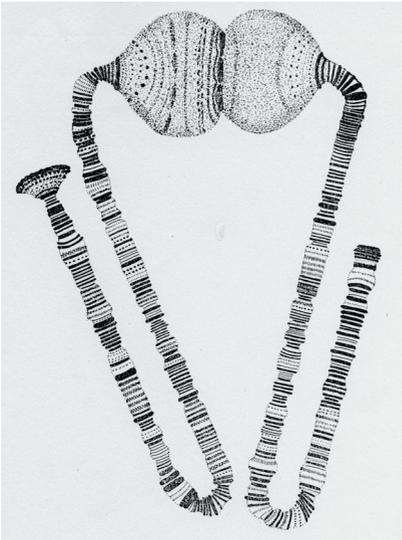


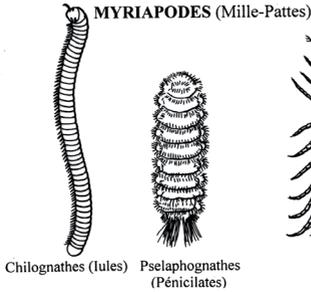
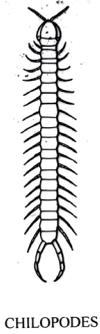
Fig. 65 - Chromosome salivaire géant I (L : 230  $\mu$ m) de *Bilobella matsakisi* (Neanuridae) de Grèce. (Cassagnau, 1970).

## PRINCIPAUX GROUPES DES ARTHROPODES TERRESTRES

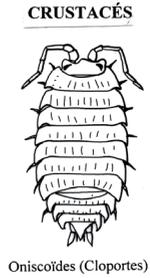
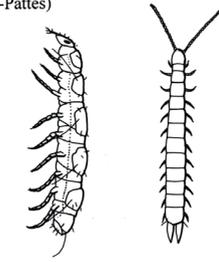
- I** - Nombreuses paires de pattes.....MYRIAPODES (« Mille pattes »)  
et CRUSTACÉS ISOPODES.....**II**
- 4 paires de pattes.....ARACHNIDES.....**III**
  - 3 paires de pattes, corps en trois parties : tête, thorax, abdomen..HEXAPODES..**IV**
- II**- 1 paire de pattes par segments (des forcipules à l'avant).....CHILOPODES
- 2 paires de pattes par segment.....DIPLOPODES  
Chilognathes (« Iules ») et Pselaphognathes (« Pénicilates » ; L : 1 à 2 mm)
  - 10 paires de pattes au total (1ère paire rudimentaire) ; antennes ramifiées  
(blanc ; L : de 0,5 à 3 mm).....PAUROPODES
  - 12 paires de pattes au total; antennes simples (blanc ; 2 petits cerques à l'arrière ;  
L : 0,5 à 1 cm).....SYMPHYLES
  - 7 segments thoraciques avec chacun 1 paire de pattes + 6 segments abdominaux avec  
chacun 1 paire d'appendices branchiaux (corps aplati dorso-ventralement ; L : 3 mm à  
3 cm) ..... CRUSTACÉS ISOPODES Oniscoïdes (« Cloportes »)
- III**- Corps en 2 parties (prosoma et opisthosoma) séparées par une « taille de guêpe »  
.....ARAIGNÉES
- Corps en une partie (prosoma et opisthosoma contigus) et pattes courtes  
(L : 1 à 3 mm)..... ACARIENS
  - Corps en une partie (prosoma et opisthosoma contigus) et pattes longues  
(L : 0,5 à 2 cm).....OPILIONS
  - Corps en une partie (prosoma et opisthosoma contigus) et des pinces à l'avant  
(L : 1 à 3 mm).....PSEUDOSCORPIONS
- IV**- Pièces buccales extérieures à la tête .....ECTOGNATHES ou INSECTES  
comprenant les Insectes ailés ou PTÉRYGOTES et les anciens « Thysanoures » =  
Archaeognatha (« Machilis ») + Zygentoma (« Lépismes »), avec des antennes et  
à l'arrière des cerques et 1 filament terminal (L : 0,5 à 2 cm)
- Pièces buccales dans une cavité à l'intérieur de la tête ;  
sans aile (anciens « Aptérygotes »).....ENTOGNATHES.....**V**
- V**- Avec 1 paire d'antennes et une furca (L : 0,5 à 3 mm).....COLLEMBOLLES
- Avec 1 paire d'antennes et à l'arrière des cerques (L : 0,5 à 2 cm).....DIPLOURES  
Campodés (cerques filiformes) et Japygidés (cerques en pinces)
  - Sans antenne ; blanc (L : 1 à 2 mm).....PROTOURES

Attention : cette clef d'identification des Arthropodes terrestres est donnée à titre indicatif. Il faut savoir que les stades larvaires peuvent être difficiles à identifier. Par exemple certains juvéniles de DiplopoDES ou d'Acariens ont trois paires de pattes et risquent donc d'être confondus avec des Hexapodes.

# PRINCIPAUX GROUPES DES ARTHROPODES TERRESTRES

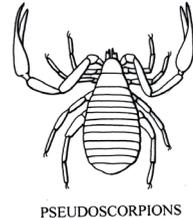
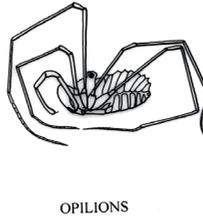
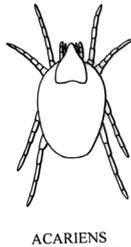
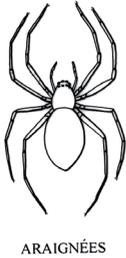


DIPLOPODES



ISOPODES

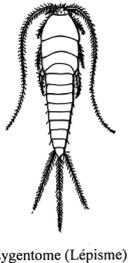
## ARACHNIDES



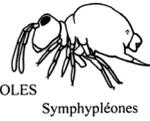
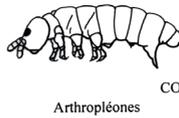
## HEXAPODES

### ECTOGNATHES ou INSECTES

(PTÉRYGOTES)  
+  
Archaeognathes et  
Zygentomes



### ENTOGNATHES



DIPLOURES



## Conclusions

Les recherches en Écologie et en Biologie du sol ont été souvent limitées par des problèmes liés à la connaissance de la mésofaune. Parmi celle-ci, les Microarthropodes sont les plus nombreux et les plus divers et, parmi eux, les Acariens et les Collemboles sont les plus communs.

L'étude de ces derniers a toujours eu, et a toujours, un grand retard par rapport à celle des Ptérygotes, cela étant dû en partie à leur petite taille. Ajoutons à cela le nombre trop restreint de spécialistes en Systématique pour ce groupe.

Ce retard était, depuis une quarantaine d'années, en train de se combler. Mais, malheureusement, les « Sciences Naturelles » sont en train de disparaître sous nos yeux. Il n'en demeure pas moins que, malgré ce problème et donc le grand nombre d'espèces nouvelles à découvrir et à décrire dans le monde entier, ces Hexapodes sont un matériel fort intéressant pour des études en Écologie, Écophysiologie, Biologie et, bien sûr, en Systématique évolutive et en Phylogénie.

Les Collemboles constituent le groupe le plus ancien des Hexapodes. Nous avons vu que *Rhyniella praecursor* est en effet un « ensemble » d'espèces fossiles du Dévonien Inférieur, morphologiquement très proches de plusieurs Arthropléones contemporains. De nombreux Collemboles actuels sont de véritables « fossiles vivants » selon l'expression de Darwin, reprise par Jeannel comme titre d'un de ses ouvrages. Leur possibilité de vie sub-aquatique permet de mieux nous imaginer la vie de ces Microarthropodes dans les sols marécageux des forêts du Carbonifère. A l'apparition des Angiospermes, à la fin du Crétacé Inférieur, la forêt feuillue, au sol couvert d'humus, s'est développée et les Collemboles ont alors colonisé le sol, le sous-sol et ses annexes. La plupart des Symphypleones et certains Entomobryomorphes se sont « émancipés » du sol humide et ont alors colonisé le milieu épigé.

Les Collemboles ont en effet envahi tous les milieux, climats et latitudes, puisqu'on les rencontre des bords de mer jusqu'aux neiges éternelles, en passant par les déserts et les zones circumpolaires. Ce sont des animaux dont l'évolution, pour la plupart, s'est sans doute ralentie. Leurs larges aptitudes écophysiologiques leur ont permis de traverser les ères géologiques en conservant, pour certains, le faciès de leurs lointains ancêtres.

La Biodiversité des Collemboles est donc très forte. Leurs Morphologie, Biologie et Écologie sont très diverses et variées. C'est un très bel exemple de richesse adaptative et de réussite évolutive.

Tableau des principales familles de Collemboles citées

<b>Poduromorpha</b>	<b>Entomobryomorpha</b>	<b>Symphypleona</b>	<b>Neelipleona</b>
Hypogastruridae	Isotomidae	Arrhopalitidae	Neelidae
Poduridae	Oncopoduridae	Bourletiellidae	
Brachystomellidae	Tomoceridae	Dicyrtomidae	
Neanuridae	Cyphoderidae	Sminthuridae	
Odontellidae	Entomobryidae	Sminthurididae	
Onychiuridae	Paronellidae		
Tullbergiidae	? Actaletidae		
	? Isotogastruridae		

## Quelques définitions sommaires

**apical** : situé à l'apex, à l'extrémité, au bout, au sommet d'un organe (distal)

**aptère** : sans aile.

**arénilcole** : qui vit dans le sable.

**autohémorrhée** : rejet de sécrétions glandulaires toxiques et répugnatoires.

**biomasse** : poids total des individus d'une population ou celui des populations d'une communauté.

**biote** : être vivant.

**biotope** : milieu défini où vivent les individus d'une espèce (un sol, une coulée argileuse dans une grotte, une mare).

**cavernicole** : animal vivant dans les grottes (au sens large).

**céphalique** : relatif à la tête.

**chitine** : un des constituants du squelette externe des Arthropodes.

**commensal** : espèce vivant de la nourriture d'une autre espèce, sans lui nuire.

**coprophage** : se nourrissant d'excréments.

**coprolithe** : excrément fossilisé.

**corpora allata** : glandes endocrines céphaliques des Insectes.

**cosmopolite** : biote présent partout dans le monde.

**cycle** : succession régulière de phases de vie et, par extension, sa durée.

**détritivore (ou détritico-le)** : animal se nourrissant de débris organiques.

**écologie** : science s'occupant des conditions de vie des biotes dans leur milieu, puis de leurs rapports avec ce milieu.

**écomorphose** : résultat de l'influence des variations du milieu sur la forme normale de l'espèce.

**édaphique** : lié au sol.

**endémique** : espèce à aire de répartition restreinte, donc caractéristique d'une région.

**endogé** : dans le sol.

**épigé** : sur le sol.

**espèce** : réunion d'individus apparentés, avec une même morphologie héréditaire et interféconds entre eux, ce qui les sépare des groupes voisins.

**exuvie (ou mue)** : cuticule rejetée par un individu lors de la mue.

**fongivore (ou mycétophage)** : mangeur de champignons.

**genre** : réunion d'espèces voisines.

**halophile** : organisme vivant dans les zones salées.

**holarctique** : espèce habitant les zones paléarctique et néarctique.

**individu** : un membre d'une population d'une espèce (spécimen).

**labre** : pièce anatomique recouvrant la cavité buccale.

**léthal** : mortel.

**myrmécophile** : animal vivant dans une fourmilière.

**mue (ou ecdysis)** : changement périodique du tégument.

**néarctique** : espèce habitant les régions ouest et est américaines du nord.

**néphridie** : rein primitif.

**niche écologique** : ensemble spatial et fonctionnel occupé par une des populations formant la biocénose.

**nivicole** : espèce vivant sur les névés ou les glaciers.

**ovaire** : glande génitale ♀ produisant les ovules.

**ovipare** : qui se reproduit par des œufs.

**paléarctique** : espèce habitant les régions arctique, européenne, méditerranéenne, sibérienne, chinoise et arabocaspienne.

**parthénogenèse** : développement d'un individu à partir d'un gamète ♀ non fécondé.

**pesticide** : produit chimique synthétique employé dans la lutte contre les ravageurs.

**peuplement** : communauté d'individus de plusieurs espèces dans un biotope donné.

**pholéophile** : animal vivant dans les nids ou les terriers d'autres animaux.

**phylogénie** : histoire d'un taxon.

**poids frais** : poids total d'un individu.

**poids sec** : poids d'un individu desséché, donc sans son eau corporelle.

**polyténie** : multiplication des chromatides dans chaque chromosome.

**population** : communauté d'individus d'une même espèce dans un biotope donné.

**prédateur** : animal se nourrissant de proies.

**proximal** : qui se trouve à la base d'un appendice.

**saprophage** : organisme se nourrissant de matière organique en décomposition.

**spermatophore** : petit sac, contenant des spermatozoïdes, déposé par le ♂.

**sternite** : partie ventrale d'un segment.

**taxinomie (ou taxonomie)** : classification des taxa.

**taxon (pluriel : taxa)** : groupe taxinomique d'un rang donné (espèce, genre, famille,...).

**tergite** : partie dorsale d'un segment.

**termitophile** : animal vivant dans une termitière.

**testicule** : glande génitale ♂ produisant les spermatozoïdes.

**troglobie** : habitant exclusif des grottes.

**troglophile** : habitant aussi bien les grottes que les milieux épigés ou hémiedaphiques.

**trogloxène** : hôte accidentel des grottes.

**trophique** : relatif à la nourriture.

## Les Collemboles dans la « littérature »

Le nom de « Collembolé » est cité dans le roman de Rezvani « La traversée des Monts Noirs », pages 417 et 418 (ed. Livre de poche, 1992)

## Bibliographie scientifique sommaire

Betsch (J-M) - 1980 - Eléments pour une Monographie des Collemboles Symphyléones. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle A, Zool. 116 : 3-227.

Brauner (U) - 1981 - Vergleichende anatomische Untersuchungen zum Nervensystem der Collembolen. Zoologische Jb. Anat. 105 : 259-290.

Cassagnau (P) - 1986 - Les écomorphoses des Collemboles : I. Déviation de la morphogénèse et perturbations histophysiologiques. Annales de la Société entomologique de France. 22 : 7-33.

II. Aspects phénologiques et analyse expérimentales des déterminismes. Annales de la Société entomologique de France. 22 : 313-338.

Cassagnau (P) - 1990 - Des Hexapodes vieux de 400 millions d'années : les Collemboles. Année Biologique 29 : 1-69.

Christian (E) - 1979 - Der Sprung der Collembolen. Zool. Jb. Physiol. 83 : 457-490.

Deharveng (L) & Thibaud (J-M) - 1989 - Acquisitions récentes sur les Insectes Collemboles d'Europe. Mémoires de Biospéologie 16 : 145-151.

Deharveng (L) - 2004 - Recent advances in Collembola systematics. Pedobiologia 48 : 415-433.

D'Haese (C) - 2000 - Is psammophily an evolutionary dead end ? A phylogenetic test in the genus *Willemia* (Collembola : Hypogastruridae). Cladistics 16 : 255-273.

D'Haese (C) - 2002 - Were the first springtails semi-aquatic ? A phylogenetic approach by means of 28S rDNA and Optimization Alignment. Proceedings of the Royal Society of London B 269 : 1143-1151.

D'Haese (C) - 2003 - Morphological appraisal of Collembola phylogeny with special emphasis on Poduromorpha and a test of the aquatic origin hypothesis. Zoologica Scripta 32 : 563-586.

D'Haese (C) - 2003 - Homology and morphology in Poduromorpha (Hexapoda, Collembola). European Journal of Entomology 101 : 385-407.

D'Haese (C) - 2004 - Phylogénie des hexapodes et implications pour l'hypothèse de leur origine aquatique. Journal de la Société de Biologie 198 : 311-321.

Delamare Deboutteville (Cl) - 1948 - Recherches sur les Collemboles termitophiles et myrmécophiles. Archives de Zoologie expérimentale et générale. 85 : 261-425.

Delamare Deboutteville (Cl) - 1951 - Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. Vie et Milieu suppl. 1. Herman & Cie Paris 360 p.

Hopkin (S.) - 1997 - Biology of the Springtails (Insecta : Collembola). Oxford University Press : 330p.

Massoud (Z) - Contribution à l'étude de *Rhyniella praecursor* Hirst & Maulik, 1926, Collembolé fossile du Dévonien. Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol 4 : 497-505.

Thibaud (J-M) - 1970 - Biologie et écologie des Collemboles Hypogastruridae édaphiques et cavernicoles. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle A, Zool. 61 : 83-201.

Thibaud (J-M) & Massoud (Z) - 1973 - Etude de la régression des cornéules chez les Insectes Collembolés. Annales de Spéléologie. CNRS 28 : 159-166.

Thibaud (J-M) - 1976 - Structure et régression de l'appareil oculaire chez les Insectes Collembolés. Revue d'Ecologie et de Biologie du sol 13 : 173-190.

Thibaud (J-M) & Jérémie (J) - 1982 - Microarthropodes du sol et groupements végétaux de l'île de la Guadeloupe. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, 5 : 277-297.

Thibaud (J-M) - 1986 - Essai sur une classification biologique et écophysio-logique des Collembolés (Insectes) cavernicoles. C. R. Académie des Sciences de Paris.303 : 65-67.

Thibaud (J-M) & Deharveng (L) - 1994 - Collembola in Encyclopaedia Biospeologica Moulis-Bucarest : 267-276.

Thibaud (J-M) - 2003 - Titres et travaux scientifiques. 54p. (bibliothèque centrale du MNHN)

Thibaud (J-M), Schulz (H-J) & Gama Assalino (M M da) - 2004 - Hypogastruridae. Synopses on Palaearctic Collembola. Ed. W. Dunger Vol. 4 : 287 p.

Thibaud (J-M) - 2007 - Recent advances and synthesis in biodiversity and biogeography of arenicolous Collembola. Annales de la Société entomologique de France 43 : 181-185.

Vannier (G) - 1975 - Méthodes fondamentales pour étudier les Microarthropodes du sol. Annales de l'Université d'Abidjan. C. 11 : 123-173.

Vannier (G) & Thibaud (J-M) - 1985 - Conséquences de la vie cavernicole sur l'écophysio-logie et la biologie de l'Insecte Collembole *Tomocerus catalanus* Denis. Mémoires de Biospéologie 11 : 221-231.

## Bibliographie « grand public »

Boutinot (V) - 1995 - « L'acrobate du pot de fleurs ». L'école des loisirs.

Coineau (Y) & Cleva (R) - 1993 - « Ces petits animaux qui nous entourent - Le Micro Zoo ». Hachette.

## Sites « Internet »

Site général sur les Collembolés : [www.collembola.org](http://www.collembola.org)

Site de la collection des Aptérygotes au Muséum (MNHN):

[www.mnhn.fr/museum/foffice/science/Recherche/rub-dep1/som-dpt/fichedep.jsp?ARTICLE\\_ARTICLE\\_ID=278&idx=91&nav=liste](http://www.mnhn.fr/museum/foffice/science/Recherche/rub-dep1/som-dpt/fichedep.jsp?ARTICLE_ARTICLE_ID=278&idx=91&nav=liste)

## Remerciements

*Nos plus vifs remerciements s'adressent au dessinateur G. Hodebert pour sa belle réalisation de nombreuses planches, à F. Durand pour la mise en pages et la publication de ce fascicule dans la revue de l'AEA, à A. Bedos et L. Deharveng pour la relecture de ce document, à Cl. Pierre qui a scanné de nombreuses planches avec patience, à G. Vannier, J.-F. Ponge et J.-M. Betsch pour la relecture de certains passages. La plupart des photos de C. D'Haese ont été prises lors de missions de terrain organisées par CaFoTrop ([www.cafotrop.fr](http://www.cafotrop.fr)).*

---

Bulletin de l'association entomologique d'Auvergne (AEA)  
ISSN 1955-0804

Siège social Le Monteillet 63210 Olby

---

Cotisation 2010 : 20 € donnant droit à la revue

- 
- ▶ *Fondateur du bulletin* : Frédéric Durand
  - ▶ *Rédacteur* : François Fournier
  - ▶ *Mise en page* : Société d'Histoire naturelle  
Alcide-d'Orbigny
- 

Président : François Fournier  
25, rue de la Treille, 63000 Clermont-Ferrand

Secrétaire : Philippe Bachelard, Le Monteillet, 63210 Olby

Trésorier : Bruno Serrurier  
l'Hermitage, La Colombière, 19110 Bort-les-Orgues

Réunions mensuelles le dernier vendredi du mois  
de 18 heures à 20 heures  
au siège de la Société d'Histoire Naturelle Alcide d'Orbigny  
57, rue Gergovie, Aubière.

- **THIBAUD ET D'HAESE** - Le petit Collembole illustré .....1-56

Adressez vos articles à : Arvernsis  
25, rue de la Treille  
F-63000 Clermont-Ferrand

Les articles signés  
n'engagent que la responsabilité de leurs auteurs