



Quand, au bord du Grand Canyon, on contemple la vue, le risque de tomber à cause d'une rafale soudaine de vent n'est pas négligeable, mais en reculant d'un pas, on réduit ce risque. Pour l'auteur, la taxe carbone vue comme une assurance contre les catastrophes fonctionne selon le même principe : elle n'élimine pas le risque d'une catastrophe, mais le réduit en contribuant au ralentissement des émissions de CO₂.

le Green New Deal (nouveau pacte vert) américain. Une telle approche met l'accent sur le rôle d'instrument fiscal de la taxe carbone, plutôt qu'environnemental. Le gouvernement pourrait aussi restituer les recettes de la taxe carbone aux ménages par le biais d'un «dividende carbone», comme l'a proposé le Climate Leadership Council.

Une autre stratégie consisterait à se concentrer sur la réduction des émissions et non les recettes potentielles. Après tout, la taxation du CO₂ ne garantira pas réellement une réduction donnée des émissions, même si l'augmentation de leur coût les fera certainement baisser. Des économistes, par exemple, ont fait tourner un modèle simulant l'économie américaine, lequel indique qu'une taxe de 43 dollars (38 euros) par tonne de CO₂ à partir de 2019 aurait suffi pour que les États-Unis atteignent l'objectif de l'Accord de Paris d'une réduction des émissions de 28% d'ici à 2025.

On pourrait aussi voir la taxe carbone comme une simple assurance contre les

catastrophes. La taxe n'éliminerait pas le risque, mais contribuerait à le réduire. On pourrait appeler cette interprétation «effet Grand Canyon» : si je regarde la vue depuis le bord du Grand Canyon, il y a un risque qu'une rafale soudaine de vent me fasse perdre l'équilibre et tomber de la falaise. En reculant d'un pas, je réduis ce risque. En ralentissant la cadence des émissions, nous réduisons le risque d'un événement climatique catastrophique.

UN THERMOSTAT POLITIQUE ?

Une approche hybride consisterait à fixer une taxe carbone et à réévaluer périodiquement son taux en fonction des progrès réalisés par les États-Unis en matière de réduction des émissions. Mais cette réévaluation est problématique. La mise en place d'une taxe carbone sera déjà un combat politique pour le Congrès. Il n'aura probablement pas envie de rouvrir périodiquement le débat pour réviser et ajuster les barèmes de taxation. Cependant, on peut contourner ce problème en incluant un «thermostat politique» dans la législation initiale. Par exemple, la législation pourrait inclure des objectifs explicites de réduction des émissions sur dix et vingt ans et un processus d'ajustement automatique des taux de taxation si le pays n'est pas en voie d'atteindre ces objectifs. Un certain nombre de propositions de taxe carbone américaine utilisent cette approche.

Si les États-Unis s'orientent vers une taxe carbone, ils vont devoir tenir compte d'importantes questions lors de sa conception : que faire des recettes de la taxe ? Et pour les travailleurs des secteurs de l'économie fortement carbonés ? Comment encourager la captation du carbone et son piégeage ? Faut-il taxer le CO₂ émis lors de la fabrication des produits importés ? Faut-il réaliser un compromis politique en assouplissant certaines réglementations environnementales en échange d'une taxe carbone ?

Des politiques supplémentaires seront aussi nécessaires. Il pourrait être difficile de taxer certaines sources de gaz à effet de serre et plus rentable de les réglementer. Les émissions de méthane provenant des gisements de pétrole et de gaz en sont un exemple. Il est irréaliste d'essayer de les mesurer et de les taxer ; il est plus efficace d'exiger des technologies qui réduisent les fuites. Plus fondamentalement, il faudra augmenter le budget de la recherche et du développement afin d'inventer et de mettre sur le marché des technologies énergétiques décarbonées abordables, voire des techniques rentables de captation et de stockage du carbone.

Il n'en reste pas moins qu'il est essentiel de donner dès maintenant un prix à nos émissions, et ce pour une raison simple : 2019 a été la deuxième année la plus chaude jamais enregistrée dans le monde, et les cinq dernières années ont été les plus chaudes des 140 dernières. ■

BIBLIOGRAPHIE

G. E. Metcalf, **Paying for Pollution : Why a Carbon Tax Is Good for America**, Oxford University Press, 2019.

G. E. Metcalf, **On the economics of a carbon tax for the United States**, *Brookings Papers on Economic Activity*, printemps 2019.

W. D. Nordhaus, **Revisiting the social cost of carbon**, *PNAS*, vol. 144(7), pp. 1518-1523, 2017.

L'ESSENTIEL

> Les collemboles sont un groupe de petits arthropodes apparentés aux insectes et aux crustacés, qui comprend plus de 9 000 espèces dans le monde.

> Très nombreux dans les sols, ils contribuent à la décomposition et au recyclage de la matière organique, ainsi qu'à la fertilité des terres agricoles.

> Ils constituent un modèle commode et utile pour tester certaines idées en écologie théorique.

> On les utilise pour tester la toxicité de certains produits, et ils peuvent servir de bio-indicateurs de la qualité des sols.

Tout petits arthropodes souvent méconnus, les collemboles abondent dans les sols et contribuent à la qualité de ces derniers. Ces animaux ont ainsi acquis une place privilégiée en écologie théorique et appliquée.

Les activités anthropiques menacent aujourd'hui particulièrement les sols. Aux pollutions directes causées par l'industrie, l'urbanisation et l'apport massif de déchets, s'ajoutent les effets délétères d'une agriculture intensive qui ne voit plus dans le sol qu'un simple support pour faire pousser des plantes. Les défis sont immenses : contamination par les pesticides et les métaux, perte de fertilité, érosion, mais aussi atteinte à la biodiversité.

Les sols sont en effet un réservoir énorme de biodiversité. Ainsi, à en croire l'*Atlas européen de la biodiversité des sols*, publié en 2010 sous l'égide de la Commission européenne, si la moitié des quelque 10 millions d'espèces animales et végétales estimées vivent dans les forêts tropicales, plusieurs centaines de milliers, voire millions d'espèces, vivent dans une simple poignée de sol. Même si ces estimations prennent en compte l'immense diversité microbienne (bactéries, champignons et archées), il est aujourd'hui temps de reconsidérer le sol et de prendre en compte sa biodiversité, non seulement pour ce qu'elle est, mais aussi pour ce qu'elle apporte en termes de services à l'humanité.

>

L'AUTEUR



JÉRÔME CORTET
professeur à l'université
Paul-Valéry Montpellier 3
et chercheur au CEFE
(Centre d'écologie
fonctionnelle et évolutive),
à Montpellier



Les sols aux bons soins des collemboles



Cette femelle de l'espèce *Calvatomina rufescens* mesure environ 1 millimètre de long, taille typique de la plupart des collemboles.

> Les organismes vivant dans le sol assurent en effet nombre de fonctions essentielles. Ils décomposent et recyclent les matières organiques. Ils structurent aussi physiquement la terre en modifiant les agrégats (les «briques élémentaires» dont les sols sont constitués) et leur agencement, ce qui détermine la porosité du sol, dont dépend la circulation en son sein de l'eau et de l'air. Si les sols sont fertiles et peuvent servir de support aux cultures, c'est donc en grande partie grâce aux organismes qu'ils hébergent. La connaissance de cette biodiversité est ainsi un enjeu majeur pour l'étude de ces écosystèmes et le maintien des services qu'ils nous rendent.

Au sein de l'incroyable biodiversité des sols, un groupe d'organismes est particulièrement abondant : les collembolés. Ces petits animaux, qui dépassent rarement un ou deux millimètres de long, sont largement méconnus du grand public. Pourtant, les spécialistes les étudient depuis longtemps. Certains en ont fait un modèle d'étude privilégié pour la compréhension globale des systèmes écologiques, en raison de leur rôle majeur dans les réseaux trophiques (les chaînes alimentaires) et dans la décomposition des matières organiques. Par ailleurs, les collembolés sont sensibles aux variations physicochimiques et biologiques de leur environnement, sensibilité qui fait aussi de ces arthropodes de précieux outils pour nous aider à mieux gérer les sols.

DES ARTHROPODES HEXAPODES

De quel genre d'animaux s'agit-il ? Les collembolés sont des arthropodes, c'est-à-dire que leurs pattes sont articulées. Leurs trois paires de pattes sont portées chacune par un segment du thorax, comme les insectes ; mais, contrairement à ces derniers, ils n'ont pas d'ailes. Leur tête porte deux antennes, et leur abdomen est constitué de six segments (parfois fusionnés). Entre autres particularités, ils présentent – ce n'est pas le cas chez toutes les espèces – à l'extrémité de l'abdomen un diverticule en forme de fourche à deux dents, la «furca». Cette furca est généralement repliée sous l'abdomen, mais elle peut se déployer brusquement, ce qui permet à l'animal d'effectuer des sauts assez impressionnants, jusqu'à plusieurs centimètres de hauteur selon l'espèce. C'est en raison de cette particularité que les Anglo-Saxons ont nommé *springtails* les collembolés, nom vernaculaire que l'on pourrait traduire par «queues sauteuses».

Les collembolés ont également, sous le premier segment de l'abdomen, un autre diverticule, plus ou moins développé selon les espèces, nommé «collophore», un tube ventral qui peut chez certaines espèces se dévagner considérablement. Grâce à ses sécrétions et aux échanges de fluides avec le milieu



extérieur, cet organe permet à l'animal de réguler sa pression osmotique, c'est-à-dire de conserver l'eau à l'intérieur de son corps même si l'environnement extérieur est plus sec ou plus chargé en sels. Il lui permet aussi de se fixer à un support. C'est cet organe qui a inspiré au Britannique John Lubbock le nom donné à ce groupe en 1870 : «collembole» signifie projection (du grec *embolon*) qui se colle (du grec *kolla*). Malgré leur collophore, les collembolés restent très sensibles aux variations d'humidité et sont hygrophiles : ils peuvent respirer dans l'air, mais ont besoin d'un environnement humide.

Les scientifiques ont recensé à ce jour quelque 9 200 espèces de collembolés dans le monde (745 en France métropolitaine, plus de 2 200 en Europe), et bien d'autres sont sans doute à découvrir. C'est assez peu par rapport à d'autres groupes d'arthropodes (le plus grand groupe est celui des coléoptères – scarabées, carabes, coccinelles, lucanes... – qui compte plus de 370 000 espèces connues). Ces hexapodes présentent néanmoins une bonne variété de formes (arrondies ou allongées), de couleurs et de tailles (une fraction de millimètre à plusieurs millimètres, le plus petit connu mesurant 0,12 millimètre et le plus grand 17 millimètres).

Les collembolés (ici des individus des espèces *Sminthurus aquaticus*, en jaune clair, et *Podura aquatica*, en bleu) peuvent être très abondants. En France, en milieu forestier, on en compte de l'ordre de 10 000 individus par mètre carré.



Quel rôle les collemboles jouent-ils dans l'écologie des sols? Ces hexapodes font partie des décomposeurs et interviennent dans le recyclage des matières organiques, de façon plutôt indirecte. Ils consomment essentiellement champignons, bactéries, algues et pollens et exercent donc une régulation sur les populations microbiennes. En ingérant les microorganismes, ils contribuent également à diffuser leurs spores. Les boulettes fécales des collemboles, très riches en matières organiques et en mucus, favorisent également le développement microbien.

UN RÔLE MAJEUR DANS L'ÉCOSYSTÈME « SOLS »

En 1999, des chercheurs au Canada, John Klironomos et Peter Moutoglou, ont même démontré en laboratoire que la présence de collemboles favorise nettement la diffusion des champignons mycorhiziens. Les mycorhizes sont des champignons très importants pour la plupart des plantes vasculaires : en s'associant aux racines, ils fournissent aux plantes, en augmentant considérablement la surface d'échange, un meilleur apport en eau et en sels minéraux. L'action des collemboles ne se limite donc pas aux litières et à la décomposition des matières organiques, mais s'étend à la rhizosphère, c'est-à-dire à toute la zone du sol

aux capacités des organismes à agir ou réagir au sein de l'écosystème. Ces capacités sont liées aux « traits fonctionnels » des individus, notion qui s'est développée essentiellement depuis une vingtaine d'années et que des chercheurs en France ont largement contribué à définir.

Ainsi, pour les invertébrés du sol, avec Mickaël Hedde et Benjamin Pey, aujourd'hui chercheurs à l'Inrae et à l'École nationale supérieure d'agronomie de Toulouse, et plusieurs autres collègues, nous avons défini en 2014 ces « traits fonctionnels » comme toute caractéristique morphologique, physiologique, phénologique (c'est-à-dire liée à la périodicité et à la synchronisation de la reproduction des animaux) ou comportementale, mesurable à l'échelle des individus, sans référence à aucun autre type d'organisation, notamment taxonomique (en espèces, familles, ordres ou autres taxons). Cette définition reprenait celle de Cyril Violle, chercheur au CNRS à Montpellier travaillant sur les plantes, en y ajoutant le volet comportemental, propre aux animaux.

Comme les collemboles sont très abondants dans les sols et présentent des variations morphologiques et physiologiques très marquées et facilement identifiables (on en cite des exemples plus loin), ils offrent la possibilité soit d'évaluer l'effet sur leurs traits des « filtres » environnementaux, c'est-à-dire l'effet des paramètres physicochimiques et biologiques externes qui agissent sur les individus, soit de comprendre le rôle de ces individus dans la décomposition des matières organiques et autres processus. Dans le premier cas, on parlera souvent de « traits de réponse », et dans le second cas de « traits d'effets », même si cette distinction n'est pas toujours aisée.

Pour les collemboles, nous avons pour l'heure essentiellement travaillé sur les traits morphologiques, tels que la longueur du corps, la présence ou l'absence d'ocelles (yeux simples), la pigmentation, la présence ou l'absence de furca, mais également parfois sur des traits physiologiques et comportementaux, tels que leur capacité ou non à se reproduire par parthénogenèse (reproduction sans mâles) ou leurs préférences alimentaires.

À partir de mesures effectuées sur les individus ou de valeurs connues sur chaque espèce, on détermine une estimation globale de la valeur de chacun des traits au sein de la communauté observée. Ainsi, en fin de compte, plutôt que de considérer une communauté comprenant un ensemble d'espèces, on considère une communauté comportant un ensemble de traits, en ayant fait l'hypothèse que cette communauté de traits est liée à une fonction. Et de la même façon qu'on peut estimer la richesse spécifique (nombre d'espèces) d'une communauté, on peut également calculer une richesse fonctionnelle en prenant en compte un ➤

Ces animaux constituent un modèle d'étude très apprécié en écologie fonctionnelle

concernée par les racines des plantes. C'est pourquoi la fertilité des sols en dépend.

Par ailleurs, les collemboles constituent les proies de nombreux autres invertébrés (acariens prédateurs, pseudoscorpions, carabes, mille-pattes, araignées...), et se situent donc au cœur des réseaux trophiques des sols.

Depuis quelques années, ces petits hexapodes constituent un modèle d'étude particulièrement apprécié en écologie dite « fonctionnelle », c'est-à-dire le domaine de l'écologie qui porte sur les relations entre les communautés et le fonctionnement des écosystèmes, et qui s'intéresse

Les espaces ouverts favorisent les collembolles de grande taille, pigmentés...

► ensemble de traits. Plus la communauté présente une importante diversité de traits, plus ses capacités fonctionnelles au sein de l'écosystème sont grandes, et donc plus cette richesse fonctionnelle est élevée.

L'application de ces considérations théoriques a notamment permis d'identifier plusieurs traits de réponse chez les collembolles. Par exemple, en collaboration avec Lucia Santorufo et d'autres chercheurs de l'université Federico II de Naples, nous avons montré en 2015 que dans des environnements urbains et périurbains de la ville de Naples, les écosystèmes les plus fréquemment perturbés favorisaient les individus à reproduction sexuée, c'est-à-dire incluant mâles et femelles, au détriment des individus à reproduction parthénogénétique. Il est en effet vraisemblable qu'une reproduction sexuée conduise à un plus grand brassage génétique et donc à de meilleures chances pour l'espèce de résister à une perturbation.

Globalement, l'usage du sol, c'est-à-dire l'occupation du sol par des forêts, cultures, prairies, jardins ou environnements urbains agit sur les communautés de traits. En compilant des résultats accumulés en France sur plus de 800 points de prélèvements depuis vingt ans, nous avons tout récemment montré, en collaboration avec des collègues de l'université de Lorraine, que les espaces ouverts (prairies, cultures...), au contraire des espaces fermés (forêts), favorisent les collembolles de grande taille (plusieurs millimètres) ayant des organes locomoteurs (furca et pattes) et sensoriels (ocelles et longues soies appelées « trichobothries ») bien développés ainsi qu'une forte pigmentation.

Ces résultats confirment une première étude publiée en 2014 et menée à l'échelle européenne par Sandrine Salmon, du Muséum

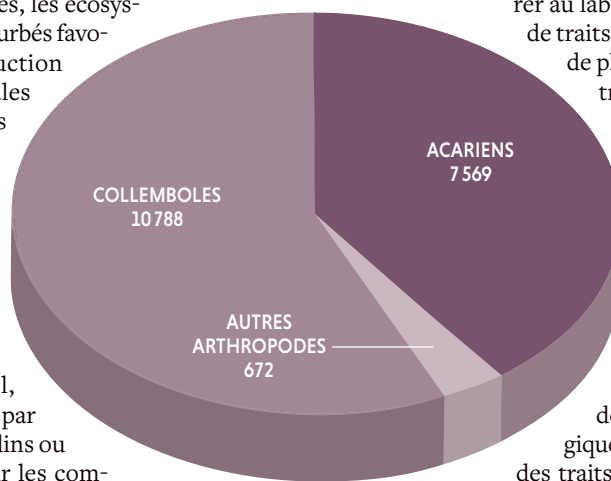
national d'histoire naturelle, à Paris, et ses collègues. Par ailleurs, Corentin Abgrall, de l'université de Rouen, et plusieurs collègues ont montré en 2016, sur divers sols échantillonnés au niveau des berges de Seine, que les communautés de traits des plantes ont une influence sur les communautés de traits des collembolles. Par exemple, aux plantes montrant des capacités élevées de production de biomasse correspond un plus grand nombre de collembolles peu pigmentés. Ce qui se comprend : l'abondance en matières organiques profite aux espèces de collembolles vivant profondément dans le sol, lesquelles sont souvent blanchâtres, puisque la pigmentation ne joue aucun rôle adaptatif dans un milieu dépourvu de lumière.

De nombreuses études sont encore à mener pour mieux comprendre l'écologie fonctionnelle des collembolles. Par exemple, celles ayant explicitement abordé la question des traits d'effets sont restées peu nombreuses jusqu'ici. Mais les traits liés aux pièces buccales (présence ou non de plaques molaires broyeuses, longueur et forme des pièces buccales) et leurs effets sur les processus de décomposition sont actuellement en pleine exploration. Il apparaît aussi nécessaire de reprendre de nombreuses expériences menées à la fin du xx^e siècle, afin d'identifier et comparer au laboratoire les effets de différents types de traits de collembolles sur la décomposition de plantes selon les traits de celles-ci. Les traits d'interaction, qui interviennent dans les relations entre individus d'une même espèce ou entre individus d'espèces différentes, par exemple les organes liés à la communication chimique, sont également une voie à approfondir pour mieux comprendre la complexité des réseaux trophiques.

Quoi qu'il en soit, cette approche d'écologie fonctionnelle pose aussi de nombreuses questions méthodologiques sur la standardisation de la mesure des traits, et sur notre capacité à évaluer certains traits d'intérêt. C'est le cas des traits physiologiques et comportementaux, qui nécessitent une observation approfondie des espèces sur le terrain ou en laboratoire.

La question de la variabilité des traits au sein d'une même espèce se pose également. Ainsi, en compilant les valeurs indiquées dans les principales clés d'identification des collembolles disponibles au niveau européen, nous avons constaté en 2018 que, pour une espèce donnée, la longueur du corps des collembolles augmente avec la latitude et que cette variabilité peut modifier significativement les effets d'un filtre environnemental, par exemple un polluant.

Enfin, plusieurs études publiées ces dernières années ont mis en avant une relation ►



Dans les sols, les collembolles constituent le groupe le plus abondant, avant celui des acariens. Les autres arthropodes (protozoaires, diptères, petits insectes sous forme adulte ou larvaire, mille-pattes diplopodes et chilopodes, pseudoscorpions, araignées...) restent très minoritaires. C'est ce qu'illustre ce graphique des abondances, par mètre carré, des principaux groupes de microarthropodes dans 110 sols (8 sols forestiers, 52 sites en cultures et 47 en prairies) échantillonnés en Bretagne en 2006 et 2007 dans le cadre du programme RMQS BioDiv Bretagne.

UN GROUPE DE PLUS DE 9 000 ESPÈCES

Les collemboles se rencontrent partout sur la planète, à toutes les altitudes et latitudes, des pôles à l'équateur. Dans la plupart des sols, ce sont les arthropodes les plus abondants, avec plusieurs milliers à plusieurs centaines de milliers d'individus au mètre carré. De nombreuses espèces vivent également sur la neige ou à la surface de l'eau. Ce groupe zoologique existe depuis au moins 400 millions d'années. Déjà mentionnés par Linné, les collemboles ressemblent beaucoup à des insectes et ont longtemps été classés comme des insectes « aptérygotes », c'est-à-dire dépourvus d'ailes. Depuis plusieurs décennies, on les inclut parmi les hexapodes « entognathes » (c'est-à-dire dont les pièces buccales sont rentrées dans la tête), classe qui regroupe également les diploures et les protoures. Leurs cousins les plus proches ne seraient d'ailleurs pas forcément les insectes, mais plutôt les crustacés.



Un *Isotoma viridis*.

© thaimacroguy / shutterstock.com



Un petit *Entomobrya nicoleti* (à gauche) et un *Orchesella villosa* (à droite) bien plus grand.



Deutonura monticola, un collembole long de 2,2 millimètres.

© Philippe Garcelon (CC BY-SA 2.0)

Sur la base de leur morphologie, puis de critères portant sur la disposition des soies sur le corps, les spécialistes ont établi une classification des quelque 9 200 espèces de collemboles connues à ce jour. Cette classification s'est stabilisée au tournant du ^{xxi} siècle et a été affinée ces dernières années sur des bases moléculaires. Les collemboles sont aujourd'hui classés en quatre ordres regroupant au total quelque 33 familles. Les symphypléones (plus de 1 200 espèces) présentent un corps globuleux et certains de leurs segments abdominaux sont en partie fusionnés avec les segments thoraciques. Les arthropléones (ordres des poduromorphes et des entomobryomorphes) ont un corps allongé en forme de bâtonnet, où l'on distingue nettement le thorax de l'abdomen. Le quatrième ordre, les néelipléones, ne compte qu'une soixantaine d'espèces connues, d'allure similaire à celle des symphypléones.

Individu du genre *Katianna* (espèce non déterminée) photographié en Tasmanie.



© Andy Murray (CC BY-SA 2.0)



Un individu de l'espèce *Orchesella flavesceus*.

© Ihor Hvozdetzkyj / shutterstock.com

> entre traits et phylogénie, certains traits particuliers étant conservés au sein de certains groupes. Par exemple, la forme du corps (globulaire ou allongée) est directement corrélée à la phylogénie : tous les collembolles du groupe des symphyléones ont un corps arrondi, et tous les arthropléones ont un corps allongé. Le trait observé pourrait ainsi dans certains cas être simplement hérité, sans que l'on puisse établir un lien direct avec un filtre environnemental supposé ou une fonction. Il convient donc de bien identifier les traits d'intérêt qui permettent de répondre aux hypothèses formulées.

DES INDICATEURS DE LA QUALITÉ DES SOLS

Comme les collembolles sont abondants, qu'on les trouve à toutes altitudes et latitudes, et que leurs communautés réagissent aux contraintes environnementales selon des modalités que l'on commence à bien connaître, les scientifiques les envisagent depuis plusieurs années comme de très bons candidats pour évaluer la qualité biologique des sols ou pour suivre l'évolution de leur biodiversité. On se sert aussi couramment des collembolles en laboratoire pour tester la toxicité et l'innocuité des molécules pesticides nouvellement mises sur le marché sur les organismes non ciblés par celles-ci.

En France, des travaux impulsés par l'Ademe (l'Agence de la transition écologique), fondés sur des données relatives à 758 sites, nous ont permis de publier en 2017 des valeurs de référence pour, notamment, l'abondance en collembolles (nombre d'individus comptés par unité de surface) et la richesse en espèces (nombre de taxons par échantillon) des sols en fonction des principaux usages de ceux-ci. Les abondances se révèlent beaucoup plus faibles dans les espaces agricoles, notamment les sols cultivés et les vignes, qui comptent en moyenne 4000 à 6000 individus au mètre carré, que dans les milieux forestiers (10000 à 12000) ou même les espaces urbains (19000).

Les sols agricoles présentent en effet un certain nombre de caractéristiques particulièrement défavorables aux communautés de collembolles : perturbations fréquentes de l'habitat du fait du passage de la charrue qui retourne les couches superficielles du sol et des machines agricoles qui les tassent ; appauvrissement du sol par exportation des matières organiques, lesquelles sont à la base des chaînes trophiques auxquelles participent les collembolles ; faible diversité végétale, qui réduit les niches disponibles ; utilisation massive de pesticides, dont certains sont directement toxiques, et d'engrais chimiques minéraux qui modifient les propriétés du sol telles que le pH... Si l'on considère les

SUR LE WEB

Le site de référence de Frans Janssens :
<https://www.collembola.org/>

Le site de Philippe Garcelon :
<https://collembolles.fr/>

CYCLE DE VIE ET REPRODUCTION

Contrairement aux insectes, les collembolles ne présentent pas de stades larvaires ou de nymphes.

Des œufs éclosent directement des individus ressemblant aux adultes, qui grandiront par mues successives. Les cycles de vie varient beaucoup selon les espèces et les environnements.

Par exemple, le petit *Sphaeridia pumilis* pourra accomplir un cycle complet (œuf à œuf) en huit jours seulement, tandis que d'autres espèces mettront plusieurs semaines.

La reproduction des collembolles est également variée ; certaines espèces semblent uniquement parthénogénétiques, tandis que d'autres présentent des mâles et des femelles, qui se distinguent parfois morphologiquement. On assiste même à des parades nuptiales complexes, où le mâle et la femelle s'accrochent l'un à l'autre par leurs antennes...

Un couple de *Stenacidia violacea* en parade nuptiale, les deux individus se tenant par les antennes.





Sur cette photo d'un *Deuterosminthurus bicinctus*, on voit bien la furca, l'organe de saut, déployée. Au repos, la furca est repliée sous l'abdomen.

communautés de traits, les organismes vivant plutôt en surface et capables de recoloniser rapidement les milieux après une perturbation sont favorisés, au détriment de ceux, complètement inféodés aux sols et moins mobiles, qui vivent en profondeur.

Au contraire, les sols forestiers ne sont généralement pas travaillés et offrent donc aux organismes vivants des microhabitats stables; de plus, la plus grande partie des matières organiques produites par le milieu retourne au sol. Quant aux sols des milieux urbains, les situations observées sont très variables, selon par exemple qu'ils sont pollués ou non. Mais comme, globalement, les perturbations physiques sont moins récurrentes que pour les sols cultivés, on y trouve des niveaux d'abondance et de diversité parfois proches des espaces forestiers.

DES OUTILS POUR LES AGRICULTEURS ET LES GESTIONNAIRES D'ESPACES

Ces résultats restent à affiner, notamment afin de quantifier les effets précis des pratiques agricoles sur les communautés d'espèces et de traits des collemboles. On sait, à travers différents exemples, que les effets du labour sont délétères sur les communautés, mais on ne dispose pas encore de données en nombre suffisant pour estimer cela quantitativement. De telles données sont en cours d'acquisition notamment dans le programme *Agro-Eco-Sol*, financé par l'Ademe et coordonné par la société d'étude et de conseil agro-environnemental Auréa. Un échantillonnage systématique des sols du territoire français ou européen permettrait sans doute de compléter les connaissances et, à terme, de fournir aux agriculteurs, mais aussi aux gestionnaires d'espaces en général, des outils pour évaluer les effets de leurs pratiques sur la biodiversité des sols.

Par ailleurs, divers programmes de recherche incluent une réflexion sur la façon de rendre accessibles ces outils au plus grand nombre et de les mettre en œuvre en routine, par exemple dans le cadre de prestations, comme c'est aujourd'hui le cas pour les analyses physicochimiques des sols. Ainsi, la caractérisation des communautés du sol par l'ADN, et non plus par l'utilisation d'outils classiques d'observation au microscope, faciliterait l'accès à ce bio-indicateur que représentent les collemboles.

Des banques de gènes référencent déjà plusieurs dizaines d'espèces de ces hexapodes. Toute la difficulté porte sur la caractérisation adéquate de l'ADN contenu dans les sols, qui peut être plus ou moins altéré, et donc plus ou moins bien détecté. Il convient donc de calibrer au mieux les méthodes en fonction des types de sols et des types d'usages. On peut supposer que, pour les sols cultivés, les techniques seront très prochainement fiables, étant donné le faible nombre d'espèces observées (en France, une quarantaine d'espèces représentent plus de 90 % de l'abondance en collemboles dans ces milieux). Par ailleurs, l'approche par les traits qui, en théorie, s'affranchit de l'identification des espèces, est également une voie explorée.

Les collemboles apparaissent donc comme un objet d'étude particulièrement prometteur en écologie aussi bien fondamentale qu'appliquée. Mais les résultats acquis sur les sols grâce à ces petits animaux devront être mieux diffusés, tant vers le grand public que vers les gestionnaires, qui ignorent bien souvent jusqu'à leur existence. Un effort d'éducation à l'environnement et à la connaissance des sols est en effet indispensable si l'on veut mieux protéger cette ressource qui, comme bien d'autres, n'est pas inépuisable. ■

BIBLIOGRAPHIE

J. Cortet et M. Hedde, **La faune du sol pour évaluer l'impact des pratiques agricoles et la santé des sols**, *Techniques de l'ingénieur*, article ge1058, 2020

P. Lemanceau et M. Blouin (dir.), **Les sols au cœur de la zone critique**, vol. 6 (écologie), ISTE Éditions, 2018.

S. Joimel et al., **Urban and industrial land-uses have a higher soil biological quality than expected from physico-chemical quality**, *Science of the Total Environment*, vol. 584-585, pp. 614-621, 2017.

J. Cortet et P. Lebeaux, **Planète collemboles, la vie secrète des sols**, Biotope, 2015.

S. Jeffery et al., **Atlas européen de la biodiversité des sols**, Commission européenne - Bureau des publications de l'Union européenne, 2010.

S. P. Hopkin, **The Biology of the Springtails (Insecta : Collembola)**, Oxford University Press, 1997.

L'ESSENTIEL

> Un minuscule hexapode, le collembole *Tullbergia mediantarctica*, vit sous les rochers des sommets des montagnes intérieures de l'Antarctique, où les conditions sont très rudes.

> *Tullbergia* semble avoir subsisté aux mêmes endroits pendant des millions d'années,

en évitant à la fois les sols recouverts de glace et ceux riches en sels toxiques.

> Les séquences génétiques de *Tullbergia* et d'autres petits organismes de l'Antarctique aident à expliquer la survie de ces animaux et à éclairer l'histoire glaciaire du continent.

L'AUTEUR

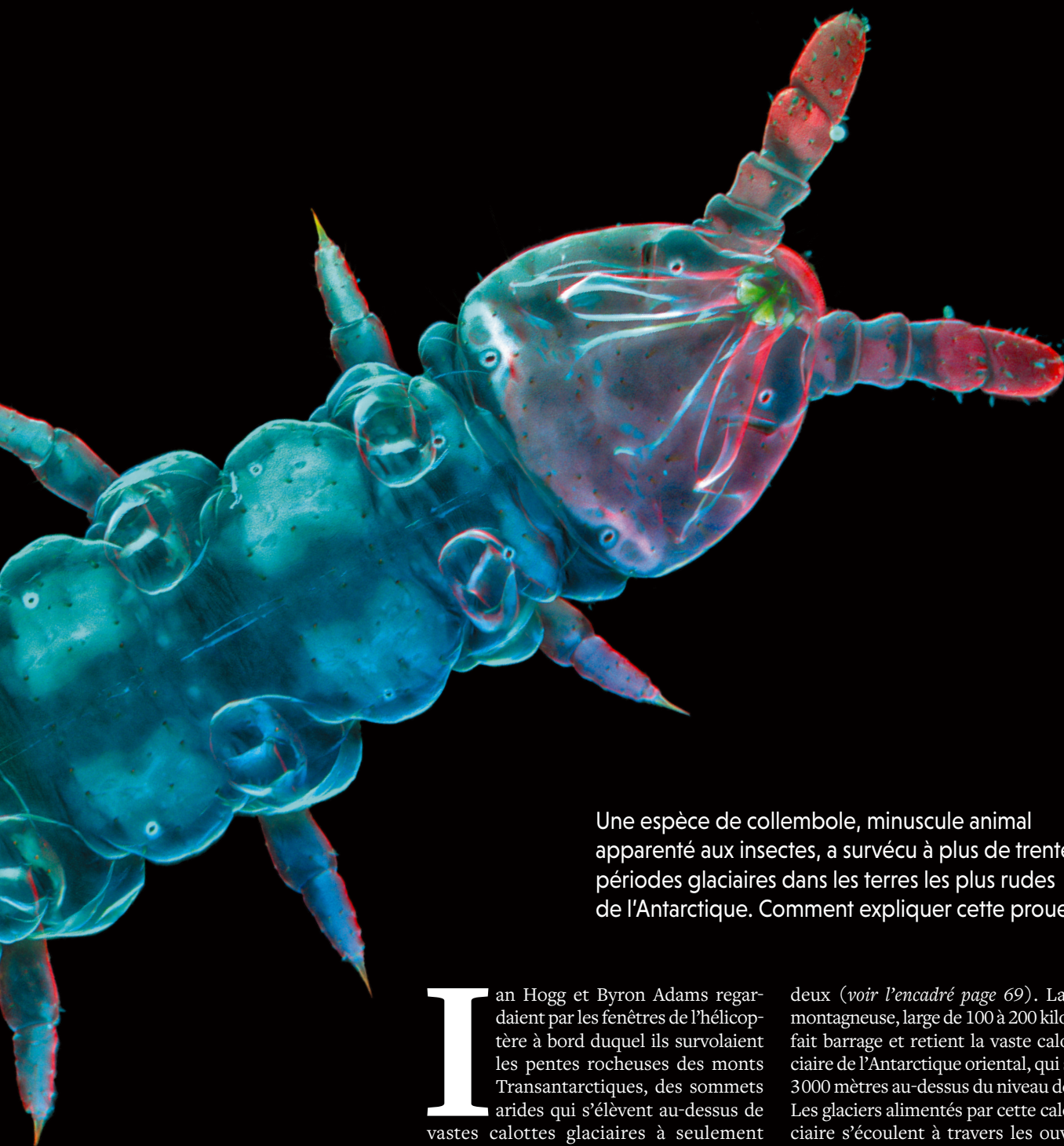


DOUGLAS FOX
écrivain scientifique
basé en Californie
du Nord,
aux États-Unis

Tullbergia, survivant de l'extrême



Le collembole *Tullbergia mediantarctica* mesure moins de 1,5 millimètre de long et vit sous des rochers dans certains endroits de l'Antarctique.



Une espèce de collembole, minuscule animal apparenté aux insectes, a survécu à plus de trente périodes glaciaires dans les terres les plus rudes de l'Antarctique. Comment expliquer cette prouesse ?

Lan Hogg et Byron Adams regardaient par les fenêtres de l'hélicoptère à bord duquel ils survolaient les pentes rocheuses des monts Transantarctiques, des sommets arides qui s'élèvent au-dessus de vastes calottes glaciaires à seulement 600 kilomètres du pôle Sud. Ils scrutaient de leurs yeux les corniches et les escarpements en dessous. Durant cette journée ensoleillée de janvier 2018, ils recherchaient des points de repère correspondant à ceux décrits dans les brèves notes laissées par un entomologiste décédé en 2012, Keith Wise. En 1964, celui-ci avait découvert dans ce paysage désolé un petit arthropode énigmatique, que personne n'avait revu depuis.

Les monts Transantarctiques s'étendent sur plus de 3000 kilomètres à travers le continent, du littoral au nord vers l'intérieur des terres au sud, coupant le continent en

deux (voir l'encadré page 69). La chaîne montagneuse, large de 100 à 200 kilomètres, fait barrage et retient la vaste calotte glaciaire de l'Antarctique oriental, qui s'élève à 3000 mètres au-dessus du niveau de la mer. Les glaciers alimentés par cette calotte glaciaire s'écoulent à travers les ouvertures séparant les sommets montagneux et se déversent lentement dans l'Antarctique occidental, d'altitude plus basse. Les vents secs qui soufflent sur le plateau oriental maintiennent largement libres de glace les sommets eux-mêmes.

En hiver, les températures dans le sud de la chaîne Transantarctique plongent sous les -40°C . Certains des sols de ces sommets n'ont pas reçu de quantités notables d'eau depuis des dizaines ou des centaines de milliers d'années. Ils ont de ce fait accumulé des sels caustiques, un peu comme à la surface de Mars. Pourtant,