



HAL
open science

Diversity et structure des communautés de collemboles dans une mosaïque paysagère du centre de la CÔTE D'IVOIRE (Zougoussi, département de Toumodi)

Serge Zon

► **To cite this version:**

Serge Zon. Diversity et structure des communautés de collemboles dans une mosaïque paysagère du centre de la CÔTE D'IVOIRE (Zougoussi, département de Toumodi). Biodiversité et Ecologie. Université Félix Houphouët Boigny (Côte d'Ivoire), 2018. Français. NNT : . tel-04058644

HAL Id: tel-04058644

<https://hal.science/tel-04058644v1>

Submitted on 5 Apr 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



REPUBLIQUE DE COTE D'IVOIRE
Union-Discipline-Travail

Ministère de l'Enseignement Supérieur
et de la Recherche Scientifique



Laboratoire de Zoologie et
Biologie Animale

Année Universitaire
2016-2017

THESE

Présentée pour l'obtention du Titre de Docteur de
L'Université Félix HOUPHOUËT-BOIGNY

Spécialité : Ecologie Animale

par

Numéro d'ordre
2099 / 2018

ZON Déméango Serge

DIVERSITE ET STRUCTURE DES COMMUNAUTES DE COLLEMBOLES DANS UNE MOSAÏQUE PAYSAGERE DU CENTRE DE LA CÔTE D'IVOIRE (ZOUGOUSSI, DEPARTEMENT DE TOUMODI)

Soutenue publiquement
Le, 27 janvier 2018

Commission du jury

M. KOUASSI Philippe	Professeur Titulaire	UFHB	Président
M. TANO Yao	Professeur Titulaire	UNA	Directeur
M. DEHARVENG Louis	Directeur de Recherche	MNHN, Paris	Codirecteur
M. YEO Kolo	Maître de Conférences	UNA	Rapporteur
M. YAOKOKORE Bébro	Professeur Titulaire	UFHB	Examineur



DÉDICACE

Je voudrais dédier cette thèse :

- ✓ A feu mon père ZON MANGBEU, feu ma mère DAHO GBAH Albertine et feu mon petit frère cadet ZON GONKANOU Philippe, arrachés très tôt à notre affection et dont l'amour demeure dans mon cœur.
- ✓ A mon grand frère, feu l'Évangéliste ZON KAPIEU Jean-Casimir qui a assuré mes études secondaires et universitaires, qui, lors de son dernier séjour chez moi, a pris soin de lire avec grand intérêt les rapports d'instruction de cette thèse, et qui hélas n'a pu assister à la soutenance. Sa disparition brutale a laissé dans mon cœur un grand vide.

AVANT-PROPOS

Cette thèse a été réalisée dans le cadre d'une collaboration entre le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN), notamment l'Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité - UMR 7205 et l'Université Félix HOUPHOUET-BOIGNY. Je voudrais exprimer toute ma gratitude à l'administration de ces deux établissements, notamment à Monsieur le Professeur Abou KARAMOKO, Président de l'Université Félix HOUPHOUET-BOIGNY, à Monsieur le Professeur Paul Essetchi KOUAMELAN, Doyen de l'UFR Biosciences et au Professeur Philippe GRANDCOLAS pour les facilités administratives qu'ils m'ont accordées.

Je voudrais également exprimer toute ma reconnaissance au Gouvernement ivoirien pour la bourse qu'il m'a octroyée pendant mon séjour à Paris dans le cadre de mes travaux.

Je voudrais adresser une mention spéciale à trois personnes dont les contributions ont été très déterminantes dans la réalisation de cette thèse :

- La première est sans aucun doute le Dr Louis DEHARVENG. Louis, c'est grâce à toi que j'ai pu réaliser cette thèse et je ne t'en remercierai jamais assez. Tu es un «chef cinq étoiles», toujours de bonne humeur, plein de bonnes idées, ouvert à la discussion et d'une pédagogie exemplaire. De l'écologie, ma discipline initiale, tu as fait de moi un systématicien en m'introduisant dans l'univers discret des Collembolés et dans le réseau scientifique international. Et tu n'as pas hésité à ajouter une troisième corde à mon arc en m'initiant à une autre discipline : la spéléologie. Je me souviendrai toujours des multiples expéditions exploratoires dans les grottes et les montagnes (les Pyrénées atlantiques et orientales et les Alpes) à la recherche des Collembolés et la découverte du beau paysage de la France. Que dire de ton soutien moral et financier ! Merci chef, pour tout ! Je voudrais sincèrement continuer, auprès de toi, d'apprendre davantage la systématique, ta Science !
- La seconde personne est le Professeur Yao TANO, Professeur Titulaire d'Entomologie de l'Université Félix HOUPHOUET-BOIGNY et Président de l'Université Nangui Abrogoua, pour avoir accepté de diriger cette thèse malgré ses multiples charges académiques et administratives. Je voudrais, de façon spéciale, lui exprimer toute ma gratitude pour avoir consacré son temps au suivi de mes activités scientifiques tant en Côte d'Ivoire qu'à Paris où il s'est rendu pour s'enquérir de l'évolution de mes travaux. Merci Professeur pour vos conseils avisés, vos contributions scientifiques et

surtout pour les mille et un dossiers signés, dossiers qui m'ont obligé souvent à m'introduire dans vos bureaux sans rendez-vous. Je vous en suis infiniment reconnaissant!

- La troisième personne est Dr Sandrine SALMON, Ingénieur de Recherche au Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS-UMR 7179 à Brunoy, auprès de qui j'ai beaucoup appris les analyses statistiques et qui a assuré de façon bénévole l'encadrement des aspects écologiques de cette thèse notamment l'écologie fonctionnelle. Qu'elle trouve ici l'expression de ma profonde gratitude. Merci infiniment Sandrine !

Je tiens à remercier particulièrement Dr Jérôme Ebagnerin TONDOH, Maître de Conférences à l'Université Nangui Abrogoua qui a initié l'étude des Collemboles en Côte d'Ivoire et qui m'a intégré dans son équipe de recherche de l'écologie des sols.

Je voudrais ensuite remercier spécialement Dr Anne BEDOS, épouse et assistante du Dr Louis DEHARVENG, qui gère au quotidien le fonctionnement du laboratoire et sans qui les travaux des stagiaires n'auraient pas pu se réaliser. Je lui suis infiniment reconnaissant pour les multiples démarches menées dans la gestion de mes dossiers administratifs. Elle a été pour moi plus qu'une mère, toujours attentive et prompt à trouver des solutions aux moindres difficultés qui se présentaient à moi.

Je remercie sincèrement le Professeur Philippe KOUASSI, Président de la Commission scientifique de l'UFR Biosciences, Président du jury de cette thèse et le Professeur Eliézer N'GORAN, Directeur du Laboratoire de Zoologie et Biologie Animale, pour leur disponibilité.

Je remercie les autres membres du jury qui n'ont pas ménagé leur temps et ont accepté de juger ce travail. Il s'agit notamment de :

- Dr KoloYEO, Maître de Conférences à l'Université Nangui Abrogoua, rapporteur ;
- Prof. BéibroYAOKOKORE, Professeur Titulaire à l'Université Félix HOUPHOUET-BOIGNY, examinateur.

Merci au Professeur Hervé Kouakou KOUA, Professeur Titulaire à l'Université Félix HOUPHOUET-BOIGNY pour avoir accepté d'instruire cette thèse.

Grand merci au Professeur Honoraire Jean Marc THIBAUD, à Dr Cyrille D'HAESE et à son ex-étudiant Dr Clément SCHNEIDER avec qui j'ai eu une collaboration fructueuse que j'entends renforcer dans le futur, surtout dans le domaine de la phylogénie.

Bien évidemment, un très grand merci aussi aux autres stagiaires du laboratoire de Louis avec qui j'ai partagé de beaux moments de gaieté à Paris. Je pense tout d'abord à Dao YU, à Sopark JANTARIT, à Iva, à Malik et surtout à Stéphane BEC et à Gabriel QUEIROZ que j'envisage inviter amicalement en Côte d'Ivoire.

Merci beaucoup à Claire VILLEMANT pour m'avoir logé presque gratuitement pendant tout mon séjour dans ce grand appartement en plein Paris dont j'étais devenu pratiquement le principal locataire.

Je n'oublie pas de remercier Dr Julien Kouadio N'DRI pour sa précieuse contribution dans la gestion des données.

Merci à tous mes promotionnaires thésards en Ecologie Tropicale et particulièrement à mon ami Hilaire BOHOUSSOU, mon compagnon de galère à Paris et à VOUI Bi, mon ami de tous les jours, avec qui j'ai eu de bons rapports d'amitié et de travail.

Grand merci à mes amis et collègues Jérôme Gnamien GBAMELE, Benson Madé KOKOUNSEU et Mamadou TRAORE, tous Inspecteurs Pédagogiques de l'Enseignement Secondaire ainsi qu'à mon ami et frère James DEKAN, Professeur de lycée, pour avoir accepté ma compagnie. Je n'oublie pas leur soutien sans faille, leur bonne humeur, leurs encouragements et leur amitié.

Je tenais à dire sincèrement merci à Monsieur Fernand KOUAKOU BAH, Inspecteur de l'Enseignement Secondaire et chef de l'Antenne de la Pédagogie et de la Formation Continue de Touba pour sa contribution à la lecture de ce travail.

Merci à mes frères et sœurs pour leur soutien spirituel surtout à Pierre Vallet ZON, mon petit frère et compagnon de tout temps.

Enfin, bien plus que des remerciements pour Elvire Adjoua KOUADIO, la « Douce » et mes adorables garçons, Chris et Shamma qui ont supporté mes longues absences, mes divagations scientifiques et mes nuits blanches, et qui m'ont surtout donné tant de bonheur durant ces longues années de thèse. Merci la « Douce » pour ton réconfort, ton soutien moral et spirituel et ta compagnie.

Merci à tous et à toutes... et mille excuses à ceux que j'ai oubliés.

TABLE DES MATIERES

	PAGES
DÉDICACE	I
AVANT-PROPOS.....	II
TABLE DES MATIERES	V
LISTE DES ABREVIATIONS.....	IX
LISTE DES FIGURES	X
LISTE DES TABLEAUX	1
INTRODUCTION.....	1
PARTIE I : GENERALITES	5
I.1- Zone d'étude.....	6
I.1.1- Situation géographique et climat.....	6
I.1.2- Contexte géologique et types de sol.....	6
I.1.3- Géomorphologie et réseau hydrographique.....	9
I.1.4- Végétation.....	9
I.1.5- Principaux type d'occupation du sol dans la mosaïque paysagère de Zougoussi.....	10
I.2- Collemboles	15
I.2.1- Considérations générales	15
I.2.2- Phylogénie et origine.....	15
I.2.3- Caractéristiques morphologiques	18
I.2.4- Classification	21
I.2.5- Biologie et écologie des Collemboles	22
I.2.5.1- Biologie	22
I.2.5.2- Ecologie	24
I.2.6- Facteurs régulant la distribution des Collemboles	25
I.2.7- Importance des traits dans la structuration des communautés chez les Collemboles	26
I.3- Etat des connaissances sur les Collemboles de Côte d'Ivoire	27
I.3.1- Différents travaux réalisés sur les Collemboles en Côte d'Ivoire.....	27
I.3.2- Liste des espèces répertoriées	30
I.3.3- Situation géographique et secteur écologique des stations de collectes.....	36
PARTIE II.....	38
MATERIEL ET METHODES	38
II.1- Matériel	39

II.1.1- Choix du site d'étude	39
II.1.2- Matériel biologique	39
II.1.3- Matériel technique	39
II.1.2.1- Matériel de terrain.....	39
II.1.2.2- Matériel de laboratoire et informatique.....	40
II.2- Méthodes	43
II.2.1- Stratégie de suivi adoptée.....	43
II.2.2- Echantillonnage des Collemboles par la méthode de Berlèse-Tullgren.....	47
II.2.3- Echantillonnage des Collemboles par piégeage	47
II.2.4- Tri et dénombrement.....	47
II.2.5- Préparation microscopique	47
II.2.6- Identification, inventaire et étude taxonomique du peuplement.....	48
II.2.6.1- Identification.....	48
II.2.6.2- Inventaire des espèces	48
II.2.6.3- Etude taxonomique du peuplement.....	50
II.2.7- Etude des relations phylogénétiques de l'espèce du genre <i>Willemia</i> de Côte d'Ivoire avec celles du monde	50
II.2.7.1- Connaissances sur le genre <i>Willemia</i>	50
II.2.7.2- Construction de l'arbre phylogénétique et biogéographie historique du genre <i>Willemia</i>	51
II.2.8- Etude de l'abondance et de la diversité des Collemboles en fonction des types d'occupation du sol.....	53
II.2.8.1- Abondance	53
II.2.8.2- Diversité biologique	54
II.2.8.3- Relations entre les communautés de Collemboles et les types d'occupation du sol.....	56
II.2.9- Etude de la structure fonctionnelle du peuplement des Collemboles	57
II.2.9.1- Données sur les traits morphologiques des Collemboles	57
II.2.9.2- Données sur les variables environnementales	60
II.2.10- Analyses statistiques	60
PARTIE III.....	64
RESULTATS ET DISCUSSION.....	64
III.1- Inventaire des espèces collectées et analyse taxonomique du peuplement.....	65
III.1.1- Nombre d'espèces collectées sur le site d'étude	65
III.1.2- Analyse taxonomique du peuplement.....	69

III.1.2.1- Ordre des Poduromorpha	69
III.1.2.1.1- Famille des Hypogastruridae	69
III.1.2.1.2- Familles des Brachystomellidae	73
III.1.2.1.3- Familles des Neanuridae	73
III.1.2.1.3.1- Sous-famille des Pseudachorutinae.....	73
III.1.2.1.3.2- Sous-famille des Neanurinae	83
III.1.2.1.4- Famille des Tulbergiidae	84
III.1.2.2- Ordre des Entomobryomorpha	85
III.1.2.2.1- Famille des Isotomidae	85
III.1.2.2.3- Famille des Entomobryidae	90
III.1.2.2.4- Famille des Paronellidae	93
III.1.2.2.5- Famille des Cyphoderidae	93
III.2.2.3- Ordre des Neelipleona.....	94
III.1.2.4- Ordre des Symphypleona	95
III.1.2.4.1- Famille des Sminthurididae.....	95
III.1.2.4.2- Famille des Collophoridae	95
III.1.2.4.3- Famille des Sminthuridae.....	95
III.1.2.4.4- Famille des Bourletiellidae.....	96
III.1.2.4.5- Famille des Dicyrtomidae	97
III.2- Position de <i>Willemia tondoh</i> sp. nov.dans la phylogénie du genre et biogéographie du groupe <i>buddenbrocki</i>	98
III.2.1- Phylogénie du genre <i>Willemia</i>	98
III.2.2- Biogéographie du groupe <i>buddenbrocki</i>	100
III.3- Abondance et diversité des Collemboles en fonction des types d'occupation du sol.....	103
III.3.1- Efficacité des méthodes d'échantillonnage	103
III.3.2- Abondance des Collemboles en fonction des types d'occupation du sol	106
III.3.2.1- Abondance relatives des grands groupes de Collemboles dans les différents types d'occupation du sol.....	106
III.3.2.1.1- Abondance relatives des grands groupes de Collemboles dans la litière.....	106
III.3.2.1.2- Abondance relatives des grands groupes de Collemboles dans le sol	106
III.3.2.2- Variation de la densité des Collemboles en fonction des types d'occupation du sol.106	
III.3.2.2.1- Variation de la densité des Collembolesdans la litière	106
III.3.2.2.2- Variation de la densité des Collemboles du sol.....	109
III.3.3- Variation de la diversité et de la composition du peuplement de Collemboles	109

III.3.3.1- Richesse spécifique des Collemboles	109
III.3.3.2- Indices de diversité et équitabilité	109
III.3.3.3- Comparaison de la composition du peuplement entre les types d'occupation du sol	114
III.3.3.4- Relation entre les communautés de Collemboles et les types d'occupation du sol...	114
III.3.3.4.1- Assemblage des espèces en fonction des types d'occupation du sol.....	114
III.3.3.4.2- Lien entre l'assemblage des espèces et des facteurs édaphiques au sein des différents types d'occupation du sol.....	118
III.3.3.4.3- Assemblage des espèces en fonction du gradient d'anthropisation	118
III.4- Structure fonctionnelle du peuplement des Collemboles en fonction des types d'occupation du sol.....	122
III.4.1- Proportions des modalités des traits au sein des communautés de Collemboles	122
III.4.2- Relation entre les assemblages des traits et les types d'occupation des sols	124
III.5- Discussion	128
CONCLUSION ET PERSPECTIVES	145
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	149
ANNEXES	180

LISTE DES ABREVIATIONS

ACC	: Analyse Canonique des Correspondances
ACM	: Analyse des Correspondances Multiples
ACP	: Analyse en Composantes Principales
AFC	: Analyse Factorielle des Correspondances
ANOVA	: Analyse de la variance
CI	: Indices de consistance ou cohérence
cf	: <i>Confer</i> (se référer à)
CR	: Indice de rétention
DIC	: Contraste d'interférence différentiel
ex.	: Exemplaire (nombre d'individus montés entre lame et lamelle)
f.nov.	: Forme nouvelle de l'espèce
f. pr.	: Forme principale
FAO	: Fonds des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture
gen. nov.	: Genre nouveau
GPS	: <i>Global Positioning System</i>
ind.m ⁻²	: Individu par mètre carré
ISO	: <i>International Organization for Standardization</i> (Organisation internationale de normalisation)
Juv.	: Juvénile
LSD	: <i>Least Significant Difference</i> (Différence Significative Minimale)
MNHN	: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris
OPA	: Organe postantennaire
sp. nov.	: Espèce nouvelle
UFHB	: Université Félix HOUPHOUET-BOIGNY
UNA	: Université Nagui Abrogoua
var. nov.	: Variété nouvelle de l'espèce

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Localisation de la zone d'étude (Source Michelin, 2012)	7
Figure 2. Diagramme ombro-thermique de Lamto (année 2012) et moyenne de la pluviométrie de 2003 à 2012.	8
Figure 3. Schéma de la chronoséquence de l'utilisation des sols dans la mosaïque paysagère de Zougoussi	11
Figure 4. Principaux types d'occupation du sol prospectés.	13
Figure 5. Reletions phylogénétiques entre les différents ordres des Collemboles selon différents auteurs, avec la position de la racine R	17
Figure 6. Morphologie générale des Collemboles.....	19
Figure 7. Représentation schématique des caractères morphologiques d'un Collembole d'après Hopkin (1997)	19
Figure 8. Matériel technique d'échantillonnage.....	41
Figure 9. Quelques matériels techniques de laboratoire.....	42
Figure 10. Dispositif d'échantillonnage	44
Figure 11. <i>Willemia tondoh</i> sp. nov. ; (A) chétotaxie dorsale générale ; (B) chétotaxie ventrale de la tête et de la zone buccale ; (C) organe post-antennaire gauche ; (D)articles antennaires I–IV; (E) segments abdominaux I–VI et Chétotaxie ventrale; (F) tibiotarse III.....	72
Figure 12. Habitusde <i>Furculanurida emucronata</i> sp. nov. : (A) vue laterale; (B) vue ventrale...	79
Figure 13. <i>Furculanurida emucronata</i> sp. nov. (A) Chétotaxie dorsale (X, S-chaeta absente unilatéralement); (B) soie DL de Th. I; (C) structures en boutonnières sur Abd. I; (D) mandibule droite et maxille gauche; (E) labium; (F) antenne droite en vue dorsal.....	80
Figure 14. Organe post-antennaire (OPA) à différents focus : au-dessus, OPA gauche; en-dessous, OPA droit	81
Figure 15. (A) Griffes des pattes gauches I, II, III rangées de la gauche vers la droite; (B) tibiotarse et prétarse de la patte III; (C) sternites abdominaux (Abd. V présente une chaetotaxie asymétrique); (D) zone de la furca; (E) plaque génitale mâle	81
Figure 16. Habitus de <i>Rhodanella minos</i> : (A) Femelle et (B) Mâle.	89
Figure 17. (A) <i>Acrocyrthus</i> sp. ; (B) <i>Ascocyrthus</i> sp.1; (C) <i>Ascocyrthus</i> sp.2; (D) <i>Ascocyrthus</i> sp.3; (E) <i>Lepidocyrthinae</i> gen. nov., sp. nov.....	91
Figure 18. Strict consensus des 89 arbres phylogénétiques du genre <i>Willemia</i> . Les trois espèces nouvellement ajoutées <i>W. antennomonstrum</i> , <i>W. dhaesei</i> <i>W. tondoh</i> sp. nov. sont en gras. Les indices de Bremer et de Jackknife sont indiqués respectivement au-dessus et en-dessous de chaque nœud.	99
Figure 19. Distribution biogéographique des espèces du genre <i>Willemia</i> confrontée au cladogramme.	101
Figure 20. Distribution des espèces du groupe <i>buddenbrocki</i> du genre <i>Willemia</i> sur la carte des Régions biogéographiques d'après Christiansen et Bellinger (1995).	102
Figure 21. Courbes d'accumulation de la richesse spécifique observée (Sobs) et de la richesse spécifique attendue (Jack 1) dans les différents types d'occupation du sol.....	105

Figure 22. Abondance relative des grands groupes de Collemboles dans la litière des différents types d'occupation du sol.....	107
Figure 23. Abondance relative des grands groupes de Collemboles dans le sol des différents types d'occupation du sol	107
Figure 24. Variation de la densité moyenne (ind.m ⁻²) des Collemboles : (A) dans la litière et (B) dans le sol des différents types d'occupation du sol.....	108
Figure 25. Variation de la richesse spécifique (nombre moyen d'espèces / échantillon) dans la litière (A), le sol (B) et à l'échelle de l'habitat(C) dans les différents types d'occupation du sol.....	111
Figure 26. Variation des indices de diversité (indice de Shannon (A) et indice de Simpson (B)) et de l'équitabilité (C) dans les différents types d'occupation du sol.....	112
Figure 27. Analyse canonique des correspondances (ACC) basée sur l'assemblage des espèces au sein les différents types d'occupation du sol : projection des espèces et des types d'occupation du sol dans le plan des deux premiers axes canoniques F1 et F2.....	116
Figure 28. Analyse canonique des correspondances (ACC) basées sur l'assemblage des espèces le long du gradient d'anthropisation : projection des espèces le long du gradient d'anthropisation dans le plan des deux premiers axes canoniques F1 et F2.....	120
Figure 29. RLQ analysant les relations entre les types d'occupation du sol, la stratification verticale, le gradient de fermeture / ouverture des habitats, le degré d'anthropisation des habitats (peu anthropisés ou très anthropisés) et les traits. (A) Variables environnementales ; (B) Traits.....	125

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I. Nombre de genres et d'espèces décrits dans chaque famille de Collemboles d'après Bellinger <i>et al.</i> (2016).....	23
Tableau II. Liste des espèces de Collemboles de Côte d'Ivoire avec les références de leur premier signalement et leur distribution biogéographique.	32
Tableau III. Situation géographique et secteurs écologiques dans lesquels étaient situées les stations de collecte avec les références.....	37
Tableau IV. Liste des transects posés dans les différents types d'occupation du sol pour l'échantillonnage des Collemboles et leurs coordonnées géographiques.	46
Tableau V. Liste des documents utilisés pour l'identification des spécimens en fonction des ordres ou familles. Les documents les plus importants sont notés en gras.....	49
Tableau VI. Matrice de données des 52 caractères codés pour <i>W. tondoh</i> et des deux espèces de <i>Willemia</i> décrites et codées dans Bu <i>et al.</i> (2012) et nouvellement ajoutées.	52
Tableau VII. Définition, modalités, type de variables utilisées dans les différentes analyses statistiques, abréviations et signification écologique des traits ainsi que leurs références.	58
Tableau VIII. Définitions, modalités, abréviation et type de variables environnementales	61
Tableau IX. Liste des espèces répertoriées dans les différents types d'utilisation du sol et leur statut taxonomique.....	66
Tableau X. Chaetotaxie des tergites de Th. I à Abd. III par groupe de soie de <i>Furculanurida emucronata</i> sp. nov.....	79
Tableau XI. Richesse spécifique observée (S) et estimée (Jackknife 1) des Collemboles avec la méthode de Berlèse-Tullgren dans les différents types d'occupation du sol et l'échelle du paysage.....	104
Tableau XII. Richesse spécifique observée (S) et estimée (Jackknife 1) des Collemboles avec la méthode des pièges pitfalls dans les différents types d'occupation du sol et à l'échelle du paysage.....	104
Tableau XIII. Richesse spécifique observée (S) et estimée (Jackknife 1) des Collemboles avec les méthodes combinées (Berlèse-Tullgrenet pitfall traps) dans les différents types d'occupation du sol suivant la chronoséquence de l'utilisation du sol.....	104
Tableau XIV. Synthèse des résultats de l'ANOVA de la variation de la densité des Collemboles dans la litière et le sol des différents types d'occupation du sol.....	108
Tableau XV. Synthèse de l'ANOVA au niveau de la variation de la richesse spécifique (dans la litière, le sol et à l'échelle des habitats), des indices de diversité et de l'équitabilité dans les différents types d'occupation du sol.....	113
Tableau XVI. Indice de similarité du peuplement des Collemboles entre les différents types d'occupation du sol suivant une chronoséquence de l'utilisation du sol.	115
Tableau XVII. Résultats de l'analyse canonique de correspondance (ACC) basée sur l'assemblage des espèces suivant les différents types d'occupation du sol avec le test de permutation.	117
Tableau XVIII. Résultats de l'analyse canonique de correspondance (ACC) basée sur l'assemblage des espèces en fonction de la variation de quelques facteurs édaphiques (pH, carbone organique (C), azote total (N), et le rapport C/N du sol ainsi que le taux	

d'humidité dans la litière et le sol) dans les différents types d'occupation du sol avec le test de permutation.	119
Tableau XIX. Variation de quelques facteurs édaphiques en fonctions des différents types d'occupation du sol.....	119
Tableau XX. Résultats de l'analyse canonique de correspondance (ACC) basée sur l'assemblage des espèces le long du gradient d'anthropisation avec le test de permutation.....	121
Tableau XXI. Modalités de traits morphologiques de 50 des espèces de Collemboles répertoriés dans la zone d'étude et leur fréquence. Les chiffres en gras représentent les modalités trouvées chez plus de 50% des espèces.	123
Tableau XXII. Résultats des modèles linéaires (R^2 , F, p-value) et les analyses types III (p-value) entre les valeurs discrètes et continues des traits et l'occurrence des espèces dans les variables d'environnement binaires (voir Tableaux VII et XXI pour les abréviations des traits).	127
Tableau XXIII. Résultats des modèles logistique (R^2 (McFadden), Khi^2 , p-value) et les analyses types III (p-value) entre les valeurs binaires et qualitatives des traits et l'occurrence des espèces dans les variables d'environnement binaires.	127

INTRODUCTION

Dans les régions tropicales africaines actuelles, les écosystèmes naturels forestiers sont en pleine régression au profit des cultures de rente (caféier, cacaoyer, hévéaculture, palmier à huile...), des plantations sylvicoles, des jachères en friche, des cultures vivrières annuelles ou pluriannuelles (**Brou *et al.*, 2005 ; Laporte *et al.*, 2007**). En Côte d'Ivoire, ce sont plus de 80% du couvert forestier qui ont disparu entre 1958 et 1993 (**Dao, 1999**) suite à l'exploitation agricole de type familial essentiellement basée sur la pratique de cultures itinérantes sur brûlis (**Tondoh, 2007**). La culture du cacaoyer, par exemple, s'établit suivant un cycle "d'expansion et de récession" (**Tscharntke *et al.*, 2011**) : les forêts primaires ou secondaires sont défrichées et brûlées, et les cacaoyers sont plantés avec des cultures vivrières. Après une vingtaine d'années de culture, la production diminue de manière significative et les plantations sont abandonnées (**Ruf et Zadi, 1988**), les exploitants vont à la conquête d'autres espaces forestiers. Cette pratique explique le déplacement au fil du temps des zones de production de cacao en Côte d'Ivoire (**Balac, 1999**) : l'est et le centre-est (1955-1965), le centre-ouest (1965-1975), et la région sud-ouest (depuis 1975). Cette façon non durable d'utilisation du sol cause non seulement la dégradation des forêts et une modification du paysage (**Asase *et al.*, 2009**), mais également, elle pourrait entraîner la perte de la biodiversité et la dégradation des services écosystémiques (**Gockowskiet Sonwa, 2011 ; Tondoh *et al.*, 2015**). Les organismes animaux du sol qui sont caractérisés par une extrême diversité, n'échappent pas à ces perturbations. Selon les estimations, la faune du sol représente environ 23% de la diversité des êtres vivants décrits (**Lavelle *et al.*, 2006**). Ils participent activement dans les interactions et les différents processus physiques, chimiques et biologiques qui se développent dans le sol, et ils offrent une large gamme de services écosystémiques (**Lavelle *et al.*, 2006**).

Au sein de la faune du sol, les microarthropodes, notamment les Acariens et les Collembolés, sont reconnus pour leur activité intense dans la fragmentation, la décomposition et la minéralisation de la matière organique, le recyclage et l'immobilisation des éléments minéraux ainsi que dans l'élaboration des microstructures du sol et le contrôle des activités des microorganismes (bactéries, champignons et nématodes) (**Seastedt, 1984 ; Rusek, 1985 ; Lebrun, 1987 ; Rusek 1998 ; Lavelle et Spain, 2001 ; Huhta et Ojala, 2006**). Ils contribuent ainsi à la fertilité des sols (**Moore *et al.*, 1987 ; Addison *et al.*, 2003 ; Bitzer *et al.*, 2005**) et ils sont considérés comme des régulateurs du cycle biogéochimique (**Lavelle et Spain, 2001 ; Lavelle *et al.*, 2006**). Leur grande représentativité dans le système du sol et leur sensibilité aux variations des facteurs environnementaux et écologiques telles que les modifications de la chimie du sol, la configuration du microhabitat et les pratiques culturales et sylviculturales (**Hopkin, 1997**), font d'eux de bons indicateurs biologiques de perturbation

des écosystèmes (**Deharveng, 1996 ; Dittmer et Schrader, 2000 ; Niwranski *et al.*, 2002 ; Sousa *et al.*, 2004 ; Kautz *et al.*, 2006**) ainsi que de la qualité et de la santé (écotoxicologie) des sols (**Pankhurst *et al.*, 1995 ; Van Bruggen et Semenov 2000 ; Fountain et Hopkin, 2005 ; Nelson *et al.*, 2011 ; Schröder, 2015**).

Malgré leur importance écologique et écosystémique, les microarthropodes et spécifiquement les Collemboles des milieux tropicaux africains demeurent peu connus. En Côte d'Ivoire, les informations disponibles concernent des études taxonomiques menées par une douzaine d'auteurs dont les travaux sont résumés par **Zon *et al.* (2013)**. La plupart de ces travaux sont des descriptions d'espèces portant sur des spécimens rapportés de quelques stations situées en général dans l'Est, l'Ouest montagneux, le Centre et le Sud littoral du pays. Ces travaux n'ont généralement pas fait l'objet d'échantillonnage homogène et n'ont pas pris en compte la diversité biologique des peuplements. De même, en dehors des travaux de **Delamare-Deboutteville et Paulian (1947)** et **Delamare-Deboutteville (1948b et 1950)**, très peu d'études se sont intéressées à la biologie et l'écologie des Collemboles de Côte d'Ivoire. Or, ces travaux cités plus haut se sont limités à une simple description des espèces et de leurs habitats et n'ont pas analysé les interactions entre ces deux composantes. De plus, dans le contexte actuel des changements globaux (changement climatique, intensification agricole et transformation du paysage), aucune information n'est disponible sur l'impact des modifications du paysage engendré par l'exploitation agricole sur les communautés de Collemboles, notamment dans les zones de culture de cacaoyer en Côte d'Ivoire.

L'objectif général de ce travail est d'étudier la diversité et la structure des Communautés de Collemboles dans une zone d'exploitation agricole et d'examiner leurs relations avec les principaux patrons paysagers. Plus spécifiquement, il s'agit de :

- Faire l'inventaire des espèces et l'analyse taxonomique du peuplement des Collemboles de la zone étudiée ;
- Déterminer la place des espèces de Côte d'Ivoire au sein de la faune mondiale à travers les relations phylogénétiques et biogéographiques ;
- Evaluer l'abondance et la diversité des Collemboles en fonction des types d'occupation du sol suivant une chronoséquence d'utilisation du sol ;
- Analyser la structure fonctionnelle du peuplement de Collemboles en fonction des types d'occupation du sol et déterminer des paramètres environnementaux qui la contrôlent.

Le présent mémoire est organisé en trois grandes parties : (1) la première partie présente les généralités sur le milieu d'étude, sur les Collemboles, en général, et sur l'état de

connaissances des Collemboles de Côte d'Ivoire, en particulier ; (2) la seconde partie décrit le matériel et les méthodes utilisées dans cette étude ; (3) la troisième partie présente les résultats et la discussion suivie de la conclusion et des perspectives de recherche. Une liste de références bibliographiques, des annexes et la liste des publications complètent le document.

PARTIE I : GENERALITES

I.1- Zone d'étude

I.1.1- Situation géographique et climat

Cette étude a été réalisée dans la zone de transition forêt-savane en moyenne Côte d'Ivoire, plus précisément dans le terroir du village de Zougoussi, situé à proximité de la limite Nord de la réserve scientifique de Lamto, en aval du barrage hydroélectrique de Taabo à 200 km au Nord-Ouest d'Abidjan (6° 15'N, 5° 02'W) (**Figure 1**).

La zone de Zougoussi est caractérisée par un climat intertropical humide, à 4 saisons (**Lecordier, 1974; Forge, 1982; Pagney, 1988**) dont deux saisons sèches et deux saisons des pluies. La grande saison sèche s'étend de novembre à mars. Elle est suivie par une grande saison des pluies de mars à juillet, puis une petite saison sèche ou récession interpluviale occupant tout le mois d'août. La petite saison des pluies intervient entre septembre et novembre. La pluviométrie moyenne est de 1200 mm par an avec une forte variabilité interannuelle (**Figure 2**). Les températures suivent un régime bimodal peu marqué avec des traits équatoriaux tels que la faiblesse de l'amplitude annuelle (4°C). Les températures moyennes mensuelles sont d'environ 28°C avec les minima (24°C) durant les saisons sèches. Les températures moyennes journalières varient entre 24 et 30°C en saison sèche et entre 25 et 28°C en saison des pluies (**Lata, 1999**).

I.1.2- Contexte géologique et types de sol

Le terroir de Zougoussi, à l'instar de la réserve de Lamto, est situé à la jonction des trois principales formations géologiques régionales: le large batholite granitique précambrien "Baoulé" dans le Nord ; le massif schisteux de Dimbokro dans l'Est et la chaîne métamorphique dans l'Ouest. Les granites sont les roches dominantes du paysage. Cependant, les roches vertes et les amphibolites affleurent par endroit (**Abbadie et Menaut, 2006**).

Les sols les plus répandus dans la zone sont les sols ferrallitiques en forêt, et ferrugineux tropicaux (ou ferralsols pour la classification FAO) en savane issus du socle granitique. Cependant, on y trouve aussi des terres noires ou vertisols issues des roches vertes et des amphibolites (**Delmas, 1967 ; Riou, 1974**). Ainsi, **Delmas (1967)** a distingué quatre principaux types de sols suivant une toposéquence type:

- les sols ferrugineux tropicaux des plateaux et des hauts de pente caractérisés par une grande teneur en sable, une faible teneur en argiles (constituées d'illite et de kaolinite), une pauvreté en calcium, potassium, phosphore et azote, et une légère acidité (pH 5-6,5) ;
- les sols ferrugineux de pente proche des précédents, mais plus riches en limons ;

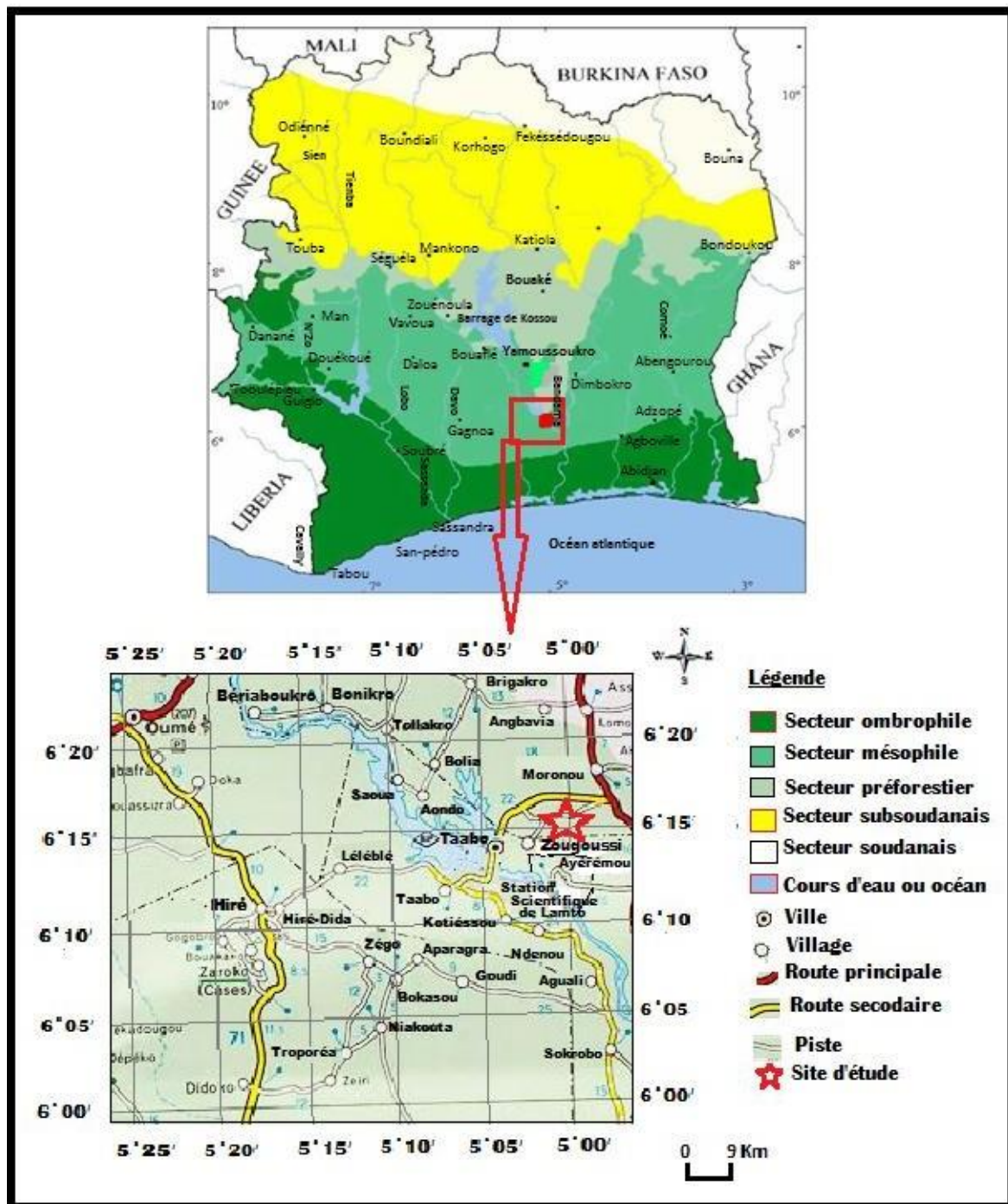


Figure 1. Localisation de la zone d'étude (Source Michelin, 2012)

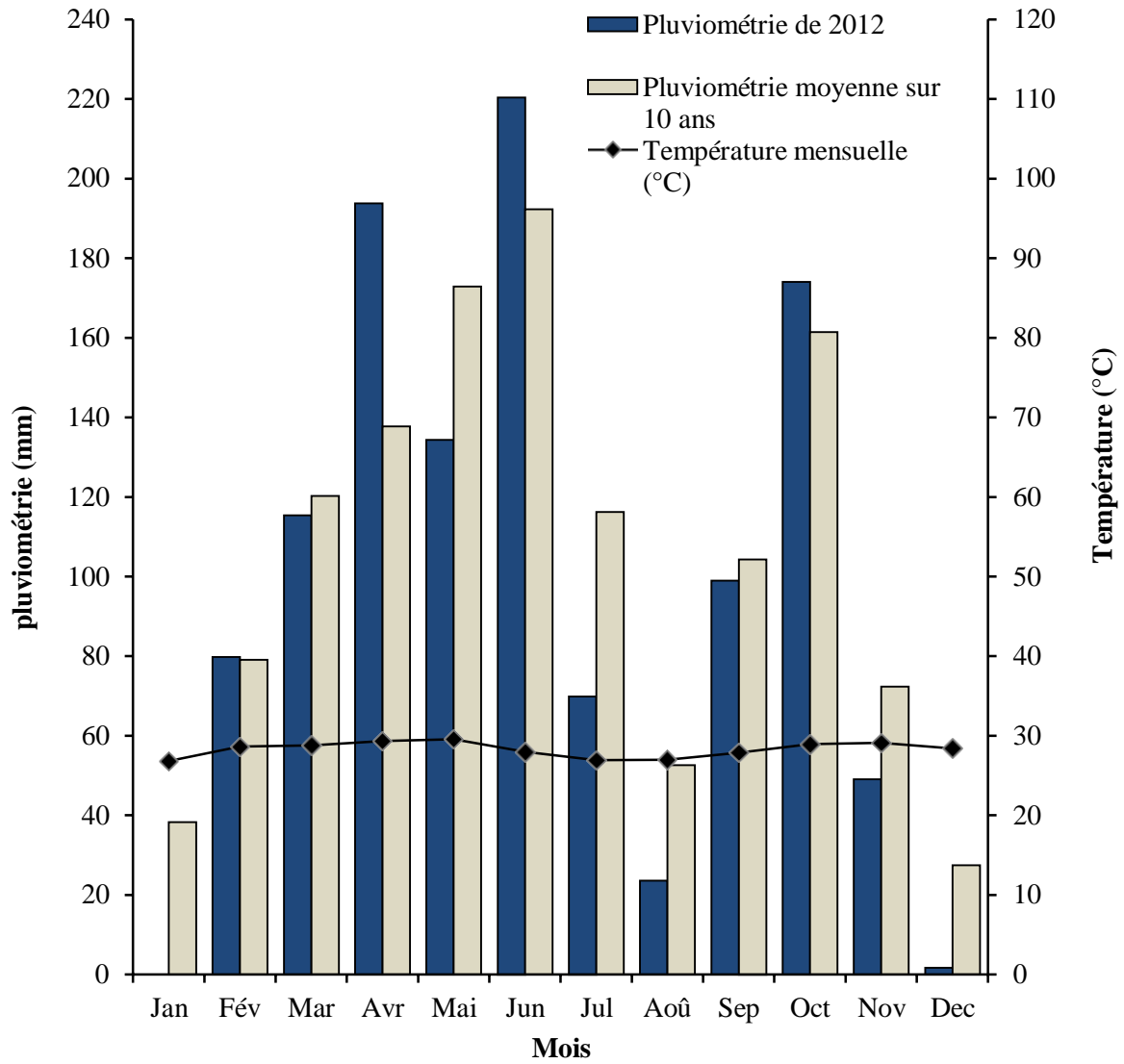


Figure 2. Diagramme ombro-thermique de Lamto (année 2012) et moyenne de la pluviométrie de 2003 à 2012. Données de la station de Géophysique de Lamto.

- les sols hydromorphes de bas de pente très limoneux et saisonnièrement engorgés d'eau ;
- les terres noires sur amphibolites argilo-limoneuses (avec la montmorillonite comme argile) caractérisées par une richesse en matière organique (de 3 à 6%), magnésium et calcium, par une légère acidité et par une relative pauvreté en potassium et phosphore.

I.1.3- Géomorphologie et réseau hydrographique

Comme la plupart des paysages africains, le relief de la Côte d'Ivoire a été très marqué par une longue période d'érosion. Ainsi, le pays est pratiquement une pénéplaine dont l'altitude moyenne au Nord-Est est de 400 m et en dessous de 50 m dans le Sud (**Abbadie et Menaut, 2006**).

La zone de Lamto et ses environs appartiennent à un complexe géomorphologique correspondant à une région de transition entre les plateaux du Nord du pays et les vallées du Sud. L'aspect du relief présente les caractéristiques typiques d'une vieille surface d'érosion qui serait due à la compétition entre le fleuve Bandama et la rivière N'zi ainsi que leurs affluents. L'altitude dans toute la zone varie entre 75 et 125 m (**Abbadie et Menaut, 2006**).

Le réseau hydrographique se subdivise en deux bassins. Le Nord et l'Est de la zone appartiennent au bassin de la rivière N'zi et ses affluents tandis que les parties Sud et l'Ouest sont drainées par le Bandama et ses affluents

I.1.4- Végétation

La végétation originelle est constituée d'un agencement de savanes et de forêts (**Menaut et César, 1979 ; Gautier, 1990**). Elle se répartit sur des plateaux, des bas-fonds et des zones de transition. Sur les plateaux se trouvent des savanes boisées, sur les zones de transition (du haut de pente vers le bas) des savanes arbustives à *Andropogon* et des savanes herbeuses à *Loudetia simplex*, et dans les bas-fonds, des forêts galeries qui bordent les cours d'eau temporaires ou permanents. On trouve également sur les plateaux secs des îlots forestiers semi-décidus.

Les principales espèces ligneuses forestières selon **Devineau (1976)** sont : *Azelia africana* (Fabaceae), *Colagigantea* (Sterculiaceae), *C. laurifolia* (Sterculiaceae), *Croton scarriesii* (Euphorbiaceae), *Lonchocarpus sericeus* (Fabaceae), *Napoleona vogelii* (Myrtaceae), *Pseudospondias microcarpa* (Anacardiaceae), *Pterocarpus santalinoïdes* (Fabaceae) et *Triplochiton scleroxylon* (Sterculiaceae). Le couvert ligneux des savanes a tendance à décroître du haut vers le bas de la pente. Il est dominé par quatre espèces :

Crossopteryx febrifuga (Rubiaceae), *Cussonia arborea* (Araliaceae), *Piliostigma thonningii* (Caesalpinaceae), et *Bridelia ferruginea* (Phyllanthaceae). La strate herbacée est largement dominée par les Poaceae (75 à 99% de la biomasse totale) (César, 1971 ; César et Menaut 1974) avec pour espèces dominantes *Andropogon schirensis*, *Hyparrhenia diplandra* et *Loudetiasimplex*.

Cependant, cette végétation originelle, à l'instar de celle de toute la Côte d'Ivoire forestière, a subi d'importantes modifications dans sa structure et sa composition du fait des actions anthropiques (l'exploitation forestière, les feux de brousse et l'agriculture associant les cultures de rente) (Brou, 2005). Ainsi, la mosaïque forêt-savane de cette zone étude s'est transformée en une mosaïque paysagère où coexistent plusieurs types d'occupations du sol du fait de la conversion, par endroits, des milieux naturels (forêt et savane) en agro-systèmes (cultures vivrières annuelles ou pluriannuelles, plantations monospécifiques de cultures de rentes et jachères). Cette situation a occasionné l'expansion de certaines espèces invasives telles que *Chromolaena odorata*, espèce dominante dans les jachères (Tondoh *et al.*, 2013) et présente également dans les jeunes plantations et les zones dégradées de forêt et de savane humide.

I.1.5-Principaux type d'occupation du sol dans la mosaïque paysagère de Zougoussi

Les 6 principaux types d'occupation du sol, constituant la mosaïque paysagère, qui ont fait l'objet d'échantillonnage sont : (1) la forêt, (2) la savane, (3) les cultures d'igname, (4) les cultures mixtes, (5) les jachères et (6) les plantations de cacaoyers. Ces types d'occupation de sol sont classés ici suivant la chronoséquence d'utilisation du sol conduisant à la conversion de la forêt et de la savane en divers agro-systèmes (Figure 3).

a. Forêts

La forêt est l'une des composantes principales de la végétation naturelle de la région. Elle est très prisée par les paysans, notamment pour la création des plantations de cacaoyers car elle offre un sol riche et facile à travailler. Ce sont des forêts semi-décidues situées sur des plateaux et des forêts galeries le long des cours d'eau généralement temporaires. Ces forêts sont classées, selon les relevés floristiques, dans la catégorie de forêts secondaires jeunes (Devineau, 1984). Les essences forestières dominantes sont *Dialium guineensis* (4375 individus/ha), *Olax subscorpioidea* (3600 individus/ha), *Trichilia prieureana* (2975 individus/ha), *Pouteria alnifolia* (2650 individus/ha) et *Lecaniodiscus cupanioides* (2500 individus/ha) (Koné *et al.*, 2010).

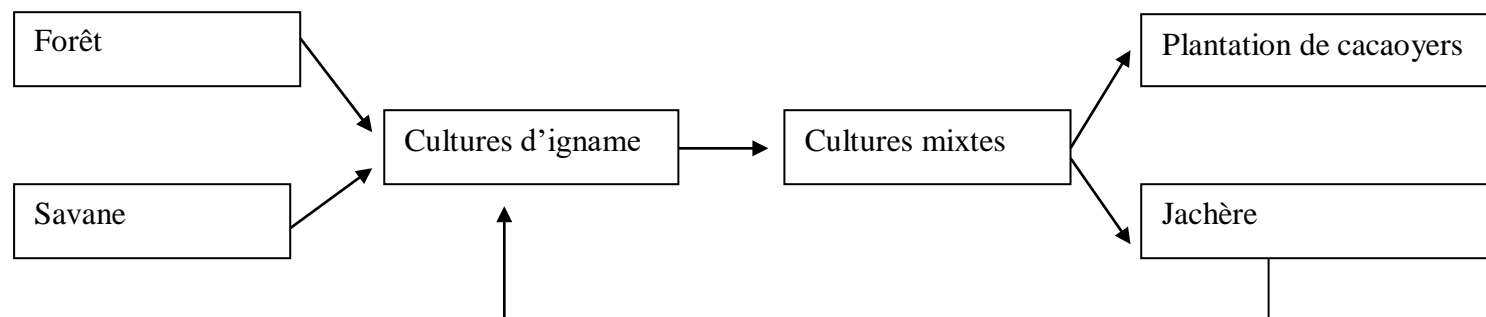


Figure 3. Schéma de la chronoséquence de l'utilisation des sols dans la mosaïque paysagère de Zougoussi.

Les forêts du domaine rural (**Figure 4A**) sont plus ou moins perturbées avec de nombreuses traces humaines et des troncs d'arbres morts abattus par des exploitants ou déracinés par le vent. Ces forêts ont également été l'objet de feux de brousse accidentels en 1984. La canopée est moins dense que celle de la forêt protégée de la réserve de Lamto. Trois fragments de ce type de forêt ont été prospectés.

b. Savane

Les parcelles de savane prospectées sont de type Andropogoneae (**Menaut et César, 1979**) avec la strate herbacée dominée par *Andropogon schirensis*, *Hyparrhenia spp.* et *Imperata cylindrica*, avec une densité variable en relation avec la couverture arborée. La strate arborée est dominée par *Bridelia ferrunea*, *Crossopteryx febrifuga*, *Cussonia barteria* et *Piliostigma thonningii*. La densité de boisement est extrêmement variable allant d'une végétation arbustive ouverte à une savane densément arborée et donnant une mosaïque de facies ouverts et fermés. La savane du domaine villageois (**Figure 4B**) est très perturbée par les activités humaines, notamment par l'abattage des bois de savane (très prisés pour la production du charbon domestique) et la pratique des feux de brousse très courante dans la région. Ces facteurs sont favorables à l'envahissement du sous-bois par *Chromolaena odorata*.

c. Cultures d'igname

Ce sont des champs d'igname (*Dioscorea alata* Linné, 1753 (Dioscoreaceae)), créés aux dépens de la forêt ou de la savane. C'est la principale culture vivrière de la région. La mise en place des parcelles de culture d'igname se fait en quatre étapes. D'abord, le défrichage qui consiste à couper la végétation du sous-bois et à y mettre le feu une fois séchée. Ensuite, les résidus de végétaux sont regroupés aux pieds des arbres pour être brûlés, entraînant ainsi la mort de ces arbres sans qu'il ne soit nécessaire de les abattre. Ces pieds d'arbres morts serviront de tuteurs aux tiges d'igname. Ces activités de préparation du terrain ont lieu en saison sèche (janvier-mars). Le buttage (labour plus ou moins profond du sol avec formation de buttes) et les semences des boutures d'igname interviennent de mars à avril en début de la grande saison des pluies. Des sarclages réguliers sont effectués dans la culture. Dans les mois d'août et septembre, lorsque les tiges d'ignames sont presque à leur taille maximale, des rejets de bananiers sont insérées entre les buttes d'igname. Si le champ est mis en place dans la vocation de la création d'une plantation de cacaoyers (*Theobroma cacao* Linné, 1753 Linné, 1753 (Malvaceae)), des pieds de cacaoyers sont insérés en même temps



Figure 4. Principaux types d'occupation du sol prospectés. (A) Forêt ; (B) Savane ; (C) Cultures d'igname ; (D) Cultures mixtes ; (E) Jachère ; (F) Plantation de cacaoyers.

que les bananiers (**Figure 4C**). Quelques cultures y sont associées avec une densité très faible. Une enquête menée, sur la zone d'étude, a montré que, chaque année, une vingtaine de champs d'igname de 0,25 à 1ha sont créés sur un rayon d'un kilomètre. Un champ d'igname sur trois deviendra une plantation de cacaoyers.

d. Cultures mixtes

Ce type d'occupation du sol fait suite aux champs d'igname. Après la récolte des tubercules d'ignames, à la deuxième année d'utilisation du sol, d'autres cultures vivrières (maïs, arachide, taro, aubergine, piments) sont associées aux bananiers et aux jeunes pieds de cacaoyers (pour les champs à vocation de plantation de cacaoyers) (**Figure 4D**). Pour leur mise en place, un désherbage est effectué, puis les herbes et les tiges mortes d'ignames sont ramassées, regroupées et brûlées. Ensuite, des labours sont effectués en vue de détruire les restes de buttes de sol et aplanir le terrain. Les cultures d'association sont mises en place en début de la grande saison des pluies après cette préparation de terrain. Pour l'entretien, des sarclages réguliers sont effectués sans utilisation de produits phytosanitaires.

e. Jachères

Ce sont des portions de terre abandonnées momentanément, après deux cycles de cultures vivrières (champ d'igname et cultures mixtes sans cacaoyers), et conservées pour une utilisation ultérieure. Les jachères prospectées sont relativement jeunes (moins de 10 ans). Elles ont une végétation relativement dense dominée par *Chromolaena odorata* et *Panicum maximum* (Poaceae) avec une évolution relative d'arbres et d'arbustes (**Figure 4E**). Les traces humaines deviennent de plus en plus rares dans ce type d'occupation du sol.

f. Plantations de cacaoyers

Ces plantations, destinées à la production des fèves de cacao, principal produit d'exportation la Côte d'Ivoire, sont mises en place à partir des champs d'igname créés au dépend de la forêt et de la savane, puis entretenues par les successions de cultures mixtes comme décrites précédemment. Les jeunes cacaoyers étant sciaphiles, les bananiers associés jouent le rôle d'ombrage. A partir d'un certain âge, les pieds de bananiers diminuent car les cacaoyers deviennent héliophiles et ils n'ont plus besoin d'ombre.

Les plantations de cacaoyers prospectées sont âgées de plus de 10 ans. Elles ont une physionomie de forêt monospécifique avec une canopée plus ou moins fermée, un sous-bois complètement dégagé et une litière abondante (**Figure 4F**). Quelques pieds de bananiers y

subsistent encore. De même, des pieds d'agrumes (citronniers, mandariniers, orangers et pamplemousses) y sont souvent associés. Ces plantations sont entretenues par des désherbages réguliers à la machette et par des rares traitements phytosanitaires.

I.2- Collemboles

I.2.1- Considérations générales

Le nom Collembole (springtail en anglais) vient des mots Grec *Kolla* (=colle) et *embola* (=toupie). Il désigne un groupe d'hexapodes de petite taille ([min. 0,12] 1-5 [max. 17] mm), primitivement aptères et entognathes, c'est-à-dire que la capsule céphalique produit des replis tégumentaires dissimulant les pièces buccales. Cette dernière caractéristique est partagée avec les Diploures et les Protoures (**Prabhoo, 1987 ; Kraus et Kraus, 1994 ; Friedrich et Tautz, 1995**). Les Collemboles, tout comme les Diploures et les Protoures, forment un groupe frère des Insectes (**Kristensen, 1975 ; Boudreaux, 1979 ; Kraus et Kraus, 1994**).

Le premier Collembole à apparaître dans les archives fossiles, date du début du Dévonien dans la faune de Rhynie, précisément au Siegenien (-397 à -391 millions d'années) (**Westoll, 1977**). Il s'agit de *Rhyniella praecursor* Hirst et Maulik, 1926, un Arthropléone (**Hirst et Maulik, 1926 ; Scourfield, 1940a et b ; Denis, 1949**) dont le statut taxonomique est encore discuté (**Whalley et Jarzembowski, 1981**) à cause de caractéristiques morphologiques qui le rapprocheraient d'au moins trois groupes différents de Collemboles (**Greenslade, 1988**).

I.2.2- Phylogénie et origine

Plusieurs auteurs ont proposé des schémas hypothétiques de la phylogénie de la classe des Collemboles par des représentations arborescentes des relations de parenté entre les différents taxons (**D'Haese, 2000**). Certains auteurs ont basé leurs travaux uniquement sur des caractères morphologiques (**Börner, 1906b ; Salmon, 1964 ; Stebaeva, 1988**). D'autres par contre, se sont fondés sur les structures endocrines rétro-cérébrales, la tendance à un mode de vie et les caractères adaptatifs (**Cassagnau et Juberthie, 1971 ; Massoud, 1976 ; Cassagnau 1990**). Ces derniers auteurs ont fait descendre les Collemboles d'un ancêtre hypothétique, Procollembola et reconnaissent 4 ordres : Poduromorpha, Entomobryomorpha, Symphypleona et Neelipleona. Ces quatre ordres sont résumés dans la classification moderne par **Deharveng (2004)**. Les travaux récents basés sur les analyses moléculaires et morphologiques confirment la monophylie de la classe des Collemboles (**D'Haese, 2002 ; Carapelli et al., 2007 ; Gao et**

al., 2008 ; Xiong *et al.*, 2008 ; Dell’Ampio *et al.*, 2009 ; von Reumont *et al.*, 2009). Cependant, la structure phylogénétique, établissant les relations entre les différents ordres de Collemboles, demeure encore discutée (Schneider *et al.*, 2011). D’Haese (2003) soutient que Neelipleona est un groupe frère à Symphypleona, l’ensemble des deux est frère à Entomobryomorpha, le tout étant frère à Poduromorpha (Figure 5A). Dans la structure phylogénétique de Gao *et al.* (2008) et celle de von Reumont *et al.* (2009) basée respectivement sur l’analyse moléculaire des Hexapodes et des Arthropodes, Poduromorpha est un groupe frère à Entomobryomorpha, l’ensemble des deux est frère à Symphypleona et le tout est frère à Neelipleona (Figure 5B). Selon la phylogénie moléculaire des Collemboles de Xiong *et al.* (2008), l’ordre Symphypleona est frère à Neelipleona et l’ensemble est frère au traditionnel groupe Arthropleona (Poduromorpha + Entomobryomorpha) (Figure 5C). Dans l’arbre phylogénétique de Schneider *et al.* (2011), Entomobryomorpha est frère à Poduromorpha, l’ensemble des deux est frère à Neelipleona, le tout étant frère à Symphypleona (Figure 5D). En effet, les désaccords parmi les multiples phylogénies citées plus haut sont dus à la position de la racine R (Schneider *et al.*, 2011). Par contre, la plupart des auteurs soutiennent la paraphylie des Entomobryomorpha (D’Haese, 2002 et 2003 ; Xiong *et al.*, 2008) de même que la monophylie des Poduromorpha (D’Haese, 2002 et 2003 ; Xiong *et al.*, 2008 ; Schneider *et al.*, 2011 ; Carapelli *et al.*, 2014). Les Symphypleona, à l’exception de D’Haese (2002), sont également considérés comme monophylétiques.

Plusieurs auteurs se sont également prononcés sur l’origine des Collemboles. Handlirsch (1908) considère les Collemboles comme un groupe plus ou moins récent des insectes avec une extrême spécialisation, des formes avec un développement néoténique atteignant la maturité dans un état larvaire. Tillyard (1928) cité par Handschin (1955), se basant sur la découverte du fossile de Collemboule du Dévonien *Rhyaniella praecursor*, et la ressemblance avec les espèces actuelles, conclut que les Collemboles sont des arthropodes terrestres primaires archaïques et ancestraux. Par contre, Gullan et Cranston (1994) considèrent les Collemboles comme un groupe frère des insectes et des Diploures regroupés avec les Protooures au sein des hexapodes.

Le développement de la biologie moléculaire et surtout l’application du principe de parcimonie en phylogénie a permis d’apporter un certain nombre d’informations sur l’origine des lignées évolutives des Collemboles. En effet, l’utilisation des caractères morphologiques et moléculaires a permis de prouver avec une grande certitude la monophylie des Pancrustacea (= Crustacea et Hexapoda) (Giribet *et al.*, 2001 ; Carapelli *et al.*, 2007 ; von Reumont *et al.*, 2012 ; Rota-Stabelli *et al.*, 2013). Cette hypothèse soutient que

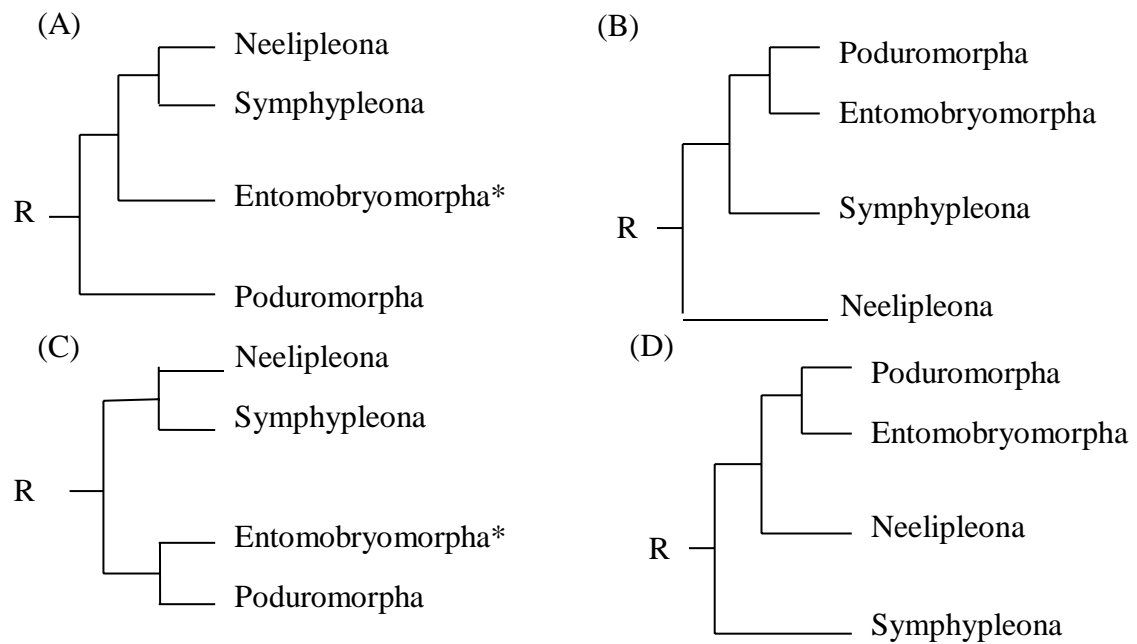


Figure 5. Relations phylogénétiques entre les différents ordres des Collemboles selon différents auteurs, avec la position de la racine R.

(A) D'Haese (2003)* ; (B) Gao *et al.* (2008), von Reumont *et al.* (2009) ; (C) Xiong *et al.* (2008)* ; (D) Schneider *et al.* (2011). L'astérisque (*) suivant un ordre et marquant la citation d'un auteur indique que cet ordre n'est pas monophyletique dans la publication citée

les Hexapodes sont plus proches des Crustacea que des Myriapodes contrairement à ce que stipulait l'hypothèse des « Tracheata » (Myriapodes + Hexapodes). De même, l'analyse phylogénétique récente basée sur des données phylogénomiques, notamment les marqueurs génétiques EST (Expressed Sequence Tag), a révélé que les Branchiopodes forment un groupe frère à Remipedia et Hexapoda (**von Reumont *et al.*, 2012 ; Rota-Stabelli *et al.*, 2013**). L'hypothèse selon laquelle Remipedia, un petit groupe de Crustacea des grottes marines, est groupe frère des Hexapodes, soutenue par les travaux de **Fanenbruck *et al.* (2004)** et **Regier *et al.* (2008)** sur la base respective des analyses neuranatomiques et des gènes codant, avait déjà été suggérée par **Ertas *et al.* (2009)** à partir des protéines respiratoires.

L'analyse moléculaire basée sur les séquences codantes de l'ADN confirme la monophylie des Hexapodes et rejette l'origine monophylétique des Entognathes (Collemboles + Diploures + Protoures), des Nonoculata (Diploures + Protoures) et Ellipura (Collemboles + Diploures). Par contre, elle révèle que les Protoures forment la lignée sœur des autres Hexapodes et que les Collemboles et les Diploures forment un clade commun qui est étroitement lié aux Ectognathes (Neoptera + Paleoptera + Zygentoma + Archaeognatha).

Sur la base des travaux phylogénétiques de **D'Haese (2002 et 2003b)**, il apparaît clairement que la vie aquatique n'est pas ancestrale pour les Collemboles, mais serait plutôt une acquisition secondaire (une adaptation) pour les espèces semi-aquatiques (très éloignées de la base de l'arbre phylogénétique des Collemboles). Cet argument est soutenu par le fait que la plupart des groupes avoisinant les Collemboles dans les lignées évolutives, notamment les Diploures, les Protoures, les Zygentomes et les Archaeognathes sont typiquement inféodés aux sols. Cela ne met pas en cause l'évidence que les ancêtres des Hexapodes soient sortis du milieu marin comme le soutiennent les données physiologiques (**Little, 1983 ; 1990**) et les analyses phylogénétiques.

I.2.3- Caractéristiques morphologiques

Les Collemboles ont le plus souvent une coloration gris foncé, bleutée, blanchâtre ou jaunâtre avec le corps protégé par une cuticule. Certains ont un pattern de coloration tandis que d'autres ont une couleur unie. Les Collemboles ont un corps qui est soit allongé (Entomobryomorpha) (**Figure 6A**), soit trapue (Poduromorpha) (**Figure 6B**) ou encore globuleux (Neelipleona et Symphypleona) (**Figure 6C et 6D**) et qui se divise en trois parties (ou tagmes) : la tête, le thorax avec trois segments et l'abdomen avec six segments comprenant le périprocte terminal (**Figure 7**).

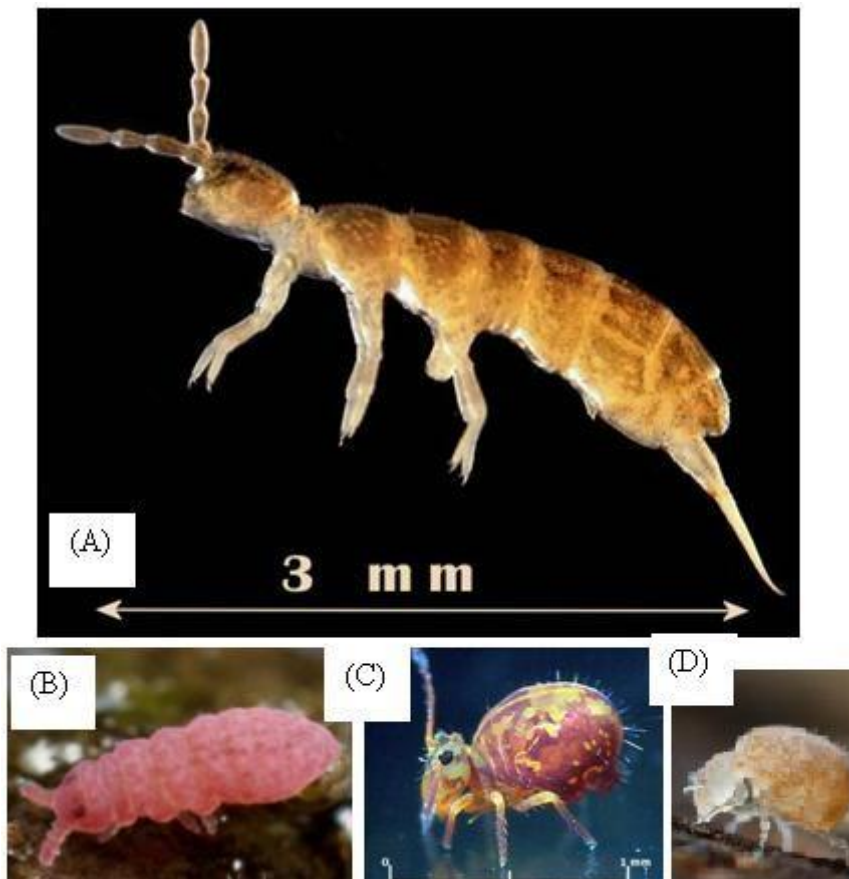


Figure 6. Morphologie générale des Collemboles : (A) Entomobryomorpha ; (B) Poduromorpha ; (C) Symphypleona ; (D) Neelipleona (photos Marino).

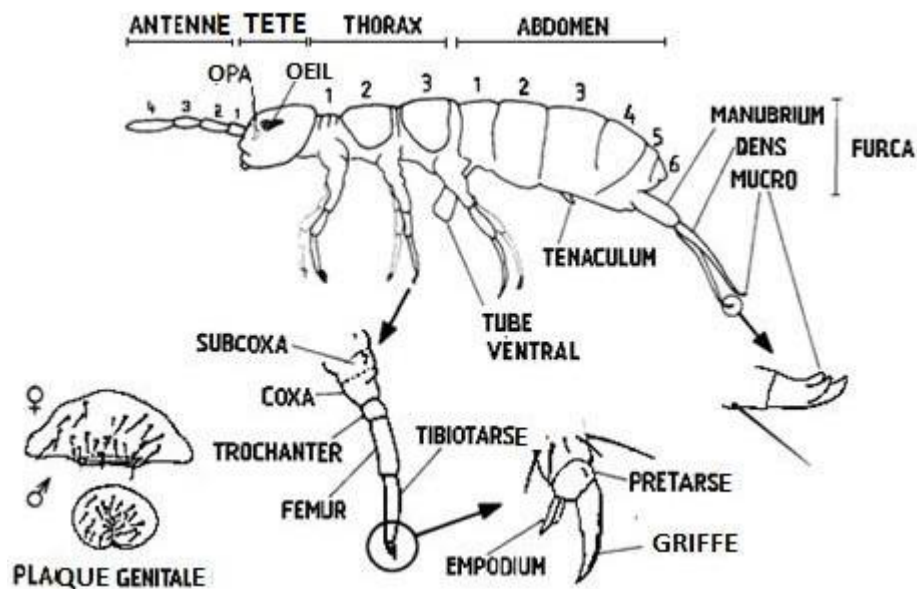


Figure 7. Représentation schématique des caractères morphologiques d'un Collembole d'après Hopkin (1997).

a. Tête

La tête, hypognathe ou orthognathe, possède des organes de sens (les antennes, les yeux et l'organe postantennaire), des organes d'intégration (cerveau, ganglion subœsophagien) et des organes d'ingestion (mandibules, maxilles, pharynx et œsophage) (**Grassé, 1965 ; Thibaud, 1970 ; Cassagnau et Juberthie, 1971**).

La tête porte une paire d'antennes à 4 articles (segments) dont le 4^{ème} peut s'allonger en « fouet annelé » chez certains groupes. Les articles antennaires portent de nombreuses sensilles spécialisées (organe sensoriel dont la partie externe est une soie), dont des microsensilles. En plus des sensilles, l'article antennaire IV porte souvent une vésicule apicale ou subapicale en forme de massue simple ou trilobée.

Les Collemboles possèdent des yeux formés de 8 ocelles (yeux simples se présentant sous la forme de cornéules sphériques) sur chaque côté de la tête. Ces ocelles peuvent être en nombre réduit ou disparaître chez certains groupes. Elles sont situées dans une zone plus ou moins bien délimitée, l'aire oculaire, généralement pigmentée, contrastant parfois avec le reste du corps (d'où l'appellation de tache oculaire employée dans les descriptions). Entre l'aire oculaire et la base de l'insertion de l'antenne se situe l'organe postantennaire (OPA) de formes variables (circulaire ou elliptique ou subdivisé en vésicules) et constitué d'un certain nombre de tubercules de tailles variées. Il est absent chez certains groupes. L'OPA est probablement un organe sensoriel de l'odorat, l'humidité ou la température (**Altner et Thies 1976**).

Le cône buccal est situé sur la partie antérieure de la tête ou légèrement en retrait, sur la face ventrale. Les pièces buccales comprennent le labre en face dorsale, une paire de mandibules, une paire de maxilles, l'hypopharynx et un labium ventral bipartite. Les mandibules et les maxilles sont placées à l'intérieur de la cavité atriale (cavité qui communique avec le tube digestif) entre labre et labium. Les mandibules des Collemboles sont soit de type broyeur (constituées par une pièce robuste dont la partie distale présente une *pars molaris* en forme de râpe et une *pars incisiva* dentée), soit de type suceur (mandibules réduites à sa *pars incisiva*, souvent styliformes).

b. Thorax

Le thorax est composé de trois segments inégaux, le premier est toujours plus ou moins réduit. Chaque segment thoracique porte une paire de pattes. Chacune des pattes est constituée d'une épicoxa (=subcoxa 1), d'une subcoxa (=subcoxa 2), d'une coxa, d'un

trochanter, d'un fémur, un tibiotarse, d'un prétarse qui porte un empodium souvent pourvu d'un appendice et une griffe simple terminale (**Figure 6**).

c. Abdomen

L'abdomen comporte généralement six segments. Cependant, le nombre de segments abdominaux peut être réduit chez certains groupes, par la soudure du 5^{ème} et du 6^{ème} segment, du 4^{ème} au 6^{ème} segment ou même du 3^{ème} au 6^{ème} segment. Chez les Symphypléones, on note une coalescence totale des métamères post-céphaliques 1 à 7. Le 1^{er} segment abdominal porte ventralement le tube ventral, organe toujours présent chez les Collemboles à fonction d'osmorégulation et d'adhésion au substrat. Sur la face ventrale du 3^{ème} segment abdominal, se trouve un rétinacle ou tenaculum pourvu de crochets et servant à maintenir la furca contre l'abdomen. Le 4^{ème} segment porte la furca, organe de saut constitué d'un manubrium impair à la base surmonté de deux dents latérales chacune pourvue apicalement d'un mucron. La furca peut être réduite et peut même entièrement disparaître chez les groupes eu-édaphiques. Sur l'abdomen en position ventrale l'anus terminal s'ouvre entre trois valves sur le 6^{ème} segment. Sur le 5^{ème} segment s'ouvre l'orifice génital sous forme de fente transversale chez la femelle et sous forme de tubercule plus ou moins hémisphérique chez le mâle.

I.2.4- Classification

Traditionnellement, les Collemboles étaient un ordre (**Grassé, 1965**) placé, dans la classe des insectes précisément dans la sous-classe *Apterygota* (insectes qui n'ont jamais eu d'ailes) notamment dans le super-ordre *Entotropha* (insectes à pièces buccales complètement cachées) comportant aussi les ordres des Diploures et Protoures. **Tuxen (1968)**, se basant sur la structure des pièces buccales et des pattes et sur la segmentation du tégument, propose une classification selon des relations phylogéniques dans laquelle les Collemboles seraient très proches des Protoures. **Cassagnau et Juberthie (1971)**, à partir des travaux sur les structures nerveuses, proposent d'ériger les Collemboles en sous-classe de même que les autres Ordres appartenant aux Aptérygotes dans la première classification.

Dans la systématique moderne, les Collemboles constituent (eux seuls) une classe différente de celle des Insectes. Cette conception prend en compte à la fois (dans la mesure du possible) les données de la systématique traditionnelle et celles issues des analyses phylogénétiques se référant à l'évolution des caractères partagés entre les taxons, ou hérités de l'ancêtre commun (**Hopkins, 1997 ; D'Haese 2002**). Les Collemboles peuvent être placés dans la hiérarchie taxonomique comme suit :

Super-règne : *Eucarya* Woese, Kandler et Wheelis, 1990

Règne : *Animalia* Linné, 1758

Sous-Règne : *Eumetazoa* Butschli, 1910

Super-phylum : *Ecdysozoa* Aguinaldo AMA, Turbeville JM, Lindford LS, Rivera MC, Garey JR, Raff RA et Lake JA, 1997

Phylum : *Arthropoda* Latreille, 1829

Sous-phylum : *Pancrustacea* Zrzavy et Stys, 1997

Super-classe : *Hexapoda* Blainville, 1816

Classe : *Collembola* Lubbock, 1870

Le **tableau I** donne la répartition récente de la classe des Collemboles selon **Belinger et al. (2016)**. A la date du 22 août 2016, 8583 espèces de Collemboles sont décrites et réparties dans 31 familles et 720 genres.

I.2.5- Biologie et écologie des Collemboles

I.2.5.1- Biologie

La reproduction sexuée chez les Collemboles se fait très généralement de façon indirecte, et très rarement par transfert direct du sperme. Dans le premier cas, le mâle dépose des spermatophores sur un substrat, que la femelle capture plus tard par un certain nombre de mécanismes d'adhésion. Dans le second cas, il dépose directement les spermatozoïdes dans l'orifice génital de la femelle (**Hopkin 1997**). Certaines espèces présentent également une reproduction parthénogénétique (**Chernova et al. 2010**). Le nombre d'œufs par ponte varie d'un groupe à l'autre, il est compris en moyenne entre 13 et 50 chez les espèces d'Hypogastruridae (édaphiques et cavernicoles) dans les conditions optimales (**Thibaud, 1970**). Le développement est direct et les juvéniles, semblables aux adultes, en diffèrent par une moindre taille, une pigmentation plus pâle, l'absence d'orifice génital ainsi qu'une chétotaxie plus réduite (**Thibaud, 1970 ; Szeptycki, 1979 ; Deharveng, 1983 ; Zhang et al., 2011**). Chez certains genres, il se produit des arrêts de développement appelés écomorphoses, voisin des diapauses, qui se manifestent par une modification des pièces buccales, du système digestif et de la cuticule externe. Cette dernière modification pouvant se traduire par des morphologies spectaculaires (épines de formes variées, épaissements tégumentaires) sur l'arrière de l'abdomen (**Cassagnau, 1990**). Les Collemboles muent tout au long de leur vie (**Thibaud, 1970**).

Tableau I. Nombre de genres et d'espèces décrits dans chaque famille de Collemboles d'après Bellinger *et al.* (2016).

Familles	Nombre de genres	Nombre d'espèces
Hypogasturidae Börner, 1906	44	699
Brachystomellidae Stach, 1949	18	131
Neanuridae Börner, 1901	171	1468
Poduridae Latreille, 1804	1	2
Odontellidae Massoud, 1967	13	135
Pachytullbergidae Stach, 1954	3	4
Gulgastruridae Lee et Thibaud, 1998	1	1
Paleotullbergiidae Deharveng, 2004	1	1
Onychiuridae Lubbock, 1867	55	653
Tullbergiidae Bagnall, 1935	32	226
Isotogastruridae Thibaud et Najt, 1992	1	10
Oncopoduridae Carl et Lebedinsky, 1905	3	55
Tomoceridae Schäffer, 1896	16	171
Isotomidae Schäffer, 1896	112	1366
Actaletidae Börner, 1902	2	12
Microfalculidae Massoud et Betsch, 1966	1	1
Entomobryidae Schäffer, 1896	78	1827
Paronellidae Börner, 1913	29	409
Cyphoderidae Börner, 1913	13	135
Coenaletidae Bellinger, 1985	1	2
Neelidae Folsom, 1896	6	49
Mackenziellidae Yosii, 1961	1	1
Sminthurididae Börner, 1906	11	150
Katiannidae Börner, 1913	20	209
Spinothecidae Delamare-Deboutteville, 1961	3	8
Arrhopalitidae Stach, 1956	3	146
Collophoridae Bretfeld, 1999	1	9
Sturmiidae Bretfeld, 1994	1	3
Sminthuridae Lubbock, 1862	32	255
Bourletiellidae Börner, 1912	39	241
Dicyrtomidae Börner, 1906	8	204
Total	720	8583

Les Collemboles sont en général saprophages. Certains Collemboles sont nécrophages sur des débris végétaux ou animaux, d'autres coprophages sur des excréments d'animaux, d'autres encore mycétophages (sur les champignons et algues) ou bactériophages (sur les bactéries et diatomées) (**Thibaud, 1970 ; McMillan et Healey, 1971 ; Vannier, 1979 ; Sauer et Ponge, 1988**). Certaines espèces sont prédatrices et se nourrissent de nématodes, de rotifères, de tartigrades (**Cassagnau, 1990 ; Palacios-Vargas et Gómez-Anaya, 1994 ; Pollierer *et al.*, 2009**). D'autres espèces se nourrissent de grains de pollen (**Bödvarsson 1970 ; Kevan et Kevan, 1970**) ou de spores des champignons (**Poole, 1959 ; Geenslade *et al.*, 2002**). A partir de l'analyse de l'activité enzymatique, **Berg *et al.* (2004)** ont trouvé chez les Collemboles quatre régimes : les herbo-fongivore, les fongivores, les fongivores opportunistes et les omnivores. **Chahartaghi *et al.* (2005)** classent ces différents régimes alimentaires en trois groupes trophiques : les phycophages ou herbivores (Collemboles qui se nourrissent de tissus de plantes), les décomposeurs primaires (Collemboles se nourrissant de matière organique en décomposition) et les décomposeurs secondaires (Collemboles qui se nourrissent de microorganismes).

I.2.5.2- Ecologie

Les Collemboles sont présents dans le monde entier et dans une grande diversité d'écosystèmes (**D'Haese, 2000**) : déserts, sables littoraux, toundra, glaciers, forêts tempérées, forêts tropicales, savanes, mangroves, grottes, surface des mares, etc. Cependant, ils ont une préférence marquée pour les milieux humides (**Ford, 1938 ; Delamare-Deboutteville, 1951 ; Thibaud, 1970**). Au niveau du sol, ils vivent surtout dans les couches superficielles, la litière, sous les pierres, dans le bois mort et dans la végétation. Ils sont également présents dans la canopée des arbres tropicaux (**Guilbert *et al.* 1995**), mais aussi dans les cavernes. Il existe des espèces aquatiques vivant à la surface des lacs ou des étangs et des espèces marines vivant dans la zone intertidale sur la côte (**Thibaud, 2015**). La plupart des auteurs, à la suite de **Gisin (1943)**, classent les Collemboles édaphiques en trois groupes correspondant à trois formes biologiques en fonction de leur morphologie : (1) les épigés ou épiedaphiques (=épédaphiques) caractérisée par la présence d'yeux, une pigmentation prononcée et une furca bien développée, vivent préférentiellement dans la végétation basse et à la surface de la litière ; (2) les hémiedaphiques caractérisés par la présence d'yeux, une pigmentation peu prononcée et une furca peu développée, vivent préférentiellement dans la litière ; (3) les euédaphiques, caractérisés par l'absence d'yeux, la perte progressive de pigmentation et une

furca peu développée ou absente, vivent préférentiellement dans les horizons profonds du sol (**Gisin, 1943 ; Shveenкова, 2010 ; Karaban et al., 2012**).

Les Collemboles sont parmi les arthropodes les plus abondants des écosystèmes terrestres (**Hopkins, 1998**). Dans les sols forestiers, ils peuvent atteindre une densité de 200 à 1800 individus par décimètre cube (**Handschin, 1955**). Ils jouent un rôle important (avec les autres microarthropodes) dans le processus de fragmentation et de décomposition de la litière au sein des écosystèmes forestiers (**Seastedt, 1984 ; Huhta et Ojala, 2006**). Ils conditionnent la litière, accélèrent la propagation des microorganismes (bactéries, champignons et nématodes), stimulent et contrôlent leur activité (**Lebrun, 1987 ; Rusek, 1998 ; Hättenschwiler et al., 2005**). Certains groupes participent également à l'élaboration des microstructures du sol (**Rusek, 1985 ; Rusek 1998**). Les Collemboles contribuent ainsi à la fertilité des sols en influençant les processus d'humification et de minéralisation de la matière organique, de recyclage et d'intégration des sels minéraux au sol (**Addison et al., 2003 ; Bitzer et al., 2005**). Ils sont considérés comme des régulateurs du cycle biogéochimique (**Lavelle et Spain, 2001 ; Lavelle et al., 2006**).

Quelques rares espèces de Collemboles sont citées comme déprédateurs et peuvent causer des dégâts importants dans les cultures. C'est le cas de *Sminthurus viridis* (Linné, 1758) qui fait des ravages dans les exploitations de luzerne (**Davies, 1928 ; Greenslade et Ireson, 1986 ; Ireson, 1993**). Certaines espèces, par contre, sont utiles à l'agriculture. C'est le cas de *Sinella curviseta* Brook, 1882, espèce qui serait capable d'éliminer le champignon *Fusarium oxysporum*, parasite responsable de maladie chez les concombres (**Nakamura et al., 1992**).

Les Collemboles sont également des hôtes de nombreux parasites protozoaires, nématodes, Trématodes (**Rusek, 1998**) ainsi que de bactéries et de champignons entomopathogènes (**Rusek, 1998 ; Dromph, 2003**). Les Collemboles sont des proies de plusieurs prédateurs comme de nombreux Acariens, les Araignées, les Coléoptères, les Fourmis, les Pseudoscorpions et certains Amphibiens (**Thibaud, 1970 ; Bilde et al., 2000 ; Reznikova et Panteleeva, 2001 ; Agusti et al., 2003 ; Best et Welsh, 2014**).

I.2.6- Facteurs régulant la distribution des Collemboles

L'utilisation des sols est l'un des facteurs principaux qui affectent la distribution et la diversité de la faune édaphique, notamment des Collemboles, au niveau local et régional (**Lavelle et al., 1997 ; Bengtsson, 2002 ; Ponge et al. 2003**). Plusieurs auteurs ont montré que les Collemboles sont sensibles aux pratiques culturales, notamment les labours et l'utilisation

des pesticides (Cortet *et al.*, 2002 ; Renaud, 2004 ; Kautz *et al.*, 2006 ; Fountain *et al.*, 2007). La plupart des résultats indiquent une baisse de l'abondance et de la richesse spécifique des communautés de Collemboles le long d'un gradient croissant d'intensification agricole (Ponge *et al.*, 2003 ; Sousa *et al.*, 2004, Ponge *et al.*, 2006 ; Sousa *et al.*, 2006). De même, il a été montré que la configuration du paysage (e.g. l'hétérogénéité, la fragmentation ; Chust *et al.* 2003a, b ; Querner *et al.*, 2013) et le type d'occupation du sol (e.g. pâturage, plantation forestière ; Alvarez *et al.*, 2001 ; Dombos, 2001 ; Zhang *et al.*, 2014) influencent les communautés des Collemboles. Il a été également montré que les Collemboles réagissent aux pratiques sylviculturales (Huhta *et al.*, 1967 ; Bird et Chatarpaul, 1986 ; Deharveng, 1996 ; Ponge, 1993).

Les Collemboles sont reconnus pour leur grande sensibilité aux variations des conditions édaphiques telles que le pH (Vilkamaa et Huhta, 1986 ; Ponge, 2000 ; Loranger *et al.*, 2001), ou les facteurs microclimatiques comme l'humidité et la température (Rochefort *et al.*, 2005 ; Kuznetsova, 2006 ; Bolger *et al.*, 2013). Des expérimentations simulées de l'augmentation de la température et des précipitations sur la faune du sol, ont montré que les Collemboles sont très sensibles au changement climatique (Konestabo *et al.*, 2007 ; Petersen, 2011 ; Bokhorst *et al.*, 2012 ; Xu *et al.*, 2012). Les groupes les plus sensibles aux effets de réchauffement sont surtout les Collemboles de petite taille généralement eu-édaphiques (Bokhorst *et al.*, 2012).

Certains facteurs, tels que la fertilité des sols, les formes de l'humus et la qualité de la litière, influencent également la distribution des Collemboles (Cassagne *et al.*, 2003, 2004 ; Salmon *et al.*, 2006 ; Schröder *et al.*, 2015). De même, la grande perméabilité de leur cuticule les rend vulnérables aux sols pollués (Fountain et Hopkin, 2005). Ainsi, les Collemboles sont recommandés comme bio-indicateurs de la qualité et de la santé (écotoxicologie) des sols (Van Bruggen et Semenov 2000 ; Fountain et Hopkin, 2005 ; Nelson *et al.*, 2011 ; Schröder *et al.*, 2015). Une norme internationale de qualité du sol (ISO 11267) a été mise au point sur le test d'inhibition de la reproduction utilisant *Folsomia candida* (Willem) (Wiles and Krogh, 1998 ; Fountain et Hopkin, 2005 ; Nelson *et al.*, 2011 ; Schröder *et al.*, 2015).

I.2.7- Importance des traits dans la structuration des communautés chez les Collemboles

Le concept de traits est ancien en écologie et remonte aux idées de sélection naturelle sur la variation des propriétés des espèces (Darwin, 1859). Il a été reformulé et utilisé de différentes manières dans l'écologie des communautés (Zaret, 1980), la théorie de l'histoire de la vie (Stearns, 1992) et la théorie de niche écologique (Hutchinson, 1951 ; Chase et

Leibold, 2002). Les traits sont des caractéristiques (morphologiques, physiologiques ou phénologiques) de l'espèce (**Keddy 1992 ; Tachet et al. 2000 ; Naeem and Wright 2003**), supposées refléter le rôle que cette espèce joue dans l'écosystème (**Chase et Leibold, 2003**). Ils se subdivisent en : (1) traits de réponse qui déterminent la réponse des espèces à un changement environnemental, c'est-à-dire comment les espèces réagissent à l'environnement ou aux interactions biotiques et (2) traits d'effet qui contribuent à une fonction mesurée dans l'environnement, c'est-à-dire l'impact que les espèces ont sur les processus écosystémiques comme le renouvellement des éléments nutritifs ou des conditions environnementales comme le microclimat (**Hooper et al. 2002 ; Lavorel et Garnier 2002 ; Violle et al., 2007**). L'utilisation des traits plutôt que les espèces pour décrire les réponses des communautés aux changements environnementaux permettrait de mieux comprendre les facteurs importants qui sous-tendent les changements spatio-temporels dans la composition des communautés (**de Bello et al., 2010 ; Cadotte et al., 2011 ; Dias et al., 2013**). Cependant, l'existence de nombreux traits fonctionnels essentiels, mais difficiles à mesurer (anatomie interne, biologie, cycles, régime alimentaire) ne permet pas, toujours, en pratique de mettre en oeuvre cette approche. Néanmoins, l'approche par traits est de plus en plus adoptée dans l'étude des communautés végétales (**Keddy 1992 ; Lavorel et al., 2011 ; Leps et al., 2011**) et animales (**Astor et al., 2014 ; Bokhorst et al., 2012 ; Salmon et al., 2014**).

I.3-Etat des connaissances sur les Collemboles de Côte d'Ivoire

I.3.1- Différents travaux réalisés sur les Collemboles en Côte d'Ivoire

Les études réalisées sur des Collemboles de Côte d'Ivoire se résument, jusqu'à présent, aux travaux d'une douzaine de chercheurs dont les publications sont résumées ci-dessous dans un ordre chronologique. Les stations de collecte et le nombre d'exemplaires (ex.) des espèces signalées sont précisés lorsqu'ils sont notifiés dans les documents originaux.

Le premier travail taxonomique sur les Collemboles de Côte d'Ivoire est celui de **Denis (1924)**, qui décrit *Entomobrya eburnea* sp. nov. (1 ex., sans antenne, de San Pedro, Thoire) et *Sira flavovirens brevidentata* var. nov. (1 ex., dans la même station). **Denis (1942)** décrit 4 nouvelles espèces, dont un nouveau genre, toutes termitophiles : *Cyphoderus distinctus* (de la forêt de la forêt du Banco), *C. interpositus* (de Toumodi), *Calobatina grassei* (de Toumodi et de Man), *Cyphoderinus fraterculus* gen. nov., sp. nov. (de Toumodi).

Paulian et Delamare-Deboutteville (1945) décrivent *Lepidocyrtus pistiae* sp. nov. (plusieurs ex., sur le cœur de *Pistia* sp., de la lagune Ebrié, Abidjan). **Paulian (1947)** cite 2 genres. **Delamare-Deboutteville et Paulian (1947)** citent 11 taxa, dont 6 nouvelles espèces et

1 nouvelle variété qui seront décrites plus tard. *Pseudachorutes pauliani* sp. nov., *Ceratrimeria monodi* sp. nov., *Paronella penicillata*, *P. eburnea* sp. nov., *P. villiersi* sp. nov., *Drepanura eburnea* f. pr. D et f. *pigmentata* nov., *Entomobrya grassei* sp. nov., *Lepidocyrtus* sp., *L. lamarcki* sp. nov., *Ptenothrix* sp.

Delamare-Deboutteville (1948a) décrit *Entomobrya inquilina* sp.nov. (10 ex. de nid d'oiseau, au Mont Tonkoui). **Paulian et Delamare-Deboutteville (1948)** décrivent *Cyphoderus humilis guanobia* nov. var. (du rocher de la Panthère Blanche, près de Duékoué). **Delamare-Deboutteville (1948a)** cite 5 espèces dont 3 nouvelles, mais non décrites. *Isotomiella africana* sp. nov., var. nov., *Heteromurus dubius* sp. nov., *Lepidocyrtus* sp., *Megalothorax subtristani* sp. nov., Sminthurinien ind.

Delamare-Deboutteville (1948b) décrit *Lepidocyrtus longithorax* sp. nov. (20 ex. d'Abengourou). Il cite 23 taxa, dont la description de 3 nouveaux genres, de 14 nouvelles espèces et de 3 nouvelles variétés : *Cyphoderus bidenticulatus* (1 ex. tératologique de la forêt du Banco), *C. subsimilis* sp. nov. (de la forêt du Banco, de Orombo Bocca, du Mont Tonkoui, de Séguéla), *C. similis* (de la forêt du Banco), *Serroderus humilis* sp. nov. (de la forêt du Banco, de Orombo Bocca, du Mont Tonkoui, de Séguéla), *S. h. guanobia* (de Duékoué), *S. h. aurantia* var. nov. (du Mont Tonkoui), *S. distinctus* (de la forêt du Banco), *S. sublimis* sp. nov. (de la forêt du Banco), *S. bilobatus* sp. nov. (de la forêt du Banco), *S. interpositus* (de Toumodi), *S. i. f. termitophila* nov. (de Orombo Bocca, de Toumodi), *S. socialis* sp. nov. (du Mont Tonkoui), *S. protermiensis* sp. nov. (de la forêt du Banco), *S. acanthotermiensis* sp. nov. (de Azaguié), *Cephalophilus rectangularis* gen. nov., sp. nov. (de la forêt du Banco), *C. protermiensis* sp. nov. (de la forêt du Banco), *Calobatinus grassei* sp. nov. (de Bouaké), *Cyphoderinus fraterculus* (de Toumodi), *Isotominella geophila* gen. nov., sp. nov. (de la forêt du Banco, de Azaguié), *I. geophila* var. *pilosa* nov. (de Azaguié), *Oncopodura bidenta* sp. nov. (de H 12?), *Lepidocyrtinus boccensis* sp. nov. (de Orombo Bocca), *Lepidoregia termitophila* gen. nov., sp. nov. (de Orombo Bocca).

Delamare-Deboutteville (1950) publie un travail d'écologie avec une grande partie sur la faune du sol et de ses annexes en Afrique : "Recherches écologiques sur la microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux", travail fondé sur l'écosystème édaphique en Côte d'Ivoire, avec une importante bibliographie. Il y cite environ 200 espèces avec une trentaine d'espèces nouvelles à décrire.

Delamare-Deboutteville (1951a-d) décrit 4 nouveaux genres et 8 nouvelles espèces : *Paronella beguei* sp. nov. (plusieurs ex. de la forêt du Banco), *Trogonella pauliani* gen. nov., sp. nov. (3 ex. de Sassandra et de la forêt du Banco), *Aphysa eburnea* sp. nov. (plusieurs ex.

de la forêt du Banco), *Paleotullbergia primigenia* gen. nov., sp. nov. (19 ex. de la forêt du Banco), *Aethiopella tournieri* sp. nov. (plusieurs ex. de la forêt du Banco, du lac fétiche de Sassandra), *A. proboscina* gen. nov., sp. nov. (nombreux ex. de la forêt du Banco), *A. bimaculata* sp. nov. (ex. de la forêt du Banco), *Arlesiella saprophila* gen. nov., sp. nov. (nombreux ex. de la forêt du Banco). Il cite en outre 4 espèces dont un nomen nudum : *Folsomides exiguus* (nomen nudum), *Folsomides* sp. (de La Bé), *Folsomina onychiurina* (des ex. de la forêt du Banco, d'Orombo Bocca et de Koua Bocca) et *Salina bidentata* (des ex. de Koua Bocca)

Delamare-Deboutteville (1952) décrit 3 nouvelles espèces : *Paronella montana* sp. nov. (1 ex. du Mont Tonkoui), *P. grassei* sp. nov. (nombreux ex. de la forêt du Banco), *Sminthurides tropicus* sp. nov. (de la forêt du Banco).

Delamare-Deboutteville et Paulian (1952) publient "Faune des nids et terriers de Basse Côte d'Ivoire", dans lequel Delamare-Deboutteville cite 24 taxa, avec la description d'un nouveau genre, de 7 nouvelles espèces et de 3 nouvelles formes : *Xenyllina candida* gen. nov., sp. nov. (2 ex. de la forêt du Banco), *Pseudachorutes pauliani* sp. nov. (ex. de la forêt du Banco), *Ceratrimeria monodi* sp. nov. (ex. de la forêt du Banco), *Isotomiella bidentata* (quelques ex. de la forêt du Banco), *Proisotoma subdeflexa* sp. nov. (quelques ex. de la forêt du Banco), *Proisotoma (Isotomina) separata* (100 ex. de la forêt du Banco), *Isotomina thermophila* (9 ex. de la forêt du Banco), *Heteromurus dubius* sp. nov. (20 ex. de la forêt du Banco et de San Pédro), *Drepanura eburnea* f. pr. (nombreux ex. de la forêt du Banco), *D. e. f. pigmentata* nov. (nombreux ex. de la forêt du Banco), *Entomobrya grassei* sp.n. (nombreux ex. de la forêt du Banco), *E. pseudocoeruleopicta* sp.n. (2 ex. de la forêt du Banco), *Sira jacobsoni* f. pr. (quelques ex. de la forêt du Banco), *S. j. f. lipostropha* (1 ex. de la forêt du Banco), *S. j. f. africana* (1 ex. de la forêt du Banco), *S. j. f. indica*, *S. j. f. tricincta*, *Lepidocyrtus lamarcki* sp. nov. (quelques ex. de la forêt du Banco), *L. pistiae* (5 ex. de la forêt du Banco), *Lepidocyrtus* sp. (1 ex. de la forêt du Banco), *Paronella penicillata* (de la forêt du Banco), *P. p. f. pallida* nov. (17 ex. de la forêt du Banco), *P. nigromaculata* (2 ex. de la forêt du Banco), *P. n. f. pallida* nov. (7 ex. de la forêt du Banco).

Thibaud (1963a, b) décrit *Acherontiella massoudi* sp. nov. (1 ex. de la forêt du Banco) et *Xenylla villiersi* sp. nov. (nombreux ex. de la forêt du Banco).

Massoud (1963a, b) décrit 3 nouvelles espèces : *Aethiopella mangenoti* sp. nov. (de la forêt du Banco), *A. condei* sp. nov. (de la forêt du Banco) et *Aethiopellina sphaerocolata* sp.n. (de la forêt du Banco). Il cite 18 espèces et décrit 1 nouveau genre et 7 espèces nouvelles : *Brachystomella contorta* (de la forêt du Banco), *Superodontella brevigranulata* sp. nov. (1 ex.

de la forêt du Banco), *Friesea sublimis* (de la forêt du Banco), *F. reducta* (de la forêt du Banco), *Pseudachorutes cohici* (de la forêt du Banco), *P. pauliani* (de la forêt du Banco), *Aethiopella jeanneli* sp. nov. (de la forêt du Banco), *A. tournieri* (de la forêt du Banco), *A. condei* (de la forêt du Banco), *A. mangeloti* (de la forêt du Banco), *Aethiopellina sphaerocolata* (de la forêt du Banco), *Arlesiella delamarei* (de la forêt du Banco), *A. saprophila* (de la forêt du Banco), *A. monodi* (de la forêt du Banco), *A. simulans* sp. nov. (de la forêt du Banco), *Micranurida africana* sp. nov. (de la forêt du Banco), *Pseudoparanura africana* gen. nov., sp. nov. (de la forêt du Banco), *Lathriopyga delmasi* sp. nov. (de la forêt du Banco).

Barra (1968) cite 2 espèces : *Isotomiella paraminor* et *I. bidentata* (de la forêt du Banco).

Delamare-Deboutteville et al. (1969) redécrivent *Rhodanella minus* (nombreux ex. des bords de la rivière Sassandra).

Rusek (1973) décrit *Friesea massoudi* sp. nov. (3 ex. de la forêt du Banco), espèce aussi présente en Angola.

Mari-Mutt (1981) décrit *Dicranocentrus delamarei* sp. nov. (4 ex. de la forêt du Banco).

Cassagnau (1996) décrit 2 nouvelles espèces et en cite un : *Pronura bouakensis* sp. nov. (3 ex. de Bouaké), *P. nana* sp. nov. (1 ex. de la forêt du Banco), *Afrobella delamarei* (6 ex. de la forêt du Banco). **Bretfeld (2001)** cite 4 espèces de Symphypléones, dont 1 nouvelle espèce : *Boulettiella* sp.? (1 ex. juv. de Bouaké), *Fasciosminthurus badikahanus* sp. nov. (1 ex. de Badikaha), *Sphaeridia* sp. (4 ex. et 2 juv. de Bouaké et de Katiola) et *Sphyrotheca implicata* (1 ex. et 1 juv. de Bouaké).

I.3.2- Liste des espèces répertoriées

Au total, 82 espèces (ou variétés ou formes acceptées comme espèces par les auteurs suivants) ont été citées de Côte d'Ivoire (**Tableau II**), dont 63 espèces nouvelles décrites dans les travaux listés. Ces espèces sont réparties dans 43 genres et 14 familles. L'espèce *Arlesiella delamarei* Massoud, 1963 citée de Côte d'Ivoire par erreur par **Massoud (1967)** et par **Zon et al. (2013)** a été retirée de la liste. En revanche, les espèces *Aethiopella condei* Massoud, 1963, *Folsomides exiguus* (nomem nudum), *Folsomina onychiurina* Denis, 1931 et *Isotomiella africana minor* Delamare, 1951 omises par **Zon et al. (2013)** ont été prises en compte. Sur le plan biogéographique, 61 espèces sont endémiques de la Côte d'Ivoire, 7 espèces d'Afrique intertropicale, 6 espèces sont pantropicales et 5 à large répartition. La qualification d'espèces

« endémiques » doit être considérée comme provisoire, car la faune des Collemboles de l'Afrique occidentale est encore très mal connue.

Tableau II. Liste des espèces de Collemboles de Côte d'Ivoire avec les références de leur premier signalement et leur distribution biogéographique.

Famille / Espèces	Références	Distribution biogéographique
Hypogastruridae		
<i>Acherontiella candida</i> (Delamare-Deboutteville et Paulian, 1952)	Delamare-Deboutteville et Paulian (1952)	Côte d'Ivoire et Kenya
<i>Acherontiella massoudi</i> Thibaud, 1963	Thibaud (1963)	Endémique
<i>Xenylla villiersi</i> Thibaud, 1963	Thibaud (1963)	Pantropicale
Brachystomellidae		
<i>Brachystomella contorta</i> Denis, 1931	Massoud (1963)	Pantropicale
Neanuridae		
<i>Friesea massoudi</i> Rusek, 1973	Rusek (1973)	Côte d'Ivoire et Angola
<i>Friesea reducta</i> Denis, 1931	Massoud (1963)	Pantropicale
<i>Friesea sublimis</i> Macnamara, 1921	Massoud (1963)	Cosmopolite
<i>Aethiopella condei</i> Massoud, 1963	Massoud (1963)	Endémique
<i>Aethiopella jeanneli</i> Massoud, 1963	Massoud (1963)	Endémique
<i>Aethiopella manganoti</i> Massoud, 1963	Massoud (1963)	Endémique
<i>Aethiopella tournieri</i> Delamare-Deboutteville, 1951	Delamare-Deboutteville (1951)	Endémique
<i>Aethiopellina bimaculata</i> Delamare-Deboutteville, 1951	Delamare-Deboutteville (1951)	Endémique
<i>Aethiopellina proboscina</i> Delamare-Deboutteville, 1951	Delamare-Deboutteville (1951)	Endémique
<i>Aethiopellina sphaerocolata</i> Massoud, 1963	Massoud (1963)	Endémique
<i>Arlesiella monodi</i> (Delamare-Deboutteville, 1952)	Delamare-Deboutteville (1952); Massoud (1963)	Endémique
<i>Arlesiella saprophila</i> Delamare-Deboutteville, 1951	Delamare-Deboutteville (1951)	Côte d'Ivoire et Angola
<i>Arlesiella simulans</i> Massoud, 1963	Massoud (1963)	Endémique
<i>Furculanurida africana</i> (Massoud, 1963)	Massoud (1963 et 1967)	Endémique
<i>Kenyura africana</i> (Massoud, 1963)	Massoud (1963 et 1967)	Endémique
<i>Pseudachorutes pauliani</i> Delamare-Deboutteville, 1952	Delamare-Deboutteville (1952); Massoud (1963)	Endémique
<i>Afrobella delamarei</i> Cassagnau, 1996	Cassagnau (1996)	Endémique
<i>Lathriopyga delmasi</i> Massoud, 1963	Massoud (1963)	Endémique
<i>Pronura bouakensis</i> Cassagnau, 1996	Cassagnau (1996)	Endémique
<i>Pronura nana</i> Cassagnau, 1996	Cassagnau (1996)	Endémique
Odontellidae		
<i>Superodontella brevigranulata</i> Massoud, 1963	Massoud (1963)	Endémique
Paleotullbergiidae		
<i>Paleotullbergia primigenia</i> Delamare-Deboutteville, 1951	Delamare-Deboutteville (1951)	Endémique
Oncopoduridae		
<i>Oncopodura bidenta</i> Delamare-Deboutteville, 1948	Delamare-Deboutteville (1948)	Endémique

A suivre

Tableau II. (Suite)

Famille / Espèces	Références	distribution biogéographique
Isotomidae		
<i>Folsomides exiguus eburnea</i> (nomen nudum)	Delamare-Deboutteville (1951)	
<i>Folsomina onychiurina</i> Denis, 1931	Delamare-Deboutteville (1951)	pan tropicale
<i>Hemisotoma thermophila</i> (Axelson, 1900)	Delamare-Deboutteville et Paulian (1952)	Cosmopolite
<i>Isotomiella bidentata</i> Delamare-Deboutteville, 1951	Delamare-Deboutteville (1951)	Endémique
<i>Isotomiella africana minor</i> Delamare, 1951	Delamare-Deboutteville (1951)	?
<i>Isotomiella africana paraminor</i> Delamare-Deboutteville, 1951	Delamare-Deboutteville (1951)	?
<i>Isotominella geophila</i> Delamare-Deboutteville, 1948	Delamare-Deboutteville (1948)	Endémique
<i>Isotominella pilosa</i> Delamare-Deboutteville, 1948	Delamare-Deboutteville (1948)	Endémique
<i>Proisotoma subdeflexa</i> Delamare-Deboutteville, 1952	Delamare-Deboutteville (1952)	Endémique
<i>Proisotoma (Isotomina) separata</i> (Denis, 1931)	Delamare-Deboutteville et Paulian (1952)	Pantropicale
<i>Rhodanella minos</i> (Denis, 1928)	Delamare-Deboutteville (1969)	plusieurs pays d'Afrique et Inde
Entomobryidae		
<i>Dicranocentrus delamarei</i> Mari Mutt, 1981	Mari Mutt (1981)	Endémique
<i>Heteromurtrella dubia</i> (Delamare-Deboutteville, 1952)	Delamare-Deboutteville (1952)	Endémique
<i>Drepanura eburnea</i> (Denis, 1924)	Denis (1924)	Endémique
<i>Drepanura eburnea f. pigmentata</i> Delamare-Deboutteville, 1952	Delamare-Deboutteville (1952)	Endémique
<i>Entomobrya grassei</i> Delamare-Deboutteville, 1952	Delamare-Deboutteville (1952)	Endémique
<i>Entomobrya inquilina</i> Delamare-Deboutteville, 1947	Delamare-Deboutteville (1947)	Endémique
<i>Entomobrya pseudocoeruleopicta</i> Delamare-Deboutteville, 1952	Delamare-Deboutteville (1952)	Endémique
<i>Willowsia jacobsoni</i> Börner, 1913	Delamare-Deboutteville (1952)	Pantropicale
<i>Lepidocyrtus lamarcki</i> Delamare-Deboutteville, 1952	Delamare-Deboutteville (1952)	Endémique
<i>Lepidocyrtus longithorax</i> Delamare-Deboutteville, 1948	Delamare-Deboutteville (1948)	Endémique
<i>Lepidocyrtus pistiae</i> Delamare-Deboutteville et Paulian, 1945	Delamare-Deboutteville et Paulian (1945)	Endémique
<i>Lepidoregia termitophila</i> Delamare-Deboutteville, 1948	Delamare-Deboutteville (1948)	Endémique
<i>Seira boccensis</i> Delamare-Deboutteville, 1948	Delamare-Deboutteville (1948)	Endémique
<i>Seira brevidentata</i> Denis, 1924	Denis (1924)	Endémique
Paronellidae		
<i>Cyphoderopsis pauliani</i> (Delamare-Deboutteville, 1951)	Delamare-Deboutteville (1951)	Endémique

A suivre

Tableau II. (Suite)

Famille / Espèces	References	distribution biogéographique
<i>Paronella beguei</i> Delamare-Deboutteville, 1951	Delamare-Deboutteville (1951)	Endémique
<i>Paronella eburnea</i> Delamare-Deboutteville, 1951	Delamare-Deboutteville (1951)	Endémique
<i>Paronella grassei</i> Delamare-Deboutteville, 1952	Delamare-Deboutteville (1952)	Endémique
<i>Paronella montana</i> Delamare-Deboutteville, 1952	Delamare-Deboutteville (1952)	Endémique
<i>Paronella nigromaculata</i> Schott, 1903	Delamare-Deboutteville (1952)	Centre et sud de l'Afrique
<i>Paronella penicillata</i> Schott, 1927	Delamare-Deboutteville (1952)	Cameroun et Côte d'Ivoire
<i>Salina bidentata</i> Handschin, 1972	Delamare-Deboutteville (1951)	Pantropicale
Cyphoderidae		
<i>Calobatinus grassei</i> Denis, 1942	Denis (1942)	Endémique
<i>Cephalophilus rectangularis</i> Delamare-Deboutteville, 1948	Delamare-Deboutteville (1948)	Endémique
<i>Cephalophilus protermiensis</i> Delamare-Deboutteville, 1948	Delamare-Deboutteville (1948)	Endémique
<i>Cyphoderinus fraterculus</i> Denis, 1942	Denis (1942)	Endémique
<i>Cyphoderus bidenticulatus</i> Parona, 1888	Delamare-Deboutteville (1948)	Europe, sud de l'Afrique? , Caraïbes?
<i>Cyphoderus similis</i> Folsom, 1927	Delamare-Deboutteville (1948)	Espèce à large répartition
<i>Cyphoderus subsimilis</i> Delamare-Deboutteville, 1948	Delamare-Deboutteville (1948)	Côte d'Ivoire et Afrique Centrale
<i>Serroderus acanthotermiensis</i> Delamare-Deboutteville, 1948	Delamare-Deboutteville (1948)	Endémique
<i>Serroderus aurantius</i> Delamare-Deboutteville, 1948	Delamare-Deboutteville (1948)	Endémique
<i>Serroderus bilobatus</i> Delamare-Deboutteville, 1948	Delamare-Deboutteville(1948)	Endémique
<i>Serroderus distinctus</i> (Denis, 1942)	Delamare-Deboutteville (1948) ; Denis (1942)	Endémique
<i>Serroderus guanobia</i> Delamare-Deboutteville et Paulian, 1948	Delamare-Deboutteville et Paulian (1948)	Endémique
<i>Serroderus humilis</i> Delamare-Deboutteville, 1948	Delamare-Deboutteville (1948)	Endémique
<i>Serroderus interpositus</i> Denis, 1942	Delamare-Deboutteville (1948) ; Denis (1942)	Endémique
<i>Serroderus protermiensis</i> Delamare-Deboutteville, 1948	Delamare-Deboutteville (1948)	Endémique
<i>Serroderus socialis</i> Delamare-Deboutteville, 1948	Delamare-Deboutteville (1948)	Endémique
<i>Serroderus sublimis</i> Delamare-Deboutteville, 1948	Delamare-Deboutteville (1948)	Endémique
<i>Serroderus termitophilus</i> Delamare-Deboutteville, 1948	Delamare-Deboutteville (1948)	Endémique

A suivre

Tableau II. (Suite et fin)

Famille / Espèces	References	distribution biogéographique
Neelidae		
<i>Megalothorax subtristani</i> (nomen nudum)	Delamare-Deboutteville (1948)	
Sminthurididae		
<i>Sminthurides tropicus</i> Delamare-Deboutteville, 1952	Delamare-Deboutteville (1952)	Endémique
Sminthuridae		
<i>Sphyrotheca implicata</i> Hüther, 1967	Bretfeld (2001)	Soudan et Côte d'Ivoire
Bourletiellidae		
<i>Fasciosminthurus badikahanus</i> Bretfeld, 2001	Bretfeld (2001)	Endémique

I.3.3-Situation géographique et secteur écologique des stations de collectes

La plupart de ces travaux cités plus haut ont été réalisés sur des spécimens rapportés de rares stations (18 au total) situées en général dans l'Est, l'Ouest montagneux, le Centre et le Sud côtier (**Tableau III**) ; la zone extrême Nord n'a jamais été prospectée pour sa faune collemboologique.

Au nombre des secteurs écologiques de la Côte d'Ivoire, le secteur Ombrophile a été le plus prospecté avec neuf stations (Azaguié, Banco, la Bé, la lagune Ebrié, le lac fétiche de Sassandra, Mont Tonkoui, Orombo Bocca, rivière Sassandra, San-Pédro). Parmi ces stations, celle de la forêt du Banco, située dans une forêt sempervirente au sein de la ville d'Abidjan, a été la plus explorée avec 66 espèces citées (dont 51 espèces décrites de ce lieu) sur les 82 espèces répertoriées en Côte d'Ivoire. Les secteurs mésophile, préforestier et sub-soudanais ont été beaucoup moins prospectés. Les deux premiers cités ont été explorés chacun en 4 stations dont les stations du rocher de la Panthère Blanche, de Duékoué, de Séguéla et d'Abengourou pour le secteur mésophile et celles de Bouaké, Katiola, Koua Bocca et de Toumodi pour le secteur préforestier. Le secteur sub-soudanais a été prospecté en une seule station, celle de Badikaha au Centre-Nord. Le secteur soudanais n'a, quant à lui, jamais été échantillonné.

Au regard de ce qui précède, quatre constats peuvent être faits :

- les échantillonnages sont hétérogènes spatialement, laissant entrevoir une diversité beaucoup plus considérable ;
- Certains secteurs écologiques tels que les secteurs mésophile, préforestier, sub-soudanais et soudanais ont été à peine ou pas du tout explorés ;
- La plupart des travaux ont été faits dans les écosystèmes naturels (forêt et savane) et n'ont pas pris en compte les agro-systèmes qui sont pourtant en pleine expansion au détriment des écosystèmes naturels en disparition. En conséquence, ils ne rendent pas compte de l'impact des actions anthropiques sur le peuplement des Collembolés ;
- Presque tous ces travaux sont des études taxonomiques focalisées sur la description des espèces collectées à partir de quelques stations et aucune d'elles n'a analysé la structure du peuplement avec des tests statistiques à l'appui.

Tableau III. Situation géographique et secteurs écologiques dans lesquels étaient situées les stations de collecte avec le nombre d'espèces et les références.

Stations de collecte	Nombre d'espèces	Situation géographique	Secteur écologique	Références
Abengourou	01	Est	Secteur mésophile	Delamare-Deboutteville (1948b)
Azaguié	03	Sud-Est	Secteur ombrophile	Delamare-Deboutteville (1948b)
Badikaha	01	Centre-Nord	Secteur sub-soudanais	Bretfeld (2001)
Banco (Abidjan)	66	Sud-Est	Secteur ombrophile	Denis (1942); Delamare-Deboutteville (1948b); Delamare-Deboutteville (1951); Delamare-Deboutteville (1952); Delamare-Deboutteville et Paulian (1952); Thibaud (1963a et b); Massoud (1963a et b); Barra (1968); Rusek (1973); Mari Mutt (1981); Cassagnau (1996)
Bouaké	03	Centre	Secteur préforestier	Delamare-Deboutteville (1948b); Cassagnau (1996); Bretfeld (2001)
Duékoué	02	Centre-Ouest	Secteur mésophile	Delamare-Deboutteville (1948b)
Katiola	00	Centre	Secteur préforestier	Bretfeld (2001)
Koua Bocca (Toumodi)	02	Centre-Ouest	Secteur préforestier	Delamare-Deboutteville (1951)
La Bé (Azaguié)	00	Sud-Est	Secteur ombrophile	Delamare-Deboutteville (1951)
Lac fétiche de Sassandra	01	Sud-Ouest	Secteur ombrophile	Delamare-Deboutteville (1951)
Lagune Ebrié (Abidjan)	01	Sud-Est	Secteur ombrophile	Paulian et Delamare-Deboutteville (1945)
Mont Tonkoui (Man)	06	Ouest	Secteur ombrophile	Delamare-Deboutteville (1948a); Delamare-Deboutteville (1948b); Delamare-Deboutteville (1952)
Orombo Bocca (Toumodi)	06	Centre-Ouest	Secteur ombrophile	Delamare-Deboutteville (1948b); Delamare-Deboutteville (1951)
Rivière Sassandra	01	Sud-Ouest	Secteur ombrophile	Delamare-Deboutteville (1969)
Rocher de la Panthère blanche (Duékoué)	01	Centre-Ouest	Secteur mésophile	Paulian et Delamare-Deboutteville (1948)
San-Pédro	02	Sud-Ouest	Secteur ombrophile	Denis (1924); Delamare-Deboutteville et Paulian (1952);
Séguéla	02	Nord-Ouest	Secteur mésophile	Delamare-Deboutteville (1948b)
Toumodi	06	Centre-Sud	Secteur préforestier	Denis (1942); Delamare-Deboutteville (1948b)

PARTIE II :
MATERIEL ET METHODES

II.1-Matériel

II.1.1-Choix du site d'étude

Le choix du site d'étude se justifie d'abord par le fait qu'il est situé dans une zone de transition forêt-savane (susceptible de comporter à la fois des espèces forestières et savanicoles). Ensuite, cette zone étant sujette à une exploitation agricole intense associée au feu générant une mosaïque de types d'occupation du sol, elle est appropriée pour étudier l'impact des modifications du paysage engendré par l'homme sur les communautés de Collemboles. Par ailleurs, la région est assez bien connue du point de vue de sa structure paysagère, du peuplement faunistique, notamment la macrofaune et de ses caractéristiques écologiques.

II.1.2- Matériel biologique

Le matériel biologique est constitué par les Collemboles (de la litière et du sol) échantillonnés dans les différentes parcelles d'étude.

Le choix porté sur les Collemboles se justifie par le fait que ces organismes présentent un grand intérêt écologique. Leur grande représentativité dans le système du sol et leur sensibilité à une variété de facteurs environnementaux et écologiques, font d'eux de bons indicateurs biologiques de perturbation des écosystèmes ainsi que de la qualité et de l'écotoxicologie des sols.

II.1.3- Matériel technique

Le matériel technique est constitué de produits chimiques, d'instruments de mesures, d'appareils et les logiciels utilisés pour l'échantillonnage, l'extraction, la conservation, le tri, le comptage, l'identification des spécimens et l'analyse des communautés de Collemboles. Ils se composent de matériel de terrain, de matériel de laboratoire et de matériel informatique.

II.1.2.1- Matériel de terrain

Le matériel de terrain comprend :

- un décimètre pour mesurer les transects (**Figure 8A**) ;
- un quadrat en bois (20 cm x 20 cm) pour l'échantillonnage de la litière ;
- une tarière (5 cm x 5 cm x 10 cm) pour l'échantillonnage du sol (**Figure 8B**) ;
- un récepteur GPS (Global Positioning System) de marque Garmin 60 S pour prendre les coordonnées des transects (**Figure 8C**) ;

- des boîtes en plastique (3 cm x 3 cm x 6,5 cm) pour faire les pièges à fosse ou *pitfall trap* enfoncés dans le sol (**Figure 8D**) ;
- des sachets en plastique pour la collecte de la litière et du sol ;
- des étiquettes autocollantes pour étiqueter les échantillons issus des pièges à fosse ;
- des marqueurs indélébiles et un crayon pour mettre les étiquettes respectivement sur les échantillons de sol et sur les échantillons issus des pièges à fosse.

II.1.2.2- Matériel de laboratoire et informatique

Le matériel de laboratoire est constitué de :

- l'appareil de Berlèse-Tullgren (**Berlèse, 1905 ; Tullgren, 1917 ; Haarlov, 1947**) pour l'extraction des animaux des échantillons de litière et de sol (**Figure 9A**) ;
- une balance analytique pour peser la litière et le sol ;
- des piluliers pour l'extraction et la conservation des animaux ;
- de l'alcool éthylique à 95% pour le piègeage et la conservation des animaux ;
- de l'acide lactique et de la potasse pour l'éclaircissement des spécimens avant le montage entre lame et lamelle ;
- du liquide Marc-André II (fait de gomme arabique, d'eau distillée et l'hydrate de chloral) (voir **Massoud, 1967**) comme liquide de montage des spécimens entre lame et lamelle ;
- des pinces et des pinceaux pour la manipulation des spécimens lors du tri, du comptage et la préparation ;
- des lames et des lamelles pour la réalisation des montages microscopiques ;
- des boîtes de Pétri pour le tri et le comptage des spécimens récoltés ;
- un stéréomicroscope de marque Leica pour le tri des spécimens (**Figure 9B**) ;
- un stéréomicroscope de marque Nikon (**Figure 9C**) et un autre stéréomicroscope de marque Leica (MZ12), tous deux équipés de dispositifs de prises de vues reliés à un ordinateur pour prendre des photos de spécimens respectivement dans l'alcool et entre lame et lamelle ;
- un microscope de marque Leica DMLB à contraste d'interférence différentiel (DIC) avec des grossissements allant de 100 à 1000 et équipé d'un tube de dessin pour examiner les spécimens et à réaliser les dessins (**Figure 9D**) ;

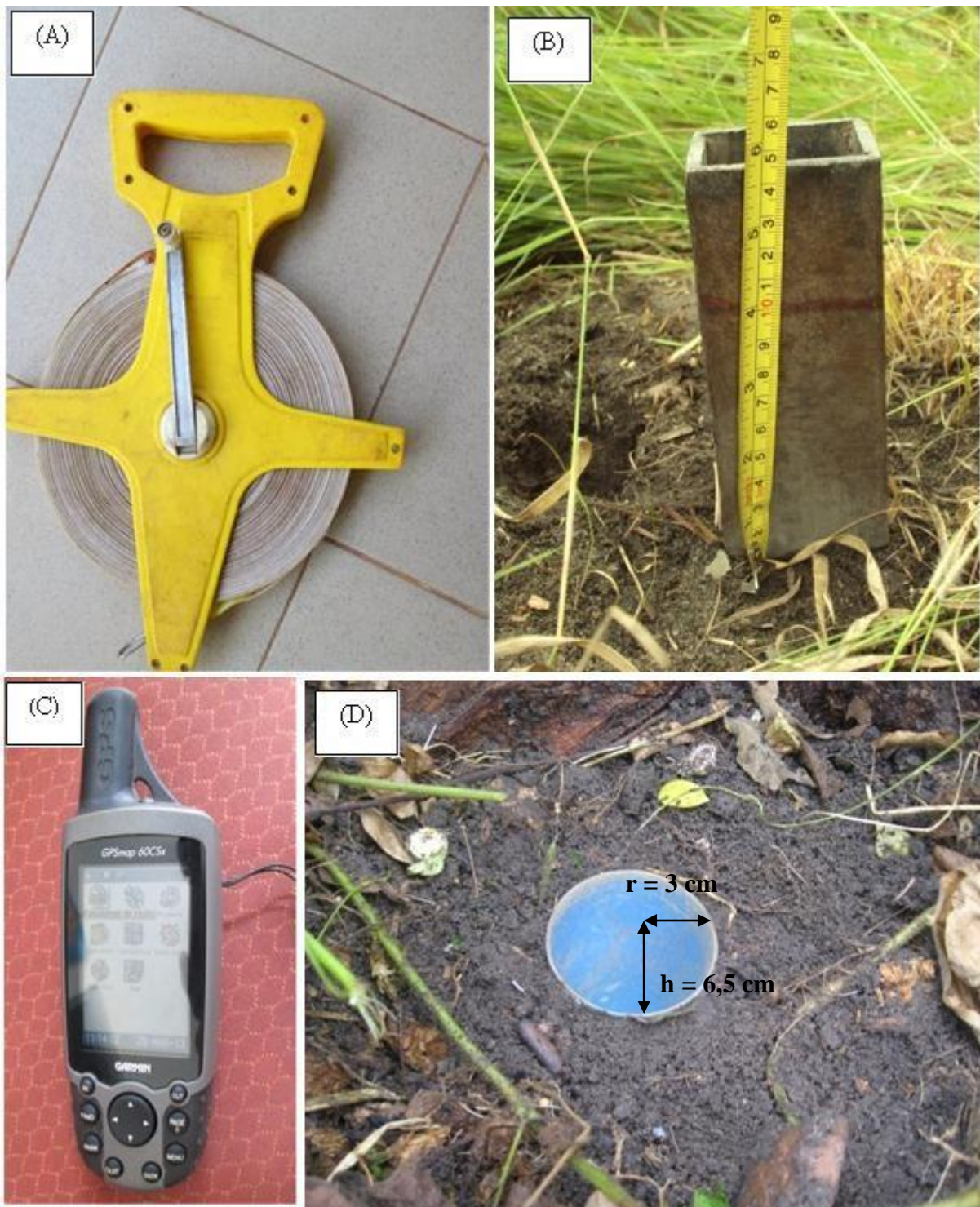


Figure 8. Matériel technique d'échantillonnage : (A) Décamètre ; (B) Tarière ; (C) GPS ; (D) Piège à fosse ou *pitfall trap*.



Figure 9. Quelques matériels techniques de laboratoire : (A) Appareil de Berlèse ; (B) Loupe de tri des spécimens ; (C) Loupe binoculaire munie d'appareil photographique ; (D) Microscope pour l'examen les spécimens.

Le matériel informatique se compose des outils informatiques (ordinateurs, imprimants) et de logiciels (EstimatesS Version 7.5.2, POY version 5.1.1, Statistica, Xlstat, R 3.2., Winclada version 1.89) pour le traitement statistique des données.

II.2-Méthodes

II.2.1- Stratégie de suivi adoptée

A cause de la diversité de leurs formes de vie (épédaphique, hémiédaphique, euédaphique), aucune méthode unique n'est appropriée pour échantillonner toutes les espèces de Collemboles (**Querner et Bruckner, 2010**). Cependant, deux méthodes sont couramment utilisées : (1) la méthode de Berlese-Tullgren et (2) la méthode de piégeage utilisant des pièges à fosse ou *pitfall traps*. La première méthode est utilisée pour collecter les espèces euédaphiques et hémiédaphiques (**Palacios-Vargas et al., 2007 ; Cole et al., 2008 ; Salmon et al., 2008**). La seconde méthode est très appropriée pour collecter les espèces actives de surface (**Durbešić et al., 2006 ; Fontaine et al., 2007**), en dépit de divers biais inhérents à certains modèles de pièges (**Adis, 1979 ; Spence et Niemela, 1994 ; Siewers et al., 2014 ; Deharveng et al., 2015**).

Dans le cadre de la présente étude, la stratégie d'échantillonnage suivante est adoptée pour lever certaines difficultés et éviter des biais :

- Dans chaque parcelle, l'échantillonnage s'est réalisé sur un transect de 50 m (**Querner et Bruckner, 2010**) placé perpendiculairement à la lisière (**Figure 10**). Cinq points distants les uns des autres de 10 m, placés le long de chaque transect, ont servi de points d'échantillonnage. Le premier point d'échantillonnage est placé à 10 m de la lisière de la parcelle. Dans certaines parcelles le transect est prolongé à 6 ou 8 points. Cependant, seuls les cinq premiers points sont considérés dans les analyses statistiques ;
- deux méthodes d'échantillonnage citées plus haut ont été combinées pour contacter le maximum d'espèces de Collemboles édaphiques. Il a été montré que la combinaison des méthodes d'échantillonnage est très efficace et elle permet d'obtenir plus d'espèces de Collemboles (**Querner et Bruckner, 2010**). La combinaison de la méthode du piégeage et celle de Berlese a été souvent utilisée dans certains travaux sur les Collemboles (**Jakel et Roth, 1998 ; Fontaine et Hopkin, 2004 ; Bitzer et al., 2005**). Ainsi, pour chaque point d'échantillonnage, la faune est obtenue par extraction au Berlese-Tullgren d'un échantillon de litière, d'un échantillon du sol sous-jacent et par un piège à fosse.

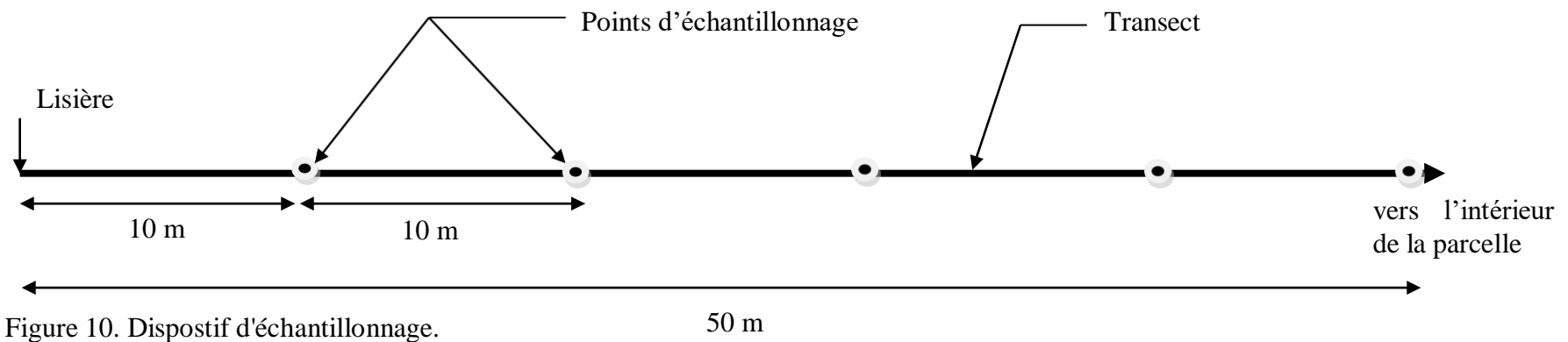


Figure 10. Dispositif d'échantillonnage.

- Les paramètres de l'abondance (abondance relative et densité) et la richesse spécifique observée sont évalués pour chaque type d'occupation du sol à deux niveaux : (1) dans la litière et (2) dans le sol. Pour chaque point d'échantillonnage la faune de la litière est constituée en poolant les spécimens issus du piège pitfall avec ceux extraits de l'échantillon de litière par la méthode de Berlèse (**Querner et Bruckner, 2010**). La faune du sol est constituée uniquement par celle issue de l'extraction au Berlèse de l'échantillon du sol ;

- La richesse spécifique estimée et les différents indices de diversité (indices de Shannon et de Simpson) ainsi que l'équitabilité sont évalués pour chaque type d'occupation du sol. Ainsi une matrice globale, prenant en compte tous les types d'utilisation de sol, est réalisée en poolant, à chaque point d'échantillonnage, les spécimens issus du piège pitfall et ceux extraits de la litière et du sol par la méthode de Berlèse. La même matrice est utilisée pour les analyses multiariées.

L'échantillonnage a été réalisé pendant la petite saison de pluie (septembre à novembre 2012). A cette période, la végétation de la savane et les cultures annuelles telles que l'igname, sont à leur taille maximale avec production de la litière. De plus, la période serait propice à une grande pullulation de la faune du sol en zone intertropicale (**Betsch, 2001**). Les 6 principaux types d'occupation du sol (forêt, savane, cultures d'igname, cultures mixtes, jachères et plantations de cacaoyers) constituant la mosaïque paysagère, sur un rayon d'un kilomètre, ont été échantillonnés en raison de 3 à 4 parcelles de 0,5 à 1 ha chacune par type d'occupation du sol. Le **tableau IV** montre les transects installés dans chaque type d'occupation du sol avec leurs coordonnées. Des échantillonnages complémentaires ont été réalisés pendant trois autres périodes de prospection en janvier 2013, juin 2013 et avril 2014 pour vérifier certains aspects du peuplement des Collemboles. Les animaux récoltés pendant ces périodes de prospection ne sont pas pris en compte dans les analyses statistiques.

Tableau IV. Liste des transects posés dans les différents types d'occupation du sol pour l'échantillonnage des Collemboles et leurs coordonnées géographiques.

Type d'occupation du sol	Transects	Coordonnées (DMS)		Altitudes
		Latitude	Longitude	
Cultures d'igname	VIG10	06°15'00.7"N	05°02'45.9"W	126 m
	VIG11	06°15'48.1"N	05°01'46.3"W	124 m
	VIG12	06°15'25.9"N	05°01'35.5"W	148 m
Cultures mixtes	VJ11	06°15'41.3"N	05°01'48.4"W	129 m
	VJ12	06°15'25.9"N	05°01'36"W	144 m
	VJ13	06°15'29.1"N	05°01'44.3"W	140 m
Forêt	VF02	06°15'45.1"N	05°01'36.6"W	133 m
	VF05	06°14'55.2"N	05°01'19.1"W	119 m
	VF12	06°15'25.9"N	05°01'35.5"W	148 m
Jachères	VJ31	06°15'39.9"N	05°01'29.9"W	140 m
	VJ32	06°15'36.3"N	05°01'56.8"W	139 m
	VJ33	06°15'29.16"N	05°01'36.11"W	143 m
	VJW2	06°15'28"N	05°01'42.1"W	142 m
Plantations de cacaoyers	VC01	06°15'43.6"N	05°01'29.8"W	145 m
	VC02	06°15'30"N	05°01'38.7"W	148 m
	VC03	06°15'55"N	05°01'29.9"W	136 m
	VC04	06°15'29.7"N	05°01'54.5"W	146 m
Savane	VS10	06°15'46.4"N	05°01'48.71"W	127 m
	VS11	06°15'00.7"N	05°02'45.9"W	126 m
	VS12	06°15'49.6"N	05°01'51.23"W	130m

II.2.2- Echantillonnage des Collemboles par la méthode de Berlèse-Tullgren

Dans la méthode de Berlèse-Tullgren, les échantillons de litière sont récoltés à l'intérieur d'un quadrat de dimension 20 x 20 cm tandis que ceux du sol sont prélevés à l'aide d'une tarière de dimension 5 cm de côté enfoncé dans le sol à une profondeur de 10 cm (soit 250 cm³ de sol). Les échantillons récoltés sur le terrain sont transportés dans des sacs en plastique au laboratoire.

Ces échantillons de litières et de sol sont répartis sur les grilles placées dans la partie supérieure des entonnoirs des appareils de Berlèse-Tullgren où ils se dessèchent progressivement à l'air libre. Pour les échantillons trop humides, une ampoule de 40 watts, placée à environ 30 cm au-dessus des entonnoirs, est utilisée pour accélérer le dessèchement des échantillons. Les microarthropodes du sol fuyant la déshydratation due au dessèchement des échantillons, tombent dans l'entonnoir et sont entraînés dans les tubes de collecte (pilulier contenant de l'alcool à 95% pour la fixation des spécimens). La durée de l'extraction est de 14 jours.

II.2.3- Echantillonnage des Collemboles par piégeage

Les pièges sont constitués de petites boîtes en plastique (de dimension 6 cm de diamètre et 6,5 cm de hauteur) remplis au quart de leur capacité avec de l'alcool à 60% et enfoncées dans le sol jusqu'au niveau de l'ouverture. Un piège est placé sur chaque point d'échantillonnage et maintenu en activité pendant 48 heures. Au retrait, de l'alcool 95% est ajouté dans la boîte jusqu'à atteindre la moitié de sa capacité. Ensuite la boîte est refermée, étiquetée et transportée au laboratoire pour le tri des animaux.

II.2.4- Tri et dénombrement

Le tri et le dénombrement des spécimens de Collemboles issus des échantillons récoltés s'effectuent sous la loupe binoculaire dans une boîte de Pétri contenant de l'alcool. Le tri consiste à séparer les Collemboles des débris et des autres groupes tels que les Acariens, les Araignées, les Pseudoscorpions, les larves et adultes de petits Insectes. Le comptage permet de déterminer le nombre total d'individus par morpho-espèce de Collemboles présent dans un échantillon.

II.2.5- Préparation microscopique

L'éclaircissement des spécimens est l'opération qui permet de préparer les spécimens pour le montage et l'observation. Il se fait dans des bains successifs de potasse à 10% à froid (pour les spécimens les plus pigmentés) et d'acide lactique, jusqu'à obtention d'un degré d'éclaircissement suffisant. Un léger chauffage du bain de l'acide lactique est préconisé.

Les spécimens sont ensuite montés entre lame et lamelle, à l'aide d'une fine aiguille ou un pinceau fin, dans une goutte de liquide de Marc-André. L'animal est généralement posé sur le ventre. Un léger chauffage de la préparation, sur une plaque chauffante, permet de mieux étaler l'animal et d'éviter souvent le développement ultérieur de cristaux. Les 4 bords de la lamelle sont fixés sur la lame par des gouttes de vernis à ongle.

Les observations sont effectuées au microscope à contraste de phase ou à DIC avec des grossissements allant de 100 à 1000 fois (objectifs à immersion pour les plus forts grossissements).

II.2.6- Identification, inventaire et étude taxonomique du peuplement

II.2.6.1- Identification

Les spécimens sont d'abord identifiés dans l'alcool sous la loupe binoculaire au niveau du genre, si possible, et classés en morpho-espèces. Après montage entre lame et lamelle et observation au microscope, les morpho-espèces sont identifiées au niveau de l'espèce ou sont caractérisées de façon plus précise. A ce niveau de l'identification, des fiches espèces des spécimens sont réalisées avec le dessin de certains caractères morphologiques à valeur taxonomique (pièces buccales, furca, tibiotarse III, organe postantenaire, chétotaxie dorsale de l'Abdomen V, antenne IV...). Ces dessins sont réalisés au moyen d'un tube à dessin monté sur le microscope. Les caractères, représentés par les dessins, et l'observation directe des spécimens permettent de suivre les clés d'identification quand elles sont disponibles, ou de comparer aux espèces décrites dans la littérature (**Tableau V**). Pour la confirmation de l'identification de certaines espèces, les espèces types sont consultées à partir des collections du Muséum National d'Histoire naturelle de Paris, où les travaux d'identification se sont entièrement réalisés de 2013 à 2014.

II.2.6.2- Inventaire des espèces

L'inventaire a consisté à déterminer le nombre d'espèces par type d'occupation du sol ainsi que le nombre total d'espèces répertoriées sur le site d'étude au moyen d'une table Excel en utilisant l'occurrence (présence / absence).

Tableau V. Liste des documents utilisés pour l'identification des spécimens en fonction des ordres ou familles. Les documents les plus importants sont notés en gras.

Ordres / Familles	Documents consultés pour l'identification des spécimens
Poduromorpha	
Hypogastruridae	D'Haese (1998) ; Thibaud (1963, 2008)
Brachystomellidae	Massoud (1963, 1967) ; Weiner et Najt (1991)
Neanuridae	Bedos et Deharveng (1991) ; Cassagnau (1996) ; Massoud (1963, 1967) ; Murphy (1965)
Entomobryomorpha	
Isotomidae	Potapov (2001) ; Deharveng et Oliveira (1990) ; Delamare-Deboutteville <i>et al.</i> (1969) ; Kovac et Palacio (2008) ; Najt et Thibaud (1987) ; Potapov <i>etal.</i> (2009)
Entomobryidae, Paronellidae et Cyphoderidae	Bedos (1994) ; Delamare-Deboutteville (1948) ; Soto-Adames (2010)
Neelipleona	Schneider et D'Haese (2013)
Symphyleona	Betsch (1980) ; Delamare-Deboutteville et Massoud (1964) ; Hüther (1967); Lasebikan et Betch (1980)

II.2.6.3- Etude taxonomique du peuplement

L'étude taxonomique a consisté d'abord à examiner les taxons et à déterminer leur statut taxonomique (espèces identifiées ou partiellement identifiées en cf, non identifiées ou nouvelle pour la science), puis à confronter chaque taxon avec la liste des espèces connues du pays afin de vérifier s'il est nouveau pour la Côte d'Ivoire ou pas. Enfin, l'affinité des espèces identifiées par rapport à la faune mondiale des Collemboles ainsi que leur répartition géographique est obtenue en consultant des travaux à travers des recherches bibliographiques. Le site www.collembola.org a été utilisé (de janvier 2013 à septembre 2014) en appoint, car la plupart des espèces ainsi que leur aire de répartition y sont répertoriées, mais de façon imprécise (au niveau des grandes régions biogéographiques seulement).

II.2.7- Etude des relations phylogénétiques de l'espèce du genre *Willemia* de Côte d'Ivoire avec celles du monde.

Il s'agit, dans cette étude, de déterminer la position d'une nouvelle espèce du genre *Willemia* répertoriée et décrite dans ce travail, dans la phylogénie du genre. L'objectif est de déterminer, à travers un test phylogénétique, la place de cette espèce (issue de la région Afrotropicale) dans le cadre de l'historique biogéographique du genre. Cette étude a pour but de vérifier l'hypothèse selon laquelle "la région holartique serait l'aire ancestrale du genre *Willemia* et que la région himalayenne serait celle du groupe *buddenbrocki* dans ce genre". Dans cette étude, des relations phylogénétiques sont établies à partir des caractères morphologiques tout comme les études précédentes (**D'Haese, 2000 ; D'Haese et Thibaud, 2011 ; Prinzing et al., 2014**).

II.2.7.1- Connaissances sur le genre *Willemia*

Le genre *Willemia* est le quatrième genre d'Hypogastruridae le plus fourni en espèces (46 espèces à ce jour) après (1) *Ceratophysella* (133 espèces), (2) *Hypogastrura* (169 espèces) et (3) *Xenylla* (131). Il comporte quatre groupes : *anophthalma* (**D'Haese, 1998**) ; *denisi* (**Potapov, 1994**) ; *buddenbrocki* (**D'Haese et Weiner, 1998**) et *persimilis* (**D'Haese, 2000**). Le genre présente une large répartition tant du point de vue écologique (genre présent dans une large gamme de biotopes) que biogéographique (genre présent sur plusieurs continents). Il faut noter que le genre *Willemia* a déjà été bien caractérisé dans sa structure phylogénétique à travers plusieurs études basées sur l'analyse morphologique incluant un nombre relativement élevé d'espèces : 34 espèces (**D'Haese, 2000**), 43 espèces (**D'Haese et Thibaud, 2011**), 42 espèces (**Prinzing et al., 2014**). Ces études ont révélé qu'il est monophylétique.

II.2.7.2- Construction de l'arbre phylogénétique et biogéographie historique du genre *Willemia*

La construction de l'arbre phylogénétique du genre *Willemia* est réalisée en se basant sur la méthodologie de **D'Haese (2000)**. La nouvelle espèce de *Willemia* collectée au cours de la présente étude a été codée pour les 52 caractères morphologiques définis dans **D'Haese (2000) (annexe 1)** et ajoutée à la matrice de données publiée récemment par **D'Haese et Thibaud (2011)**. Les espèces *W. antennomonstrum* et *W. dhaesei*, déjà codées pour ces caractères dans leur description originale (**Bu et al., 2012**), ont été directement incluses dans la matrice des données. Le **tableau VI** montre les caractères codés pour les trois espèces ajoutées à la matrice de données de **D'Haese et Thibaud (2011)**. Les caractères et les états de caractères ont été saisis et codés à l'aide du programme Winclada version 1.89 (a.k.a. Asado : **Nixon 1999-2004**). Les points d'interrogation représentent des états de caractères inconnus ou inapplicables.

La polarisation s'est réalisée par comparaison avec un extra-groupe composé de trois espèces d'hypogastruridae : *Hypogastrura vernalis* (Carl, 1901), *Orogastrura dilatata* (Cassagnau, 1959) et *Xenylogastrura octoculata* (Steiner, 1955). La matrice de données a été analysée par parcimonie standard à l'aide de POY version 5.1.1 (**Varón et al., 2010**) avec un codage de caractères non additifs (caractères non ordonnés). Elle a été soumise à un millier de répétitions et à une perturbation (15% des caractères pondérés par un facteur de trois pour chaque itération, **Nixon 1999**), à la fusion des arbres (**Goloboff, 1999**) et à un raffinement de substitution de la branche finale, gardant jusqu'à 20% d'arbres plus longs. Les indices de consistance ou cohérence (CI) (**Kluge et Farris, 1969**) et de rétention (CR) (**Farris, 1989**) ont été calculés ainsi que les indices de Bremer (**Bremer, 1994**) et de Jackknife supportant les branches.

L'étude de la biogéographie historique du groupe *buddenbrocki* est réalisée en confrontant l'arbre phylogénétique avec la distribution des espèces suivant les provinces biogéographiques établies par **Christiansen et Bellinger (1995)**.

Tableau VI. Matrice de données des 52 caractères codés pour *W. tondoh* et des deux espèces de *Willemia* décrites et codées dans **Bu et al.(2012)** et nouvellement ajoutées. Les numéros de caractères correspondent aux caractères listés dans **D'Haese (2000)** (voir annexe 1). « ? » signifie état de caractères inconnus ou inaplicable.

			11111	11111	22222	22222	33333	33333	44444	44444	55
	01234	56789	01234	56789	01234	56789	01234	56789	01234	56789	01
<i>W. antennomonstrum</i>	10032	03111	11311	11121	00122	11111	01101	11111	11011	11111	01
<i>W. dhaesei</i>	13032	03111	11?11	10101	00033	11111	01100	00111	11011	11100	01
<i>W. tondoh</i>	1003?	03111	01?11	11101	001?3	10000	01101	11111	11011	01111	01

II.2.8- Etude de l'abondance et de la diversité des Collemboles en fonction des types d'occupation du sol

Pour évaluer l'impact de l'agriculture sur l'abondance et la diversité des communautés de Collemboles du sol, les principaux types d'occupation du sol de la mosaïque paysagère (forêt secondaire semi-décidue, savane, jachère, cultures mixtes, culture d'igname et plantation de cacaoyers) ont été échantillonnés en utilisant la méthode standardisée décrite plus haut (3 parcelles par type d'occupation du sol, 5 points d'échantillonnage par parcelle).

II.2.8.1- Abondance

Pour l'étude de l'abondance, deux paramètres sont évalués, dans la litière et dans le sol, pour chaque type d'occupation du sol : (1) l'abondance relative des grands groupes de Collemboles (Entomobryoidae, Isotomidae, Neelipleona et Symphypleona) et (2) la densité de la faune de Collemboles dans la litière et dans le sol.

a.) Abondance relative des grands groupes

L'abondance relative (P_i) est la fréquence relative des individus d'un grand groupe i de Collemboles dans chaque type d'occupation du sol. Elle se calcule comme suit :

$$P_i = (\sum n_i / N) * 100 \quad (1)$$

Où :

n_i = nombre d'individus appartenant au grand groupe de Collemboles i récoltés dans un type d'occupation du sol ;

N = nombre total d'individus récoltés dans le type d'occupation du sol concerné.

b.) Densité des Collemboles

La densité des Collemboles est le nombre d'individus (toutes les espèces confondues) par mètre carré (ind.m⁻²). La densité des Collemboles est obtenue par dénombrement des individus issus des pièges pitfalls ou de l'extraction par Berlèse et par calcul par rapport à la section de surface échantillonnée. La densité des animaux échantillonnés dans le quadrat (litière pour Berlèse) est calculée pour une surface de 400 cm². Celle des animaux échantillonnés à la tarière (sol pour Berlèse) est calculée pour une surface de 25 cm². Au niveau des pièges pitfalls, la densité est calculée pour une surface de 28,26 cm². Les densités obtenues sont reportées au m² par calcul de proportionnalité. La densité globale de Collemboles dans la litière en un point donné est l'addition de la densité calculée dans le

piège pitfall et l'échantillon de litière pour Berlese, tandis que celle du sol est constituée uniquement par la densité calculée dans l'échantillon du sol obtenu à la tarière.

II.2.8.2- Diversité biologique

Pour l'étude de la diversité biologique, les paramètres évalués pour chaque type d'occupation du sol sont : la richesse spécifique (observée et estimée), les indices de diversité biologique et les indices de similarité. Par ailleurs, l'établissement des courbes d'accumulation obtenues à partir de la richesse spécifique observée et celle attendue en utilisant des estimateurs ont permis d'apprécier l'efficacité des méthodes d'échantillonnage utilisées.

a.) Richesse spécifique observée

La Richesse spécifique S est le nombre total ou moyen d'espèces recensées dans une unité d'échantillonnage (**Whittaker, 1972** cité par **McCune et Grace, 2002**). Dans le cadre du présent travail, nous avons considéré le nombre moyen d'espèces par échantillon.

b.) Estimation de la richesse spécifique

L'estimateur non paramétrique Jackknife 1 a été choisi pour estimer la richesse spécifique attendue dans les milieux étudiés. **Brose et al., (2003)** ont montré que les estimateurs Jackknife 1 et 2 sont les meilleurs, surtout pour les milieux dont l'équitabilité est comprise entre 0,74 et 0,96. L'équitabilité dans chacun des milieux étudiés dans le cadre de ce travail étant dans cet intervalle, ces estimateurs sont donc appropriés. Les calculs sont faits à l'aide du logiciel EstimateS (Version 7.5.2 ; **Colwell, 2006**).

c.) Indices de diversité biologique

i. Indice de Shannon

L'indice de Shannon (**Shannon et Weaver, 1949**) permet d'exprimer la diversité spécifique en prenant en compte le nombre d'espèces et l'abondance des individus de chacune de ces espèces. Ainsi, une communauté dominée par une seule espèce aura un coefficient moindre qu'une communauté dont toutes les espèces sont codominantes. La valeur de l'indice varie de 0 (une seule espèce, ou bien une espèce dominant très largement toutes les autres) à $\log S$ (lorsque toutes les espèces ont la même abondance).

Le logiciel EstimateS (Version 7.5.2 ; **Colwell 2006**) fournit automatiquement les indices de Shannon des différents milieux à partir la formule suivante :

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log p_i \quad (2)$$

Où :

p_i = abondance proportionnelle ou pourcentage d'importance de l'espèce : $p_i = n_i / N$;

S = nombre total d'espèces ;

n_i = nombre d'individus d'une espèce dans l'échantillon;

N = nombre total d'individus de toutes les espèces dans l'échantillon.

ii. Indice d'équitabilité

L'indice d'équitabilité de **Pielou (1966 ; 1975)** ou indice de régularité permet de mesurer la répartition des individus au sein des espèces, indépendamment de la richesse spécifique. Sa valeur varie de 0 (dominance d'une des espèces) à 1 (toutes les espèces ont la même abondance). Il est calculé selon la formule suivante :

$$E = H' / \log S \quad (3)$$

Où :

H' = Indice de diversité de Shannon ;

S = Richesse spécifique.

iii. Indice de Simpson

L'indice de Simpson (D) (**Morin et Findlay, 2001**) évalue la probabilité que deux individus, sélectionnés au hasard dans une population infinie de N individus, appartiennent à la même espèce. Il est calculé selon la formule suivante :

$$D = \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad (4)$$

Où :

p_i = abondance proportionnelle ou pourcentage d'importance de l'espèce : $p_i = n_i / N$;

N = nombre total d'individus.

L'indice "dérivé" de l'indice de Simpson (**IS = 1-D**) a été utilisé pour évaluer la probabilité que deux individus, sélectionnés au hasard dans une population infinie de N individus, n'appartiennent pas à la même espèce. Cet indice varie entre 0 et 1. Plus il se rapproche de 1, plus les chances d'obtenir des individus d'espèces différentes sont élevées.

d.) Indice de similarité

Deux indices (indice de Jaccard (J) et indice des Sorensen (Q)) ont été calculés pour mesurer la diversité bêta. Il s'agit de tester la similarité entre les habitats sur la base des

espèces qu'ils ont en commun.

i. Indice de Jaccard :

Cet indice est un test de similarité entre deux habitats. Il est calculé selon la formule suivante :

$$J = (a / (a + b + c) * 100) \quad (5)$$

Où

a = nombre d'espèces communes entre deux habitats,

b = nombre d'espèces uniques pour l'habitat 1,

c = nombre d'espèces uniques pour l'habitat 2.

L'indice J varie de 0 (absence de similitude, c'est-à-dire que deux habitats n'ont aucune espèce en commun) à 100 (habitats similaires, c'est-à-dire que les mêmes espèces se rencontrent dans les deux habitats).

ii. Indice de Sorensen :

Cet autre indice mesure la similitude en espèce entre deux habitats. Il est utilisé en complément de l'indice de Jaccard car à la différence de ce dernier, il utilise l'information contenue dans tous les relevés. Il est calculé selon la formule suivante :

$$Q = (2c / (S_1 + S_2)) * 100 \quad (6)$$

Où :

c = nombre d'espèces communes entre deux habitats.

S_1 = nombre d'espèces pour l'habitat 1.

S_2 = représente le nombre d'espèces pour l'habitat 2.

L'indice β varie de 0 quand il n'existe aucune espèce commune entre les deux habitats, à 100 quand toutes les espèces rencontrées dans l'habitat 1 existent dans l'habitat 2.

II.2.8.3- Relations entre les communautés de Collemboles et les types d'occupation du sol

Les relations entre les communautés de Collemboles et les types d'occupation du sol sont étudiées en évaluant les différences dans l'assemblage des espèces au sein des types d'occupation du sol ainsi que la réponse de ces assemblages des espèces à certains facteurs édaphiques (pH du sol, l'humidité relative dans la litière et dans le sol, le taux de carbone organique (C), taux d'azote totale (N) et le rapport C/N) et à l'anthropisation (voir annexes 2 pour les méthodologies utilisées pour mesurer ces variables). Ces évaluations sont réalisées par l'Analyse Canonique de Correspondance (ACC).

II.2.9- Etude de la structure fonctionnelle du peuplement des Collemboles

L'étude de la structure fonctionnelle du peuplement des Collemboles est réalisée en analysant les relations entre les traits morphologiques des Collemboles et les variables environnementales. L'objectif est de comprendre si l'assemblage des traits dépend des caractéristiques environnementales et quelles variables environnementales contribuent mieux à l'explication de l'assemblage des traits des communautés de Collemboles à l'échelle locale. Cette étude est réalisée en utilisant la méthode RLQ et les modèles statistiques explicatifs.

II.2.9.1- Données sur les traits morphologiques des Collemboles

Dans le cadre de ce travail, 13 traits morphologiques sont sélectionnés. La plupart de ces traits ont précédemment été utilisés pour expliquer les changements dans la composition des espèces de Collemboles dans l'espace et dans le temps, à travers les caractéristiques des habitats et des traitements expérimentaux (**Krab *et al.*, 2010 ; Makkonen *et al.*, 2011 ; Bokhorst *et al.*, 2012 ; Huebner *et al.* (2012) ; Malmstrom, 2012 ; Martins *et al.*, 2012 ; Salmon et Ponge, 2012 ; Van Dooremalen *et al.*, 2013 ; Salmon *et al.*, 2014**). Les traits utilisés dans la plupart des références cités plus haut sont la taille du corps, la forme du corps, la coloration du corps, les écailles, la longueur des antennes, la longueur des pattes, la longueur de la furca, le nombre d'ocelles des yeux, l'organe post-antennaire (OPA) et les trichobothries. D'autres traits comme les épines anales, l'appendice empodial et le type de pièces buccales ont été ajoutés à cause de leur variabilité au sein des communautés de Collemboles répertoriées et leur rôle écologique supposé. Le tableau VII donne les détails sur la définition des traits sélectionnés, les différentes modalités, le type de variables utilisées dans les différentes analyses statistiques, les abréviations, la signification fonctionnelle des traits et leurs références bibliographiques.

Les variables des traits sont soit quantitative (exemple : « taille du corps »), binaire avec présence / absence (exemple : « trichobothries ») ou semi-quantitative (exemple : longueur de la furca) (voir Tableau VII). Les variables quantitatives (taille du corps, longueur de la patte et nombre d'ocelles) sont transformées par discrétisation en variable semi-quantitative avec trois classes chacune. Pour le trait « nombre d'ocelles » souvent absent chez certains taxons, la classe « 0 » forme la troisième classe (**voir Tableau VII**).

Tableau VII. Définition, modalités, type de variables utilisées dans les différentes analyses statistiques, abréviations et signification écologique des traits ainsi que leurs références.

Trait	Définition	Modalités	Types de variables pour		Abréviation pour		Signification fonctionnelle hypothétique	Références
			RLQ	Modèle de régression	RLQ	Modèle de régression		
Taille du corps	longueur (en mm) de l'extrémité de la tête à l'extrémité de l'abdomen	Petite taille	1: inférieur à 1,03 mm	Longueur en mm	Tail.L1	Taille	Relié à la capacité de dispersion, la forme de vie et l'écophysiologie	Berg <i>et al.</i> (1998); Ponge <i>et al.</i> (2006)
		Taille moyenne	2: entre 1,03 et 1,57 mm		Tail.L2			
		Grande taille	3: plus de 1,57 mm		Tail.L3			
Forme du corps	Forme globale du corps	Forme trapue	0/1	0/1	F.trap.	F.trap.	Supposée liée à la protection contre la dessiccation	Bokhorst <i>et al.</i> (2012); Kærsgaard <i>et al.</i> (2004)
		Forme allongée	0/1	0/1	F.allong.	F.allong.		
		Forme sphérique	0/1	0/1	F.sphé.	F.sphé.		
Epines anales	Présence ou absence des épines anales	Epines anales présent	Présent: 1	0/1	Epine.1	Epine	pourraient servir de mécanismes anti-prédateurs ou pour s'enfouir dans le sol	Michaud <i>et al.</i> (2003)
		Epines anales absent	Absent: 0	0/1	Epine.0			
Appendice empodial	Présence ou absence d'appendice empodial à l'extrémité des tibiotarses	d'appendice empodial présent	Présent: 1	0/1	Emp.1	Empod.	Lié à la capacité de dispersion	Fjellberg (1998); Hopkin (2007)
		d'appendice empodial absent	Absent: 0	0/1	Emp.0			
Coloration du corps	Coloration globale du corps	Corps blanc	0/1	0/1	Color.b	Color.b	Supposées être impliquées dans la protection contre les radiations UV et la signalisation contre les prédateurs	Bellinger (1960); Oliveira et Deharveng (1994); Hopkin (1997);
		Corps sombre	0/1	0/1	Color.s	Color.s		
		Corps pâle	0/1	0/1	Color.p	Color.p		
		Corps avec pattern de coloration	0/1	0/1	Pattern	Pattern		
Ecaïlles	Présence ou absence des écaïlles	Présence d'écaïlles	Présent: 1	0/1	Ecaïl.1	Ecaïlles	Supposées être impliquées dans la protection contre les radiations UV, la régulation thermodynamique	Hopkin (1997); Salmon <i>et al.</i> (2014)
		Absence d'écaïlles	Absent: 0	0/1	Ecaïl.0			
Longueur des pattes	Ratio de la longueur du tibiotars III par rapport à la taille du corps	Courtes pattes	1: inférieur à 0,16	Ratio longueur du tibiotars/taille du corps	Pat.L1	Patte-L	Supposée liée à la capacité de dispersion	Ponge <i>et al.</i> (2006)

A suivre

Tableau VII. (suite et fin)

Trait	Définition	Modalités	Types de variables pour		Abréviation pour		Signification fonctionnelle hypothétique	Références
			RLQ	Modèle de régression	RLQ	Modèle de régression		
Longueur de la furca	Furca absente ou courte (n'atteignant pas le tube ventral) ou moyenne (atteignant le tube ventral) et longue (dépassant le tube ventral)	Pattes de longueur moyenne	2: entre 0,16 et 0,26		Pat.L2		Supposée être liée aux capacités de dispersion	Ponge <i>et al.</i> (2006)
		Longues pattes	3: plus de 0,26		Pat.L3			
		Furca absente	0: absent	0	Furca.L0	Furca-L		
		Courte furca	1: courte ou rudimentaire, pas fonctionnelle	1	Furca.L1			
		Furca moyenne	2: atteignant juste le tube ventral	2	Furca.L2			
Nombre d'ocelles des yeux	Nombre total d'ocelles que comptent les yeux	Longue furca	3: dépassant le tube ventral	3	Furca.L3		Joue un rôle dans les fonctions sensorielles et la dispersion	Salmon et Ponge (1998) ; Fox <i>et al.</i> (2007)
		Yeux absents	0: absent	0	Ocel.0	Ocelles		
		Yeux de 1-4 ocelles	1: de 1 à 4 ocelles	1	Ocel.1			
Organe post-antennaire (OPA)	OPA absent, en entités entières ou encore en entités composées	Yeux de 5-8 ocelles	2: de 5 à 8 ocelles	2	Ocel.2		Supposé jouer un rôle sensoriel de l'odorat et de détection de l'humidité et la température	Altner et Thies (1976); Salmon et Ponge (2012)
		OPA absent	0/1	0: absent	OPA.A	OPA (vésicules)		
		OPA simple	0/1	1: simple	OPA.S			
Trichobothries	Présence ou absence de trichobothries	OPA complexe	0/1	2: complexe	OPA.C		Supposé jouer un rôle sensoriel	Hopkin (1997)
		Absence de trichobothries	Absent: 0	Absent: 0	Tricho.0	Tricho.		
Types de pièces buccales	Pièces buccales simplifiées ou de type suceur (mandibules réduites à sa pars incisiva) et pièces buccales complexes ou de type broyeur (Mandibules dont la partie distale présente une pars molaris en forme de râpe et une pars incisiva dentée)	Présence de trichobothries	Présent: 1	Présent: 1	Tricho.1		Peut être indicatif du régime alimentaire	Massoud (1967), Cassagnau (1968)
		Pièces buccales simplifiées	0/1	0/1	Pb.simp.	Pb.simp.		
		Pièces buccales complexes	0/1	0/1	Pb.comp.	Pb.comp.		

II.2.9.2- Données sur les variables environnementales

En plus des différents types d'occupation du sol, trois variables environnementales susceptibles d'influencer, comme « filtre », la composition des communautés de Collemboles à l'échelle locale selon des études antérieures ont été sélectionnées. Il s'agit de l'ouverture / la fermeture des habitats (**Sousa *et al.*, 2004 et 2006**), l'anthropisation des habitats (**Sousa *et al.*, 2004 et 2006**) et la stratification verticale (**Hågvar, 1983 ; Ponge, 1993 et 2000**). Ainsi, les habitats ont été classés suivant des gradients dont les modalités sont : (1) pour le gradient d'ouverture de l'habitat «habitats fermés » (forêt et plantations de cacaoyers), «habitats semi-ouverts» (jachère) et «habitats ouverts» (Cultures d'igname, cultures mixtes et savane), (2) pour le degré d'anthropisation « milieux peu anthropisés (forêt et jachère) et « milieux très anthropisés (cultures d'igname, cultures mixtes, plantations de cacaoyers et savane) (3) et pour la stratification verticale « litière » et « sol » (**Tableau VIII**). Ces données qualitatives ont été transformées en deux classes binaires (0/1) en fonction de l'appartenance ou non de chaque type d'occupation du sol à l'une des deux classes pour chaque modalité de variables.

II.2.10- Analyses statistiques

a.) Analyses de variances

Les analyses de variances sont des tests statistiques pour comparer des moyennes de plusieurs échantillons. Dans la présente étude, des analyses de variances à un facteur (ANOVA, $p < 0,05$) sont réalisées avec le logiciel Statistica (version 7.0), puis les moyennes homogènes ont été regroupées à l'aide des tests de LSD de Fischer. Ils ont permis de déterminer séparément, si certaines variables (densité, richesse spécifique, indice de diversité) étaient significativement différentes entre les différents milieux étudiés. L'ANOVA est réalisée après vérification l'hypothèse de l'égalité des variances, test de Levene (test d'homogénéité des variances) et des changements de variables ($\log(x+1)$) sont été effectués lorsque l'égalité des variances n'est pas établie.

b.) Analyse Canonique de Correspondance

L'Analyse Canonique de Correspondance (ACC) (**Palmer, 1993 ; ter Braak et Verdonschot, 1995**) est une analyse multivariée qui consiste à contraindre l'ordination d'une matrice par une régression linéaire multiple sur les variables dans une seconde matrice. En écologie des communautés, c'est l'ordination des unités d'échantillonnage dans l'espace environnemental.

Tableau VIII. Définitions, modalités, abréviation et type de variables environnementales

Variables environnementales	Définition	Modalités	Type de variables	Abréviation pour RLQ
Gradient d'ouverture des habitats	Gradient allant des habitats fermés à couvert boisé dense (forêt, plantations de cacaoyers) aux habitats ouverts à couverture faible (milieux cultivés et savane)	Habitats fermés	0/1	H.ferm
		Habitats semi-ouverts	0/1	H.souv
		Habitats ouverts	0/1	H.ouv
Degré d'anthropisation des milieux	Classification des habitats par rapport à la perturbation des milieux par les activités humaines (histoire culturelle, utilisation du feu, des pesticides, d'engrais...)	milieux peu anthropisés	0/1	Mpa
		Milieux très anthropisés	0/1	Mta
Stratification verticale	Stratification verticale du sol	Litière	0/1	Lit.
		Sol	0/1	Sol

Dans le cadre de cette étude, une ACC a été réalisée pour associer les espèces aux types d'occupation des sols, en utilisant les matrices de données « espèces / points échantillonnage » et « types d'occupation du sol / points d'échantillonnage ». Dans cette analyse, les points d'échantillonnage sont considérés comme des observations, les espèces comme des variables dépendantes et les types d'occupation du sol comme des variables contraignantes. Deux autres ACC ont été effectuées : (1) la première, pour analyser les liens entre l'assemblage des espèces et quelques facteurs édaphiques (pH du sol, taux d'humidité dans la litière et dans le sol, teneur en carbone organique et azote total dans le sol) en utilisant les matrices « espèces / points échantillonnage » et « facteurs édaphiques / points échantillonnage » ; et (2) la deuxième, pour analyser les relations entre les espèces et le degré d'anthropisation des milieux, en utilisant les matrices « espèces / points échantillonnage » et « degré d'anthropisation / points d'échantillonnage ». Pour ces analyses, les espèces ayant une abondance totale inférieure à cinq spécimens et celles apparaissant dans un seul échantillon sont écartées. Les significations statistiques des axes canoniques sont évaluées par un test de permutation Monte Carlo. Ces analyses canoniques des correspondances (CCA) sont effectuées à l'aide du logiciel XLSTAT® (Addinsoft®, Paris, France).

c.) Analyse RLQ

L'analyse RLQ est réalisée pour tester s'il existe une corrélation significative entre la distribution des traits des espèces et les variables environnementales. Elle permet de mettre en relation les traits des espèces avec les caractéristiques des habitats en déterminant des associations entre ces deux composantes par l'intermédiaire de la distribution des espèces et en testant la signification de cette association (**Dolédec, 1996**). Il s'agit d'une analyse de co-inertie entre trois matrices : (1) la table R concernant la matrice des variables environnementales par unité d'échantillonnage ; (2) la table L est la matrice d'abondance des espèces par unité d'échantillonnage ; et la table Q représentant la matrice des traits par espèce. Dans cette analyse, la table L fait le lien entre les tables R et Q.

La première étape de l'analyse RLQ consiste en trois ordinations séparées des matrices R, L et Q respectivement. La table L contenant l'abondance des espèces par unité d'échantillonnage est analysée par une analyse factorielle de correspondance (AFC). La table R est analysée par une analyse en composantes principales (ACP) ou une analyse de correspondance multiple (ACM) pondérée par le poids des lignes de l'AFC sur la table L. La table Q est analysée par une ACM pondérée par le poids des colonnes de l'AFC sur la table L. Puis une analyse d'inertie est réalisée à travers ces matrices. Un test de permutation Monte

Carlo a été réalisé pour évaluer la signification statistique du lien entre les facteurs environnementaux en comparant 999 permutations des lignes des tables R et Q avec l'inertie totale. L'analyse RLQ est réalisée avec le package "ade4" dans R.

d.) Réalisation des modèles explicatifs

Les traits morphologiques ont été analysés séparément à l'aide de modèles statistiques pour tester les variables environnementales mises en évidence par la RLQ. Des modèles linéaires sont réalisés par stepwise sur tous les traits quantitatifs pour sélectionner les variables explicatives. Lorsque la distribution des résidus ne suit pas une loi Normale, une régression Log-linéaire (sans stepwise) est réalisée avec la ou les variables sélectionnées. Par contre, des modèles logistiques sont réalisés par « stepwise » sur les variables dépendantes (traits) binaires pour sélectionner les variables qui contribuent le plus au modèle. Les modèles logistiques n'exigent pas une distribution normale, ni l'homogénéité des variances.

Les modèles à variables contributives qui expliquent de façon significative la plus grande partie de la variabilité des traits (c'est-à-dire avec le R^2 ajusté le plus élevé et la log-vraisemblance respectivement pour les modèles linéaire et logistique) sont sélectionnés. Toutes les variables apportant des informations significatives au modèle sont incluses, même si leur impact n'était pas significatif lorsqu'il était évalué séparément (analyse de type III). Les modèles linéaires, logistiques ainsi que les calculs de discrétisation et de normalisation des données ont été réalisés à l'aide du logiciel XLSTAT® (Addinsoft®, Paris, France).

PARTIE III :
RESULTATS ET DISCUSSION

III.1- Inventaire des espèces collectées et analyse taxonomique du peuplement

III.1.1- Nombre d'espèces collectées sur le site d'étude

Au total, 53 espèces appartenant à 39 genres et 14 familles ont été répertoriées sur l'ensemble du site étudié. Le **tableau IX** présente la liste des espèces par famille ainsi que leur statut taxonomique et leur présence ou absence dans les différents habitats prospectés. Vingt de ces espèces sont déjà connues de la science, 12 autres sont considérées comme nouvelles et 21 espèces ont un statut indéterminé. Pour ces dernières, soit les caractères génériques ou spécifiques des espèces des groupes auxquels elles appartiennent ne sont pas bien définis dans les clés pour permettre de les identifier, soit les spécimens collectés sont des juvéniles, soit ils sont altérés (par exemple, antennes manquantes), ou soit les préparations réalisées sont de qualité insuffisante pour l'identification.

Ces résultats indiquent que les plus grands nombres d'espèces ont été observés dans les jachères (39 espèces), les plantations de cacaoyers (36 espèces) et les cultures mixtes (36 espèces). Les plus faibles nombres d'espèces ont été observés dans la forêt (34 espèces), dans la savane (32 espèces) et dans les cultures d'igname (31 espèces). Les différences de richesse spécifique restent donc minimales entre ces différents types d'habitats. Parmi les espèces répertoriées, 18 sont communes à tous les agro-systèmes étudiés. Par contre, 9 espèces n'ont été trouvées que dans certains agro-systèmes : *Cephalachorutes delamarei* (Murphy, 1965), *Ascocyrtus sp.3*, *Dicranocentrus sp.* et *Pseudosinella sp.* observées uniquement dans les cultures mixtes ; *Proctostephanus sp.*, *Serroderus sp.* et *Rhodanella minus* (Denis, 1928) répertoriées seulement dans les plantations de cacaoyers ; *Mesaphorura sp.* et *Proisotoma sp.* observées dans les cultures d'igname ; *Folsomides parvulus* Stach, 1922 et *Isotomiella symetrimucronata* Najt et Thibaud, 1987 trouvée seulement respectivement dans les jachères et la forêt.

Tableau IX. Liste des espèces répertoriées dans les différents types d'utilisation du sol et leur statut taxonomique.

Famille / Espèces	Statut taxonomique de l'espèce	Types d'occupation du sol					
		Forêt	Savane	Cultures d'igname	Cultures mixtes	Jachères	Plantations de cacaoyers
Hypogastruridae							
<i>Acherontiella massoudi</i> Thibaud, 1963	identifiée	X	-	-	-	X	-
<i>Willemia tondoh</i> sp. nov.	nouvelle	-	-	-	X	X	X
<i>Xenylla villiersi</i> Thibaud, 1963	identifiée	X	X	X	X	X	X
Brachystomellidae							
<i>Brachystomella coatesi</i> Weiner et Najt, 1991	identifiée (cf)	X	X	-	X	X	X
Neanuridae							
<i>Aethiopella villiersi</i> Massoud, 1963	identifiée (cf)	X	X	X	X	X	X
<i>Aethiopella</i> sp..	nouvelle	X	X	X	X	X	X
<i>Arlesiella saphrophila</i> Delamare, 1951	identifiée (cf)	X	X	X	X	X	X
<i>Cephalachorutes delamarei</i> (Murphy, 1965)	identifiée (cf)	-	-	X	-	-	-
<i>Furculanurida emucronata</i> sp. nov.	nouvelle	-	-	-	-	X	X
<i>Pseudachorutes</i> sp.	nouvelle	-	X	X	X	-	X
<i>Pronura bouakensis</i> Cassagnau, 1996	identifiée	X	-	X	X	X	X
Tullbergiidae							
<i>Mesaphorura occidafricana</i> (Murphy, 1965)	identifiée	X	X	X	X	X	X
<i>Mesaphorura</i> sp.	?	-	-	X	-	-	-
Isotomidae							
<i>Folsomides americanus</i> Denis, 1931	identifiée	X	X	X	X	X	X
<i>Folsomides centralis</i> Denis, 1931	identifiée	X	X	X	X	X	X
<i>Folsomides parvulus</i> Stach, 1922	identifiée	-	-	-	-	X	-
<i>Folsomina onychiurina</i> Denis, 1931	identifiée	X	X	X	X	X	X

« ? » signifie que l'espèce a un statut indéterminé ; « Cf » signifie que l'identification de l'espèce n'est pas tout à fait confirmée ; « X » signifie que l'espèce est présente dans l'habitat ; « - » signifie que l'espèce est absente dans l'habitat.

A suivre

Tableau IX. (Suite).

Famille / Espèces	Statut taxonomique de l'espèce	Types d'occupation du sol					
		Forêt	Savane	Cultures d'igname	Cultures mixtes	Jachères	Plantations de cacaoyers
<i>Hemisotoma thermophila</i> (Axelson, 1900)	Identifiée	-	X	X	X	X	X
<i>Isotomiella nummulifer</i> Deharveng et Oliveira, 1990	Identifiée	X	-	X	X	X	X
<i>Isotomiella symetrimucronata</i> Najt et Thibaud, 1987	Identifiée	X	-	-	-	-	-
<i>Isotomodes</i> sp.	Nouvelle	-	-	X	X	X	X
<i>Isotopenola</i> sp.	Nouvelle	X	X	X	X	X	X
<i>Proctostephanus</i> sp.	Nouvelle	-	-	-	-	-	X
<i>Proisotoma</i> sp.	?	-	-	X	-	-	-
<i>Rhodanella minos</i> (Denis, 1928)	Identifiée	-	-	-	-	-	X
Entomobryidae							
<i>Dicranocentrus</i> sp.	?	-	-	-	X	-	-
<i>Acrocyrtus</i> sp.	?	X	X	X	X	X	X
<i>Ascocyrtus</i> sp.1	Nouvelle	X	-	X	-	X	X
<i>Ascocyrtus</i> sp.2	Nouvelle	X	X	X	X	X	X
<i>Ascocyrtus</i> sp.3	Nouvelle	-	-	-	X	-	-
<i>Lepidocyrtinae</i> gen. nov., sp. nov.	Nouvelle	X	X	X	X	X	X
<i>Pseudosinella</i> sp.	?	-	-	-	X	-	-
<i>Seira</i> sp.1	?	-	X	X	X	-	-
<i>Seira</i> sp.2	?	-	X	-	X	X	X
<i>Seira</i> sp.3	?	-	X	-	-	-	X
<i>Seira</i> sp.4	?	-	X	-	X	X	-
<i>Seira</i> sp.5	?	X	-	-	-	X	-
<i>Seira</i> sp.6	?	X	X	X		X	

« ? » signifie que l'espèce a un statut indéterminé ; « Cf » signifie que l'identification de l'espèce n'est pas tout à fait confirmée ; « X » signifie que l'espèce est présente dans l'habitat ; « - » signifie que l'espèce est absente dans l'habitat.

A suivre

Tableau IX.(Suite et fin).

Famille / Espèces	Statut taxonomique de l'espèce	Types d'occupation du sol					
		Forêt	Savane	Cultures d'igname	Cultures mixtes	Jachères	Plantations de cacaoyers
Paronellidae							
<i>Dicranocentruga sp.</i>	?	X	X	X	X	X	X
<i>Salina sp.</i>	?	X	X	X	-	X	X
Cyphoderidae							
<i>Cyphoderus sp. 1</i>	?	-	-	X	X	X	X
<i>Cyphoderus sp. 2</i>	?	-	-	X	X	X	X
<i>Serroderus sp</i>	?	-	-	-	-	-	X
Neelidae							
<i>Megalothorax laevis</i> Denis, 1948	identifiée (<i>cf</i>)	X	X	X	X	X	X
Sminthurididae							
<i>Sphaeridia sp.</i>	?	X	X	X	X	X	X
Collophoridae							
<i>Collophora africana</i> Delamare-Deboutteville et Massoud, 1964	identifiée	X	X	X	X	X	X
Sminthuridae							
<i>Songhaica nigeriana</i> Lasebikan <i>et al.</i> , 1980	identifiée	X	X	X	X	X	X
<i>Sphyrotheca implicata</i> Hüther, 1967	Identifiée (<i>cf</i>)	X	X	X	X	X	-
<i>Sphyrotheca sp. 2</i>	?	X	X	-	X	X	X
Bourletiellidae							
<i>Bourletiellidae gen. ind, sp. ind.</i>	?	X	X	-	X	X	-
<i>Rastriopes sp.</i>	?	X	X	-	-	-	X
<i>Stenognathriopes sp.</i>	?	X	X	-	-	X	X
Dicyrtomidae							
<i>Ptenothrix sp.</i>	?	X	X	X	X	X	X

« ? » signifie que l'espèce a un statut indéterminé ; « Cf » signifie que l'identification de l'espèce n'est pas tout à fait confirmée ; « X » signifie que l'espèce est présente dans l'habitat ; « - » signifie que l'espèce est absente dans l'habitat.

III.1.2- Analyse taxonomique du peuplement

III.1.2.1- Ordre des Poduromorpha

III.1.2.1.1- Famille des Hypogastruridae

Trois espèces de cette famille ont été répertoriées au cours de ce travail. Ces trois espèces correspondent à trois genres différents. Une de ces espèces est nouvelle pour la science tandis que les deux autres sont déjà connues et décrites du Parc National de la forêt du Banco en Côte d'Ivoire. Nous avons réalisé la clé ci-dessous pour l'identification des différents genres d'Hypogastruridae de Côte d'Ivoire.

Clé des genres d'Hypogastruridae de Côte d'Ivoire :

1. Cornéules, pigment et furca absents... .. 2
- 1'. Cornéules, pigment et furca présents ; OPA absent ; 5+5 cornéules, avec deux épines anales.....*Xenylla* Tullberg, 1869
2. OPA absent, pas d'épines anales.....*Acherontiella* Absolon, 1913
- 2' OPA présent, avec deux épines anales*Willemia* Börner, 1901

Genre *Acherontiella* Absolon, 1913

Genre à large distribution et connu de Côte d'Ivoire avec deux espèces.

Acherontiella massoudi Thibaud, 1963

Matériel : 1 ex. (VJ33L5).

Espèce décrite de Côte d'Ivoire et considérée pour le moment comme endémique de ce pays. Les deux exemplaires examinés correspondent à la description originelle. Animal totalement dépigmenté sans épines anales, sans yeux ni organes post-antennaires. L'espèce se distingue notamment par la présence de 8 sensilles globulaires sur l'article antennaire IV ainsi que deux sensilles globulaires et une longue sensille latérale sur l'antenne III.

Genre *Willemia* Börner, 1901

Genre nouveau pour la Côte d'Ivoire mais connu dans plusieurs pays africains notamment : en Afrique du Sud avec *W. trilobata* Barra, 1995 ; en Gambie avec *W. brevispina* Hüther 1962 ; à Madagascar avec *W. nosyboraha* Thibaud, 2008 ; et en Namibie avec *W. namibiae* Thibaud et Massoud 1988. La nouvelle espèce répertoriée et décrite dans ce travail a fait l'objet d'un article (**Zon et al., 2015**).

***Willemia tondoh* sp. nov**

Matériel type : 1 holotype femelle (VJW2L1) et 4 paratypes femelles (VC02P2, LZBAUFHB ; VC01S7, MNHN-EA012013 ; VJ12L1, MNHN-EA012014 et VC01L8, MNHN-EA012015).

Localité type et date d'échantillonnage :

Les spécimens ont été collectés dans le terroir de Zougoussi près de la réserve de Lamto (Taabo, Côte-d'Ivoire). L'holotype a été trouvé le 29 Octobre 2012 dans de la litière d'une vieille jachère (06°15'28"N et 05°01'42.1"W). Deux paratypes ont été collectés le 13 Novembre 2012, dans une plantation de cacaoyers (06°15'43.6"N et 05°01'29.8"W). Deux autres paratypes ont été récoltés respectivement le 27 Octobre 2012 dans une culture mixte (06°15'25.9"N et 05°01'36"W) et le 15 Novembre 2012, dans une autre plantation de cacaoyers (06°15'30"N et 05°01'38.7"W).

Abbreviations :

Abd.— segment abdominal, Ant.— segment antennaire, hr— micro-sensille de la valve anal, S0-9— Ant. IV soies-S de 0 à 9 (=sensille), av— vésicule apicale, ms— micro-sensille, so— organite subapical, nomenclature d'après D'Haese (2003).

Description :

Longueur du corps : 400–540 µm

L'animal est blanc en alcool avec un grain secondaire fin et régulier, et des soies ordinaires courtes et acuminées. Quelques unes de ces soies sont légèrement plus longues. Les soies S sont un peu plus épaisses et plus longues que les soies ordinaires.

Les antennes sont plus courtes que la diagonale de la tête (**Figure 11A**). Les articles antennaires I et II comportent respectivement 7 and 11 soies. Les articles antennaires III et IV sont pratiquement soudés. Les organes sensoriels de l'article antennaire III sont composés de 2 micro-sensilles scachées dans un grand repli tégumentaire, de 2 longues soies de garde, de 2 longues soies sensorielles épaissies, et d'une micro-sensille ventrale (**Figure 11D**). L'article antennaire IV comporte un petit bulbe apical globulaire, des soies ordinaires ou mousses, et des soies *S2/d* et *S9/e1* absent ou non différenciées des soies ordinaires ; *S1/i1* et *S8/e2* subcylindriques ou peu différenciées des soies ordinaires ; *S4/i2* and *S7/e3* globulaires dans une cavité recouverte par un repli tégumentaire ; cette partie externe de la cavité comporte une micro-sensille. L'organite subapical est présent.

L'organe post-antennaire est composé de 9 lobes (**Figure 11A et C**), les yeux sont absents. Les soies *a0* and *c1* sont absentes sur la tête (**Figure 11A**). Le prelabrum / labrum avec 2/5, 3, 4 soies. La chétotaxie ventrale de la tête est présentée sur la **figure 11B**.

La **figure 11A** présente la chétotaxie dorsale du corps. Les spécimens observés présentent quelques variations et asymétries. Le nombre de soies S par demi-tergite est : 22/11111, en position *m7* et *p4* sur les tergites des thorax II et III, en *p4* sur les tergites abdominaux I à IV et en *p2* sur l'abdomen V du fait de l'absence de la soie ordinaire *p2*.

Les thorax II et III ont une chétotaxie réduite : la soie *m3* est absente (**Figure 11A**). Les segments abdominaux II and III avec *a2*, mais sans la ligne *m*. Le segment abdominal IV sans *m1*, *m2*, *m3*, ou *m'3* ou *p5*.

Les tibiotarses I, II et III portent 11 soies chacune. L'appendice empodial est petit et la griffe ne présente pas de dent interne (**Figure 11F**).

Le tube ventral porte 4 + 4 soies. La chétotaxie ventrale de l'abdomen se présente comme sur la **figure 11E**. La furca est absente. La plaque génitale femelle a 2 soies génitales.

Les valves anales ont 2 soies hr. Par contre elles n'ont pas les soies e et z (**Hüther, 1962**) (**Figure 11E**). L'animal a deux épines anales bien développées.

Affinités :

W. tondoh **sp. nov.** appartient au groupe *buddenbrocki* caractérisé par la présence de deux soies s globulaires recouvertes par un repli tégumentaire sur le segment antennaire IV. Cette nouvelle espèce est très proche de *W. nosyboraha* (les deux espèces sont de la région Africano-Malgache et appartiennent au groupe *buddenbrocki*). *W. tondoh* **sp. nov.** diffère de *W. nosyboraha* par quelques caractères : faible nombre de vésicules de l'organe post-antennaire (9 au lieu 10 à 14 chez *W. nosyboraha*), 7 soies sur le segment antennaire I (6 soies chez *W. nosyboraha*), soies s subcylindriques et acuminées sur les tergites abdominaux (lanceolées chez *W. nosyboraha*) et soie *a1* absente sur le sternum de l'abdomen IV (présente chez *W. nosyboraha*).

Derivatio nominis :

La nouvelle espèce est cordialement dédiée au Docteur Jérôme E. Tondoh, Professeur en écologie du sol à l'Université Nangui Abrogoua (Abidjan, Côte d'Ivoire), qui est initiateur de l'étude des Collemboles de Côte d'Ivoire au sein de l'équipe de recherche de la faune du sol qu'il dirige. Le nom est mis en apposition selon l'article 31.1 du Code International de la Nomenclature Zoologique.

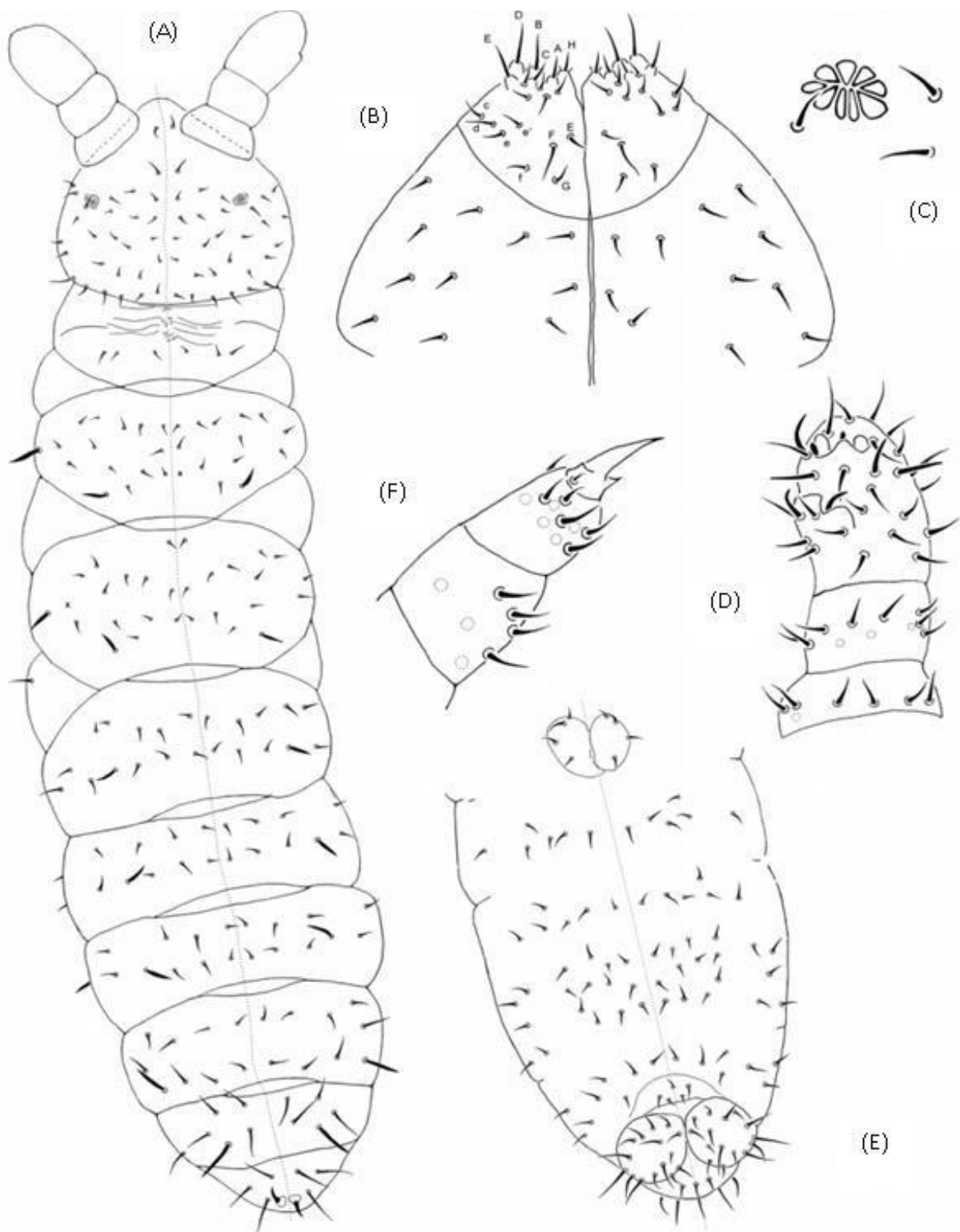


Figure 11. *Willemia tondoh* sp. nov. : (A) chétotaxie dorsale générale ; (B) chétotaxie ventrale de la tête et de la zone buccale ; (C) organe post-antennaire gauche ; (D) articles antennaires I-IV ; (E) segments abdominaux I-VI et Chétotaxie ventrale ; (F) tibiotarse III.

Genre *Xenylla* Tullberg, 1869

Genre cosmopolite connu de Côte d'Ivoire avec une espèce décrite.

***Xenylla villiersi* Thibaud, 1963**

Matériel : 5ex. (VJ12P3, VJ31L3, VJ32P4, VJ33L1 et VS10L3).

Espèce décrite de Côte d'Ivoire notamment du Parc National de la forêt du Banco. Espèce commune en Afrique de l'Ouest mais mentionnée également en Martinique. Elle se distingue des autres *Xenylla* par la présence d'un appendice globuleux interne sur le corps du mucron et de différents détails chétotaxiques (**Thibaud, 1963**).

III.1.2.1.2-Familles des Brachystomellidae

Genre *Brachystomella* Agren, 1903

Genre largement reparté dans le monde entier et connu en Côte d'Ivoire avec une espèce : *B. contorta* Denis, 1931, espèce citée par Massoud (1963) du Parc National de la forêt du Banco.

***Brachystomella coatesi* Weiner et Najt, 1991**

Matériel : 10 ex. (VC01P2, VC02P1, VF02S3, VJ12L5, VJ32P4 (L1), VJ32P4 (L2), VS12P07 (L1), VS12P07 (L2), VS12P07 (L3) et VS12P07 (L4)).

Espèce décrite de l'Afrique du Sud et mentionnée pour la première fois en Côte d'Ivoire. Elle se distingue entre autres par un organe post-antennaire à 4 vésicules ; présence de 6 soies sur la dens ; présence de seulement 5 sensilles et absence de râpe sensorielle sur l'antenne IV ; présence de « dents » internes sur la griffe.

Les exemplaires examinés dans le cadre de ce travail présentent les mêmes caractères que l'espèce type à l'exception des « dents » internes de la griffe qui n'ont pas été observées.

III.1.2.1.3- Familles des Neanuridae

III.1.2.1.3.1- Sous-famille des Pseudachorutinae

Les Pseudachorutinae sont exceptionnellement abondants et diversifiés en Côte d'Ivoire (Zon *et al.* 2014). Dans le terroir de Zougoussi près de la réserve de Lamto, cinq genres ont été répertoriés avec au total 6 espèces difficilement distinguables dans l'alcool. Ces 5 genres peuvent être identifiés par la clé que nous avons établie ci-dessous.

Clé d'identification des Pseudachorutinae de la mosaïque paysagère de Zougoussi (près de Lamto) :

1. Yeux présents..... 2
- 1'. Yeux absents... 6
2. 8 cornéules de chaque coté de la tête... 3
- 2'. Moins de 8 cornéules de chaque côté de la tête..... 5
3. Organe post-antennaire absent ; furca normalement développée ; mandibule avec un apex légèrement tordu ; maxille à apex arrondi constituée d'une lame en gouttière *Arlesiella* Delamare, 1951
- 3'. Organe post-antennaire présent, mandibules et maxilles différentes..... 4
4. Organe post-antennaire simple, ses vésicules disposées sur un seul rang, mandibules présentes avec 3 ou 4 dents ; une furca normalement développée *Pseudachorutes* Tullberg, 1871
- 4'. Organe post-antennaire moruliforme avec des vésicules non disposées sur un seul rang ; maxille toujours styliforme ; furca à mucron droit ou tordu.... *Aethiopella* Handschin, 1942
5. Organe post-antennaire absent ; 5 cornéules de chaque coté de la tête : maxille styliforme *Cephalachorutes* Bedos and Deharveng, 1991
6. Organe post-antennaire présent de forme elliptique avec 13 à 16 vésicules ; furca réduite avec mucron absent..... *Furculanurida* Massoud, 1967

Genres *Aethiopella* Handschin, 1942

Genre néotropical très représenté en Afrique avec 15 espèces sur les 23 connues. Genre connu de Côte d'Ivoire avec 4 espèces (considérées pour le moment comme endémiques) décrites du Parc National de la forêt du Banco.

***Aethiopella villiersi* Massoud, 1963**

Matériel : 14 ex. (VC01L7, VC02P4, VF12L2, VF12P2, VF12P5, VIG11S4, VJ11L5, VJ13L3 (L1), VJ13L3 (L2), VJ13L5, VJ13S3 (L1), VJ13S3 (L2), VS12P03).

Espèce décrite du Mont Cameroun et citée de Côte d'Ivoire par erreur par Massoud (1967). Elle est répertoriée pour la première fois en Côte d'Ivoire ici. Les spécimens examinés présentent les caractères suivants : corps de couleur bleue foncée à grise ; plaque oculaire grande ; nombre de vésicules de l'organe post-antennaire variant de 18 à 22 ; tête avec la soie

a0 dédoublée ; antenne IV avec 7 soies S, deux soies i, de longues soies mousses et sans micro-soie ms ; mandibule à 4 dents avec la dent anteapicale dédoublée ; griffe trapue sans « dents » latérales ; Abdomen V avec 2+2 soies entre les soies S ; mucron droit avec 6 soies.

Certains de ces caractères sont conformes à l'espèce type notamment l'organe post-antennaire, la mandibule et le mucron. Par contre, la griffe du type comporte des « dents » latérales. Ces dernières sont absentes chez nos spécimens. De par cette différence, l'espèce en présence pourrait être une espèce nouvelle proche de *A. villiersi*. La description du type étant incomplète, il est difficile de prendre une décision. L'examen de la chétotaxie du type pourrait résoudre ce problème. Malheureusement, le matériel type au Muséum est en très mauvais état, et la collecte de nouveau matériel dans la station type est difficile.

***Aethiopella* sp.**

Matériel : 15 ex. (VC01P4, VF05L5, VF12L5, VJ13L3, VJ31P3 (L1) VJ31P3 (L2), VJ31P5 (L1), VJ31P5 (L2), VJ32L5, VJ32P, VS12P07 (L1), VS12P07 (L2), VS12P07 (L3), VS12P08 (L1) et VS12P08 (L2)).

Espèce nouvelle pour la Côte d'Ivoire et nouvelle pour la science. Elle se définit par un faible nombre de vésicules au niveau de l'organe post-antennaire (16 à 22), la présence de deux « dents » baso-latérales sur la griffe et un mucron tordu. En outre, l'animal possède : 6 soies S, une micro-soie ms et une soie i sur l'article antennaire IV ; une griffe fine ; 3+3 soies entre les soies S du segment abdominal V ; des mandibules grêles avec 3 dents. Cette nouvelle espèce sera décrite ultérieurement.

Genre *Arlesiella* Delamare, 1951

Genre connu pour le moment uniquement dans les tropiques, notamment en Amazonie (Brésil), en Afrique centrale (Angola et Cameroun) et en Afrique de l'Ouest (Côte d'Ivoire).

***Arlesiella saprophila* Delamare-Deboutteville, 1951**

Matériel : 23 ex. (VC01P2, VC01P4, VC02P1 (L1), VC02P1 (L2), VC02P1 (L3), VC02P1 (L4), VC02P3, VF02L5, VJ11L4, VJ12P3, VJ31P5, VJ32P4 (L1), VJ32P4 (L2), VJ33L2, VJ33L5, VJ33P1 (L1), VJ33P1 (L2), VS10L5, VS12P07 (L1), VS12P07 (L2), VS12P07 (L3), VS12P07 (L4) et VS12P07 (L5)).

Espèce décrite du Parc National du Banco (Côte d'Ivoire) et mentionnée également en Angola. Elle se caractérise par : un mucron avec deux lamelles n'atteignant pas l'apex ; celui-ci est nettement courbé ; griffe avec dents latérales ; mandibule avec un apex

légèrement tordu et comportant 6 dents ; maxille à apex arrondi constituée d'une lame en gouttière. Les exemplaires examinés correspondent parfaitement à cette description.

Genre *Cephalachorutes* Bedos et Deharveng, 1991

Genredes régions tropicales mentionné en Afrique, en Asie et en Papua-Nuigini mais pas encore signalé en Amérique tropicale. Genre décrit à partir des espèces d'Asie du sud par **Bedos et Deharveng (1991)**, englobant en outre 3 espèces africaines placées originellement dans *Arlesia* et une espèce du Népal décrite dans *Pseudachorutella*. Genre nouveau pour la Côte d'Ivoire.

***Cephalachorutes delamarei* (Murphy, 1965)**

Matériel : 3 ex. (VJ11L5, VJ11S4 (L1) et VJ11S4 (L2)).

Espèce décrite originellement de la Gambie sous le nom *Arlesia delamarei* Murphy, 1965 et nouvelle pour la Côte d'Ivoire. Elle a été citée en Côte d'Ivoire par erreur par **Zon et al. (2013)**. Les exemplaires observés présentent des caractères très proches ou identiques à *C. delamarei*. Mais certains détails potentiellement informatifs font défaut dans la description originale du type. Cette situation ne permet pas de confirmer avec certitude la détermination.

Genre *Furculanurida* Massoud, 1967

Genre créé par **Massoud (1967)** dans la sous-famille des Pseudachorutinae à partir de l'espèce *Micranurida africana* décrite du Parc National de la forêt du Banco (Côte-d'Ivoire) sur la base des caractères suivants : OPA présent, maxille styliforme, furca présente et nombre d'yeux réduit. Le genre a été partiellement révisé par **Thibaud et Palacios-Vargas (2000)** puis **Queiroz et Fernandes (2011)**. Genre connu dans les tropiques notamment en Afrique et en Amérique, avec une espèce enregistrée du néarctique. La nouvelle espèce répertoriée sur lesite d'étude est décrite ci-dessous et a fait l'objet d'un article (**Zon et al., 2014**).

***Furculanurida emucronata* sp. nov.**

Matériel type : 4ex. (1 holotype femelle (VC01L8), 1 paratype femelle (VC01L8) et 2 paratypes mâles (VC01P4 et VJ31S3).

Localité type et date d'échantillonnage :

Les spécimens ont été échantillonnés dans le terroir de Zougoussi près de la réserve de Lamto (Taabo, Côte-d'Ivoire). L'holotype femelle et un paratype mâle échantillonnés le 10 juillet 2013 dans la litière d'une plantation de cacaoyers (*Theobroma cacao* Linné, 1753)

(06°15'43,6"N et 05°01'29,8"W), et extraits au Berlese / Tullgren (échantillon de VC01L8). Un paratype mâle (échantillon VC01P4) pris dans le même lieu et à la même date au piège pitfall. Un paratype femelle juvénile échantillonné le 26 Octobre 2012, dans le sol d'une jachère de trois à quatre ans (06°15'39,9"N et 05°01'29,9"W) (échantillon VJ31S3).

Abbreviations :

Abd.— segment abdominal ; Ant.— segment antennaire ; mic.— micro-sensille ; ms.— micro-sensille S ; OPA— organe post-antennaire ; Th.— segment thoracique ; nomenclature utilisée pour l'antenne et les types de soies suit celle de **Deharveng (1983a)** et pour les soies labiales, celle de **Massoud (1967)**.

Description :

Longueur : 0,80 à 1,30 mm (holotype : 1,30 mm).

L'animal a une couleur blanche dans de l'alcool. Habitus trapu, paratergites non développés, antennes légèrement plus courtes que la tête (**Figures 12 et 13A**). Granulation secondaire grossière et régulière. Pas de tubercules. Pas de réticulations. Aucune plurichétose. Chétotaxie symétrique avec de rares exceptions (**Figure 13A et Figure 15**).

Pièces buccales (**Figures 13D et 13E**). Maxillaires tyliforme, mince, minutieusement accroché apicale ; tête de la mandibule gonflée avant l'apex et légèrement courbée distalement, avec une rangée de dents inégalement disposées comme suit de la base au sommet : deux grandes, une petite, une grande, 2 petites, une grande (**Figure 13D**). Labium avec quatre soies de base, quatre soies distales et au moins deux soies latérales. Il est distalement armé d'une paire de fortes épines bidentées internes et symétriques chez le mâle comme chez la femelle. Le labre est court, large et tronqué à l'apex (**Figure 13E**) ; La formule du labre est : 4/3, 5, 4.

Antennes (**Figure 13F**). Premier article antennaire avec 7 soies, second article avec 11 soies. Troisième et quatrième articles antennaires fusionnés dorsalement. L'organe sensoriel du troisième article antennaire est constitué de deux courtes soies S lisses et épaisses ; deux longues soies S subcylindrique Sgv et Sgd ; et une micro-soie (ms) sur la face ventrale ; 18 soies ordinaires acuminées, situées pour la plupart sur la face ventrale de cet article. La face dorsale du quatrième article antennaire avec un bulbe apical trilobé, une courte soie "i", 7 soies S incurvées de même longueur que la soie S de garde du troisième article antennaire, plusieurs macro-soies de type "Mou" et un petit organite subapical, large, arrondi (ou) se terminant en plusieurs micro-dents ; micro-soie (ms) dorso-latérale absente. Aucune râpe sensorielle ventrale sur

l'article antennaire IV.

Plaque oculaire. Yeux absents. Organe post-antennaire (OPA) elliptique, constitué de 13 à 16 vésicules disposées en une seule rangée ; chaque vésicule ovale allongée, diversement lobées, donnant au même OPA un aspect moruliforme ou normal (non-moruliforme) lorsqu'il est examiné à différents niveaux de mise au point (**Figure 14**).

Tête et chétotaxie de corps. (**Figures 13A, 13B et 13C ; Figure 15C ; Tableau IX**). Soies dorsales ordinaires courtes, pointues et subégales ; aucun macrochète ; soies S des tergites plutôt minces et longues, six fois plus longues que les plus proches soies ordinaires, disposées ainsi par demi-tergite de Th. II à Abd. V : 2+ms, 2/1, 1, 1, 1, 1 (**Figure 13A**). Sur Th. II, en position dorso-latérale, se trouve une structure en forme de boutonnière près de la soie S (**Figure 13B**). Présence de 1+1 structures analogues en arrière de la tête et dorso-latéralement sur Abd. I (**Figure 13C**), similaires à celles observées chez certains Neanuridae par Deharveng (1983b). Groupes de soie clairement reconnaissables sur les tergites de Th. I à Abd. III (**Figure 13A ; Tableau X**).

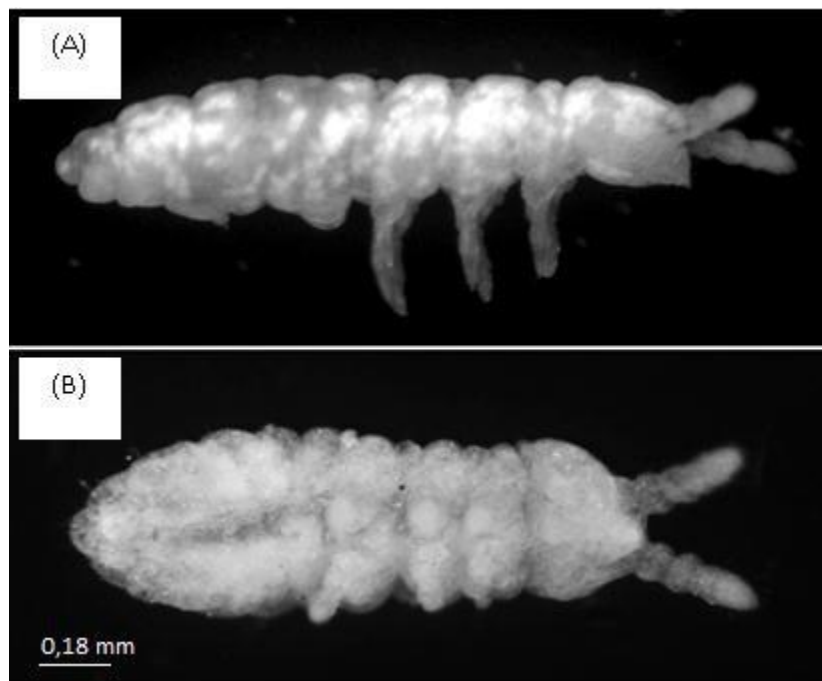


Figure 12. Habitus de *Furculanurida emucronata* sp. nov. : (A) vue laterale ; (B) vue ventrale.

Tableau X. Chaetotaxie des tergites de Th. I à Abd. III par groupe de soie de *Furculanurida emucronata* sp. nov.

	Di	De	DI	L
Th.I	1	1		
Th.II	3	3+S	1+S+ms	2
Th.III	3	3+S	1+S	2
Abd.I	3	2+S	2	2
Abd.II	3	2+S2	2	2
Abd.III	3	2+S	2	2

Di : Dorso-interne ; De : Dorso-externe ; DI : Dorso-latéral ; L : Latéral

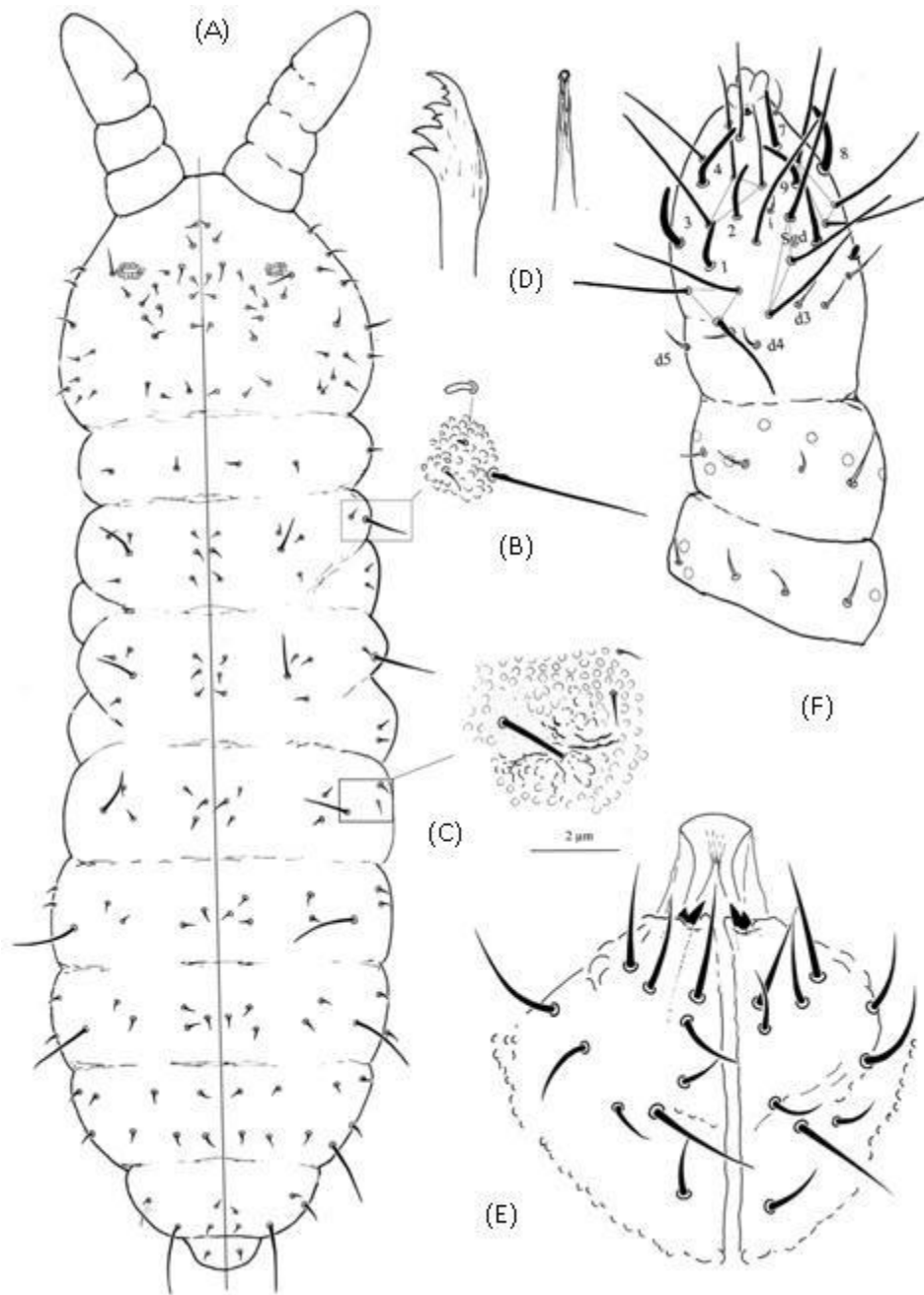


Figure 13. *Furculanurida emucronata* sp. nov. (A) Chétotaxie dorsale (X, S-chaeta absente unilatéralement) ; (B) soie DL de Th. I ; (C) structures en boutons sur Abd. I; (D) mandibule droite et maxille gauche; (E) labium; (F) antenne droite en vue dorsal.

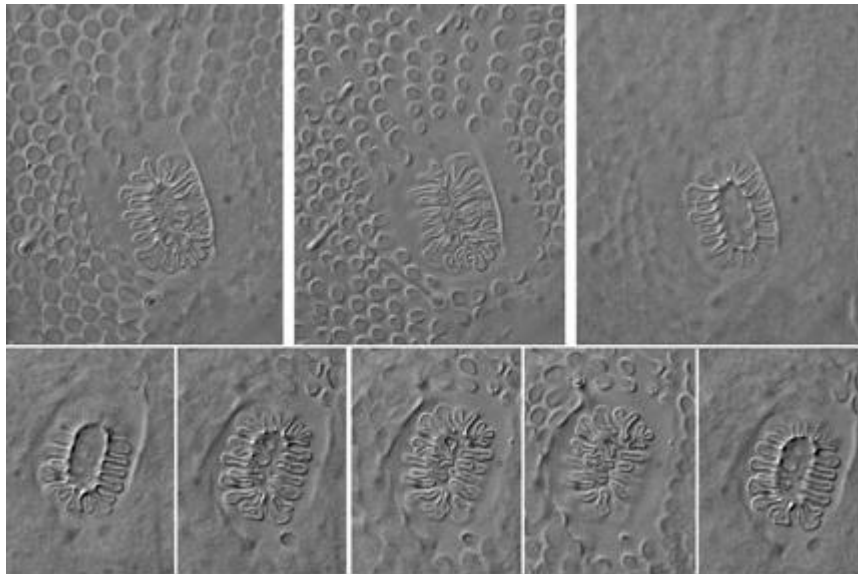


Figure 14. Organe post-antennaire (OPA) à différents focus : au-dessus, OPA gauche ; en-dessous, OPA droit (Photo DEHARVENG).

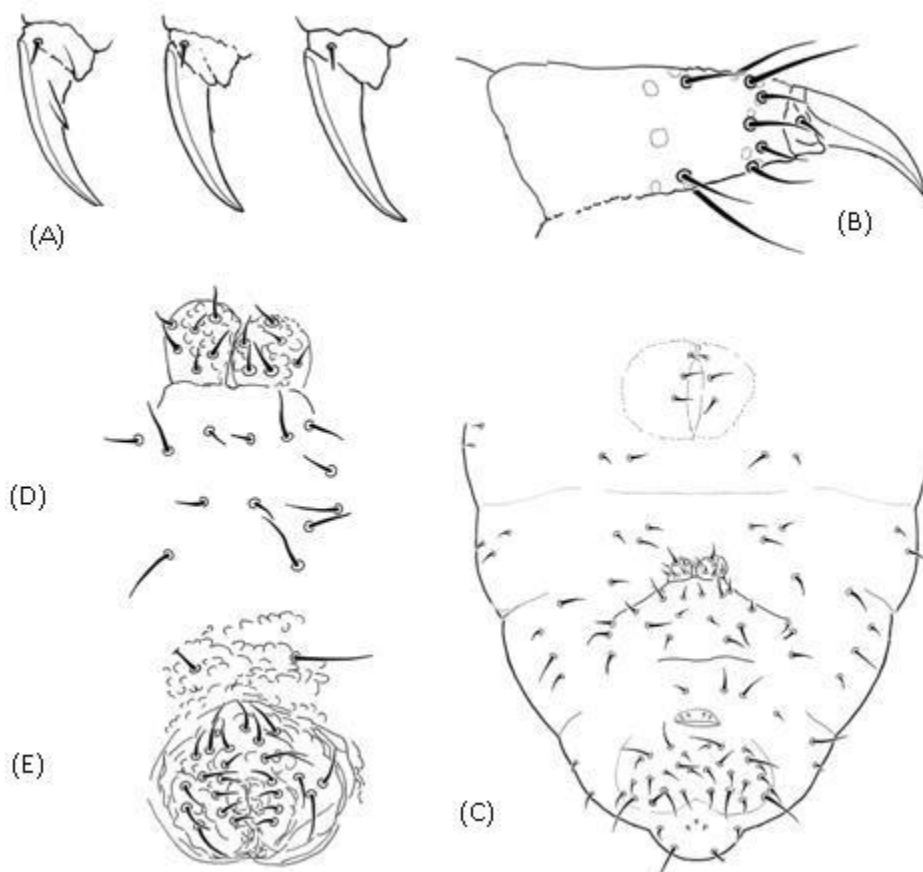


Figure 15. (A) Griffes des pattes gauches I, II, III rangées de la gauche vers la droite ; (B) tibiotarse et prétarse de la patte III ; (C) sternites abdominaux (Abd. V présente une chaetotaxie asymétrique) ; (D) zone de la furca ; (E) plaque génitale mâle.

Sur Th. II et Th. III, les 3 soies Di sur une même ligne longitudinale; Abd. V avec 2+2 soies (a1, p1) entre les soies S (**Figure 13A**). Tête avec 5 soies post-labiales, y compris deux par côté le long de l'axe ventral. Aucune soie sur la face ventrale du thorax. La chétotaxie des sternites abdominaux est illustrée sur la **figure 15C**. Chaque valve de l'Abd. VI avec 3 micro-soies, la médiane est souvent difficile à détecter. Plaque génitale mâle avec 15-20 petits mesochètes circumgenitales acuminés et lisses en périphérie et 4+4 micro-soies génitales centrales pointues et lisses.

Appendices du corps (**Figures 15A, 15B, 15D**). Toutes les soies du tibiotarse sont droites ou légèrement courbée, acuminées ; tibiotarses I, II, III avec 19, 19, 18 soies (soie M présente et déplacée vers la base du tibiotarse) ; macrochètes ventraux ne dépassant pas l'apex du tibiotarse (**Figure 15A**). Trochanters avec six soies chacun, y compris une plus fine. Griffes de la patte I avec une « dent » latérale basale très forte ; griffes des pattes II et III de la patte avec une dent, interne fine, courte, insérée à 1/2-1/3 de la griffe, dépourvu de dent latérale (**Figure 15B**). Tube ventral avec trois soies sur chaque volet. Rami du tenaculum avec 3 « dents » chacun, la partie distale 1+1 plus petit. Furca réduite, dens globulaire avec six soies, mucron absent (**Figure 15D**).

Affinité :

Furculanurida emucronata sp. nov. est caractérisée spécifiquement par : « une dent » latérale exceptionnellement forte sur la griffe de la paire de pattes antérieures, unique pour les espèces de Pseudachorutinae ; l'absence de mucron, unique parmi *Furculanurida* ; et l'absence d'yeux qui est partagée seulement avec *F. africana* Massoud, 1963 dans le genre. Aussi sa morphologie suggère-t-elle des relations avec plusieurs autres genres de Pseudachorutinae, soulevant des questions sur la structure générique actuelle de la sous-famille. En effet, *Furculanurida emucronata* sp. nov. a été provisoirement attribué ici au genre *Furculanurida*, sur la base de sa similitude avec *F. africana*, l'espèce type du genre, dont il ne diffère que par le faible nombre de vésicules d'OPA et l'absence de mucron. Toutefois, cette attribution soulève deux problèmes. Tout d'abord, le genre *Furculanurida*, déjà mal défini et se chevauchant dans sa morphologie avec *Pseudachorutes* (en raison de *F. tropicalia* Queiroz et Fernandes, 2011), se chevaucherait maintenant aussi avec *Stachorutes* (en raison de *F. emucronata* sp. nov.). Ensuite, la nouvelle espèce présente plusieurs caractères qui indiquent des relations étroites avec les genres *Arlesiella* et éventuellement aussi avec le genre africain, *Kenyura*, notamment au niveau des pièces buccales, de l'antenne et du tube ventral.

Derivatio nominis :

Le nom de l'espèce fait référence à l'absence de mucron.

Genre *Pseudachorutes* Tullberg, 1871

Genre cosmopolite connu de Côte d'Ivoire avec une espèce, pour le moment considérée comme endémique (Zon *et al.*, 2013) et un nomen nudum cité par Massoud (1963).

Pseudachorutes sp.

Espèce nouvelle pour la Côte d'Ivoire et pour la science, proche de *P. pseudoniloticus* Massoud, 1963. Elle diffère de cette dernière par un certain nombre de caractères : organe post-antennaire à 6 vésicules (7 chez *P. pseudoniloticus*) ; dents sur la mandibule plus épaisses et moins nombreuses (fines et plus nombreuses chez *P. pseudoniloticus*) ; Soies S moins longues.

III.1.2.1.3.2- Sous-famille des Neanurinae

La sous-famille des Neanurinae est moins diversifiée en Côte d'Ivoire que celle des Pseudachorutinae. A ce jour, quatre espèces appartenant à deux genres différents, sont mentionnées dans le pays. Parmi ces espèces, une seule est présente dans la mosaïque paysagère de Zougoussi (près de la réserve de Lamto). Nous avons réalisé la clé ci-dessous pour les différents genres présents dans le pays.

Clé des genres de Neanurinae de Côte d'Ivoire :

1. Sixième segment abdominal entièrement visible en vue dorsale et corps sans tubercules ni granules tertiaires développés. Soies dorso-internes du tergite abdominal V déplacées vers les dorso-externes et formant une aire unique à l'origine de deux lobes plus ou moins individualisés2
- 1'. Sixième segment abdominal entièrement caché ou en grande partie sous le cinquième ; corps avec bosses segmentaire normalement développées ; granules tertiaires du tégument très développés. Soies dorso-internes du tergite abdominal V non déplacées vers les dorso-externes.....« *Lathriopyga* » *delmasi* Massoud 1963
2. Tubercules dorso-externes et dorso-latéraux non soudés sur Abd IV, ou s'ils le sont, soies lisses.....*Pronura* Delamare, 1953
- 2'. Soudure centrifuge des tubercules dorso-externes et dorso-latéraux sur Abd IV et soies fortement écailleuses ou plumeuses.....*Afrobella* Cassagnau, 1983

Remarques :

1) *Lathriopyga delmasi* : species inquirenda, cf **Cassagnau (1996)**.

Cette espèce est tout à fait extraordinaire par le grand développement des grains tertiaires sur son tégument, sa cryptopygie complète et la présence de pigment oculaire (qui n'existe chez aucune autre espèce africaine). Elle ne peut être attribuée à aucun genre connu de Neanurinae (Deharveng, commentaire personnel). Elle n'a rien à voir avec le genre *Lathriopyga* dans lequel elle a été placée sans doute du fait de sa cryptopygie. Ce genre est constitué d'espèces d'Europe méditerranéenne, souvent pourvues de pigment bleu. Ainsi, une redescription de *L. delmasi* s'impose.

2) Genre *Afrobella* : génotype *Afrobella guineense* = *Neanura (Bilobella) guineense* Murphy, 1965 (**Cassagnau, 1983**) cf **Cassagnau (1996)**.

Ce genre est très voisine *Pronura* et intermédiaire entre *Pronura* et *Bilobella*.

Genre *Pronura* Delamare, 1953

Genre paléotropical (**Cassagnau, 1996**) connu de Côte d'Ivoire avec deux espèces considérées pour le moment comme endémique de ce pays (**Zon et al., 2013**).

***Pronura bouakensis* Cassagnau, 1996**

Matériel : 4 ex. (VF02L1, VIG10L3, VJ12S1 et VJ33L5).

Espèce décrite de Bouaké Côte d'Ivoire (**Zon et al., 2013**) et pour le moment, considérée comme endémique de Côte d'Ivoire. Les exemplaires étudiés correspondent parfaitement à la description originale avec notamment 12 soies (A, B, D, E, F, G, soies C et O absentes) sur l'aire céphalique centrale (**Cassagnau, 1996**).

III.1.2.1.4- Famille des Tulbergiidae

Genre *Mesaphorura* Börner, 1901

Genre cosmopolite nouveau pour la Côte d'Ivoire.

***Mesaphorura occidafricana* (Murphy, 1965)**

Matériel : 12 ex. (VC01L8, VF05L3, VIG12S5, VJ12S1, VJ13L3, VJ13S5, VJ32S4 (L1), VJ32S4 (L2), VJ33S2, VS11S2, VS12L5, et VS12S2).

Espèce décrite originellement de la Gambie sous le nom *Tullbergia occidafricana* Murphy, 1965 et nouvelle pour la Côte d'Ivoire.

Mesaphorura sp.

Matériel : 1 ex. (VIG10S2).

Espèce nouvelle pour la Côte d'Ivoire et différente de *M. occidafricana*. Un seul exemplaire a été trouvé.

III.1.2.2- Ordre des Entomobryomorpha

III.1.2.2.1- Famille des Isotomidae

Genre *Folsomides* Stach, 1922

Genre déjà signalé en Côte d'Ivoire avec *Folsomides sp.* répertoriée par **Delamare-Deboutteville (1951)** dans la forêt de La Bé et *Folsomides exiguus* citée par **Delamare-Deboutteville (1951)**. Ces espèces ont été omises par **Zon et al. (2013)**.

***Folsomides americanus* Denis, 1931**

Matériel : 5 ex. (VF05L1, VJ12P5, VJ33L5 (L1), VJ33L5 (L2) et VJ33L5 (L3)).

Espèce cosmopolite et nouvelle pour la Côte d'Ivoire.

***Folsomides centralis* Deni, 1931**

Matériel : 7 ex. (VC01P5, VF12L2 (L1), VF12L2 (L2), VIG12P5, VJ12P5, VJ31L3, VJ33L4).

Espèce pantropicale et nouvelle pour la Côte d'Ivoire.

***Folsomides parvulus* Stach, 1922**

Matériel : 2 ex. (VJ33L5 (L1) et VJ33L5 (L2)).

Espèce de coloration blanche, avec 2 + 2 cornéules pigmentées sur chaque côté de la tête. Espèce cosmopolite, très commune sous les tropiques mais nouvelle pour la Côte d'Ivoire.

Genre *Folsomina* Deni, 1931

Genre pantropical et du Sud-Est australien. Genre déjà connu de Côte d'Ivoire avec une espèce citée par **Delamare-Deboutteville (1951)**.

***Folsomina onychiurina* Denis, 1931**

Matériel : 16 ex. (VF05S2, VIG11L6, VIG12L4, VJ11L2 (L1), VJ11L2 (L2), VJ12L1, VJ12L3, VJ12L4, VJ13L4, VJ31L3, VJ31S3, VJ32L1, VJ33S5, VS10L2, VS10L5 et VS12L3).

Espèce pantropicale déjà signalée en Côte d'Ivoire notamment au Banco, à Orombo Bocca et à Koua Bocca par (**Delamare-Deboutteville, 1951**). Cette espèce a été omise par **Zon et al. (2013)**.

Genre *Hemisotoma* Bagnall, 1949

Genre cosmopolite connu de Côte d'Ivoire avec 2 espèces citées du Parc National de la forêt du Banco comme étant des espèces du genre *Isotomina* ou *Proisotoma* (**Zon et al., 2013**).

***Hemisotoma thermophila* (Axelson, 1900)**

Matériel : 7 ex. (VC01P2, VC03L5 (L1), VC03L5 (L2), VIG12P5, VJ13L3 et VJ32P4, VJ33L4).

Espèce cosmopolite très répandue dans les milieux perturbés. Elle est déjà connue de Côte d'Ivoire notamment de la forêt du Banco où elle est citée sous le nom *Isotomina thermophila* Axelson, 1900. Cette espèce comprend beaucoup de formes étroitement liées dont plusieurs ont été décrites en synonymie (**Potapov, 2001**).

Genre *Isotomiella* Bagnall, 1939

Genre cosmopolite déjà connu de Côte d'Ivoire avec 4 espèces dont trois sont considérées comme endémiques (**Zon et al., 2013**).

***Isotomiella nummulifer* Deharveng & Oliveira, 1990**

Matériel : 8 ex. (VC01P1, VC02P2, VC03P3, VF05L1, VF12L1, VIG10L2, VIG12L et VJ11S4).

Espèce pantropicale et nouvelle pour la Côte d'Ivoire.

***Isotomiella symetrimucronata* Najt & Thibaud, 1987**

Matériel : 3 ex. (VF05L1, VF05L3 et VF12L3).

Espèce pantropicale et nouvelle pour la Côte d'Ivoire.

Genre *Isotomodes* Axelson, 1907

Genre nouveau pour la Côte d'Ivoire.

Isotomodessp.

Matériel. 2 ex. (VJ12L1 et VJ13P4).

Espèce nouvelle pour la Côte d'Ivoire et certainement nouvelle pour la science. Elle est proche de *I. dagamaea* Prabhoo, 1971 de l'Inde mais avec une chétotaxie plus abondante comparée aux figures données par l'auteur.

Genre *Isotopenola* Potapov *et al.*, 2009

Genre probablement largement répandu en Australie, Nouvelle Zélande et en Asie tropicale (Potapov *et al.*, 2009). Il est nouveau pour la Côte d'Ivoire et pour l'Afrique. Sa présence en Afrique, si l'attribution générique proposée ici se confirme, représenterait donc une extension importante de son aire de distribution.

Isotopenolasp.

Matériel : 8 ex. (VF12P2, VF12P5 (L1), VF12P5 (L2), VJ33P1 (L1), VJ33P1 (L2), VJ33P1 (L3), VS10L4 (L1) et VS10L4 (L2)).

Espèce nouvelle pour la Côte d'Ivoire et nouvelle pour la science.

Genre *Proctostephanus* Börner, 1902

Genre connu du bassin de la Méditerranée et signalé du Pérou où il a vraisemblablement été introduit. Genre nouveau pour la Côte d'Ivoire et pour la région éthiopienne, mais abondant dans le sud du bassin méditerranéen.

Proctostephanus sp.

Matériel : 1 ex. (VC01P5).

Espèce nouvelle pour la Côte d'Ivoire et nouvelle pour la science.

Genre *Proisotoma* Börner, 1901

Genre cosmopolite déjà connu en Côte d'Ivoire avec une espèce considérée comme endémique.

Proisotoma sp.

Matériel. 1 ex. (VIG11L6).

L'unique exemplaire trouvé a été mal préparé et est difficile à observer.

Genre *Rhodanella* Salmon, 1945

Genre monospécifique décrit de la Somalie, connu de Côte d'Ivoire ainsi que de plusieurs pays africains et de l'Inde.

***Rhodanella minos* (Denis, 1928)**

Matériel : 6 ex. (2 femelles (VCO1P15 (L1) et VCO1P15 (L2)), 1 juv (VCO1BP1) et 3 mâles (VCO1P14, VCO1P15 (L3) et VCO1BP1).

Espèce décrite sous le nom de *Vertagopus minos* Denis, 1928 et redécrite de la Côte d'Ivoire par **Delamare-Deboutteville *et al.* (1969)** à partir de nombreux individus récoltés sur les bords du fleuve Sassandra. Espèce également connue de plusieurs pays d'Afrique et de l'Inde. C'est une des rares isotomides dont les caractères sexuels sont spectaculairement bien marqués. Chez le mâle, la tête présente au niveau interne des groupes oculaires, deux grandes épines en forme de corne, implantées sur un tubercule empiétant sur la tâche oculaire. Ces caractères sont absents chez la femelle (**Figure 16**).

En Côte d'Ivoire, l'espèce est connue dans le "V" Baoulé sous le nom local "Cofiecaca" (nom composé qui signifie insecte des buttes). Elle joue un rôle d'indicateur de la période de culture de l'igname dans cette région. En effet, en début de saison des pluies (entre mars et avril), il se produit des essaims de *Rhodanella*. Ces essaims servent aux paysans d'indicateur de la période favorable de buttage et de semailles des boutures d'igname. **Pollet, (1979)** avait déjà observé ces essaims dans ses récoltes de pièges *pitfalls* du 17 février et 02 mars 1971. Il faut noter qu'aucun spécimen n'avait été répertorié pendant notre campagne normale d'échantillonnage entre septembre et novembre 2012. Les nombreux spécimens rapportés plus tard, ont été échantillonnés pendant la campagne de sondage en début avril 2014 suggérant une certaine particularité dans le cycle vital (cycle probablement court) de cette espèce.

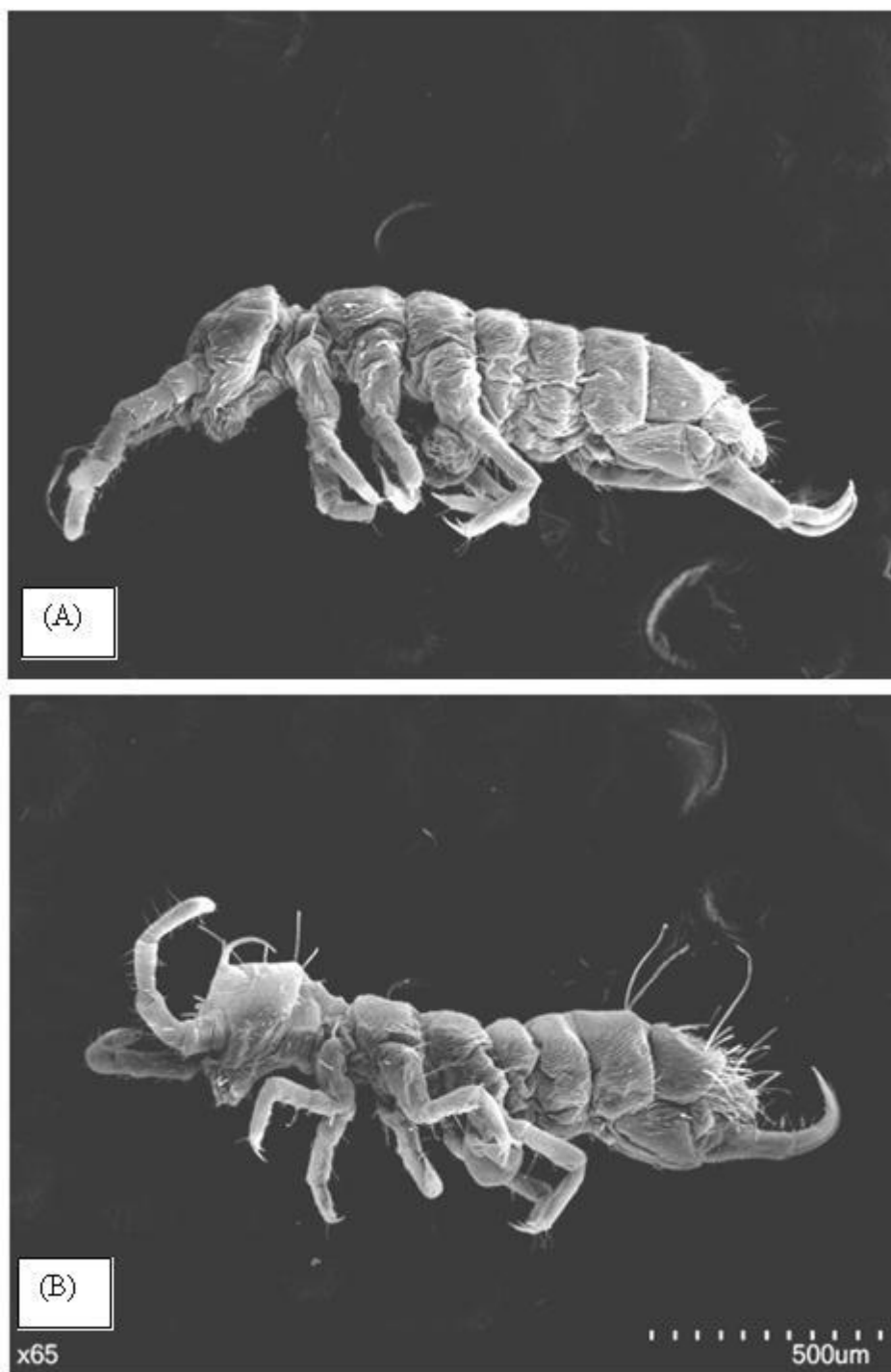


Figure 16. Habitus de *Rhodanella minus* : (A) Femelle et (B) Mâle.

III.1.2.2.3- Famille des Entomobryidae

Genre *Dicranocentrus* Schött, 1893

Genre pantropical connu en Côte d'Ivoire avec une espèce (considérée comme endémique de Côte d'Ivoire) décrite du Parc National de la forêt du Banco par Mari Mutt (1981).

Dicranocentrus sp.

Matériel : 1 ex. non préparé (VJ11P6)

Le seul exemplaire échantillonné lors de la campagne de prospection en Avril 2014, n'a pas été préparé.

Genre *Acrocyrtus* Yosii, 1959

Genre connu de l'Asie du Sud-Est et nouveau pour la Côte d'Ivoire et pour l'Afrique.

Acrocyrtus sp.

Matériel : 9 ex (VF12P1, VF12P2, VF12P5, VIG11P3, VJ31P, VJ32P4, VJ33P4, VS11P3 et VS12P03)

Espèce nouvelle pour la Côte d'Ivoire. L'animal est de couleur blanche avec des antennes rose pâle. Il ne présente pas de liséré thoracique (**Figure 17A**)

Genre *Ascocyrtus* Yosii, 1963

Genre connu en zones tropicales d'Amérique et d'Asie. Ce genre est nouveau pour la Côte d'Ivoire et pour l'Afrique. Les espèces de ce genre présentent une grande variabilité de pattern de coloration.

Ascocyrtus sp.1

Matériel : 6 ex. (VF05L1, VF05P1, VIG12P3, VJ31P1, VJ32P et VJ33L1)

Espèce nouvelle pour la Côte d'Ivoire et probablement nouvelle pour la science. L'animal de couleur blanche avec 1+1 grande tache sur l'Abd.IV et de petites taches latérales sur le bord du Th. II à Abd. II (**Figure 17B**).

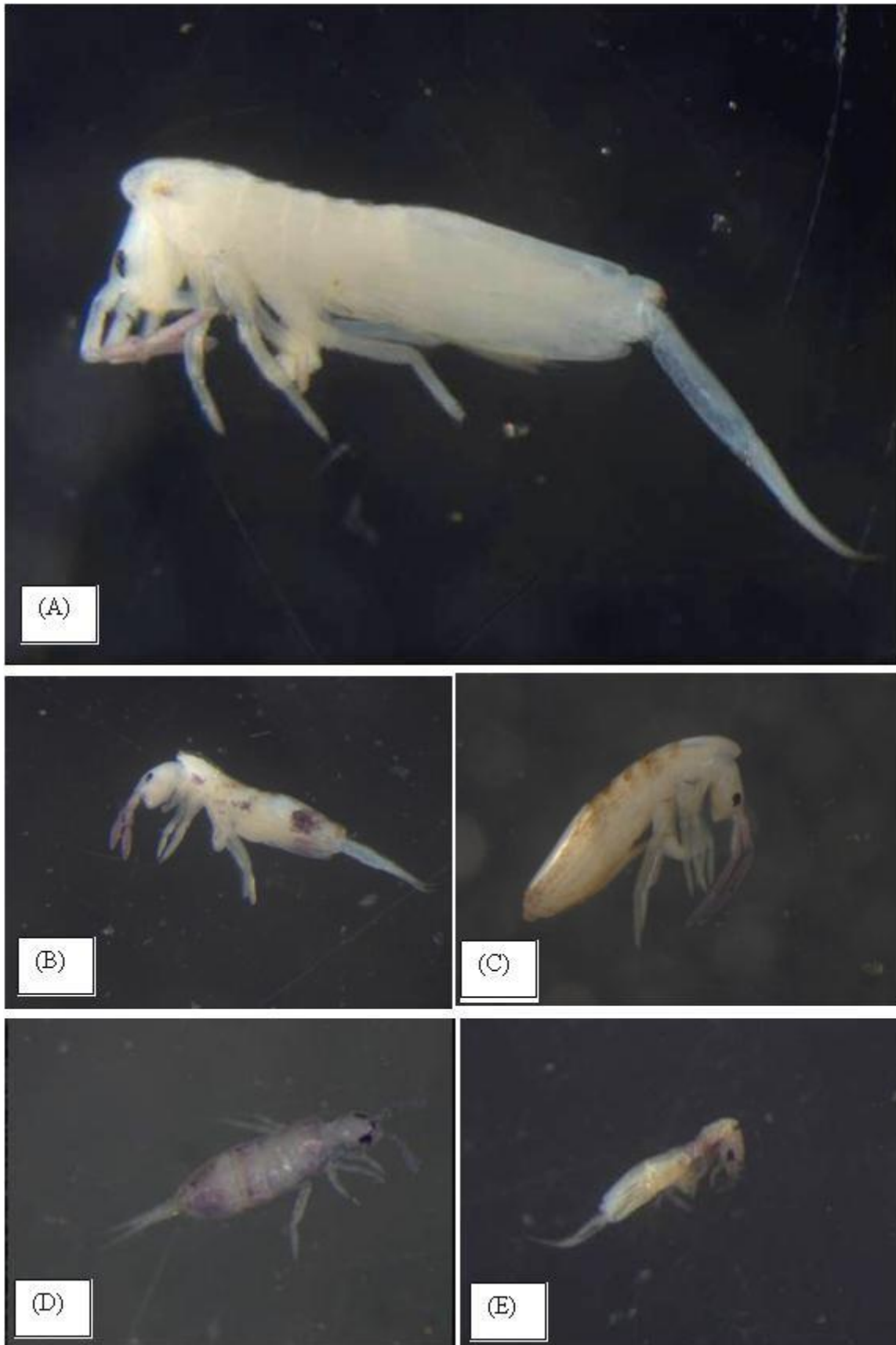


Figure 17. (A) *Acrocyrtus* sp. ; (B) *Ascocyrtus* sp.1; (C) *Ascocyrtus* sp.2; (D) *Ascocyrtus* sp.3; (E) *Lepidocyrtinae* gen. nov., sp. nov.

Ascocyrtus sp.2

Matériel : 17 ex. (VC03L5, VF02L6, VIG10L1, VJ11P2, VJ12P5, VJ13L2, VJ13P2 (L1), VJ13P2 (L2), VJ13P2 (L3), VJ13P2 (L4), VJ13P2 (L5), VJ13P2 (L6), VJ13P2 (L7), VJ13P2 (L8), VJ13P2 (L9), VJ13P2 (L10) et VS12P03).

Espèce nouvelle pour la Côte d'Ivoire et probablement nouvelle pour la science. L'animal est de couleur blanche avec un petit liséré latéral sur les Th II et III (**Figure 17C**).

Ascocyrtus sp.3

Matériel : 1 ex. (VJ12L5).

Espèce nouvelle pour la Côte d'Ivoire et probablement nouvelle pour la science. L'animal est de couleur violacée avec des bandes violet-pâle transversales (**Figure 17D**).

Lepidocyrtinae gen.nov.

Genre répertorié en Thaïlande par Bedos (1994) mais non décrite. Genre nouveau pour la Côte d'Ivoire.

Lepidocyrtinae gen. nov., sp. nov.

Matériel : 7 ex. (VC01L6 (L1), VC01L6 (L2), VC01L6 (L3), VJ13P2, VJ13P2, VJ31P1 et VS11P3).

Espèce nouvelle pour la Côte d'Ivoire et probablement nouvelle pour la science. L'animal est de couleur blanche avec une pigmentation légère surtout latéralement sur le thorax et sur la face ventrale sous la furca (**Figure 17E**).

Genre *Pseudosinella* Schäffer, 1897

Genre cosmopolite renfermant de nombreuses espèces surtout en régions tempérées, et nouveau pour la Côte d'Ivoire.

Pseudosinella sp.

Matériel : 1 ex. (VJ13L3).

Espèce nouvelle pour la Côte d'Ivoire. L'unique exemplaire récolté est juvénile et non identifiable. Cependant, il possède 1+1 cornéules comme *P. biguttata* Barra, 1997 (la seule espèce connue de la région éthiopienne notamment de l'Afrique du Sud).

Genre *Seira* Lubbock, 1869

Matériel : 6 ex. (VS12P03, VS12P04, VS12P05, VS12P0, VJ32P4, VF05P4)

Genre cosmopolite, le plus souvent tropical, déjà connu en Côte d'Ivoire avec deux espèces : *S. boccensis* Delamare, 1948 d'Orombo Bocca et *S. brevidentata* Denis, 1924 de San Pédro décrites dans le genre *Lepidocyrtinus*. En se fondant sur la variabilité du pattern de coloration, 6 morpho-espèces de ce genre se distinguent dans la mosaïque paysagère de Zougoussi.

III.1.2.2.4- Famille des Paronellidae

Genre *Dicranocentruga*, Wray, 1953

Genre cité récemment de Côte d'Ivoire et accueillant des espèces connues de ce pays, précédemment placées dans les genres *Paronella*, *Trogonella* et *Cyphoderopsis* (Mitra, 2002).

***Dicranocentruga* sp.**

Matériel : 15 ex. (VC02L1, VC03L1(L1), VC03L1 (L2), VF05P2, VF12L3, VF12P5, VIG10P3, VIG11S4, VJ12L2, VJ33P1, VS10L6, VS10L6, VS11P6, VS12P01 et VS12P03).

Les nombreux exemplaires récoltés n'ont pas encore été examinés en détail.

Genre *Salina* Mac Gillivray, 1894

Genre pantropical connu de Côte d'Ivoire avec l'espèce *S. bidentata* Handschin, 1927 citée de Koua Bocca par **Delamare-Deboutteville (1951)** et omise par **Zon et al. (2013)**.

***Salina* sp.**

Matériel : 3 ex. (VIG12P2, VIG12P4 et VS12P05).

Quelques individus récoltés n'ont pas encore été examinés.

III.1.2.2.5- Famille des Cyphoderidae

Genre *Cyphoderus*

Genre cosmopolite dont 3 espèces sont déjà connues de Côte d'Ivoire (**Zon et al., 2013**).

Cyphoderus sp.1

Matériel : 9 ex. (VC03P3, VF02P3, VF12S2, VIG11S3, VIG12P4, VJ32L5, VJ33S4, VS10P1 et VS12S2).

Espèce à mucron bidenté de la forme du groupe de *C. Albinus* Nicolet, 1842 récemment révisé par **Sopark et al. (2013)**.

Cyphoderus sp.2

Matériel : 10 ex. (VC01S7 (L1), VC01S7 (L2), VC02P1, VIG10S3, VIG11S5, VIG11S6, VIG12S5, VJ11L4, VJ12L1 et VJ13L3).

Espèce à mucron tridenté ne correspondant à aucune espèce décrite de Côte d'Ivoire.

Genre *Serroderus*

Genre cosmopolite dont 11 espèces sont déjà connues de Côte d'Ivoire (**Zon et al., 2013**)

Serroderus sp.

Matériel : 2 ex. (VC02P1 et VC03P4).

Espèce très voisine de *S. bilobatus* Delamare, 1948 par la denticulation du mucron.

III.2.2.3- Ordre des Neelipleona

Famille des Neelidae

Genre *Megalothorax*

Genre cosmopolite dont une espèce et un nomen nudum ont été cités de la Côte d'Ivoire par **Delamare-Deboutteville (1948)**.

***Megalothorax laevis* Denis, 1948**

Matériel : 14 ex. (VC01P5, VC01P7, VF12L1, VIG11S6 (L1), VIG11S6 (L2), VJ12L3 (L1), VJ12L3 (L2), VJ12L3 (L3), VJ31P1, VJ31P2, VJ33S5, VS10P2 (L1), VS10P2 (L2) et VS12S5).

Espèce décrite du Vietnam et nouvelle pour la Côte d'Ivoire. Les nombreux exemplaires, récoltés au cours de ce travail ainsi que ceux rapportés du Gabon et du Vietnam, ont permis d'entreprendre une redescription de l'espèce accompagnée d'une analyse moléculaire en collaboration avec Clément Schneider et Cyrille D'Haese.

III.1.2.4- Ordre des Symphyleona

III.1.2.4.1- Famille des Sminthurididae

Genre *Sphaeridia* Linnaniemi, 1912

Genre subcosmopolite déjà cité de Côte d'Ivoire comme *Sphaeridia sp.* Par **Bretfeld (2001)** avec quelques exemplaires échantillonnés à Bouaké et Katiola.

Sphaeridia sp.

Matériel : 8 ex. (VF12P4, VIG10L6, VJ11L4, VJ12L3 (L1), VJ12L3 (L1), VJ12P3, VJ13P2, et VJ33S5).

Espèce probablement nouvelle pour la science. La soie modifiée du tibiotarse III, grande et bifide, est très différente de celle de *S. Jaliensis* Bretfeld, 1997 décrite du Gambie.

III.1.2.4.2- Famille des Collophoridae

Genre *Collophora* Richards in Delamare-Deboutteville & Massoud, 1964

Genre subcosmopolite créé à partir de l'espèce *C. quadrioculata* (Denis, 1933) placée originellement dans le genre *Arrhopalites*. Ce genre est connu d'Angola, du Soudan, de l'Inde, du Viêtname, du Pérou et du Brésil. Il est nouveau pour la Côte d'Ivoire.

Collophora africana Delamare-Deboutteville & Massoud, 1964

Matériel : 4 ex. (VF12P2, VJ12L3 (L1), VJ12L3 (L2), VJ13L3).

Espèce décrite d'Angola et nouvelle pour la Côte d'Ivoire. Les exemplaires examinés correspondent à la description originale, notamment par la présence de la trichobothrie placée sur une bosse au niveau du cinquième segment génital dont l'apex est en forme de spatule. De même, à la base de cette bosse se trouve, en position postérieure, la petite trichobothrie "originale" semblable à la première mais entièrement transparente et à pédoncule court.

III.1.2.4.3- Famille des Sminthuridae

Genre *Songhaica* Lasebikan *et al.*, 1980

Genre décrit du Nigeria par **Lasebikan *et al.*, (1980)** et rencontré dans d'autres pays africains, en Amérique central et au Yémen. Ce genre est nouveau pour la Côte d'Ivoire.

***Songhaica nigeriana* Lasebikan et al., 1980**

Matériel : 6 ex. (VC01P2, VF12P2, VJ12L3, VJ13L3, VJ13P2 et VS11P2).

Espèce connue du Nigéria et du Yémen (Bretfeld, 2005) et nouvelle pour la Côte d'Ivoire.

Genre *Sphyrotheca* Börner, 1906

Genre cosmopolite connu de Côte d'Ivoire avec une espèce citée par **Bretfeld (2001)**.

***Sphyrotheca implicata* Hüther, 1967**

Matériel : 2 ex. (VF12P2, VJ13P2)

Espèce décrite du Soudan par **Hüther (1967)** et citée de la Côte d'Ivoire notamment de Bouaké par **Bretfeld (2001)**. Les exemplaires examinés présentent des caractères similaires au type mais un examen plus approfondi serait nécessaire pour confirmer.

***Sphyrotheca* sp 2.**

Matériel : 5 ex. (VF05P5, VJ13P2 (L1), VJ13P2 (L2), VJ31L4 et VS11P5).

Espèce nouvelle pour la Côte d'Ivoire et différentes de *S. implicata*.

III.1.2.4.4- Famille des Bourletiellidae

Bourletiellidae gen. ind. sp. ind.

Les exemplaires récoltés sont tous des juvéniles, ce qui rend leur identification impossible.

Genre *Rastriopes* Börner, 1906

Genre nouveau pour la Côte d'Ivoire et connue plusieurs pays notamment de l'Afrique du Sud, de l'Argentine, de l'Australie, de l'Archipel Bismarck, de la Gambie, de Madagascar, de la Nouvelle-Calédonie et de la Nouvelle-Guinée (**Betsch, 1980**).

***Rastriopes* sp.**

Matériel : 2 ex. (VF05P1 et VS12P05)

Espèce nouvelle pour la Côte d'Ivoire.

Genre *Stenognathriopes* Betsch & Lasebikan, 1979

Genre nouveau pour la Côte d'Ivoire et connu d'Angola, du Nigéria, du Soudan, du Viêtnam et du Yémen (**Betsch, 1980 ; Thibaud, 2013**)

***Stenognathriopes* sp.**

Matériel : 5 ex. VF05P2, VF12P1, VJ33P1, VS10P3, VS11P2

Espèce nouvelle pour la Côte d'Ivoire.

III.1.2.4.5- Famille des Dicyrtomidae

Genre *Ptenothrix* Börner, 1906

Genre à large répartition dans le monde, connu en Afrique notamment en Algérie (**Bretfed, 2001**) et au soudan (**Hüther, 1967**), et nouveau pour la Côte d'Ivoire.

***Ptenothrix* sp.**

Matériel : 6 ex. (VF05P, VIG10P6, VJ12P1, VJ13L2, VS11P5, VS12P03)

Espèce nouvelle pour la Côte d'Ivoire.

III.2-Position de *Willemia tondoh* sp. nov. dans la phylogénie du genre et biogéographie du groupe *buddenbrocki*

III.2.1- Phylogénie du genre *Willemia*

L'analyse phylogénétique de la matrice de 52 caractères produit 89 arbres équiparcimonieux de 175 pas (indice CI = 41 ; indice RI = 81). L'arbre de strict consensus est présenté sur la **figure 18** avec les indices de Bremer et de Jackknife indiqués respectivement au-dessus et en-dessous de chaque nœud. Malgré l'ajout des trois espèces supplémentaires, la monophylie du genre *Willemia* est confirmée et fortement soutenue (Jackknife de 100% et Bremer valeur 7). Les groupe *anophthalma* et *denisi* (au sens strict) sont également trouvés monophylétiques (Jackknife de 85% et Bremer valeur 1), de même que le groupe *buddenbrocki* (jackknife 99%, Bremer 2). En revanche, le groupe *denisi* sensu Potapov (1994) est paraphylétique.

Le groupe *persimilis* comprenant *W. persimilis* Bonet, 1945, *W. acantha* Bonet, 1945, *W. bulbosa* Bonet, 1945, *W. arenicola* Palacios-Vargas et Vázquez, 1988 et *W. meybolae* Palacios-Vargas, 1987 est non résolu dans le consensus strict, mais retrouvé monophylétique dans la majorité des arbres parcimonieux.

W. zeppelini D'Haese & Thibaud, 2011 est confirmée comme le groupe frère du groupe *buddenbrocki* (jackknife 99%, Bremer 2), s'insérant entre le groupe *persimilis* et le premier. Il faut noter que le groupe *buddenbrocki* est caractérisé par la présence de deux soies globulaires recouvertes par un repli tégumentaire sur le segment antennaire IV. L'espèce *W. tondoh* sp. nov. est incluse dans le groupe *buddenbrocki* en position de groupe frère de toutes les autres espèces du groupe, alors que *W. nosyboraha* est le groupe frère de trois clades : les clades *W. budenbrocki*, *W. wandae* + (jackknife 75%, Bremer 1) et *W. annapurna* + (Jackknife 76%, Bremer 1).

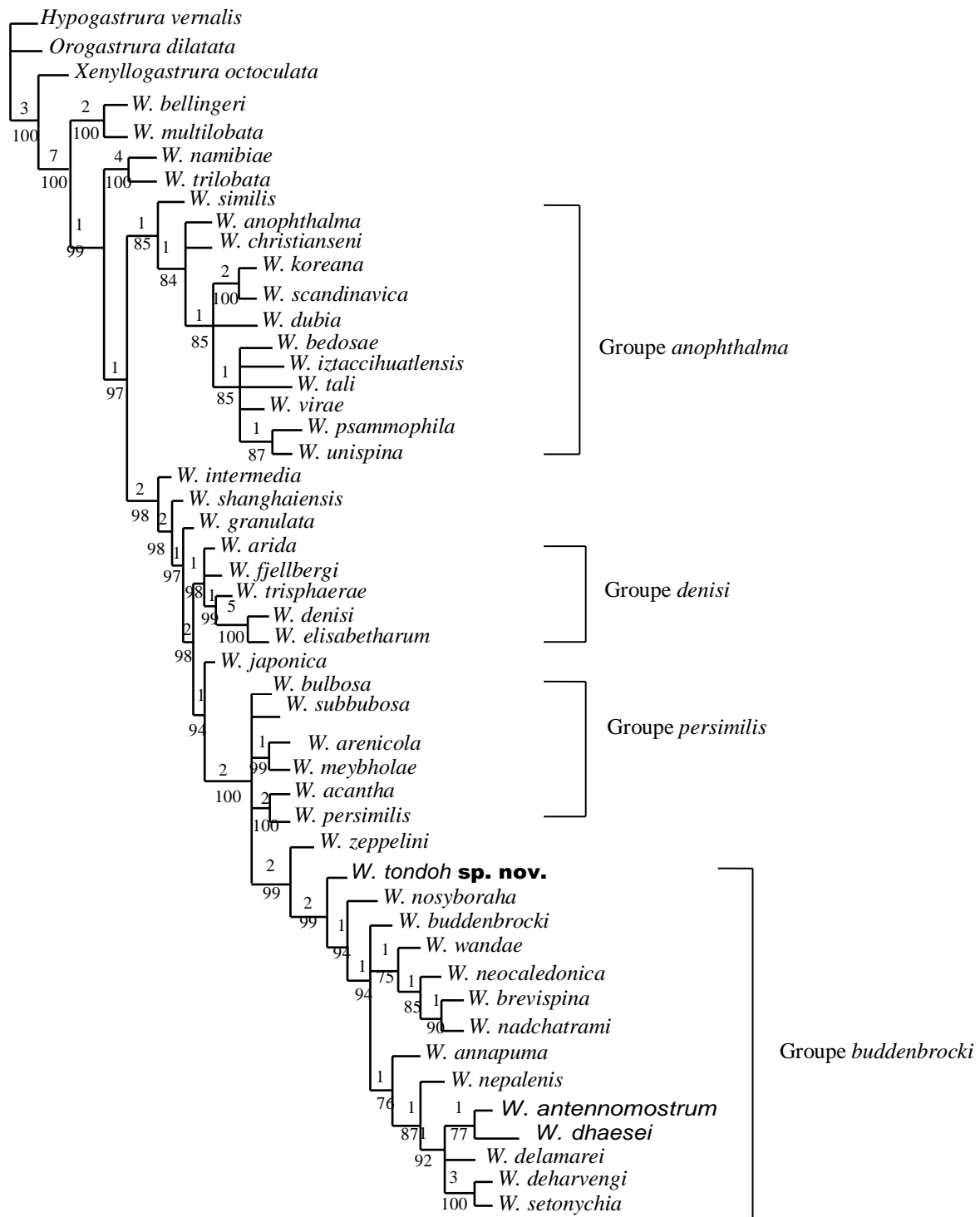


Figure 18. Strict consensus des 89 arbres phylogénétiques du genre *Willemia*. Les trois espèces nouvellement ajoutées *W. antennomonstrum*, *W. dhaesei* et *W. tondoh sp. nov.* sont en gras. Les indices de Bremer et de Jackknife sont indiqués respectivement au-dessus et en-dessous de chaque nœud.

III.2.2- Biogéographie du groupe *buddenbrocki*

Le groupe *buddenbrocki* est principalement présent dans l'hémisphère sud, mais absent dans la partie la plus méridionale d'Amérique du Sud, d'Afrique du Sud, d'Australie. *W. zeppelini* se trouve au Brésil (provinprovince 27, **Figures 19 et 20**) et est le groupe frère du groupe *buddenbrocki* avec *W. tondoh* sp. nov. et *W. nosyboraha*, deux espèces basales du groupe, présentes respectivement en Afrique de l'Ouest et Madagascar (Provinces 10 et 15, **Figures 19 et 20**). Une partie des espèces du groupe, *W. buddenbrocki*, *W. wandae*, *W. annapurna*, *W. nepalensis*, *W. delamarei* et *W. setonychia*, est présente dans une ou les deux provinces indiennes et himalayennes (Provinces 3b et 17, **Figures 19 et 20**). Une autre partie, *W. neocaledonica*, *W. nadchatrami*, *W. brevispina*, *W. deharvengi* et *W. antennomonstrum*, se trouve dans la proche province continentale du Sud-Est (Province 18, **Figures 19 et 20**) et plus au sud dans les provinces de la Malaisienne et Nouvelle Calédonie (provinces 19 et 21, **Figures 19 et 20**). L'espèce, *W. dhaesei* est plus au nord, dans la province sino-japonaise (province 3a, **Figures 18 et 19**), proche de la province du sud-est continental, où le groupe frère *W. antennomonstrum*, se trouve.

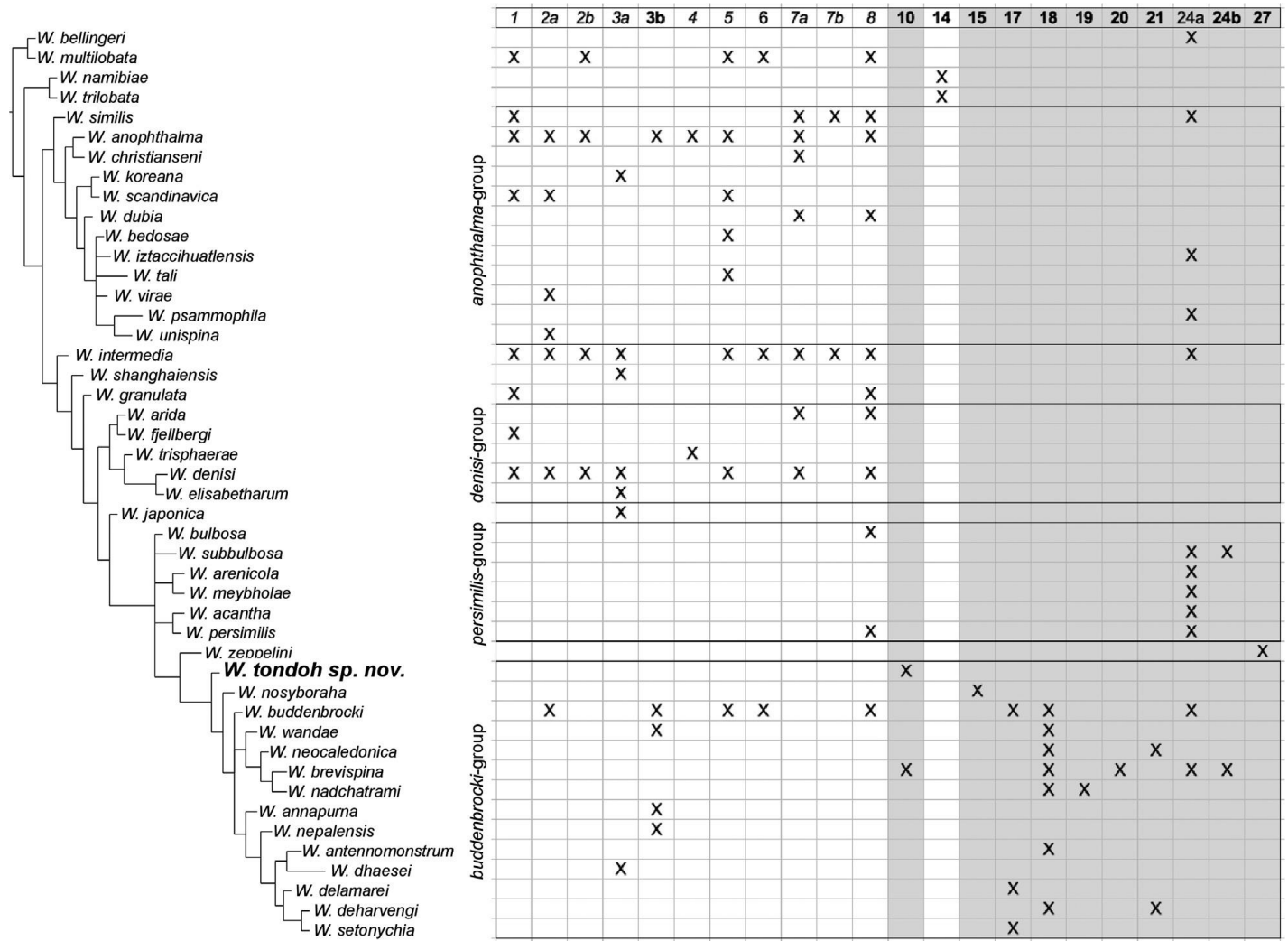
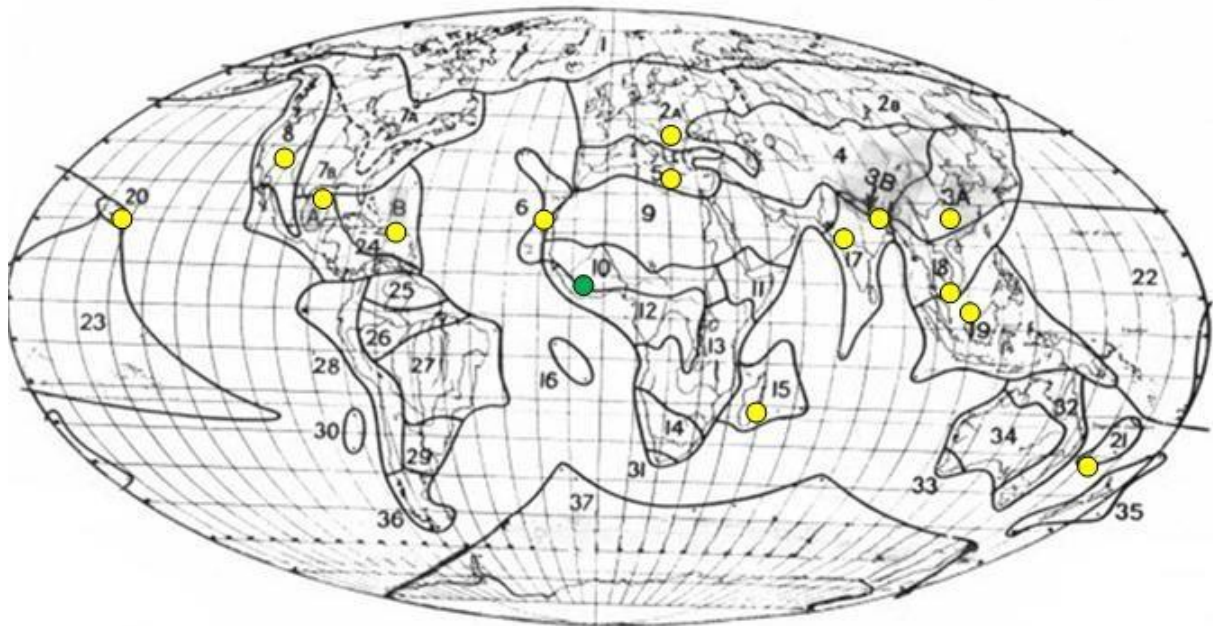


Figure 19. Distribution biogéographique des espèces du genre *Willemia* confrontée au cladogramme.



Légende

- Province où l'espèce *W. tondoh* a été répertoriée
- Province où les autres espèces du groupe *buddenbrocki* ont été répertoriées

1 Arctic et Sub-arctic ; 2a Europe ; 2b N. Eurasia ; 3a Sino-Japanese ; 3b Himalayan ; 4 W. & Central Asia ; 5 Mediterranean ; 6 Macaronesian ; 7a N. North American ; 7b S. North American ; 8 Pacific North American ; 9 African Indian Desert ; 10 Sudanese Park Steppe ; 11 N.E. African Highland ; 12 W. African Rain Forest ; 13 E. African Steppe ; 14 South African ; 15 Madagascar ; 16 Ascension et St. Helena ; 17 Indian ; 18 Continental S.E. Asia ; 19 Malaysian ; 20 Hawaiian ; 21 New Caledonia ; 22 Melanesia et Micronesia ; 23 Polynesia ; 24a Caribbean mainland ; 24b Antillean et S. Florida ; 25 Venezuela et Guiana ; 26 Amazon ; 27 N.E. et Central Brazilian ; 28 Andean ; 29 Pampas ; 30 Juan Fernandez ; 31 Cape ; 32 N. et E. Australia ; 33 S.W. Australia ; 34 Central Australia ; 35 New Zealand ; 36 Patagonian ; 37 Antarctic et Subantarctic

Figure 20. Distribution des espèces du groupe *buddenbrocki* du genre *Willemia* sur la carte des Régions biogéographiques d'après **Christiansen et Bellinger (1995)**.

III.3- Abondance et diversité des Collemboles en fonction des types d'occupation du sol

III.3.1- Efficacité des méthodes d'échantillonnage

La richesse spécifique observée avec la méthode de Berlèse-Tullgren varie entre 72,51 et 88,71% de la diversité attendue dans chacun des types d'occupation des sols, soit un taux de couverture moyen de 84,52% (**Tableau XI**). Avec la méthode des pièges pitfalls, la richesse spécifique observée se situe entre 79,21 et 88,24% de la richesse attendue, soit un taux de couverture moyen de 84,38% (**Tableau XII**). Par ailleurs, ces deux méthodes permettent chacune d'échantillonner 88,58% de la diversité attendue à l'échelle du paysage.

La combinaison de ces deux méthodes standards d'échantillonnage augmente l'effort d'échantillonnage (le temps, et l'effort consenti à l'échantillonnage) mais, elle permet aussi de couvrir jusqu'à 97,18% de la richesse spécifique attendue dans certains habitats (savane) et 92,79% à l'échelle du paysage (**Tableau XIII**). Cependant, il reste relativement faible dans les cultures mixtes, les jachères et les plantations de cacaoyers avec respectivement 86,20%, 83,92% et 81,08% de taux d'efficacité. Les courbes d'accumulation obtenues à partir de la richesse spécifique observée et celle attendue en utilisant l'estimateur jackknife 1 confirment ces résultats. Les courbes d'accumulation obtenues dans la forêt, la savane et les cultures d'igname présentent un plateau, indiquant que le maximum d'espèces a été échantillonné. Par contre, les courbes obtenues au niveau des cultures mixtes, des jachères et des plantations de cacaoyers, continuent de croître (**Figure 21**).

Tableau XI. Richesse spécifique observée (S) et estimée (Jackknife 1) des Collemboles avec la méthode de Berlèse-Tullgren dans les différents types d'occupation du sol et l'échelle du paysage.

	Forêt	Savane	Cultures d'igname	Cultures mixtes	Jachères	Plantations de cacaoyers	Paysage
Observée	29	22	27	30	32	27	46
Attendue	34,6	24,8	31,67	36,53	44,13	32,6	51,93
Efficacité	83,82	88,71	85,25	82,12	72,51	82,82	88,58

Tableau XII. Richesse spécifique observée (S) et estimée (Jackknife 1) des Collemboles avec la méthode des pièges pitfalls dans les différents types d'occupation du sol et à l'échelle du paysage.

F	Forêt	Savane	Cultures d'igname	Cultures mixtes	Jachères	Plantations de cacaoyers	Paysage
Observée	28	30	20	24	31	32	46
Attendue	31,73	34,67	24,67	27,73	36,6	40,4	51,93
Efficacité	88,24	86,53	81,07	86,55	84,70	79,21	88,58

Tableau XIII. Richesse spécifique observée (S) et estimée (Jackknife 1) des Collemboles avec les méthodes combinées (Berlèse-Tullgren et pitfall traps) dans les différents types d'occupation du sol suivant la chronoséquence de l'utilisation du sol.

	Forêt	Savane	Cultures d'igname	Cultures mixtes	Jachères	Plantations de cacaoyers	Paysage
Observée	34	32	31	35	39	36	51
Attendue	36,8	32,93	32,87	40,6	46,47	44,40	54,96
Efficacité	92,39	97,18	94,31	86,21	83,92	81,08	92,79

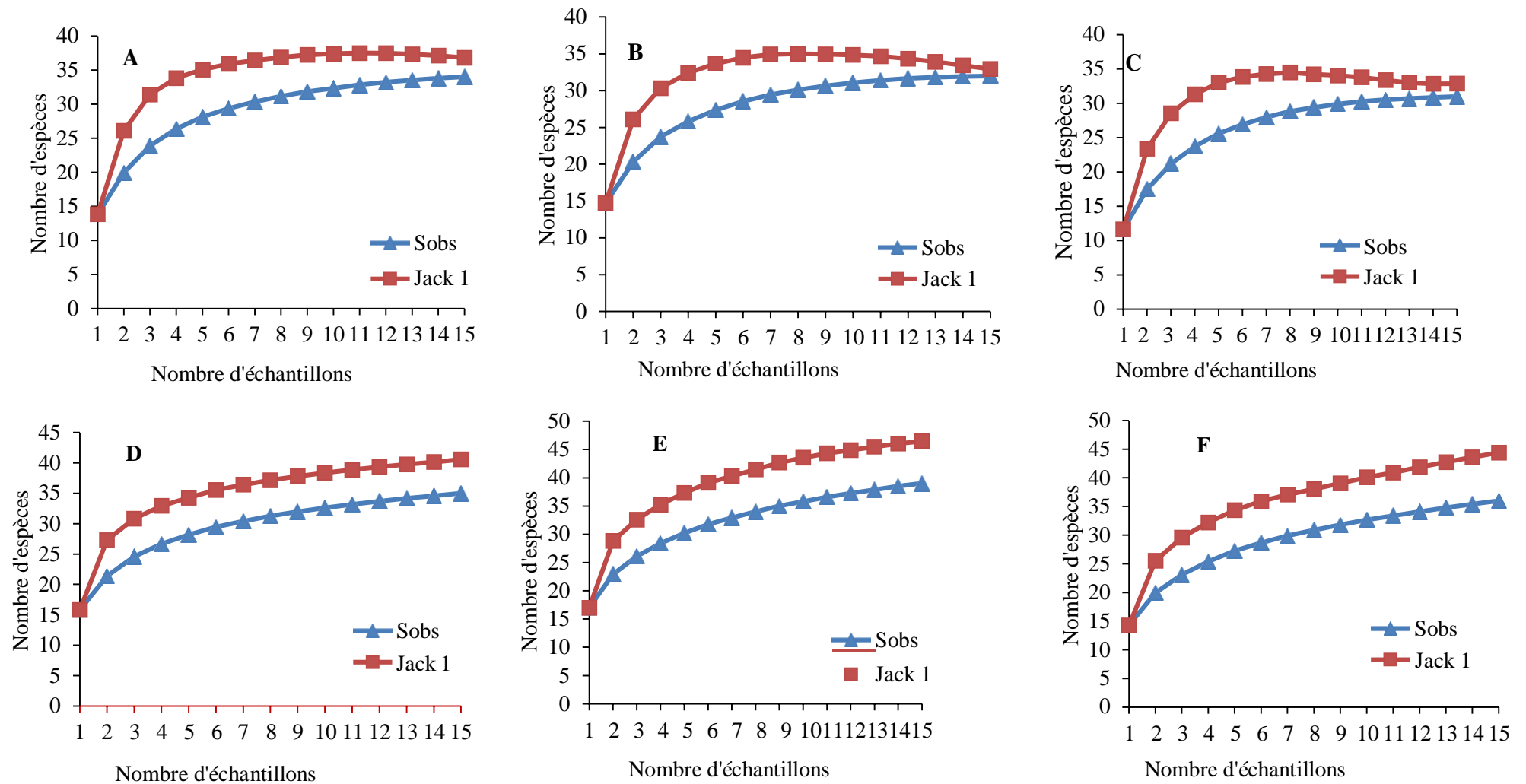


Figure 21. Courbes d'accumulation de la richesse spécifique observée (Sobs) et de la richesse spécifique attendue (Jack 1) dans les différents types d'occupation du sol.

A : Forêt ; **B** : Savane ; **C** : Cultures d'igname ; **D** : Cultures mixtes ; **E** : Jachères ; **F** : Plantations de cacaoyers

III.3.2- Abondance des Collemboles en fonction des types d'occupation du sol

III.3.2.1- Abondance relatives des grands groupes de Collemboles dans les différents types d'occupation du sol

L'abondance relative des grands groupes de Collemboles est évaluée dans la litière et dans le sol des différents types d'occupation du sol.

III.3.2.1.1- Abondance relatives des grands groupes de Collemboles dans la litière

Dans la litière de l'ensemble des types d'occupation du sol, deux grands groupes de Collemboles se distinguent de par leur abondance : les Entomobryoidea et les Symphypleona. Ces deux premiers groupes représentent respectivement 35,34% et 31,40% de l'abondance totale des individus sur tout le site (**Figure 22**). Ils sont relativement abondants dans la litière de tous les types d'occupation du sol, sauf dans la forêt et dans les plantations de cacaoyers où seuls les Entomobryoidea sont prépondérants avec respectivement 38,63% et 34,76%.

III.3.2.1.2- Abondance relatives des grands groupes de Collemboles dans le sol

Au niveau du sol, trois groupes se distinguent sur l'ensemble des 6 types d'occupation du sol. Les Entomobryoidea sont dominants en forêt (51,28%) tandis que dans la savane et la culture d'igname, ce sont les Symphypleona qui sont relativement les plus abondants avec respectivement 29,49% et 35,25%. Les Isotomidae sont dominants dans les jachères (50,87%) et les plantations de cacaoyers (48,78%). Dans les cultures mixtes, ce sont les Poduromorpha qui sont dominants avec 40,88% des spécimens récoltés (**Figure 23**).

III.3.2.2- Variation de la densité des Collemboles en fonction des types d'occupation du sol

III.3.2.2.1- Variation de la densité des Collemboles dans la litière

La densité moyenne des Collemboles dans la litière varie significativement avec le type d'occupation du sol (ANOVA : $F_{(5, 84)} = 1,309$; $p < 0,001$) (**Tableau XIV**). Elle est plus élevée dans les jachères avec 34755 ± 853 ind.m⁻² et plus faible dans les cultures d'igname avec 6095 ± 1493 ind.m⁻² (**Figure 24A**). Les cultures mixtes, les plantations de cacaoyers présentent des densités intermédiaires relativement élevées avec respectivement de 24866 ± 6923 et 16668 ± 2047 ind.m⁻². Par contre, la forêt et la savane ont des densités intermédiaires (respectivement de 10681 ± 1857 et 15318 ± 2542 ind.m⁻²) significativement en-dessous de celles des cultures mixtes et des plantations de cacaoyers.

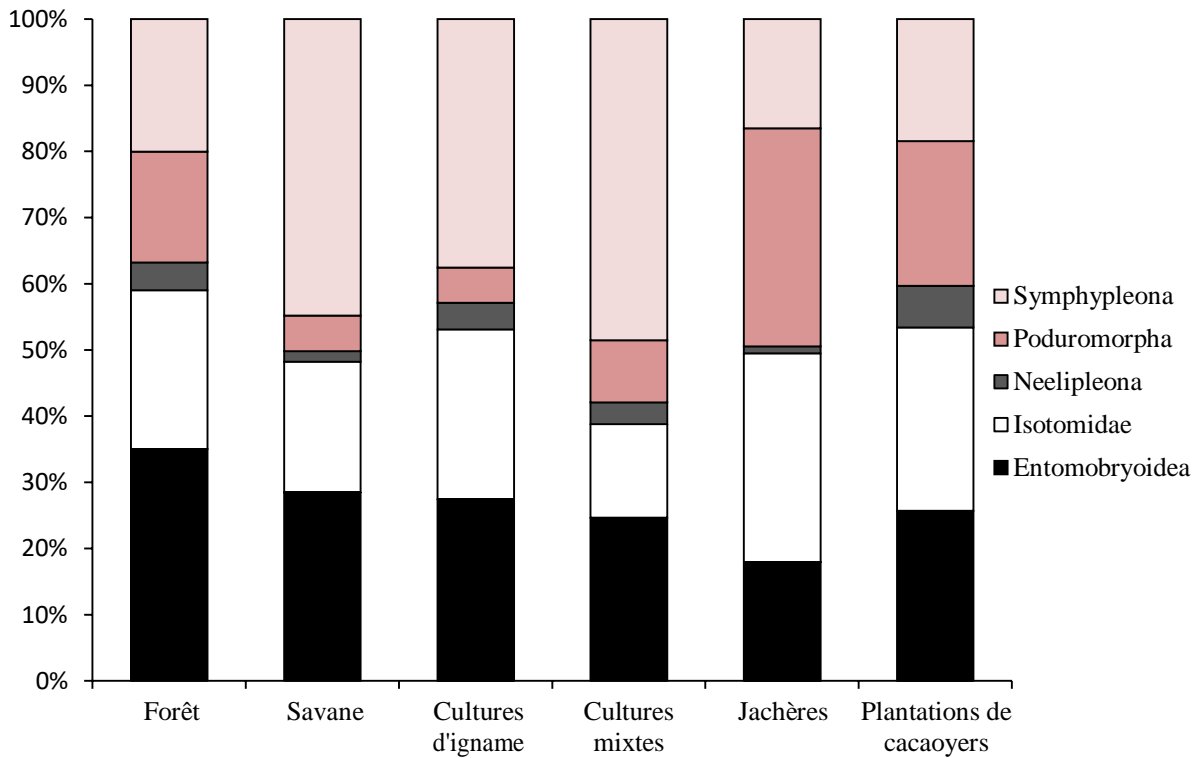


Figure 22. Abondance relative des grands groupes de Collemboles dans la litière des différents types d'occupation du sol.

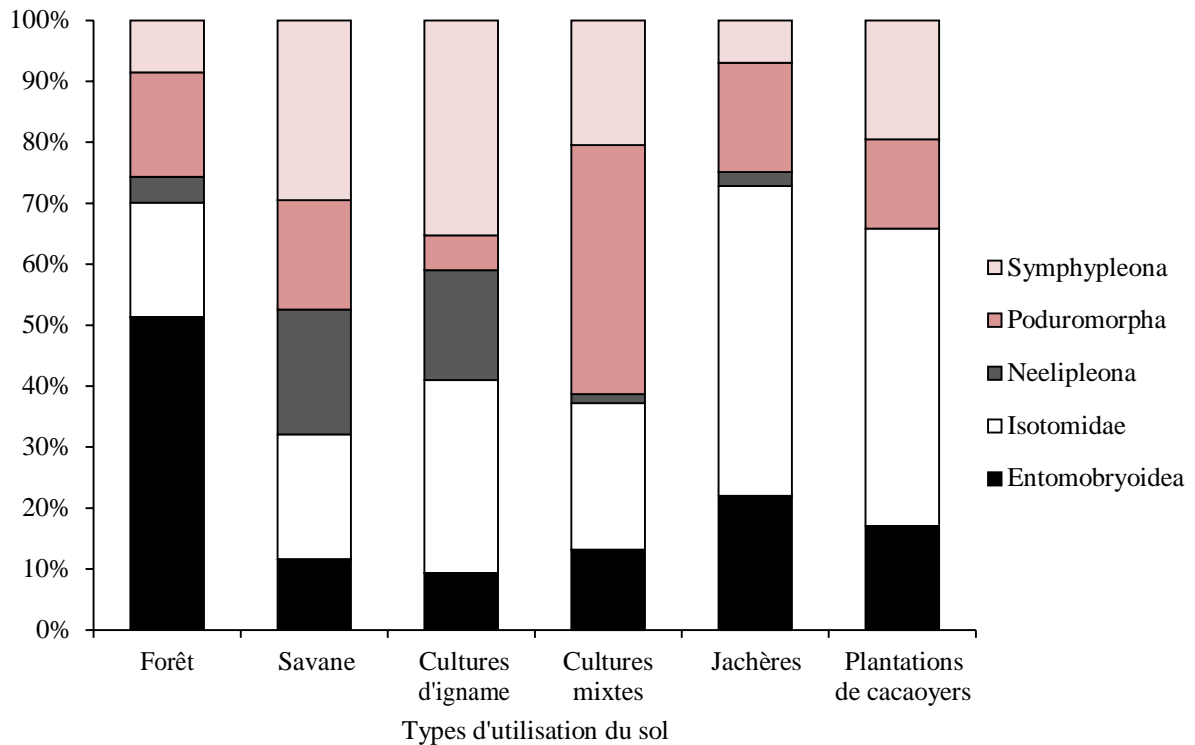


Figure 23. Abondance relative des grands groupes de Collemboles dans le sol des différents types d'occupation du sol.

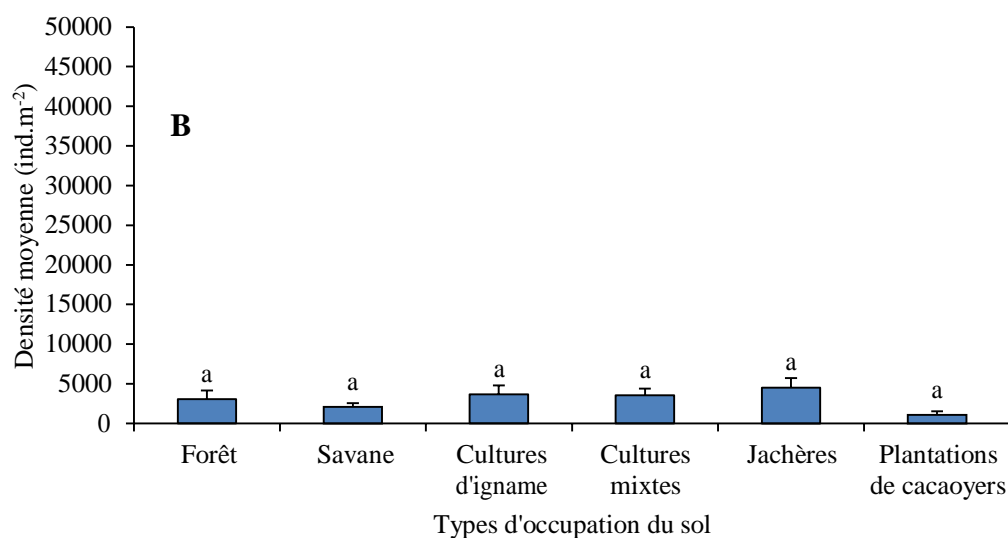
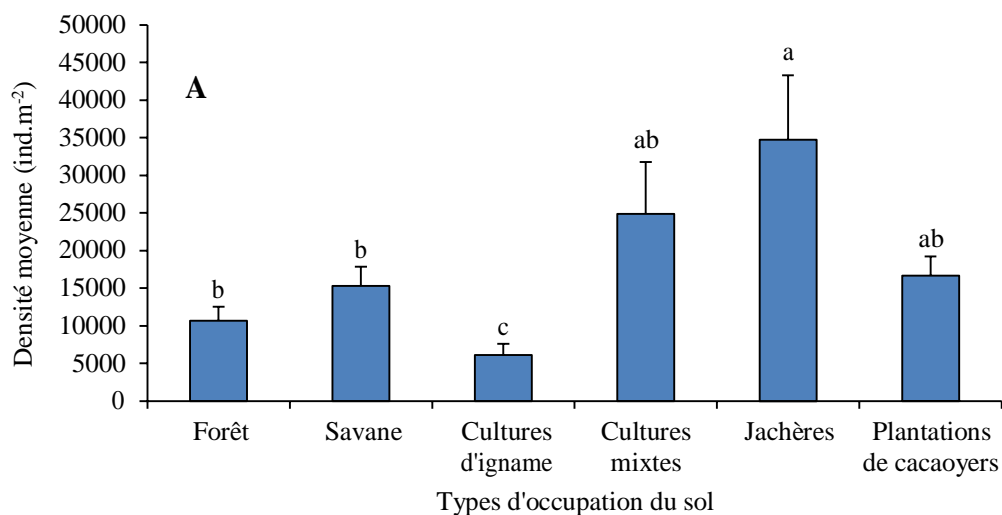


Figure 24. Variation de la densité moyenne (ind.m⁻²) des Collemboles : (A) dans la litière et (B) dans le sol des différents types d'occupation du sol. Les valeurs qui ont les lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes (test LSD, $p < 0,05$).

Tableau XIV. Synthèse des résultats de l'ANOVA de la variation de la densité des Collemboles dans la litière et le sol des différents types d'occupation du sol.

	dl	<i>F</i> -values	<i>p</i>
Densité dans la litière (ind.m ⁻²)	5	6,737	< 0,001
Densité dans le sol (ind.m ⁻²)	5	1,826	0,116

III.3.2.2- Variation de la densité des Collemboles du sol

La densité des Collemboles dans le sol varie également très peu ($F_{(5, 84)} = 1,826$; $p = 0,116$) (**Tableau XIV**). Les cultures d'igname et les jachères ont les plus fortes densités de Collemboles avec respectivement 3680 ± 111 ind.m⁻² et 4533 ± 119 ind.m⁻² tandis que la plus faible densité se trouve dans les plantations de cacaoyers avec 1093 ± 33 ind.m⁻² (**Figure 24B**).

III.3.3- Variation de la diversité et de la composition du peuplement de Collemboles

III.3.3.1- Richesse spécifique des Collemboles

La richesse spécifique moyenne varie significativement dans les différents types d'occupation des sols (ANOVA : $F_{(5, 84)} = 4,377$, $p < 0,001$) (**Tableau XV**). Au niveau des habitats (litière et sol réunis), les cultures d'igname ont la plus faible richesse spécifique avec $11,67 \pm 0,90$ espèces par échantillon tandis que la richesse spécifique la plus élevée est obtenue dans les jachères avec $16,93 \pm 0,69$ (**Figure 25C**). Au niveau de la litière, la richesse spécifique est également plus faible dans les cultures d'igname et plus élevée dans les jachères (**Figure 25A**). Dans le sol, la plus grande richesse spécifique est enregistrée dans les jachères tandis que la plus faible valeur se trouve dans les plantations de cacaoyers (**Figure 25B**). Cependant, il n'y a pas de différence significative entre les différents habitats au niveau de la richesse spécifique dans le sol (ANOVA : $F_{(5,84)} = 1,204$; $p = 0,314$).

La valeur cumulée (S_{cum}) de la diversité alpha varie de 31 espèces dans les cultures d'igname à 39 espèces dans les jachères (**Tableau XV**). La forêt, les cultures mixtes et les plantations de cacaoyers ont une richesse spécifique cumulée proche variant de 34 à 36 espèces. La savane a une faible richesse spécifique proche de celle des cultures d'igname.

III.3.3.2- Indices de diversité et équitabilité

L'indice de Shannon (H') varie significativement avec les types d'occupation des sols (ANOVA : $F_{(5, 84)} = 7,063$; $p < 0,001$) (**Tableau XV**). Les plus faibles valeurs sont enregistrées dans les cultures d'igname ($2,29 \pm 0,06$) et dans les plantations de cacaoyers ($2,26 \pm 0,03$). Par contre, les plus grandes valeurs sont obtenues dans les cultures mixtes, la forêt et dans les jachères avec respectivement $2,64 \pm 0,05$; $2,52 \pm 0,08$ et $2,48 \pm 0,04$ (**Figure 26A**).

L'indice de Simpson (IS) varie significativement dans le même sens que celui de Shannon (ANOVA : $F_{(5, 84)} = 18,567$; $p < 0,001$) (**Tableau XV**). Les valeurs sont, en général, élevées et comprises entre $0,84 \pm 0,00$ et $0,91 \pm 0,01$. Les plus petites valeurs sont obtenues dans les cultures d'igname ($0,84 \pm 0,00$) et les plantations de cacaoyers ($0,85 \pm 0,00$). Les cultures

mixtes, la forêt, les jachères et la savane enregistrent les plus grandes valeurs avec respectivement $0,91\pm 0,01$; $0,89\pm 0,01$; $0,87\pm 0,00$; $0,88\pm 0,00$ (**Figure 26B**).

L'équitabilité varie significativement (ANOVA : $F_{(5,84)} = 65,043$; $p < 0,001$) (**Tableau XV**). Elle est plus élevée dans la savane ($0,84\pm 0,00$), les cultures mixtes ($0,83\pm 0,00$) et la forêt ($0,82\pm 0,00$) indiquant une meilleure répartition des abondances entre les espèces dans ces milieux. Par contre, elle est faible dans les cultures d'igname et les plantations de cacaoyers. Dans ces milieux, l'équitabilité est quasi identique avec respectivement $0,76\pm 0,00$ et $0,75\pm 0,01$ (**Figure 26C**).

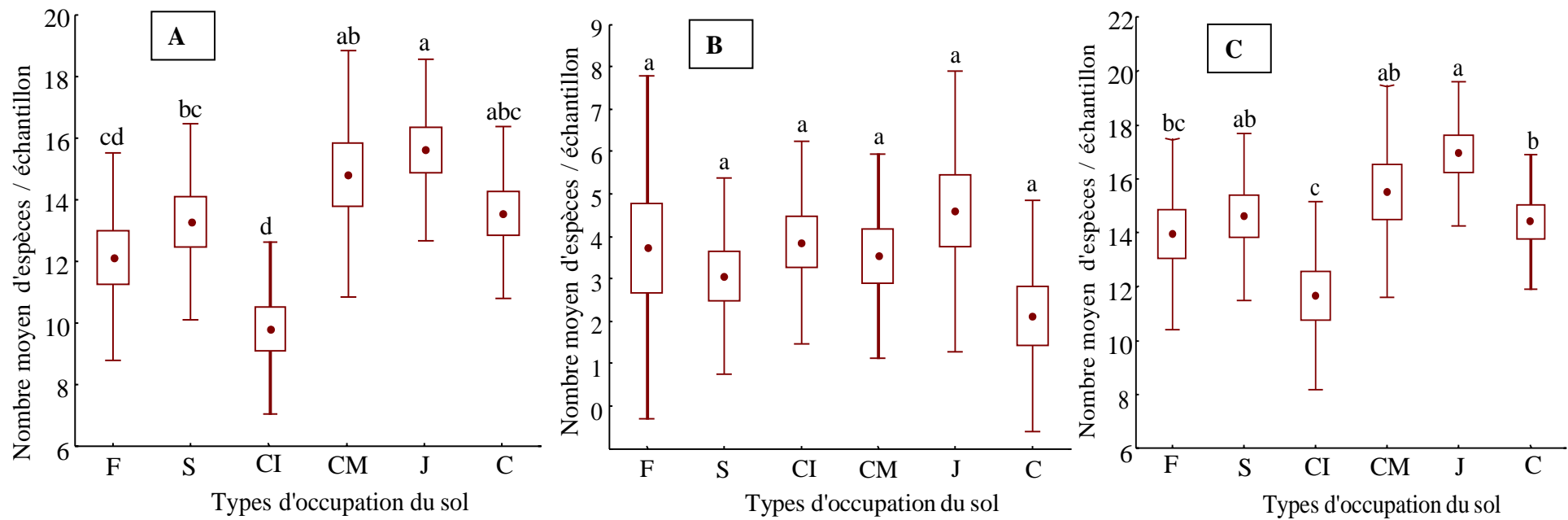


Figure 25. Variation de la richesse spécifique (nombre moyen d'espèces / échantillon) dans la litière (A), le sol (B) et à l'échelle de l'habitat(C) dans les différents types d'occupation du sol. Les valeurs qui ont les lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes (test LSD, $p < 0,05$).

F = Forêt ; S = Savane ; CI = Cultures d'igname ; CM = Cultures mixtes ; J = Jachère ; PC= Plantation de cacaoyers.

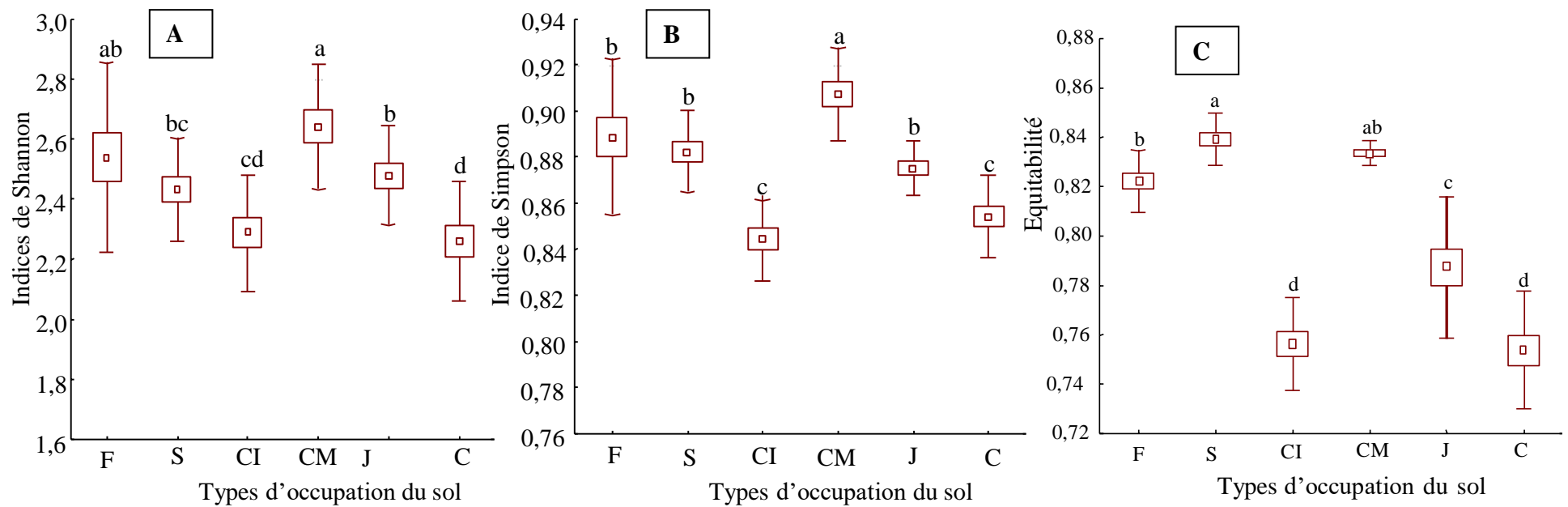


Figure 26. Variation des indices de diversité (indice de Shannon (A) et indice de Simpson (B)) et de l'équitabilité (C) dans les différents types d'occupation du sol. Les valeurs qui ont les lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes (test LSD, $p < 0,05$).

F = Forêt ; S = Savane ; CI = Cultures d'igname ; CM = Cultures mixtes ; J = Jachère ; PC = Plantation de cacaoyers.

Tableau XV. Synthèse de l'ANOVA au niveau de la variation de la richesse spécifique (dans la litière, le sol et à l'échelle des habitats), des indices de diversité et de l'équitabilité dans les différents types d'occupation du sol.

	<i>dl</i>	<i>F</i> -values	<i>p</i>
Riche spécifique (S)			
Litière	5	6,69	< 0,001
Sol	5	1,204	0,314
Habitats	5	4,38	< 0,001
Indices de diversité			
Indice de Shannon (H')	5	7,06	< 0,001
Indice de de Simpson (IS)	5	18,567	< 0,001
Equitabilité (J)	5	65,043	< 0,001

III.3.3.3- Comparaison de la composition du peuplement entre les types d'occupation du sol

La comparaison deux à deux des différents types d'utilisation des sols, sur la base des espèces qu'ils ont en commun (indices de Jaccard et de Sorensen), montre que ces milieux se ressemblent à plus de 50% avec des indices variant de 53,33 à 78,04% (indice de Jaccard) et de 74,63 à 87,67% (indice de Sorensen) (**Tableau XVI**). La forêt présente de fortes similarités avec les jachères et la savane et une faible similarité avec les cultures mixtes. De même, il existe des similarités relativement fortes entre les jachères et les cultures d'igname et entre les jachères et les plantations de cacaoyers. En revanche, entre la savane et les cultures mixtes, la similarité est relativement faible.

III.3.3.4- Relation entre les communautés de Collemboles et les types d'occupation du sol

III.3.3.4.1- Assemblage des espèces en fonction des types d'occupation du sol

L'Analyse Canonique des Correspondances (ACC), basée sur la composition en espèces des différents types d'occupation du sol, montre que l'assemblage des espèces est linéairement lié aux types d'occupation du sol (nombre de permutations = 1000 ; pseudo- $F = 1,749$; $p < 0,0001$; $\alpha = 0,05$) (**Tableau XVII**). Elle révèle, le long de l'axe canonique F1 (expliquant 35,31% de la variabilité), une séparation claire entre les milieux peu anthropisés (forêt et jachères) et les autres types d'occupation de sol très impactés par les activités anthropiques (**Figure 27**). Les espèces associées à ce premier groupe sont *A. massoudi* (Ach), *Acrocyrtus sp.* (Acro), *Ascocyrtus sp.1* (Asco), Bourletiellidae ind. (Bou), *Brachystomella coatesi* (Brac), *F. americanus* (Folm), *Isotopenolasp.* (Isop), *I. symetrimucronata* (Isos), Lepidocyrtinae gen. nov., sp. nov. (Lpdb), *Seira sp.5* (Sei5), *S. implicata* (Sphy1), *Stenognathriopes sp.* (Ste), *X. villiersi* (Xen), espèces apparaissant fréquemment dans tous les types d'occupation du sol et *F. parvulus* (Folp), espèce exclusive aux jachères.

Le second axe canonique (expliquant 22,75% de la variabilité) sépare le second groupe de milieux (fortement anthropisés) en deux. Sur le côté négatif de l'axe, se trouvent les milieux anthropisés fermés (plantations de cacaoyers) tandis que sur le côté positif, on trouve les milieux ouverts (cultures d'igname, cultures mixtes et surtout savane). Les espèces associées aux plantations de cacaoyers sont *Aethiopella sp.* (Aet2), *A. villiersi* (Aetv), *A. saprophila* (Arle), *Ascocyrtus sp.2* (Asc2), *Dicranocentrua sp.* (Dicra), *F. centralis* (Folc), *F. emucronata* (Fur), *H. thermophila* (Hem), *M. laevis* (Mglx), *Pseudachorutes sp.* (Psda), *Seira sp.3* (Sei3), *Serroderus sp.* (Ser) et *W. tondoh* (Wlm), espèces apparaissant seulement

Tableau XVI. Indice de similarité du peuplement des Collemboles entre les différents types d'occupation du sol suivant une chronoséquence de l'utilisation du sol. La valeur sans parenthèses est l'indice de Jaccard et celle avec les parenthèses est l'indice de Sorensen. Les valeurs les plus élevées sont en en gras

	Forêt	Savane	Cultures d'igname	Cultures mixtes	Jachères	Plantations de cacaoyers
Forêt	-	69,23 (81,82)	62,5 (76,92)	53,33 (69,57)	78,04 (87,67)	64,28 (77,14)
Savane		-	61,54 (76,19)	59,52 (74,63)	65,12 (78,87)	61,9 (76,47)
Cultures d'igname			-	65,00 (78,79)	67,44 (80,56)	63,41 (77,61)
Cultures mixtes				-	64,44 (78,38)	61,36 (76,06)
Jachères					-	66,67 (80,00)
Plantations de cacaoyers						-

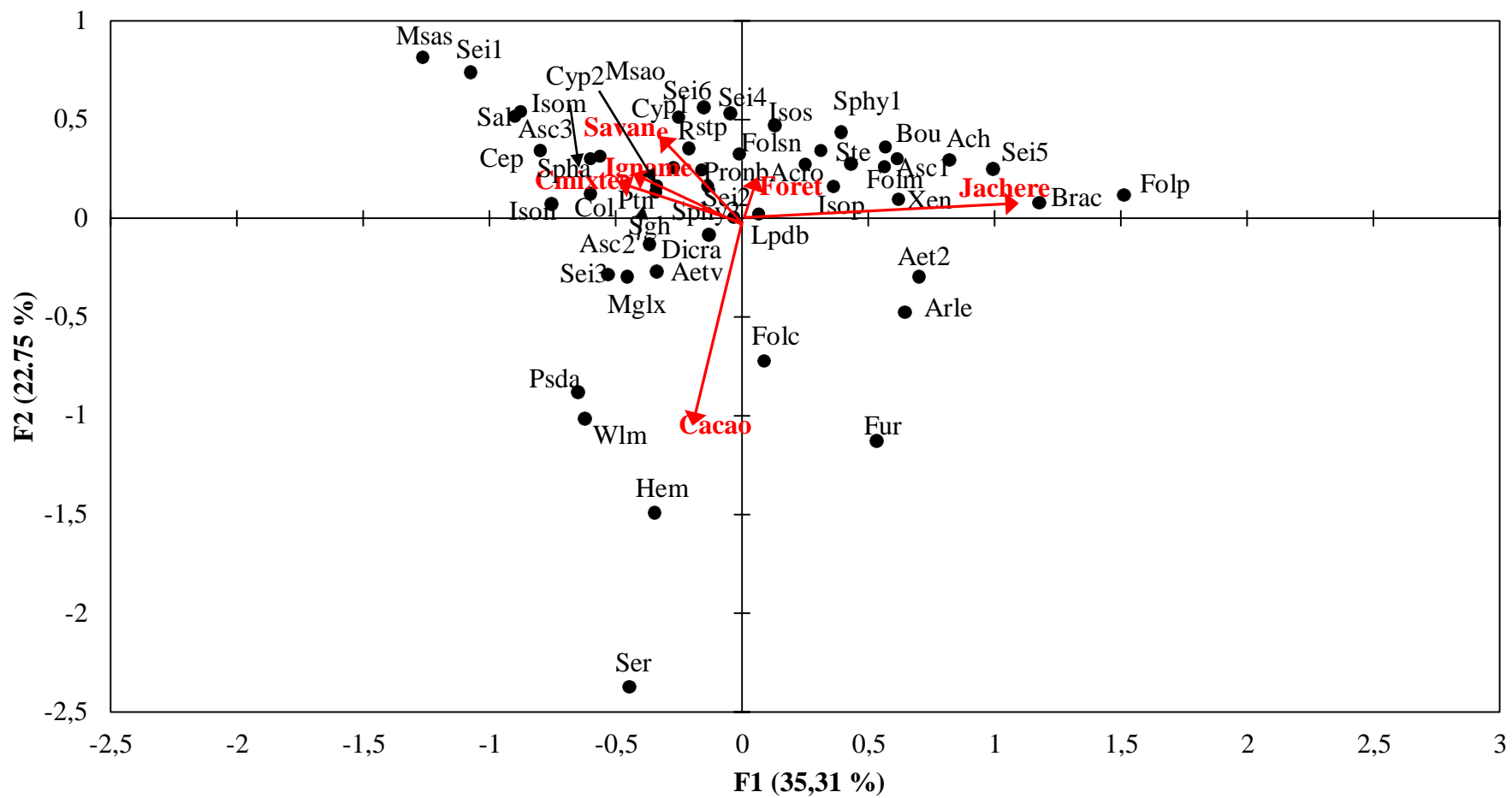


Figure 27. Analyse canonique des correspondances (ACC) basée sur l'assemblage des espèces au sein les différents types d'occupation du sol : projection des espèces et des types d'occupation du sol dans le plan des deux premiers axes canoniques F1 et F2.

Tableau XVII. Résultats de l'analyse canonique de correspondance (ACC) basée sur l'assemblage des espèces suivant les différents types d'occupation du sol avec le test de permutation.

		Valeur	Taux (%)
Inertie	Totale	3,80	100
	Contrainte	0,68	17,94
	Non-contrainte	3,12	82,06
Test de permutation	Nombre de permutations	1000	
	Pseudo F	1,75	
	p -value	< 0,0001	
	Alpha (α)	0,05	

dans ce type de milieux ou très peu abondantes dans les autres milieux. La plupart des espèces associées aux cultures d'igname, aux cultures mixtes et à la savane sont celles apparaissant sur le côté positif de l'axe 2. Ce sont les espèces telles que *Ascochyta sp.3* (Asc3), *Cephalachorutes sp.* (Cep), *C. africana* (Col), *Cyphoderus sp.1* (Cyp1), *Cyphoderus sp.2* (Cyp2), *Isotomiella nummulifer* (Ison), *Isotomodes sp.* (Isom), *M. occidafricana* (Msao), *Mesaphorura sp.* (Msas), *Ptenothrix sp.* (Ptn), *P. bouakensis* (Pronb), *Rastriopes sp.* (Rstp), *Salina sp.* (Sal), *Seira sp.1* (Sei1), *Seira sp.2* (Sei2), *Seira sp.4* (Sei4), *Seira sp.6* (Sei6), *S. nigeriana* (Sgh), *Sphaeridia sp.* (Spha), *Sphyrotheca sp.2* (Sphy2).

III.3.3.4.2-Lien entre l'assemblage des espèces et des facteurs édaphiques au sein des différents types d'occupation du sol

Pour mieux comprendre l'origine des différences dans la composition spécifique des communautés au sein des différents types d'occupation du sol, une ACC est réalisée pour tester le lien entre l'assemblage des espèces et des facteurs édaphiques, notamment la teneur en carbone organique (C), en azote total (N) et le rapport C/N du sol, ainsi que le pH du sol et le taux d'humidité relative dans la litière et dans le sol. Les résultats de l'ACC montrent que l'assemblage des espèces n'est pas significativement et linéairement lié aux facteurs édaphiques testés (nombre de permutations = 1000 ; pseudo- $F = 1,212$; $p = 0,123$; $\alpha = 0,05$) (**Tableau XVIII**) malgré les différences significatives observées entre les valeurs de ces facteurs en comparant les différents types d'occupations du sol (**Tableau XIX**).

III.3.3.4.3- Assemblage des espèces en fonction du gradient d'anthropisation

Une autre l'analyse canonique de correspondance (ACC) est réalisée sur la base de l'assemblage des espèces en fonction du degré d'anthropisation (**Figure 28**). L'objectif est de vérifier si les différences dans la composition en espèces observées dans les différents types d'occupation du sol seraient liées à leur degré d'anthropisation.

L'Analyse Canonique des Correspondances (ACC), basée sur l'assemblage des espèces le long du gradient d'anthropisation montre que l'assemblage des espèces est linéairement lié à l'anthropisation des milieux (nombre de permutations = 1000 ; pseudo- $F = 4,174$; $p < 0,0001$; $\alpha = 0,05$) (**Tableau XX**). Au niveau de l'axe F1 (expliquant 64,23% de la variabilité), les résultats montrent que la distribution de quelques espèces telles que *A. massoudi* (Ach), *F. americanus* (Folm), *F. parvulus* (Folp), *Folsomina onychiurina* (Foln), *P. bouakenis* (Pronb) et *X. villiersi* (Xen), est expliquée par des facteurs autres que le degré d'anthropisation. En dehors de ces dernières, toutes les autres espèces se rangent le long du

Tableau XVIII. Résultats de l'analyse canonique de correspondance (ACC) basée sur l'assemblage des espèces en fonction de la variation de quelques facteurs édaphiques (pH, carbone organique (C), azote total (N), et le rapport C/N du sol ainsi que le taux d'humidité dans la litière et le sol) dans les différents types d'occupation du sol avec le test de permutation.

		Valeur	Taux (%)
Inertie	Totale	3,72	100
	Contrainte	0,49	13,15
	Non-contrainte	3,23	86,84
Test de permutation	Nombre de permutations	1000	
	Pseudo- <i>F</i>	1,21	
	<i>p</i> -value	0,123	
	Alpha (α)	0,05	

Tableau XIX. Variation de quelques facteurs édaphiques en fonctions des différents types d'occupation du sol.

	Litière	Sol				
	% Humidité relative	% Humidité relative	pH	C (%)	N (%)	C/N
Forêt	27,52±0,73a	11,23±0,32c	7,09±0,06a	1,56±0,09a	0,14±0,01a	11,04±0,22c
Savane	18,57±0,57d	11,49±0,34bc	6,70±0,01de	1,03±0,08b	0,08±0,01d	11,86±0,06b
Cultures d'igname	17,16±0,61d	11,55±0,46bc	6,91±0,11bc	1,44±0,03a	0,11±0,00bc	13,09±0,10a
Cultures mixtes	25,33±0,79b	12,65±0,57ab	6,99±0,07ab	1,45±0,08a	0,11±0,00bc	13,18±0,06a
Jachères	22,61±0,78c	13,09±0,36a	6,55±0,05e	1,18±0,05b	0,10±0,00cd	12,16±0,13b
Plantations de cacao	24,86±0,88b	12,58±0,53ab	6,79±0,03cd	1,41±0,07a	0,12±0,01b	12,19±0,12b
dl	5	5	5	5	5	5
<i>F</i> -values	30,487	3,006	9,627	7,512	8,701	36,966
<i>p</i>	< 0,001	0,015	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001

Les valeurs qui ont les lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes (test LSD, $p < 0,05$).

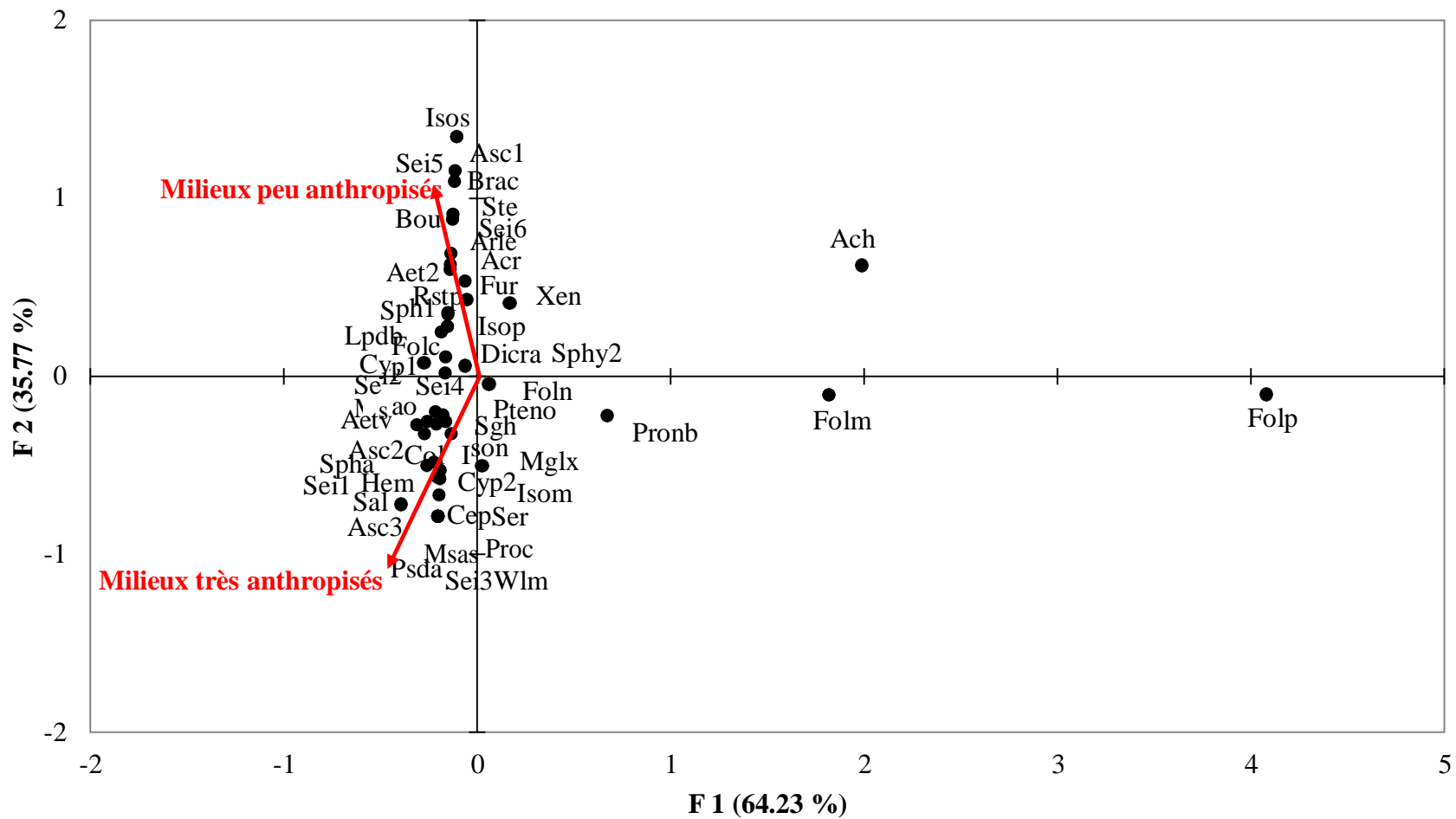


Figure 28. Analyse canonique des correspondances (ACC) basées sur l'assemblage des espèces le long du gradient d'anthropisation : projection des espèces le long du gradient d'anthropisation dans le plan des deux premiers axes canoniques F1 et F2.

Tableau XX. Résultats de l'analyse canonique de correspondance (ACC) basée sur l'assemblage des espèces le long du gradient d'anthropisation avec le test de permutation.

		Valeur	Taux (%)
Inertie	Totale	3,83	100
	Contrainte	0,56	14,56
	Non-contrainte	3,27	85,44
Test de permutation	Nombre de permutations	1000	
	Pseudo F	4,17	
	p -value	< 0,0001	
	Alpha (α)	0,05	

gradient d'anthropisation qui s'exprime le long de l'axe F2 (expliquant 35,77% de la variabilité). Cet axe sépare d'un côté (côté positif) les espèces associées aux milieux peu anthropisés, de l'autre côté (côté négatif) celles qui sont inféodées aux milieux très anthropisés et les espèces intermédiaires, occupant la zone centrale de l'axe F2. Les espèces mentionnées dans les jachères et dans la forêt (voir section III.3.2.5.1 et **Figure 27**) se retrouvent effectivement parmi les espèces associées aux milieux peu anthropisés.

III.4- Structure fonctionnelle du peuplement des Collemboles en fonction des types d'occupation du sol

III.4.1- Proportions des modalités des traits au sein des communautés de Collemboles

La proportion de chacune des 37 modalités des 13 traits morphologiques mesurés, au sein des communautés de 50 des 53 espèces répertoriées, est représentée par le **tableau XXI**. Dix modalités de traits sont très répandues au sein des communautés de Collemboles dans notre zone d'étude. Ces modalités de traits se trouvent chez plus de 50% des espèces. Ainsi, 92% des espèces sont sans épines anales et 78% ont un appendice empodial. Cinquante-quatre pourcent des espèces possèdent des trichobothries tandis que 46% n'en ont pas. Au niveau de la taille des animaux, 66% des espèces sont de petite taille tandis que 10% seulement sont de grande taille. Pour la forme du corps, 56% des espèces ont une forme allongée contre 20% à forme sphérique et 24% à forme trapue. Soixante-huit pourcent des espèces de Collemboles répertoriées n'ont pas d'écaillés et elles sont soit de coloration blanche (40%), soit de coloration sombre (32%), ou encore elles possèdent un pattern de coloration (24%). En ce qui concerne la longueur des antennes, les espèces dont les antennes sont courtes ou de longueur moyenne représentent respectivement 44% et 38% des espèces au sein des communautés de Collemboles de la zone d'étude. Les espèces qui ont de courtes pattes ou des pattes de longueur moyenne représentent respectivement 60% et 36% des espèces répertoriées. Par contre, les espèces qui ont de longues pattes sont rares (4%). Celles qui ont une longue furca ou une furca de longueur moyenne représentent respectivement de 30% et 50% des espèces. Soixante-six pourcent des espèces n'ont pas d'organe postantennaire (OPA). Par contre, 16% des taxons ont des OPA simples et 18% ont des OPA complexes. Les espèces qui ont des

Tableau XXI. Modalités de traits morphologiques de 50 des espèces de Collemboles répertoriés dans la zone d'étude et leur fréquence. Les chiffres en gras représentent les modalités trouvées chez plus de 50% des espèces.

Trait	Modalités	Fréquences (%)	Abréviations pour	
			RLQ	Modèle de régression
Taille du corps	Petite taille	66	Tail.L1	Taille
	Taille moyenne	24	Tail.L2	
	Grande taille	10	Tail.L3	
Forme du corps	Forme trapue	24	F.trap.	F.trap.
	Forme allongée	56	F.allog.	F.allong.
	Forme sphérique	20	F.sphé.	F.sphé.
Epines anales	Epines anales présent	8	Epine.1	Epine
	Epines anales absent	92	Epine.0	
Empodium	Empodium présent	78	Emp.1	Empod.
	Empodium absent	22	Emp.0	
Coloration du corps	Corps blanc	40	Color.b	Color.b
	Corps sombre	32	Color.s	Color.s
	Corps pâle	4	Color.p	Color.p
	Corps avec pattern de coloration	24	Pattern	Pattern
Ecaillés	Absence d'écailles	68	Ecaïl.0	Ecaillés
	Présence d'écailles	32	Ecaïl.1	
Longueur des antennes	Courtes antennes	44	Ant.L1	Antenne-L
	Antennes moyennes	38	Ant.L2	
	Longues antennes	18	Ant.L3	
Longueur des pattes	Courtes pattes	60	Pat.L1	Patte-L
	Pattes de longueur moyenne	36	Pat.L2	
	Longues pattes	04	Pat.L3	
Longueur de la furca	Furca absente	10	Furca.L0	Furca-L
	Courte furca	10	Furca.L1	
	Furca moyenne	50	Furca.L2	
	Longue furca	30	Furca.L3	
Nombre d'ocelles des yeux	Yeux absents	26	Ocel.0	Ocelles
	Yeux de 1-5 ocelles	14	Ocel.1	
	Eyes de 5-8 ocelles	60	Ocel.2	
OPA	OPA absent	66	OPA.A	OPA vésicules-max
	OPA simple	16	OPA.S	
	OPA complexe	18	OPA.C	
Trichobothries	Absence de trichobothries	46	Tricho.0	Tricho.
	Présence de trichobothries	54	Tricho.1	
Type de pièces buccales	Pièces buccales simplifiées	14	Pb.simp.	Pb.simp.
	Pièces buccales complexes	86	Pb.comp.	Pb.comp.

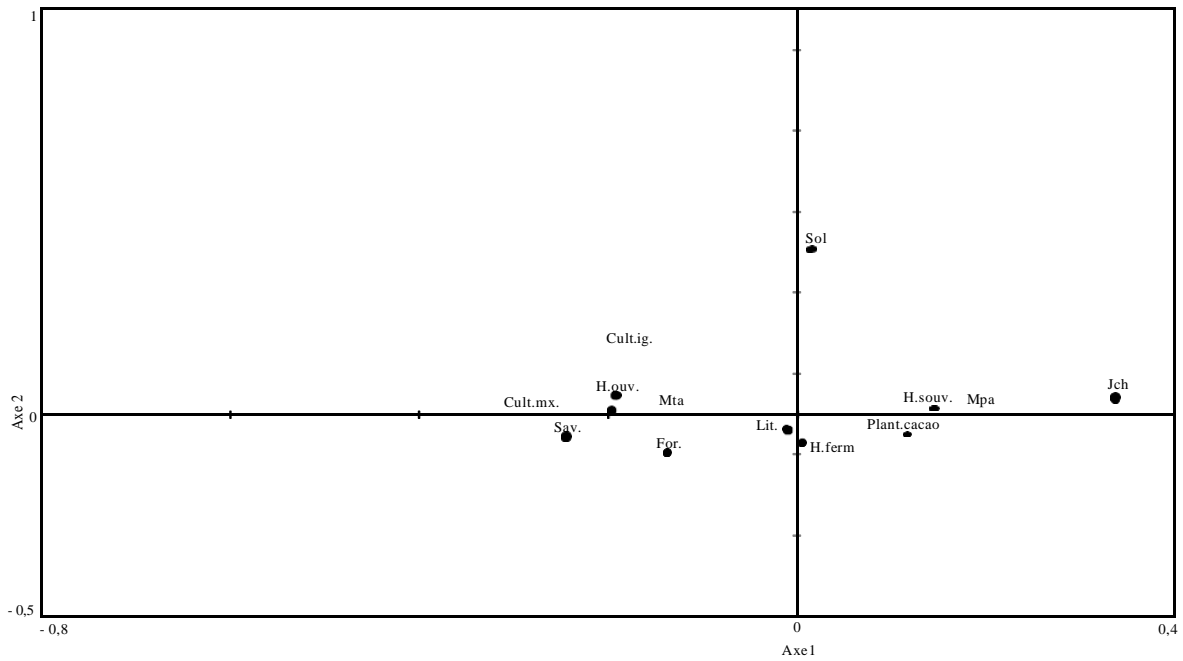
yeux de plus de 5 ocelles représentent 60% tandis que celles chez qui les yeux sont absents ou celles dont les yeux ont entre 1 et 5 ocelles constituent respectivement 26% et 14% des espèces. Quarante-vingt-six pourcent des taxons ont des pièces buccales complexes (type broyeur) tandis que les 13% autres ont des pièces buccales simplifiées (type suceur).

III.4.2- Relation entre les assemblages des traits et les types d'occupation des sols

Le résultat de la RLQ montre que l'assemblage des traits est significativement lié aux variables environnementales (test Monte-Carlo, permutation = 999 ; $p = 0,001$), notamment le type d'occupation du sol, la stratification verticale, le gradient d'ouverture / fermeture de l'habitat et le degré d'anthropisation (**Figures 29A et 29B**). L'axe 1 sépare les habitats ouverts et très anthropisés des habitats semi-fermés et peu anthropisés. Les habitats fermés occupent une position intermédiaire. L'axe 2 sépare la strate de litière de celle du sol. Dans ce dernier cas, l'analyse de la distribution des traits des espèces selon la stratification verticale (le long de l'axe 2) montre clairement que du passage de la surface du sol notamment dans la litière (partie négative de l'axe 2) vers l'intérieur du sol (partie positive de l'axe 2), s'accompagne par une réduction de la taille des espèces, la longueur des antennes et la longueur de la patte, de la présence d'épines anales ainsi que par la dépigmentation (de la coloration variée, sombre ou pale à la coloration blanche) et la régression de la furca et des ocelles (yeux) jusqu'à leur disparition totale dans la strate du sol. La stratification verticale s'accompagne également de la variation d'autres traits tels que de la perte de la trichobothrie et des écailles, du changement de la forme des espèces (de la forme trapue aux formes allongée) et du type de l'appareil buccal (du type suceur au type broyeur), ainsi que la présence d'OPA de plus en plus complexe. Cependant, ces derniers varient peu le long de l'axe 2.

Les espèces associées aux habitats ouverts et très anthropisés (partie négative de l'axe 1) présentent en général des organes locomoteurs et sensoriels très développés et adaptés à la vie en surface : longues pattes avec présence d'empodium à la base du tibiotarse et longues furca, yeux bien développés (plus de 5 ocelles), longues antennes et présence de trichobothries. Les modalités de traits tels que corps sphérique, grande taille et taille moyenne, OPA absent, écailles présentes et appareil buccal de type broyeur y sont également communs. Lorsque ces milieux comportent une végétation pourvue de litière comme dans la savane et les cultures mixtes, les espèces ont tendance à avoir une pigmentation variée (coloration pale et pattern de coloration). En revanche, dans les cultures d'igname (milieux cultivés et peu pourvus de litière), les traits associés à la vie endogée y sont dominants

(A)



(B)

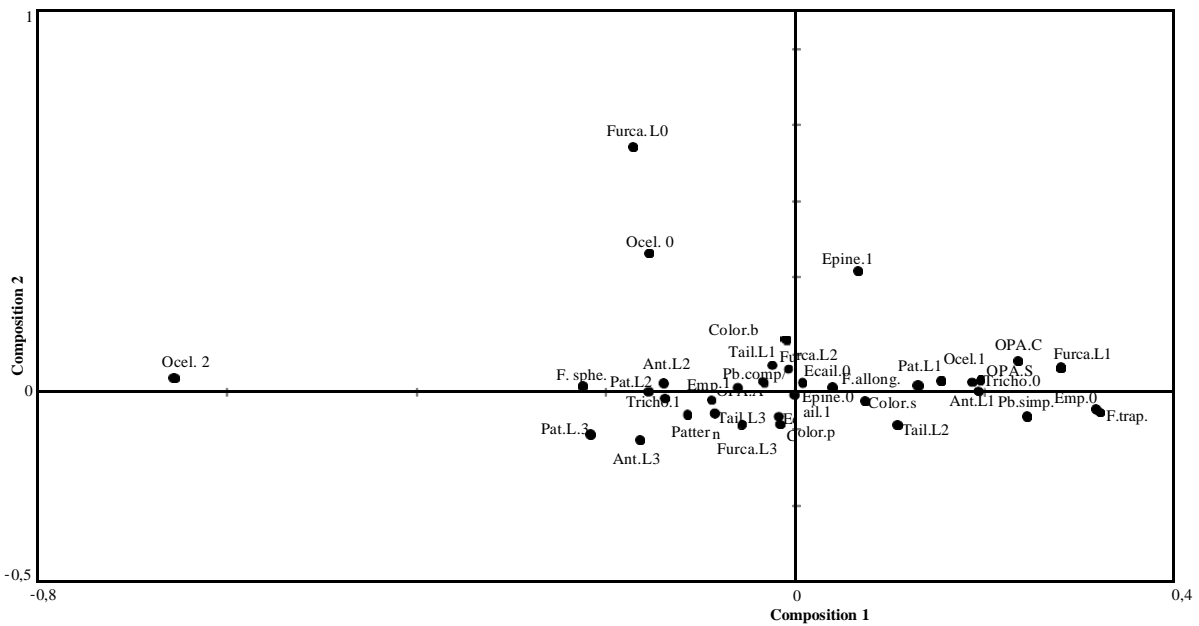


Figure 29. RLQ analysant les relations entre les types d'occupation du sol, la stratification verticale, le gradient de fermeture / ouverture des habitats, le degré d'anthropisation des habitats (peu anthropisés ou très anthropisés) et les traits. (A) Variables environnementales ; (B) Traits. Les classes des variables environnementales sont : types d'occupation du sol : forêt (For), savane (sav), cultures d'igname (Cult.ig), cultures mixtes (cult.mx), jachères (jch) et plantation de cacaoyers (plant.cacao) ; gradient d'ouverture / fermeture des habitats : habitats fermés (H.ferm.), Habitats semi-ouverts (H.souv.), Habitats ouverts (H.ouv.) ; degré d'anthropisation : milieux très anthropisés (Mta), milieux peu anthropisés (Mpa) ; Stratification verticale : litière (Lit), sol. Voir tableaux VII et XXI pour les abréviations des traits des espèces.

notamment le corps dépigmenté avec yeux et furca absents et une taille relativement réduite. A l'opposé, chez les espèces associées aux habitats semi-ouverts et peu anthropisés comme les jachères (côtés positifs des axes 1), les traits relatifs à la locomotion et aux relations avec l'environnement sont peu développés : courtes pattes avec absence d'empodium à la base du tibiotarse, courte furca, absence de trichobothries, courtes antennes et yeux moins développés (moins de 5 ocelles). D'autres traits tels que taille moyenne, forme trapue, coloration sombre, présence d'OPA plus ou moins complexe et appareil buccal simplifié (typesuceur) y sont également associés. Ces traits sont ceux rencontrés fréquemment dans la litière. Les habitats fermés (forêt et plantations de cacaoyers), occupant une position intermédiaire, comportent à la fois les deux groupes de traits (traits des habitats ouverts et ceux des habitats semi-ouverts). Dans cette configuration, la forêt est proche de la savane tandis que les plantations de cacaoyers se trouvent du côté des jachères.

Les modèles linéaires et logistiques montrent que les variables environnementales, notamment la stratification verticale et le gradient d'ouverture / fermeture de l'habitat expliquent un certain nombre de modalités des traits. Il s'agit de la variation de la longueur du corps, des antennes, des pattes et de la furca, du nombre d'ocelles et des vésicules d'OPA, de la forme du corps, la présence ou l'absence des trichobothries et d'épines anales ainsi que la variation de la coloration (blanche, sombre ou pattern de coloration) (**Tableaux XXII et XXIII**). Seules, les modalités coloration pâle et forme sphérique sont pas expliquées par les variables environnementales (McFadden $R^2 = 0,217$; $\text{Khi}^2 = 3,667$; $p\text{-value} = 0,300$). Les taux de variation des traits qui peuvent être expliqués par ces variables environnementales sont relativement élevés (R^2 varie de 0,059 à 0,552) (**Tableaux XXII et XXIII**). L'analyse des différents modèles montrent que la stratification verticale du sol et le gradient d'ouverture / fermeture des habitats ont une part importante dans la distribution de la plupart des traits au sein des différents types d'occupation du sol. Ces deux types de variables environnementales permettent d'expliquer ensemble 12 sur 19 modalités de traits. La stratification verticale contribue à l'explication ($p\text{-value} < 0,05$) d'une large gamme de traits : la longueur des antennes, des pattes, la forme du corps, la coloration du corps, la présence /absence de l'empodium, des écailles et de trichobothries ainsi que le type d'appareil buccal. Par contre, seules la longueur du corps et la présence des épines anales sont corrélées au gradient d'ouverture / fermeture des habitats (à travers les habitats semi-ouverts), et cette corrélation est significative seulement pour le premier ($p < 0,05$). L'anthropisation du milieu apporte peu d'explication à la variation des traits par rapport aux autres variables environnementales.

Tableau XXII. Résultats des modèles linéaires (R^2 , F, p-value) et les analyses types III (p-value) entre les valeurs discrètes et continues des traits et l'occurrence des espèces dans les variables d'environnement binaires (voir Tableaux VII et XXI pour les abréviations des traits).

	Antenne-L	Patte-L	Furca-L	Ocelles	OPA vésicules-max	Log (Taille)
R^2	0,552	0,338	0,130	0,059	0,092	0,143
F	3,796	12,018	7,142	7,996	9,109	8,028
Pr > F	0,001	< 0,0001	0,010	0,018	0,011	0,007
Savane		0,000	0,010	0,007	0,033	
Plantations de cacaoyers	0,043					
Habitats semi-ouverts						0,007
Sol	0,003	0,001			0,011	

Tableau XXIII. Résultats des modèles logistique (R^2 (McFadden), Khi^2 , p-value) et les analyses types III (p-value) entre les valeurs binaires et qualitatives des traits et l'occurrence des espèces dans les variables d'environnement binaires (la valeur en gras indique un effet non significatif : $p > 0,05$; voir Tableaux VII et XXI pour les abréviations).

	F.aplatie	F.allong.	Epine	Empod.	Color.s	Pattern.	Color.b	Ecailles	Tricho.	Pb.comp.	Pb.Simp.
R^2 (McFadden)	0,121	0,067	0,100	0,215	0,143	0,073	0,216	0,130	0,259	0,187	0,190
Khi^2	6,686	4,568	2,798	11,355	9,172	4,002	14,346	7,715	17,853	7,557	7,700
Pr > Khi^2	0,035	0,033	0,094	0,003	0,002	0,045	0,001	0,005	0,000	0,006	0,006
Forêt		0,033									
Savane	0,036				0,002		0,000		0,000		
Cultures d'igname				0,009			0,014				
Habitats semi-ouverts			0,094								
Sol	0,046			0,001		0,045		0,005	0,001	0,006	0,006

La variation de certains traits est expliquée, en partie, par des types d'occupation du sol. Parmi ces derniers, la savane affecte le plus grand nombre de traits : la longueur des pattes et de la furca, le nombre d'ocelles, l'OPA, la forme du corps notamment la forme trapue, la coloration du corps et les trichobothries.

III.5-Discussion

Composition, affinités et distribution biogéographique des espèces du peuplement de Collemboles de la mosaïque paysagère de zougoussi

Composition du peuplement de Collemboles

Le peuplement de Collemboles de la mosaïque paysagère de Zougoussi (près de la réserve de Lamto) comprend environ 53 espèces appartenant à 39 genres et 14 familles. Parmi les espèces répertoriées, 20 sont déjà connues de la science, 12 autres sont considérées comme nouvelles et 21 espèces ont un statut provisoirement indéterminé. Deux nouvelles espèces (*W. tondoh* et *F. emicronata*) sur les 12, sont décrites dans ce travail portant à 22 le nombre d'espèces connues de Zougoussi. Les 10 autres ne sont pas encore décrites. Pour ces dernières, un travail taxonomique spécial est en vue. Parmi les 22 espèces connues de Zougoussi, 8 sont déjà mentionnées en Côte d'Ivoire et 14 sont nouvelles pour ce pays, ce qui porte à 104, le nombre total d'espèces connues de Côte d'Ivoire. Comparée à celles des pays de la sous-région ouest africaine, la faune de Collemboles de Côte d'Ivoire est parmi les plus connues, suivie de celles du Nigéria (40 espèces) et de la Gambie (35 espèces) (**Thibaud, 2013**).

Du point de vue de l'écologie, 39 espèces ont été collectées dans les jachères, 36 dans les cultures mixtes et les plantations de cacaoyers, 34 dans la forêt, 32 dans la savane et 31 dans les cultures d'igname. Dix-sept (17) espèces sont communes à tous les milieux prospectés tandis que 10 espèces sont spécifiques à certains milieux : *Cephalachortes delamarei*, *Ascocyrtus* sp.3, *Dicranocentrus* sp. et *Pseudosinella* sp. sont observées uniquement dans les cultures mixtes ; *Proctostephanus* sp., *Serroderus* sp. et *Rhodenella minos* sont répertoriées seulement dans les cacaoyères ; *Mesaphorura* sp. et *Proisotoma* sp. sont observées dans les champ d'igname ; *Folsomides parvulus* Stach, 1922 et *Isotomiella symetrimucronata* Najt et Thibaud, 1987 trouvée seulement respectivement dans les jachères et la forêt.

Au niveau générique, sur les 39 genres de Collemboles présents dans la mosaïque paysagère forêt-savane de Zougoussi, 14 sont nouveaux pour la Côte d'Ivoire : *Willemia*, *Cephalachorutes*, *Mesaphorura*, *Isotomodes*, *Isotopenola*, *Protostephanus*, *Acrocyrtus*,

Ascocyrtus, *Pseudosinella*, *Collophora*, *Songhaica*, *Rastropes*, *Stenognathriopes* et *Ptenothrix*. Ainsi, ce pays compte désormais 54 genres au lieu 41, l'un des nouveaux genres, *Cephalachorutes*, ayant été déjà cité par erreur et comptabilisé parmi les 41 genres répertoriés par **Zon et al. (2013)**.

Au niveau de la composition spécifique des peuplements, la mosaïque paysagère de Zougoussi partage avec la forêt de la forêt du Banco (au Sud) 5 espèces (*A. massoudi*, *A. saprophila*, *X. villiersi*, *F. onychiurina* et *H. thermophila*), avec la région savanicole de Bouaké (au Centre), deux espèces (*S. implicata* ; *P. bouakensis*) et une espèce (*R. minos*) avec la zone forestière du Sud-Ouest, dans le bassin du fleuve Sassandra. Cependant, le peuplement de la mosaïque paysagère forêt-savane de Zougoussi semble être relativement plus pauvre en espèces en comparaison avec celui de la forêt de la forêt du Banco. En effet, dans l'article de synthèse bibliographique de **Zon et al. (2013)** sur l'état de connaissance des Collemboles de Côte d'Ivoire, l'on dénombre 67 espèces déjà connues du parc de Banco bien que l'échantillonnage dans cette aire protégée fût très hétérogène, laissant entrevoir une diversité beaucoup plus grande. Cette différence de peuplement pourrait être liée à leur statut écologique. Le terroir de Zougoussi est situé dans une zone de transition forêt-savane, un écotone (**Van der Maarel, 1990**) pauvre en espèces sténotopes par rapport à la région du parc de la forêt du Banco qui est une zone purement forestière et riche en espèces sténotopes. Pourtant, si les écotones sont plus pauvres en espèces sténotopes, donc caractérisés par des espèces généralistes, ils ne sont pas systématiquement plus pauvres en espèces puisque certains auteurs y ont trouvé une diversité plus élevée qu'en milieu ouvert ou même en forêt (**Rusek, 1989** ; **Slawski et Slawska, 2000**). D'autres facteurs comme les changements climatiques depuis l'Holocène récent et les transformations du paysage liées à la pression anthropique, notamment l'exploitation agricole associée à la pratique des feux de brousse, pourraient être responsables de la moindre richesse en espèce de la mosaïque paysagère forêt-savane de Zougoussi. En effet, les mosaïques forêt-savane d'Afrique subsaharienne humide ont été générées par les périodes sèches durant l'holocène supérieur (entre 4000 et 2000 ans avant notre époque), et elles se seraient maintenues, malgré une pluviométrie plus abondante, grâce aux feux répétés chaque année dans les situations de sols pauvres, cuirassés ou sableux (**Dupont et al., 2000** ; **Assi-Kaudjihis et al., 2010** ; **Camara et al., 2012**). Ces facteurs anthropiques et paléoclimatiques pourrait être la cause de la perte et l'appauvrissement de la biodiversité du sol dans ce type de végétation.

Affinité du peuplement et distribution biogéographique

Les affinités du peuplement de la mosaïque paysagère de Zougoussi sont de plusieurs ordres. On note : (1) des espèces endémiques ou des espèces à faible distribution (étendue à l'Afrique de l'Ouest ou Centrale) ; (2) des espèces tropicales ou pantropicales, (3) et des espèces cosmopolites ou à large distribution. Ainsi, 3 espèces : *Acherontiella massoudi*, *Furculanurida emucronata* sp. nov., *Pronura bouakensis* sont pour le moment considérées comme endémiques (soit 14% des espèces connues). Les espèces des genres *Isotomodes*, *Isotopenola*, *Proctostephanus* (genre connu en zone méditerranéenne et jamais cité en région éthiopienne), la nouvelle espèce du genre *Aethiopella* et celle du genre *Pseudachorutes* (espèce non encore décrite, mais qui est très proche de *P. pseudoniloticus* d'Angola par les pièces buccales) pourraient être également considérées comme endémiques de la côte d'Ivoire. L'espèce du genre *Isotopenola*, genre jamais mentionné en Côte d'Ivoire auparavant, est pourtant très abondante dans la mosaïque forêt-savane de Zougoussi. Le taux d'endémisme à Zougoussi est relativement faible par rapport à celui de la forêt de la forêt du Banco qui est pour le moment d'environ 40% (**Zon et al., 2013**), confirmant la relative pauvreté de l'écotone forêt-savane en espèces sténotopes par rapport au massif forestier de la forêt du Banco.

Parmi les espèces connues dans la mosaïque forêt-savane de Zougoussi, 5 sont afrotropicale et communes à la région guinéo-congolaise, (soit 23% des espèces connues). Il s'agit de : *Arlesiella saprophila*, *Cephalachorutes delamarei*, *Collophora africana*, *Mesaphorura occidafricana* et probablement *Willemia tondoh* sp. nov. qui sont confinées dans cette région qui s'étend du sud du Sénégal à l'ouest de l'Ouganda et au nord de l'Angola (**Gonmadje et al., 2012**). Il s'agit d'une grande zone d'endémisme couvrant une superficie de 2,8 millions de km² et renfermant le principal massif de forêts denses humides d'Afrique (**White, 1983**). **Massoud (1967)** soupçonnait la faune des Collemboles africains d'être très riche en Pseudachorutinae, notamment des formes probablement dérivées du genre *Pseudachorutes* : *Arlesiella*, *Arlesia*, *Linnaniemia*, *Aethiopella* et *Furculanurida*. Cette richesse est confirmée en région guinéo-congolaise notamment dans la forêt de la forêt du Banco (forêt de 3000 ha située au dans la ville d'Abidjan, Sud de la Côte d'Ivoire) où l'on dénombre 6 genres pour 14 espèces (probablement l'un des records mondiaux en nombre d'espèces de Pseudachorutinae) (**Zon et al., 2013**). Cependant, cette richesse est peu perceptible dans la mosaïque paysagère de Zougoussi car seulement 6 espèces de Pseudachorutinae sont répertoriées bien que ce nombre semble être en deçà de la réalité vu la variabilité des pièces buccales observées au niveau des spécimens examinés et répertoriés

dans nos fiches d'espèces. Pour ces spécimens, un examen taxonomique complet serait nécessaire pour établir définitivement la variabilité spécifique de cette sous-famille dans la mosaïque forêt-savane de Zougoussi. Ce travail nécessitera également la reconstitution des types en mauvais état dans les collections de référence du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. L'espèce *Willemia tondoh* sp. nov. (Hypogastruridae) décrite ici, serait également une espèce commune de la région guinéo-congolaise. Et il est fort probable que le spécimen collecté par **Murphy (1965)** en Gambie et identifiée comme *W. brevispina* (espèce du groupe *buddenbrocki* décrite en Amérique du Sud) soit *W. tondoh* sp. nov. ou une espèce très voisine, puisque la Côte d'Ivoire et la Gambie sont relativement proches (pays ouest africains) et appartiennent toutes les deux à la même région biogéographique (région guinéo-congolaise).

Le peuplement de Collemboles de la mosaïque paysagère de Zougoussi comporte actuellement 9 espèces tropicales ou pantropicales connues soit 41% des taxons identifiés. Il s'agit de *Folsomides centralis*, *Folsomina onychiurina*, *Isotomiella nummulifer*, *Isotomiella symetrimucronata*, *Megolothorax laevis*, *Rhodanella minos*, *Songhaica nigeriana*, *Sphyrotheca implicata* et *Xenylla villiersi*. Les quatre premières d'entre elles, bien définies, sont particulièrement communes en régions tropicales et sont parthénogénétiques. Enfin, 3 espèces, soit 14% des espèces connues, sont cosmopolites ou à très large répartition, et également parthénogénétiques : *F. americanus*, *F. parvulus* et *H. thermophila*. Les espèces à large distribution (tropicale, pantropicale et cosmopolite) présentes dans la mosaïque paysagère de Zougoussi sont toutes des Isotomides ou des Symphypleones à l'exception de *M. laevis* et *X. villiersi*. L'espèce *B. coatesi* a une distribution biogéographique, pour le moment, indéterminée puis qu'elle est connue seulement en Afrique du Sud et maintenant signalée en Côte d'Ivoire (Afrique de l'Ouest).

Biogéographie historique du groupe *Willemia Buddenbrocki*

La présence de *W. tondoh* sp. nov. et *W. nosyboraha* (les deux espèces basales de la phylogénie du groupe *buddenbrocki*) respectivement en Côte d'Ivoire (Afrique de l'ouest) et à Madagascar, ainsi que celle de *W. zeppelini* au Brésil (espèces n'appartenant pas au groupe *buddenbrocki*, mais proche phylogénétique des deux premières citées), suggèrent une diversification biogéographique trans-atlantique Sud du groupe *buddenbrocki* à partir d'une origine Afro-malgache (**Matile, 1990**). Ce type de distribution se retrouve également chez les Collemboles du genre *Kenyura* (**Palacio-Vargas et Deharveng, 2010**), et a été mentionnée dans de nombreux groupes d'arthropodes, notamment par **Jeannel (1961)**. De l'origine Afro-

malgache, le groupe *buddenbrocki* se serait diversifié en trois lignées : *W. Buddenbrocki*, *W. wandae* + et *W. annapurna* +. Il faut noter que *W. Buddenbrocki*, même si elle est à l'origine décrite d'un vignoble près d'Edsheim en Allemagne, présente une distribution assez large (Figure 19 de la section III.2.2. ; page 103), ce qui rend difficile d'inférer sa région d'origine. De façon intéressante, la présence d'un grand nombre d'espèces, *W. Buddenbrocki*, *W. wandae*, *W. annapurna*, *W. nepalensis*, *W. delamarei* et *W. setonychia*, dans une ou les deux provinces indiennes et himalayennes, semble montrer que cette zone est un centre de diversification ou de spéciation pour le reste du groupe *buddenbrocki*, qui a colonisé plus largement le Sud-Est asiatique avec *W. nadchatrami*, *W. brevispina*, *W. deharvengi* et *W. antennomonstrum* jusqu'à la Nouvelle Calédonie au Sud (*W. neocaledonica*), et au Nord-Est de la Chine (*W. dhaesei*).

Ces hypothèses biogéographiques sont en contradiction avec celles de **D'Haese (2000)** qui a supposé un tracé gondwanien excluant l'Afrique et une diversification trans-pacifique sud du groupe *buddenbrocki* avec pour origine ancestrale la région Indienne en raison des positions basales des espèces indiennes dans l'arbre phylogénique qu'il a obtenu à l'époque sans les espèces typiquement africaines du groupe. Cependant, bien qu'il soit principalement présent dans l'hémisphère sud, le groupe *buddenbrocki* n'est pas connu à ce jour dans la partie la plus méridionale d'Amérique du Sud, d'Afrique du Sud, d'Australie (**Greenslade 1994**) et de Nouvelle-Zélande, réfutant une distribution gondwanienne. De même, l'arbre phylogénétique obtenu dans ce travail, montre plutôt que ce sont les espèces afro-Malgaches qui sont à la base du groupe.

Au niveau du genre, la distribution holarctique des lignés les plus basales (groupe *anophthama*, groupe *denisi* et *W. multilobata*) est confirmée dans ce travail (voir **Figure 19** de la section III.2.2. ; page 103). La région holarctique est probablement l'aire ancestrale du genre (**D'Haese, 2000**). Récemment, **Prinzing et al. (2014)** ont montré que la plupart des espèces des lignés basales (de *W. multilobata* à *W. denisi*) de la phylogénie du genre *Willemia* sont tolérantes à la sévérité de l'environnement (notamment les environnements xérique, hydrique, arctique, alpine, acide ou métallique) et vivent en majorité sur les continents de l'ex-Laurasie. Seules deux espèces tropicales, *W. trilobata* et *W. namibiae* trouvées dans la partie australe de l'Afrique, supportent les environnements sévères, notamment xériques. De même, ces dernières seraient psammophiles (**D'Haese, 2000**), mode de vie ancestral du genre consistant en la vie dans les habitats sableux (**Sterzyńska et Ehrnsberger, 1997**). Ces informations militent en faveur de l'hypothèse de **D'Haese (2000)** selon laquelle la dispersion du genre de la région holarctique vers la région afrotropicale s'est opérée par le clade formé

par ces deux espèces. Aussi, *W. tondoh* serait-elle la forme généraliste (édaphique) de *W. nosyboraha* (psammobioles) (Thibaud *et al.*, 2015) et vice-versa vu que ces deux espèces sont très proches dans la phylogénie avec des modes de vie différents. Si ces hypothèses biogéographiques sont fondées, les courants marins seraient l'un des modes de dispersion les plus probables qui favoriserait les déplacements sur de si grandes distances (d'un continent à l'autre) comme soupçonnés par Thibaud (2007). L'étude phylogénétique de plusieurs autres groupes pourrait permettre de vérifier différentes hypothèses proposées sur la biogéographie historique des Collemboles.

Influence de l'utilisation du sol sur l'abondance et la diversité biologique des de Collemboles

Efficacité des méthodes d'échantillonnage

Dans le présent travail, les deux méthodes utilisées (Berlèse et piègeage Pitfall) présentent chacune environ 88% d'efficacité. La combinaison de ces deux méthodes augmente certes l'effort d'échantillonnage (c'est-à-dire le temps et l'effort consenti à l'échantillonnage) mais également l'efficacité jusqu'à 93%. Querner et Bruckner (2010) ont constaté que sur un total de 70 espèces collectées, 13 en moyenne par site ont été échantillonnées par les piègeages (pitfall), 17 par les Berlèses et 25 en combinant les deux méthodes. Ils ont expliqué cette augmentation de l'efficacité d'échantillonnage par la complémentarité entre ces deux méthodes : la plupart des espèces épédaphiques (active à la surface et dans la litière) sont collectées par les pièges pitfalls et celles eu-édaphiques (dans le sol) par les Berlèses à partir des échantillons de sol. Cependant, certains individus d'espèces eu-édaphiques peuvent être pris dans les pièges pitfalls, de même des spécimens considérés comme épédaphiques peuvent se retrouver dans les Berlèses. Dans le premier cas, il s'agit généralement d'individus perturbés (ou attirés) par la mise en place des pièges tandis que dans le second cas, ce sont pour la plupart des juvéniles ou adultes migrants dans le sol pour fuir des conditions défavorables de surface (la sécheresse par exemple).

Effet de la mise en culture des milieux naturels

Cette étude montre que la mise en culture de la forêt ou de la savane a un effet dépressif sur la faune du sol. Cette assertion se justifie par la chute de la densité et la diversité spécifique (richesse spécifique et indices de diversité) des Collemboles dans les cultures d'igname au niveau de la litière. Cette baisse de la densité et la diversité serait due aux modifications du microclimat et du couvert végétal causées par le défrichement et la pratique

du brûlis. Un certain nombre d'auteurs ont montré l'effet de l'utilisation des sols sur les communautés des Collembolés (**Ponge et al., 2003 ; Sousa et al., 2004, 2006 ; Chauvat et al., 2007**). Récemment, **Bergum et al. (2014)**, lors d'une étude sur la dynamique saisonnière et l'effet de l'utilisation des sols sur les communautés des microarthropodes au Népal, ont obtenu les faibles densités et diversités dans les milieux cultivés (comparés à la forêt). **Zhang et al. (2014)**, au cours d'une étude sur les effets de l'utilisation des sols sur les Collembolés actifs de l'hiver dans la plaine de Sanjiang au Nord de la Chine, ont montré que la conversion des milieux naturels humides en milieux de cultures entraîne une baisse significative de l'abondance dans le champ de soja et les plantations forestières pendant l'hiver. Ces auteurs ont attribué ces changements à la destruction des microhabitats, à la modification de la température et le taux d'humidité au niveau du sol ainsi qu'à la diminution de la teneur en matière organique induites par le travail du sol. Des résultats similaires ont été également publiés sur la macrofaune du sol. **Mathieu et al. (2004)** ont trouvé une faible densité et richesse spécifique au niveau de la macrofaune du sol dans les rizières et les pâturages (types d'occupation du sol issus de la forêt après défrichage et brûlis) par rapport à la forêt primaire en Amazonie de l'Est (Brésil). **Tondoh (2007)** a également constaté, dans une étude menée dans la zone de contact forêt-savane en Côte d'Ivoire, qu'à l'exception de la bananeraie (deuxième année d'occupation du sol), la mise en culture de la forêt se traduit par une réduction de la densité globale des macroinvertébrés du sol. **Koné et al. (2010)**, lors d'une étude dans la même zone de contact forêt-savane, ont trouvé une baisse de la diversité des fourmis terricoles avec l'intensification agricole. D'autres études ont montré également que la conversion de la forêt en culture ou sylviculture affecte la faune du sol (**Lavelle et Pashanasi, 1989 ; Hoekstra et al., 1995 ; Hasegawa et al., 2009**). Il a été constaté, par exemple, que la déforestation (**Gers et de Izarra, 1983 ; Mateos et Selga, 1991 ; Cassagne et al., 2004**) tout comme la reforestation des milieux naturels (**Jordana, 1987 ; Addison et al., 2003 ; Winkler et Toth, 2012**) cause une chute dans l'abondance et la richesse spécifique des communautés de Collembolés, en particulier des espèces endémiques (**Deharveng, 1996**). Cependant, nos résultats suggèrent que la faune endogée n'est pas affectée par les pratiques culturales, utilisées dans la mise en place des cultures d'igname, puisque la densité et la richesse spécifique des Collembolés dans le sol varient très peu et leurs valeurs dans les cultures d'igname sont plus fortes que dans les autres types d'occupation du sol, exceptées dans les jachères. De même, la composition du peuplement de Collembolés semble plus liée à l'ouverture / fermeture des habitats et à l'anthropisation qu'à la variation du taux d'humidité relative, du pH et de la teneur en carbone et en azote du sol dans les milieux étudiés.

Effet du feu sur la faune du sol

De nombreux travaux antérieurs ont montré que l'utilisation du feu dans les pratiques culturales a des impacts controversés sur la faune du sol en fonction de la préférence de l'habitat (épigé ou endogé), la mobilité, ou la quantité de sclérification dans la cuticule des différents groupes (**Wikars, 2001**). Lors d'une étude réalisée sur les effets des feux accidentels et contrôlés sur les microarthropodes du sol (notamment les acariens et Collembolés) en région pampéenne, **de Izarra (1977)** a conclu que le feu n'a pas d'impact sur les principaux groupes de microarthropodes du sol. De même, **Janion et al. (2016)** ont montré, lors d'une étude réalisée en Afrique du Sud sur les effets du feu à grande échelle sur les Collembolés, que les assemblages des espèces présentent plus de résistance au feu que de résilience après le feu. Par contre, **Collet (1998)** a rapporté dans son travail réalisé en Australie que les arthropodes de surface sont très affectés par les feux précoces, mais non par les feux subséquents. **Castano-Meneses et Palcios-Vargas (2003)** ont montré, à travers une étude menée dans la forêt semi-décidue de Mexico, que les fourmis sont sensibles aux feux. Selon **Huebner et al. (2012)**, le principal impact du feu sur les Collembolés et sur la faune du sol en général serait lié à la perte de la litière qui recouvre le sol. En effet, les Collembolés sont généralement plus abondants dans la litière constituée de bois morts, les brindilles et de feuilles accumulées au sol. Ces débris végétaux constituent des sources d'approvisionnement en nourriture pour de nombreuses espèces de la faune du sol, soit en les ingérant directement, ou soit en se procurant des microorganismes qui s'y développent (**Addison et al., 2003**). Ils constituent, également, pour ces espèces, des microhabitats stables (**Mathieu et al., 2004 ; Heiniger et al., 2015**). La destruction de la litière et du couvert végétal expose la faune du sol à des radiations solaires directes et constitue une modification microclimatique intolérable pour ces organismes (**Strehlow et al., 2002, Renaud et al., 2004**). Elle provoque également une diminution des ressources en carbone organique et des microorganismes utiles à la faune du sol (**Holden et Treseder, 2013**). La perte de la litière associée aux effets du feu aurait également un effet à long terme sur le système du sol tel que l'augmentation de la température du sol. Par exemple, **Swift et al. (1993)** ont trouvé que la température du sol a augmenté de 2 à 5°C à une profondeur de 10 cm sur une période de 16 mois, suite à un défrichement et brûlis de la forêt. **Huebner et al. (2012)** ont trouvé que l'effet du feu associé à la disparition du couvert végétal affecte les Collembolés à travers des modifications de l'humidité du sol puisque les Collembolés, comme la plupart des organismes des sols forestiers, sont adaptés à l'ombre et à l'humidité (**Takeda, 1987 ; Hasegawa et al., 2002 ; Strehlow et al., 2002**). Des

études menées sur l'influence du défrichement et du brûlis sur la diversité du peuplement des Collembolés dans la parcelle papetière de la piste de Saint-Elie en Guyane française, ont permis à **Betsch (2001)** de montrer que les perturbations sévères, telles que le défrichement fortement brûlé, ont un grand impact sur la dynamique des peuplements tandis que les perturbations moins fortes, comme le défrichement simple ou superficiellement brûlé, impactent peu les communautés. L'auteur a attribué ces variations dans la dynamique du peuplement à la baisse drastique de la matière organique et de l'humidité causée par le feu. Ces résultats sont similaires à ceux obtenus par **Shaw (1997)** cité par **Ponge *et al.* (2008)**. En réalité, ce qui diffère entre les deux types de brûlis dans ces expériences, c'est la conservation d'une partie de la litière dans le cas du défrichement superficiellement brûlé. Dès lors, nous convenons avec **Ponge *et al.* (2008)** que la disponibilité de la litière est l'un des facteurs clés qui influencent le maintien de la dynamique des communautés puisque dans notre cas, après le brûlis, le reste de la litière est ramassée et brûlée avant le buttage pour la culture d'igname.

Curieusement, la diversité des Collembolés dans la savane est proche de celle de la forêt sur notre site malgré la destruction quasi-annuelle de la biomasse de ce milieu par le feu. Le maintien de la dynamique des peuplements dans la savane serait dû à la redistribution de la faune sous les touffes d'herbes (**Mathieu, 2004**) et dans les bosquets servant de lieu de refuge avec disponibilité de ressources nutritionnelles et un microclimat favorable pendant la saison sèche (période des feux de brousse). Dans ce sens, certains auteurs soutiennent que la cyclicité de certaines perturbations au niveau du sol pourrait amener les communautés à s'adapter aux conditions changeantes, en synchronisant la dynamique de leur population avec le cycle de changement (**Usher, 1970 ; Takeda, 1987 ; Gauer, 1997**).

Influence de la reconstitution du couvert végétal

L'augmentation de la densité et la diversité des Collembolés dans les cultures mixtes et dans les jachères indique que ces deux types d'habitats offrent des conditions microclimatiques favorables aux activités de la faune du sol. En effet, dans les cultures mixtes, la reconstitution partielle d'un couvert végétal (constitué par les cultures diverses et les repousses des mauvaises herbes) susceptible de reconstituer la litière au sol et surtout la grande densité des bananiers contribuant au maintien d'un fort taux d'humidité et d'ombrage, pourraient être des facteurs importants qui favoriseraient la recolonisation post-perturbation et le maintien de la dynamique du peuplement de la faune du sol. Cette hypothèse est vérifiée également par la grande densité des macroinvertébrés du sol, trouvée par **Tondoh (2007)**, dans les bananeraies. De même, la grande quantité de la biomasse aérienne comme voûte de

protection du sol et surtout la bonne qualité de la litière des jachères à *Chromolaena odorata*, associée à la forte activité microbienne (**Tondoh et al., 2013**), source de nourriture, seraient des facteurs à l'origine de la grande densité et de la forte diversité des Collemboles dans ce type d'occupation du sol. Plusieurs auteurs ont montré qu'au cours de la période des jachères, il y a une succession d'espèces de plantes annuelles, herbacées pérennes, puis ligneuses (**Baar et al., 2000 ; Serpantié et Ouattara, 2001**). Cette diversité floristique pourrait être un facteur favorable à la recolonisation du milieu par la faune du sol. Ainsi, dans une mosaïque paysagère à forte pression anthropique où les agrosystèmes et les milieux naturels (forêt et savane dans le cas de notre étude) cohabitent et s'imbriquent, les jachères pourraient être des habitats alternatifs favorables à l'établissement de diverses communautés de la faune du sol issues de ces milieux naturels (**Mathieu et al., 2005**). Cela expliquerait les fortes similarités entre la forêt et la jachère d'une part et entre la savane et la jachère d'autre part. Au niveau de la macrofaune, **Koné et al. (2012a, 2012b)** et **Tondoh et al. (2013)** ont observé également une densité et une diversité des vers de terre trois fois plus élevées dans la jachère à *C. odorata* que dans la savane. Sous climat tempéré également, **Scheu et Schultz (1996)** ont observé que la diversité d'arthropodes du sol augmentait dans les jachères quatre ans après l'arrêt des cultures.

Reconstitution des communautés après les perturbations

La recolonisation par les communautés de la faune du sol, selon **Wikars (2001)**, commence généralement immédiatement après la perturbation et elle se fait par la dispersion et la colonisation par des survivants ou par des individus provenant des zones adjacentes épargnées. De même, les restes de la litière, dans les zones lacunaires non brûlées, pourraient être des zones importantes de sources d'approvisionnement en espèces (**Janion et al., 2016**). De plus, les caractéristiques du cycle de vie de certaines espèces les amènent à explorer rapidement les habitats ouverts (**Shaw, 1997**). Dans le cas de notre étude, ce sont surtout les Entomobryoidea et les Symphypleona qui sont les plus abondants dans les milieux ouverts dont les cultures d'igname et les cultures mixtes. En effet, ces groupes renfermeraient des espèces reconnues pour leur grande capacité de colonisation des milieux ouverts, souvent sous des conditions microclimatiques instables (**Sousa et Gama, 1994 ; Sousa et al., 1997 ; Sousa et al. 2004**). La plupart des auteurs expliquent cette importante adaptabilité (fitness) par la forte fécondité de ces espèces. Cette potentialité biologique qui s'apparente à une stratégie r (**Pianka, 1970 ; Fierer, 2007 ; Ponge, 2013**) est utilisée par certains organismes pour coloniser et se maintenir dans un environnement généralement défavorable. **Betsch (1980)** a

rapporté le cas du genre *Rastriopes* (Symphypleona, Bourlitiellidae), genre cosmopolite et très fréquent dans les forêts denses sèches de Madagascar, qui exprime sa résistance à la sécheresse par une explosion démographique. Dans la présente étude, les espèces de *Songhaica nigeriana* (Symphypleona, Sminthuridae) et *Sphaeridia sp.* (Symphypleona, Sminthurididae) dominantes dans les milieux ouverts, notamment dans les cultures d'igname, pourraient être considérées comme des espèces pionnières dans la recolonisation après les perturbations liées à la mise en culture. La proximité de la savane ou de d'autres milieux ouverts serait importante dans la recolonisation car ces habitats jouent vraisemblablement le rôle de milieux d'approvisionnement en faune à partir desquels ces espèces émigreraient à la conquête des milieux nouvellement ouverts. Elles seraient rejointes, puis remplacées par d'autres espèces (à dispersion plus lente et cycle plus long) issues des milieux fermés au fur et à mesure que la litière se reconstitue, avec la régénération de la végétation, jusqu'au rétablissement de la dynamique des peuplements (**Betsch 2001**).

Le temps de restauration de la dynamique des peuplements de la faune du sol, après une perturbation telle que le défrichement et le brûlis, est variable. **Decaëns et al. (1994)** ont constaté lors d'une étude en Colombie qu'après le passage du feu dans la savane, la communauté de macrofaune du sol se reconstitue en seulement 6 mois. Au niveau des Collembolés, le rétablissement partiel des communautés après une grande perturbation (un incendie sévère) a lieu 6 mois après (**Betsch 2001**) ; dans les zones où la perturbation est légère, l'abondance totale se rétablit en une année (**Malmström, 2006**). Selon, **Betsch (2001)**, le processus de restauration passe par une recharge progressive du sol en matière organique et parallèlement en humidité. Ce processus est très lent et peut prendre plus des dizaines d'années en fonction de la sévérité de la perturbation (**Bengtsson, 2002**), et sans doute, de la structure du paysage. Selon **Lindberg et al. (2005)** l'abondance des microarthropodes se rétablit souvent plus rapidement que la diversité et la composition spécifique du peuplement. Dans le cas de notre étude, deux ans seulement après la conversion des milieux naturels (forêt et savane) en agrosystème, la densité des Collembolés dans les cultures mixtes fait trois fois celle des cultures d'igname. Par contre, la diversité biologique atteint sa valeur maximale dans les jachères (moins de 10 ans). La recolonisation se fait donc dans un premier temps par un petit nombre d'espèces, les premiers colonisateurs, à reproduction rapidement. Cette recolonisation rapide serait favorisée par la grande richesse de la zone en espèces cosmopolites ou pantropicales. Ces espèces appelées « espèces tramp » ou « espèces vagabondes » (**Passera, 1993**) possèdent des caractéristiques biologiques (stratégie r, généralistes, pionniers, colonisateurs, migrants avec une grande plasticité écologique et une fréquente parthénogénèse) qualifiées par **Ponge (2013)** de « barbares » et qui favorisent leur expansion. Ainsi, la grande richesse spécifique des jachères et

des cultures mixtes par rapport à la forêt et la savane s'expliquerait par le fait que ces premiers milieux accueilleraient les espèces issues des deux derniers.

Effet de la cacaoculture sur les communautés des Collemboles

Dans les plantations de cacaoyers, la richesse spécifique (nombre moyen d'espèces par point d'échantillon) est intermédiaire et inférieures à celles des jachères. Ce milieu présente aussi des indices de diversité plus faibles et une équitabilité plus basse que les autres habitats échantillonnés. L'analyse canonique de correspondance révèle également une certaine particularité de cet habitat par rapport aux autres habitats du point de vue de sa composition spécifique. Les espèces associées aux plantations de cacaoyers lui sont pour la plupart spécifiques, ou sont peu abondantes dans les autres types d'occupation du sol. Pourtant, les plantations de cacaoyers ont une physionomie comparable à une forêt monospécifique : une canopée fermée, un sous-bois complètement dégagé et une grande biomasse de litière. Ces caractéristiques sont susceptibles de créer un microclimat favorable (une faible pénétration des rayons solaires et un fort taux d'humidité) à l'établissement de la faune du sol. Cependant, la particularité du peuplement de Collemboles observé dans les plantations de cacaoyers serait due à la qualité de la litière (**Tian *et al.*, 1993**) et aux modifications de certaines caractéristiques du sol au cours de l'évolution de cet habitat. En effet, la valeur élevée du C/N de la litière dans les plantations de cacaoyers (**Tondoh *et al.*, 2015**) et la richesse de cette litière en polyphénol (**Moço *et al.*, 2010**) auraient un impact négatif sur la faune qui y vit. **Tondoh *et al.* (2015)** ont également constaté une augmentation significative de la densité apparente indiquant une tendance à la compaction du sol liée aux activités humaines associées aux opérations de gestion de la plantation telles que la récolte, le désherbage et la replantation. **Dawoe *et al.* (2014)** a fait le même constat dans des plantations de cacaoyers au Ghana. Or, on sait que la compaction du sol est défavorable pour la faune endogée notamment les microarthropodes car elle réduit les pores dans lesquels ces animaux vivent (**Rusek, 1998 ; Santorufu *et al.*, 2015 ; Tondoh *et al.*, 2015**). Ainsi, **Koné *et al.* (2010)** ont observé une faible diversité des fourmis dans les plantations de cacaoyers par rapport aux cultures vivrières. Ils ont attribué cette faible diversité aux résidus toxiques des pesticides souvent utilisés lors de l'entretien phytosanitaire des plantations. **Tondoh *et al.* (2015)** ont constaté, dans les vieilles plantations de cacaoyers, un envahissement des vers de terre indicateurs des milieux dégradés. Aussi, la conversion des forêts semi-décidues en plantations de cacaoyers entraîne une perte drastique des espèces végétales de la forêt, remplacées par des espèces pionnières et des espèces exotiques (**Tondoh *et al.*, 2015**). Cette perte de la diversité floristique originelle au profit des espèces végétales exotiques aurait des incidences sur les espèces de Collemboles indigènes ou spécialistes des milieux originaux (ici

forêt et savane), tout comme la plantation d'arbres exotiques en Australie et au Portugal a provoqué la diminution de la richesse spécifique en Collemboles, avec en particulier une diminution des espèces spécialistes au profit des espèces de Collemboles généralistes (**Barrocas et al. 1998, Greenslade, 2007**).

Influence des variables environnementales sur la composition et la structuration des traits des espèces des Collemboles

Variables environnementales gouvernant l'assemblage des traits des Collemboles

La RLQ et les modèles linéaires et logistiques montrent que l'assemblage des traits morphologiques des Collemboles dépend de certains facteurs environnementaux à l'échelle locale. Parmi les facteurs environnementaux testés, la stratification verticale et le degré de fermeture / d'ouverture des habitats jouent un rôle prépondérant dans l'explication de la variation et de la distribution des traits au sein des différents types d'occupation du sol. Des résultats similaires ont été publiés récemment par **Salmon et al. (2014)** et **Widenfalk et al. (2015)**. Les premiers ont montré dans une étude à grande échelle (Europe) que les variations observées dans les traits des communautés de Collemboles sont liées à la stratification verticale, la forme de l'humus, l'ouverture / fermeture des habitats, l'humidité et l'acidité du sol et les facteurs géoclimatiques (altitude, pluviométrie). Ces facteurs environnementaux pourraient expliquer 23 à 70% de la variabilité des traits. Les seconds auteurs, utilisant l'approche des traits pour examiner les rôles relatifs de certaines variables environnementales (humidité du sol, hauteur végétale, biomasse et l'épaisseur de litière) et spatiales (relevés topographique) dans l'assemblage des communautés de Collemboles à l'échelle locale, ont confirmé le lien entre les traits et les variables environnementales et spatiales. Dans la présente étude, les facteurs environnementaux testés n'expliquent que 6 à 60% de la variabilité des traits à l'échelle locale, suggérant l'existence d'autres facteurs (la biomasse de litière, la température, la topographie, etc.) non pris en compte dans ce travail et qui expliqueraient le reste de la variation des traits.

Les liens entre traits et habitats traduisent les phénomènes d'adaptation qui permettent aux espèces de survivre et de se diversifier : ils sont donc reconnus depuis très longtemps au sein de la communauté scientifique des évolutionnistes et des taxonomistes. La notion de trait biologique lié à l'environnement était classique chez les auteurs qui étudiaient la faune souterraine, où cette corrélation est souvent spectaculaire (**Jeannel, 1923**). Chez les Collemboles par exemple, **Absolon (1900)** lie le développement spectaculaire des antennes de l'espèce *Verhoeffiella longicornis* (Absolon, 1900) à son habitat souterrain. Une utilisation généralisée de ces corrélations en écologie des communautés de Collemboles a été formalisée voici plus de 70 ans par **Gisin (1943)**. Cet auteur a dégagé des ensembles de traits

caractéristiques associés à différentes formes de vie (épigée, hémiedaphique et eu-édaphique) en rapport avec la stratification verticale du sol. Cette approche a été depuis reprise par de nombreux collemboles (Hågvar, 1983 ; Rusek, 2007). Des études récentes ont confirmé que cette stratification verticale est l'un des gradients environnementaux clés selon lequel la plupart des Collembolés sont distribués (Ponge 1993 ; Ponge *et al.*, 2003 et 2006). Une gamme très étendue de corrélations traits-habitats a récemment été testée statistiquement à l'échelle régionale (Salmon *et al.*, 2014) et locale (Widenfalk *et al.*, 2015), que ce soit en lien avec la stratification du sol ou avec les gradients de fermeture / ouverture des habitats, dont l'impact significatif sur la distribution des traits morphologiques des Collembolés a été illustré par Salmon *et al.* (2014). Des études récentes sur les fourmis, ont également montré que les traits morphologiques des arthropodes diffèrent en fonction de la complexité des habitats à l'échelle locale (Farji-Brener *et al.*, 2004 ; Gibb et Parr, 2010 ; Yates *et al.*, 2014).

Structuration des traits en réponses aux changements environnementaux

Dans la présente étude, les espèces associées aux strates superficielles du sol des habitats ouverts généralement anthropisés, notamment les cultures d'igname, cultures mixtes et la savane, présentent en général des traits d'adaptation à la vie de surface : une grande mobilité (longues pattes et furca), des organes sensoriels très développés, notamment la plaque oculaire (de plus de 5 ocelles par côté) et les organes de relation avec l'environnement (longues antennes et présence de trichobothries), une grande taille souvent associée à un corps de forme sphérique, des écailles et la présence de pigment sur le corps (coloration uniforme ou pattern de coloration). A cet égard, nos résultats sont similaires à ceux obtenus par Salmon et Ponge (2012) et Salmon *et al.* (2014), et confirment dans l'ensemble les idées de Gisin (1943). Chez d'autres groupes comme les fourmis, les traits relatifs à la grande mobilité (longues pattes) et à la grande capacité visuelle (yeux en position plus dorsale) sont également associés aux habitats simplifiés (Gibb et Parr, 2013 ; Yates *et al.*, 2014). La plupart des auteurs soutiennent que ces traits jouent un rôle important dans l'exploration rapide de l'environnement. En effet, dans un environnement ouvert, hostile et instable (très éclairé et probablement moins humide) où les ressources sont distantes, la grande mobilité et la grande capacité sensorielle seraient nécessaires pour l'exploration du milieu, ainsi que pour la détection à distance des ressources ou d'éventuels dangers liés à la prédation et pour y échapper (Bauer et Christian, 1987 ; Baatup *et al.*, 2006). Gibb et Parr (2013) ont vérifié cette assertion expérimentalement dans le cas de la recherche et de l'occupation des ressources par les fourmis. Ils ont constaté que les fourmis qui ont une grande taille, de longues pattes et une bonne capacité visuelle, sont les premières à découvrir les ressources tandis que celles qui les monopolisent ont des capacités locomotrices et des organes

de sens peu développés, et se déplacent peu. La grande taille et la forme sphérique seraient des traits de protection contre la dessiccation (**Kaersgaard et al., 2004 ; Bokhorst et al., 2012**) pour supporter l'instabilité du milieu. Le rôle exact joué par les écailles chez les Collemboles n'est pas encore élucidé, mais leur évolution et leur grande diversification chez les Entomobryidae, Paronellidae et Tomoceridae (**Zhang et al., 2014**), groupes généralement épigés, fait penser à un revêtement cuticulaire de protection contre la dessiccation. La pigmentation variée, notamment le pattern de coloration serait utile pour éviter les prédateurs par signalisation de couleur (**Bellinger, 1960 ; Oliveira et Deharveng, 1994**). Cependant, la dominance des traits de la vie endogée (corps dépigmenté avec yeux et furca absents et une taille relativement réduite) observée dans les cultures d'igname (milieux ouverts et très anthropisés) suggère que les pratiques culturales (abattis, brûlis et buttage) utilisées pour la mise en place de ces cultures affectent les espèces épigées, contrairement à la faune endogée (**Huebner et al., 2012**). L'association de l'appareil buccal de type broyeur (pièces buccales complexes) à la fois aux habitats ouverts et à la vie hypogée suggère que, dans ces milieux, la préférence pour les aliments solides (nécessitant une mastication) est plus développée. Il faut noter cependant que ce type d'appareil buccal est le plus répandu chez les Collemboles (**Massoud, 1967**). Dans la présente étude, 86% des espèces possèdent des pièces buccales complexes (appareils buccal de type broyeur). De même, les pièces buccales réduites (ou simplifiées) sont de morphologie très variée (Cassagau, 1968) et correspondent sans doute à tout un ensemble de régimes alimentaires différents, alors que les broyeuses sont quasiment les mêmes chez tous les autres Collemboles. Chez les fourmis, également, les pièces buccales relatives à la mastication (longues mandibules) sont également associées aux habitats ouverts (**Santana et al., 2011 ; Yates et al., 2014**).

Dans les habitats semi-ouverts (ou semi-fermés), comme les jachères, les traits dominants sont ceux de la vie hémiedaphique dans la litière. Les traits relatifs à la locomotion et aux relations avec l'environnement sont peu développés : courtes pattes avec absence d'empodium à la base du tibiotarse et courte furca, absence de trichobothries et d'écailles, courtes antennes et yeux moins développés (moins de 5 ocelles). Les traits tels que taille moyenne, forme trapue ou allongée, coloration sombre, présence d'organe post-antennaire (OPA) plus ou moins complexe et appareil buccal simplifié (type suceur) y sont également associés. En effet, les habitats semi-ouverts présentent, de par le couvert végétal et l'abondance de la litière, un microclimat stable (faible fluctuation de l'humidité et de la température) et favorable aux activités biologiques. De même, les ressources y sont en abondance (intense activité microbiologique) (**Tondoh et al., 2013**) et il n'est pas nécessaire de se déplacer rapidement et de parcourir de longues distances pour y avoir accès (**Hassall et al., 1986 ; Mebes et Filser, 1997**). Cependant, un tel environnement étant marqué par une forte activité trophique

(Ferguson et Joly, 2002 ; Best et Welsh, 2014 ; Liu *et al.* 2015), l'usage de la furca est nécessaire pour échapper, par sauts, aux prédateurs (Bauer et Christian, 1987). De même, la présence des épines anales, chez certaines espèces inféodées à ces habitats, suggère que ce trait pourrait servir de dispositif anti-prédateur. La présence fréquente d'OPA plus complexes chez des espèces eu-édaphiques et hémiedaphiques a été signalée également par Salmon et Ponge (2012) et Salmon *et al.* (2014). Cet organe, relié au protocérébron par un seul neurone, serait probablement un organe sensoriel de l'odorat, l'humidité ou la température (Altner et Thies, 1976). Les OPA complexes censés être plus sensibles aux caractéristiques de l'environnement immédiat (Altner et Thies, 1976), pourraient compenser, selon Salmon *et al.* (2014), l'absence complète d'yeux et la réduction d'autres organes sensoriels observés chez les espèces euedaphiques, offrant une meilleure adaptation dans les couches profondes du sol. Cependant, aucune étude fonctionnelle, structurale ou ultra structurale ne permet actuellement de confirmer cette hypothèse. L'absence d'écailles, chez les espèces édaphiques, c'est-à-dire les espèces vivant dans les couches profondes du sol, soutient l'hypothèse que ce trait jouerait un rôle de protection contre la dessiccation. Le couvert végétal, la couche de la litière ou du sol représente, pour ces espèces peu protégées, un habitat stable et un abri contre les rayons du soleil, la température et la fluctuation de l'humidité (Widenfalk *et al.*, 2015). De même, les espèces de forme trapue se déplaceraient plus facilement dans les couches accumulées de litière et de l'humus (Salmon *et al.*, 2014) que dans les micro-galeries du sol où la forme allongée (vermiforme) serait plus adaptée (Gisin, 1943).

Curieusement, les habitats fermés comportent à la fois les traits d'espèces des milieux ouverts et ceux des milieux semi-ouverts. Ce résultat est contradictoire avec celui de Salmon *et al.* (2014), à savoir que les traits retrouvés le plus fréquemment en forêt étaient ceux liés à la vie endogée (antennes, pattes et furca réduites et OPA développé...). Deux hypothèses pourraient expliquer un tel résultat. La première est le fait que notre zone d'étude est un écotone où forêt et savane s'entremêlent avec souvent une lisière diffuse. Ainsi, des espèces de grande mobilité et de grande capacité sensorielle, généralement généralistes, se déplaceraient en forêt à la recherche de ressources (Vannier, 1979 ; Bengtsson *et al.*, 1994). En revanche, celles qui ont une faible mobilité et une faible capacité sensorielle, généralement spécialistes, ayant une aire de dispersion faible, se limiteraient à leur milieu de prédilection (Ponge 2013). La deuxième hypothèse est liée au fait que les forêts du site d'étude sont des forêts secondaires jeunes (Devineau, 1984) ou qui ont évolués à partir de site savanicole et qui ont conservé certains taxons originels.

**CONCLUSION ET
PERSPECTIVES**

L'objectif principal de ce travail était de caractériser la diversité et la structure du peuplement de Collemboles dans les principaux types d'occupation du sol de la mosaïque paysagère forêt-savane de Zougoussi. La faune de Collemboles du pays étant peu connue, une étude taxonomique a été réalisée pour déterminer le statut des taxons récoltés et les affinités du peuplement par rapport à la faune mondiale. Puis une analyse phylogénique du genre *Willemia*, intégrant une espèce décrite dans la zone d'étude, a été effectuée pour discuter la biogéographie historique du genre et surtout du groupe *buddenbroki*.

La mosaïque paysagère de Zougoussi compte au total 53 espèces appartenant à 39 genres et 14 familles. Vingt-deux de ces espèces sont connues de la science et 31 sont non encore décrites ou identifiées. Parmi ces dernières, 10 espèces sont considérées comme nouvelles pour la science et 21 ont un statut provisoirement indéterminé. Quatorze pourcent environ des espèces décrites sont pour le moment considérées comme endémiques, 23% sont afrotropicales et communes à la région Guinéo-congolaise, 41% sont des espèces tropicales ou pantropicales et 14% sont cosmopolites ou à large répartition. Au niveau générique, 14 genres sur les 39 sont nouveaux pour la Côte d'Ivoire. Sur les 22 espèces connues de Zougoussi, 8 sont déjà mentionnées en Côte d'Ivoire et 14 sont nouvelles pour ce pays. Comparé avec la forêt de la forêt du Banco, le peuplement de la mosaïque paysagère de Zougoussi est plus pauvre en espèces, soit 53 taxons contre 67 dans la forêt de la forêt du Banco bien que l'échantillonnage dans cette aire protégée fût très hétérogène par rapport à celui effectué dans la présente étude.

Le cladogramme obtenu à partir de l'analyse phylogénétique du genre *Willemia* incluant l'espèce trouvée dans la zone d'étude (*W. tondoh* sp. nov.) montre que cette dernière occupe la position la plus basale du groupe *buddenbrocki* avec *W. nosyboraha* trouvée à Madagascar. La confrontation de la distribution biogéographique avec l'arbre phylogénétique du genre *Willemia* suggèrent une diversification biogéographique trans-atlantique sud du groupe *buddenbrocki* à partir d'une origine Afro-malgache. Par ailleurs, l'origine probablement holarctique du genre suggérée par les travaux antérieurs demeure valable dans la présente étude.

L'analyse de l'évolution des communautés de Collemboles suivant la chronoséquence d'occupation du sol montre que la mise en culture de la forêt ou de la savane a un effet dépressif sur la faune du sol. Cela se traduit par la chute de la densité et de la diversité biologique des Collemboles dans les cultures d'igname. Cependant, la recolonisation post-perturbation du milieu commence immédiatement après la mise en culture et se traduit par une augmentation de la densité et la diversité des Collemboles dans les cultures mixtes (un an après la mise en culture). Cette recolonisation se fait dans un premier temps par un petit

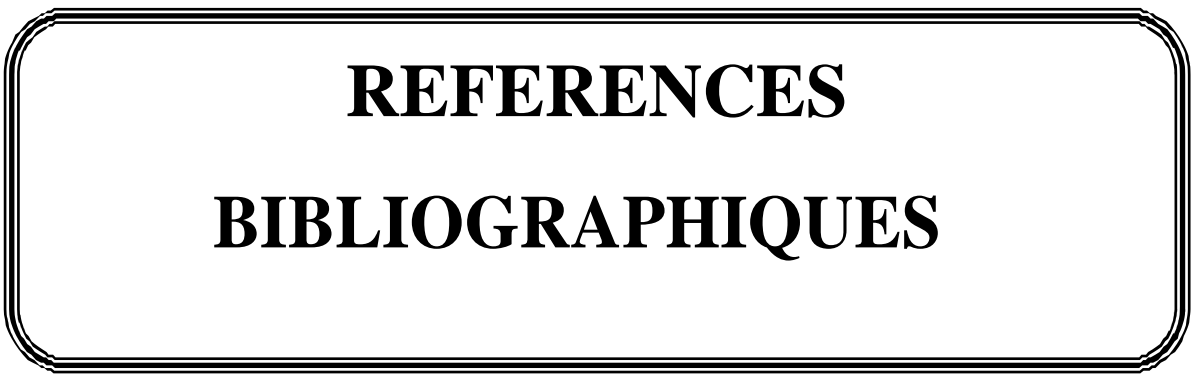
nombre d'espèces pionnières, à forte fécondité, appartenant aux Entomobryoidea et Symphypleona. La diversité biologique des Collemboles atteint sa valeur maximale dans les jachères (entre 5 et 6 ans). Ce type d'occupation du sol se distingue ainsi comme un système d'utilisation du sol alternatif favorable à la conservation de la biodiversité. Par contre, l'évolution du milieu en plantation de cacaoyers semble avoir une incidence sur la biodiversité à long terme se traduisant par une richesse spécifique relativement inférieure à celles des jachères et surtout par des indices de diversité et une équitabilité plus faible. Cette situation serait liée à la qualité de la litière produite par les cacaoyers et aux modifications des propriétés physiques du sol (notamment la tendance à la compaction du sol) ainsi que la perte de la diversité floristique originelle au profit des espèces végétales exotiques induites au cours de l'évolution de cet habitat.

L'analyse des relations entre les traits et les variables environnementales montre que l'assemblage des traits morphologiques des Collemboles, à l'échelle locale, est gouverné par un certain nombre de facteurs environnementaux dont la stratification verticale, le gradient de fermeture / ouverture des habitats et le degré d'anthropisation. Ces facteurs influencent de façon significative la distribution des 13 traits étudiés, mais n'expliquent pas la totalité de leur variation. La stratification verticale et le gradient de fermeture / ouverture des habitats jouent un rôle prépondérant dans la distribution des modalités de traits dans les différents types d'occupation du sol étudiés. Les espèces associées aux habitats ouverts présentent, en général, des traits d'adaptation à la vie de surface tandis que celles associées aux habitats semi-fermés présentent des traits de la vie hémiedaphique. Les habitats fermés, par contre, renferment les deux groupes de traits. Les facteurs testés n'expliquant pas la totalité de la variation des traits morphologiques étudiés, la prise en compte d'autres variables environnementales serait nécessaire afin de mieux expliquer cette variation.

Ce travail constitue une première approche dans la description des patrons de réponse des communautés de Collemboles suivant la chronoséquence d'occupation du sol. Il a contribué également à améliorer la connaissance taxonomique des Collemboles de Côte d'Ivoire car il a permis de renseigner tous les taxons répertoriés. Ainsi, le nombre d'espèces connues de ce pays est passé de 82 à 104 et le nombre de genres de 43 à 54. De même, deux nouvelles espèces, *Furculanurida emucronata* Zon *et al.*, 2014 et *Willemia tondoh* Zon *et al.*, 2015, sont décrites dans le présent travail et plusieurs clés d'identification sont proposées pour la faune de Côte d'Ivoire, notamment les clés des genres de la famille des Hypogastruridae, des sous-familles des Pseudachorutinae et Neanurinae. Du point de vue

phylogénétique et biogéographique, cette étude a apporté un plus dans la compréhension sur les affinités du peuplement des Collemboles de Côte d'Ivoire et surtout sur l'origine, la répartition et la diversification des espèces du genre *Willemia* et notamment celles du groupe *buddenbrocki*.

Cependant, un certain nombre de questions restent à résoudre. Au niveau de la taxonomie, plusieurs nouvelles espèces sont à décrire et le statut de celles qui sont considérées comme indéterminées doit être clarifié. Par ailleurs, certains taxons ont été identifiés partiellement pour des difficultés liées aux holotypes dans les collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (parce que soit ces holotypes sont en mauvais état, ou soit, ils sont insuffisamment décrits). Ces difficultés doivent être levées en reconstituant les collections et en redécrivant ou complétant la description des espèces types. De même, certains genres doivent être redécrits car ils sont insuffisamment définis. C'est le cas du genre *Furculanurida* dont la morphologie, dans son acception actuelle, chevauche celle des genres *Pseudachorutes*, *Stachorutes*, *Arlesiella* et *Kenya*. Du point de vue écologique, les résultats obtenus au cours de ce travail mériteraient d'être validés par une étude des Collemboles échantillonnés sur une année entière (prenant en compte toutes les saisons) ou sur plusieurs années afin de vérifier les effets saisons et inter-annuels. Enfin, l'histoire biogéographique de la faune étudiée, tributaire de nos connaissances sur les faunes encore très mal connues du reste de la région éthiopienne, représente un objectif à atteindre, à long terme, associé aux travaux taxonomiques.



REFERENCES
BIBLIOGRAPHIQUES

- Abbadie L. & Menaut J.-C., 2006. Geology, Landform, and Soil. In : *Lamto : Structure, Functioning, and Dynamics of Savanna Ecosystem, Part I : Environment*. Ecological Studies, 179, Abbadie L., Gignoux J., Le Roux X., Lepage M. (editors), Paris (France), pp 15-23.
- Absolon K., 1900. Über zwei neue Collembolen aus den Höhlen des Österreichischen Occupationsgebietes. *Zoologische Anzeiger*, 23 : 427-431.
- Addison J. A., Trofymow J. A. & Marshall V. G., 2003a. Abundance, species diversity and community structure of Collembola in successional coastal temperate forests on Vancouver Island, Canada. *Applied Soil Ecology*, 24 : 233-246.
- Addison J. A., Trofymow J. A. & Marshall V. G., 2003b. Functional role of Collembola in successional coastal temperate forests on Vancouver Island, Canada. *Applied Soil Ecology*, 24 : 247-261.
- Adis J., 1979. Problems of interpreting arthropod sampling with pitfall traps. *Zoologischer Anzeiger*, 202 : 177-184.
- Agusti N., Shayler P. S., Harwood D. J., Vaughan P. I., Sunderland D. K. & Symondson C. O.W., 2003. Collembola as alternative prey sustaining spiders in arable ecosystems : prey detection within predators using molecular markers. *Molecular Ecology*, 12 : 3467-3475.
- Altner H. & Thies G., 1976. The postantennal organ : a specialized unicellular sensory input to the protocerebrum in apterygoten insects (Collembola). *Cell Tissue Research*. 167 : 97-110.
- Alvarez T., Frampton G.K. & Goulson D., 2001. Epigeic Collembola in winter wheat under organic, integrated and conventional farm management regimes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 83 : 95-110.
- Asase A., Ofori-Frimpong K. & Ekpe K.P., 2009. Impact of cocoa farming on vegetation in an agricultural landscape in Ghana. *African Journal of Ecology*, 48 : 338-346.
- Assi-Kaudjhis C., Digbéhi Z. B., Roche E. & Leziné A.-M., 2010. Synthèse sur l'évolution des paléoenvironnements de l'Afrique occidentale atlantique depuis la fin de la dernière période glaciaire. Influences climatiques et anthropiques. *Revue Internationale de Géologie, de Géographie et d'Ecologie Tropicales*, 34 : 1-28.
- Astor T., Strengbom J., Berg M. P., Lenoir L., Marteinsdóttir B. & Bengtsson J., 2014. Underdispersion and overdispersion of traits in terrestrial snail communities on islands. *Ecology and Evolution*, 4 : 2090-2102.

- Baar R., Cordeiro M. D. R., Denich M. & Fölster H., 2000. Floristic inventory of secondary vegetation in agricultural systems of East-Amaonia. *Biodiversity and Conservation*, 13 : 501-528.
- Baatrup E., Bayley M. & Axelsen J. A., 2006. Predation of the mite *Hypoaspis aculeifer* on the springtail *Folsomia fimetaria* and the influence of sex, size, starvation, and poisoning. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 118 : 61-70.
- Balac R., 1999. Les économies pionnière prédatrices du milieu forestier : le cas de l'économie de plantation en Côte d'Ivoire. In : *L'homme et la Forêt Tropicale*. Bahuchet S., Bley D., Pagezy H. & Vernazza-Licht N. (Editors), pp. 429-437.
- Barra J. A., 1968. Contribution à l'étude du genre *Isotomiella* Bagnall, 1939. *Revue d'Ecologie et de Biologie du sol*, 5 : 93-98.
- Barra J.-A., 1997. Nouveaux Collemboles Entomobryomorphes des sables littoraux (partie terrestre) de la Province du Natal (Rep. Sud-Africaine) (Insecta : Collembola). *Journal of African Zoology*, 111 : 465-480.
- Barrocas H. M., da Gama M. M., Sousa J. P. & Ferreira C. S., 1998. Impact of reforestation with *Eucalyptus globulus* Labill. on the edaphic Collembolan fauna of Serra de Monchique (Algarve, Portugal). *Miscellanea Zoologica*, 21 : 9-23.
- Bauer T., Christian E., 1987. Habitat dependent differences in the flight behaviour of Collembola. *Pedobiologia*, 30 : 233-239.
- Bedos A., 1994. Les Collemboles édaphiques du massif du Doi Inthanon (Thaïlande): biodiversité et écologie en forêt tropicale. Thèse de Doctorat de l'Université Toulouse III, Toulouse, France, 320 p.
- Bedos A. & Deharveng L., 1991. *Cephalachorutes* gen. n., a new genus of tropical Neanuridae (Collembola). *Tijdschrift Voor Entomologie*, 134 : 145-153
- Bellinger P.F., 1960. Possible adaptative coloration in poduroid Collembola. *Entomological News*, 71(10) : 254-256.
- Bellinger P.F., Christiansen K.A & Janssens F., 2016. Checklist of the Collembola of the world. Consulté sur <http://www.collembola.org> le 22 Août 2016.
- Bengtsson J., 2002. Disturbance and resilience in soil animal communities. *European Journal of Soil Biology*, 38 : 119-125.
- Bengtsson G., Hedlund K. & Rundgren S., 1994. Food-dependent and density-dependent dispersal-evidence from a soil Collembolan. *Journal of Animal Ecology*, 63 (3) : 513-520.

- Berg M. P., Kniese J. P., Bedaux J. J. M. & Verhoef H. A., 1998. Dynamics and stratification of functional groups of micro- and mesoarthropods in the organic layer of a Scots pine forest. *Biology and Fertility of Soils*, 26 : 268-284.
- Berg P. M., Stoffer M., Harry H. & van den Heuvel, 2004. Feeding guilds in Collembola based on digestive enzymes. *Pedobiologia*, 48(5-6) : 589-601.
- Bergum F., Bajracharya M. R., Sitaula K. B., Sharma S., Ali S. & Ali H., 2014. Seasonal dynamics and land use effect on soil microarthropod communities in Mid-hills of Nepal. *International Journal of Agronomy and Agricultural Research*, 5 (2) : 114-123.
- Berlèse A., 1905. Apparacchio per raccogliere presto ed in gran numero piccoli arthropodi. *Redia* 2 : 85-89.
- Best M. L. & Welsh H. H., 2014. The trophic role of a forest salamander : impacts on invertebrates, leaf litter retention, and the humification process. *Ecosphere* 5 (2) : 1-19.
- Betsch J.-M., 1980. Elements pour une monographie des Collemboles Symphypleones (Hexapodes, Apterygotes). *Memoires du Museumnational d'Histoire naturelle*, 116 : 3-227.
- Betsch J.-M., 2001. La biodiversité dans les sols forestiers : quelle importance pour le fonctionnement et les usages de la forêt ? *Bois et forêts des tropiques*, 268 (2) : 69-78.
- Bilde T., Axelsen A. J. & Toft S., 2000. The value of Collembola from agricultural soils as food for a generalist predator. *Journal of Applied Ecology*, 37 : 672-683.
- Bird A. G., Chatarpaul L., 1986. Effect of whole-tree and conventional forest harvest on soil microarthropods. *Canadian Journal of Zoology*, 64 (9) : 1986-1993.
- Bitzer R. J., Rice M. E., Pilcher C. D., Pilcher C. L. & Lam W. K. F., 2005. Biodiversity and community structure of epedaphic and euedaphic springtails (Collembola) in transgenic rootworm Bt corn. *Environmental Entomology*, 34 : 1346-1376.
- Bokhorst S., Phoenix G. K., Bjerke J. W., Callaghan T. V., Huyer-Brugman F. & Berg M. P., 2012. Extreme winter warming events more negatively impact small rather than large soil fauna : shift in community composition explained by traits not taxa. *Global Change Biology*, 18 : 1152-1162.
- Bolger T., Joan K. J. & Julio Arroyo, 2013. The Collembola fauna of Irish forests – a comparison between forest type and microhabitats within the forests. *Soil Organisms*, 85(1) : 61-67.

- Börner, C., 1906. Das system der Collembolen, nebst beschreibung neuer Collembolen des Hamburger naturhistorischen museums. *Mitteilungen aus dem Naturhistorischen Museum in Hamburg*, 23 : 147-188.
- Boudreaux H. B. 1979. Arthropod phylogeny, with special reference to insects. John Wiley and Sons, New York.
- Bremer K., 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10 : 295-304.
- Bretfeld G., 2001. Symphypleona from Northwest and West Africa, collected in the years 1979-1986 by Johan Mertens, Gent (Insecta, Collembola). *Senckenbergiana Biologica*, 81 : 87-131.
- Bretfeld G., 2005. Collembola Symphypleona (Insecta) from the Republic of Yemen, Part 2 : Samples from the Isle of Socotra. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*, 77 : 1-56.
- Brose U., Martinez N. D. & Williams R. J., 2003. Estimating species richness : Sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. *Ecology*, 84(9) : 2364-2377.
- Brou Y. T., Oszwald J., Bigot S. & Servat E., 2005. Risques de déforestation dans le domaine permanent de l'Etat en Côte d'Ivoire : Quel avenir pour ces derniers massifs forestiers ? *Télé-détection*, 5(1-2-3) : 263-275.
- Bu W., Potapov M. B. & Gao Y., 2012. Littoral Willemia (Collembola : Hypogastruridae) of China with a description of two new species and a new case of convergence between Hypogastruridae and Onychiuridae. *Florida Entomologist*, 95 (3) : 580-586.
- Cadotte M. W., Carscadden K. & Mirotchnick N., 2011. Beyond species : Functional Diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48 : 1079-1087
- Camara A. A., Dugué P. & De Foresta H., 2012. Transformation des mosaïques de forêt-savane par des pratiques agroforestières en Afrique subsaharienne (Guinée et Cameroun). *European Journal of geography*, 627 : 1-25.
- Carapelli A., Convey P., Nardi F., Frati F., 2014. The mitochondrial genome of the antarctic springtail *Folsomotoma octoculata* (Hexapoda ; Collembola), and an update on the phylogeny of Collembolan lineages based on mitogenomic data. *Entomologia*, 2(190) : 46-55.
- Carapelli A., Liò P., Nardi F., van der Wath E. & Frati F., 2007. Phylogenetic analysis of mitochondrial protein coding genes confirms the reciprocal paraphyly of Hexapoda and Crustacea. *BMC Evolutionary Biology*, 8 : 1-13.

- Cassagnau P. 1968. L'évolution des pièces buccales et la polyténie chez les Collemboles. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 267 : 106-109.
- Cassagnau P., 1990. Des Hexapodes vieux de 400 millions d'années : Les Collemboles : Biologie et Evolution. 2. Biogéographie et Ecologie. *Année Biologique*, 4(29) : 1-69.
- Cassagnau P., 1996. Collemboles Paleonurini primitifs d'Afrique et de Madagascar. *Annales de la Société Entomologique de France*, 32 : 121-161.
- Cassagnau P. & Juberthie C., 1971. L'évolution du système neurosécréteur chez les insectes ; l'importance des Collemboles et des autres Aptérygotes. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 8 : 59-80.
- Cassagne N., Bal-Serin M. C., Gers C. & Gauquelin T., 2004. Changes in humus properties and Collembolan communities following the replanting of beech forests with spruce. *Pedobiologia*, 48(3) : 267-276.
- Cassagne N., Gers C. & Gauquelin T., 2003. Relationships between Collembola, soil chemistry and humus types in forest stands (France). *Biology and Fertility of Soils*, 37 : 355-361.
- Castaño-Meneses G., Palacios-Vargas G. J. & Cutz-Pool Q. L., 2004. Feeding habits of Collembola and their ecological niche. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 75(1) : 135-142.
- Castaño-Meneses G. & Palacios-Vargas G. J., 2003. Effect of fire and agricultural practices on neotropical ant communities. *Biodiversity and Conservation*, 12 : 1913-1919.
- César J., 1971. Etude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Thèse de doctorat de l'Université de Paris, France, 111p.
- César J. & Menaut J. C., 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : La savane de Lamto (Côte d'Ivoire). II. Le peuplement végétal. *Bulletin de Liaison des Chercheurs de Lamto*, 2 : 1-161.
- Chahartaghi M., Langel R., Scheu S. & Ruess L., 2005. Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios. *Soil Biology and Biochemistry*, 37 : 1718-1725.
- Chase J. M. & Leibold A. M., 2002. Ecological niches : linking classical and contemporary approaches, University of Chicago Press, Chicago, Illinois (USA), 212 p.
- Chase J. M. & Leibold A. M., 2003. Ecological niches : linking classical and contemporary approaches, University of Chicago Press, Chicago, Illinois (USA), 221 p.
- Chauvat M., Wolters V. & Dauber J., 2007. Response of Collembolan communities to land-use change and grassland succession. *Ecography*, 30 : 183-192.

- Chernova N. M., Potapov M. B., Savenkova Y. Y. & Bokova A. I., 2010. Ecological Significance of Parthenogenesis in Collembola. *Entomological Review*, 90(1) : 23-38.
- Christiansen K. & Bellinger P., 1995. The biogeography of *Collembola*. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 64 : 279-294.
- Chust G., Pretus J. L., Ducrot D., Bedos A. & Deharveng L., 2003. Identification of landscape units from an insect perspective. *Ecography*, 26 : 257-268.
- Chust G., Pretus J. L., Ducrot D., Bedos A. & Deharveng L., 2003. Response of soil fauna to landscape heterogeneity : determining optimal scales for biodiversity modeling. *Conservation Biology*, 17 : 1712-1723.
- Cole L., Buckland S. M. & Bardgett R. D., 2008. Influence of disturbance and nitrogen addition on plant and soil animal diversity in grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 40 : 505-514.
- Collet N. G., 1998. Effects of two short rotation prescribed fires in autumn on surface active arthropods in dry sclerophyll eucalyptus forest of west-central Victoria. *Forest Ecology and Management*, 107 : 253-273.
- Colwell R. K., 2006. EstimateS, statistical estimation of species richness and shared species from samples, version 7.5.2. User's guide and application. Téléchargé sur <http://put.oclc.org/estimates> le 21/02/2015.
- Cortet J., Ronce D., Poinot-Balaguer N., Beaufreton C., Chabert A., Viaux P. & Cancela da Fonseca J. P., 2002. Impacts of different agricultural practices on the biodiversity of microarthropod communities in arable crop systems. *European Journal of Soil Biology*, 38 : 239-244.
- Dao, H., 1999. Connaissance de l'environnement et système d'information géographique : le cas de la déforestation en Côte d'Ivoire. Thèse de Doctorat de l'Université de Genève, Genève, Suisse, 222 p.
- D'Haese C., 1998. *Willemia anophthalma-group* (Collembola : Hypogastruridae) : systematics, new species, distribution and habitats. *European Journal of Entomology*, 95 : 581-592.
- D'Haese C., 2000. Origine de la diversité et évolution des Collemboles Poduromorphes : Phylogénies morphologiques et moléculaires. Thèse de Doctorat du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France. 346 p.
- 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*, 269 : 1143-1151.

- D'Haese C., 2003a. Homology and morphology in Poduromorpha (Hexapoda, Collembola). *European Journal of Entomology*, 101 : 385–407.
- D'Haese C., 2003b. 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. & Weiner W. M., 1998. A review of *Willemia buddenbrocki*-group (Collembola, Poduromorpha, Hypogastruridae) with cladistic analysis. *Journal of Natural History*, 32 : 969-986.
- D'Haese C. A. & Thibaud J.-M., 2011. Description and phylogenetic position of a new *Willemia* species (Collembola : Hypogastruridae) from the littoral coast of Brazil. *Zootaxa*, 2932 : 33-40.
- Darwin, C., 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, Or, The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. New edition, New York, D. APPLETON AND COMPAGNY, 440 p.
- Davies W. M., 1928. On the economic status and bionomics of *Sminthurus viridis*. *Bulletin of Entomological Research*, 18 : 291-296.
- Dawoe K.E., Quashie-Sam J., Opong K.S., 2014. Effect of land-use conversion from forest to cocoa agroforest on soil characteristics and quality of a Ferric Lixisol in lowland humid Ghana. *Agroforestry System*, 88 : 87-99.
- de Bello F., Lavorel S., Diaz S., Harrington R., Cornelissen J. H. C., Bardgett R. D., Berg M. P., Cipriotti, P., Feld C. K., Hering D., Martins da S. P., Potts S. G., Sandin L., Sousa J. P., Storkey J., Wardle D. A. & Harrison P. A., 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19 : 2873-2893.
- de Izarra D. C., 1977. Les effets de l'emploi du feu sur les microarthropodes du sol dans la region semi-aride pampeenne. *Ecological Bulletins*, 25 : 357-365.
- Decaëns T., Lavelle P., Jiménez J. J., Escobar G. & Rippenstein G., 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. *European Journal of Soil Biology*, 30 : 157-168.
- Deharveng L., 1983a. Morphologie évolutive des Collemboles Neanurinae, en particulier de la lignée Néanurienne. *Travaux du Laboratoire d'Ecobiologie des Arthropodes Edaphiques de Toulouse*, 4 : 1-63.

- Deharveng L., 1983b. Collemboles de Papouasie (Nouvelle-Guinee) 2. *Coecoloba plumleyi* n. sp., Neanurinae cavernicole très évolué des Hautes Terres Centrales. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 119 : 59-62.
- Deharveng L., 1996. Soil Collembola diversity, endemism, and reforestation : a case study in the Pyrenees (France). *Conservation Biology*, 10 : 74-84.
- Deharveng L., 2004. Recent advances in Collembola systematics. *Pedobiologia*, 48 : 415-433.
- Deharveng L., Bedos A., Daugeron C. & Villemant C., 2015. Organization, usefulness and limitations of an ATBI (All Taxa Biodiversity Inventory) : the inventory of terrestrial invertebrates in the Mercantour National Park. *Zoosystema*, 37 (1) : 9-30.
- Deharveng L. & Oliveira E., 1990. *Isotomiella* (Collembola : Isotomidae) d'Amazonie : les espèces du groupe *delamarei*. *Annales de la Société Entomologique de France*, 26 (2) : 185-201.
- Delamare-Deboutteville C., 1947. Un intéressant Collembole des nids de *Spermestes* récolté par A. Villiers en Cote d'Ivoire. *Bulletin de Muséum*, 19 : 349-351.
- Delamare-Deboutteville C., 1948a. Recherches sur les Collemboles termitophiles et myrmécophiles. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 85 : 261-425.
- Delamare-Deboutteville C., 1948b. *Lepidocyrtus longithorax* sp. nov. récolté en Côte d'Ivoire par M. H. Alibert. *Bulletin du Muséum*, 20 : 178-179.
- Delamare-Deboutteville C., 1948c. Collemboles de Madagascar (première note). *Bulletin de la Societe Entomologique de France*, 53 : 38-41.
- Delamare-Deboutteville C., 1950. Recherches écologiques sur la microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. Thèse de Doctorat du Laboratoire Arago, Banyuls-sur-mer, 360p.
- Delamare-Deboutteville C., 1951a. Les dépendances du sol et les sols suspendus. Considérations sur les facteurs historiques en biocénotique. *Annales Biologiques*, 27 : 267-280.
- Delamare-Deboutteville C., 1951b. Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. *Vie et Milieu suppl. 1*. Herman & Cie, Paris (France), 360 p.
- Delamare-Deboutteville C., 1951c. Nouveaux Collemboles de la Côte d'Ivoire. *Bulletin du Muséum*, 23 : 280-286.
- Delamare-Deboutteville C., 1951d. Nouveaux Paronelliens de Côte d'Ivoire. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris*, 13 : 1072-1075.

- Delamare-Deboutteville C., 1952. Trois nouvelles espèces de Collemboles de la Côte d'Ivoire. *Revue Française d'Entomologie*, 19 : 240-243.
- Delamare-Deboutteville C., Jacquemart S. & Poivre C., 1969. Redescription de *Rhodanella minos* (Denis). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, 45 : 1-11.
- Delamare-Deboutteville C. & Paulian R., 1947. Cycle évolutif d'un peuplement nidicole en Basse Côte d'Ivoire. *Bulletin du Muséum*, 19 : 453-455.
- Delamare-Deboutteville C. & Paulian R., 1952. Faune des nids et terriers de Basse Côte d'Ivoire. *Lechevallier P.*, Paris (France), 116 p.
- Delamare-Deboutteville C. & Massoud Z., 1964. *Collophora remanei* n. sp., Collembole Symphypleone du Pérou et remarques sur le genre *Collophora* Richards et sa position systématique. *Zoologische Anzeiger*, 172(1) : 30-36.
- Dell'Ampio E., Szucsich N. U., Carapelli A., Frati F., Steiner G., Steinacher A. & Pass G., 2009. Testing for misleading effects in the phylogenetic reconstruction of ancient lineages of hexapods : influence of character dependence and character choice in analyses of 28S rRNA sequences. *Zoologica Scripta*, 38(2) : 155-170.
- Delmas J., 1967. Recherches écologiques dans la savane de Lamto : premier aperçu sur les sols et leur valeur agronomique. *La Terre et la Vie*, 3 : 216-227.
- Denis J. R., 1949. Sous-classe des Aptérigotes. In : *Traité de Zoologie*. Grassé P. P. (éditeur), Paris (France), pp 111-275.
- Denis J.-R., 1924. Sur les Collemboles du Muséum de Paris (1ère partie). *Annales de la Société Entomologique de France*, 93 : 211-260.
- Denis J.-R., 1942. Notes sur quelques Collemboles termitophiles. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, 4 : 1-19.
- Devineau J. L., 1976. Principales caractéristiques physiologiques et floristiques des formations forestières de Lamto (moyenne Côte d'Ivoire). *Annales de l'Université d'Abidjan* 9 : 274-303.
- Devineau J. L., 1984. Structure et dynamique de quelques forêts tropicales de l'Ouest africain (Côte d'Ivoire). *Travaux des Chercheurs de Lamto*, 5 : 291 p.
- Dias C. T. A., Berg P. M., de Bello F., Van Oosten R. A., Bílá K. & Moretti M., 2013. An experimental framework to identify community functional components driving ecosystem processes and services delivery. *Journal of Ecology*, 101 : 29-37.
- Dittmer S. & Schrader, S., 2000. Longterm effects of soil compaction and tillage on Collembola and straw decomposition in arable soil. *Pedobiologia*, 44 : 527-538.

- Dolédec S., Chessel D., ter Braak C., Champely S., 1996. Matching species traits to environmental variables : a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, 3 : 143-166.
- Dombos M., 2001. Collembola of loess grassland : effects of grazing and landscape on community composition. *Soil Biology and Biochemistry*, 33 : 2037-2045.
- Dromph M. K., 2003. Collembolans as vectors of entomopathogenic fungi. *Pedobiologia*, 47 : 245-256.
- Dupont M. L., Jahns S., Marret F., Ning S., 2000. Vegetation change in equatorial West Africa : time-slices for the last 150 ka. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 155 : 95-122.
- Durbešić P., Vujčić-Karlo S., Jelaska L. Š. & Pintarić K., 2006. Abundance and seasonal dynamics of arthropods in the meadow community Arrhenatheretum elatioris near Varazdin, Croatia. *Periodicum biologorum*, 108 : 3-10.
- Ertas B., von Reumont B. M., Wägele J., Misof B. & Burmester T., 2009. Hemocyanin suggests a close relationship of Remipedia and Hexapoda. *Molecular Biology and Evolution*, 26 : 2711-2718.
- Fanenbruck M., Harzsch S. & Wägele J. W., 2004. The brain of the Remipedia (Crustacea) and an alternative hypothesis on their phylogenetic relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101 : 3868-3873.
- Farji-Brener A. G., Barrantes G. & Ruggiero A., 2004. Environmental rugosity, body size and access to food : a test of the size-grain hypothesis in tropical litter ants. *Oikos*, 104 : 165-171
- Farris J. S., 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, 5 : 417-419.
- Ferguson H. S. & Joly O. D., 2002. Dynamics of sprintail and mite populations : the role of density dependence predation, and weather. *Ecological Entomology*, 27 : 565-473.
- Fierer N., Bradford M. A., & Jackson R. B., 2007. Toward an ecological classification of soil bacteria. *Ecology*, 88 : 1354-1364.
- Fjellberg A., 1998. The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part I : Poduromorpha. *Fauna Entomologica Scandinavica*, 35, Brill, Leiden, Boston, Cologne, 183 p.
- Ford J., 1938. Fluctuations in natural populations of Collembola and Acarina. *Journal of Ecology*, 2 : 350-369.
- Forge P., 1982. Nouvelle approche de la définition des saisons climatiques de la région de Lamto (Côte d'Ivoire). *Annales de l'Université d'Abidjan*, 15 : 7-25.

- Fountain M. T., Brown V. K., Gange A. C., Symondson W. O. C. & Murray P. J., 2007. The effects of the insecticide chlorpyrifos on spider and Collembola communities. *Pedobiologia*, 51 : 147-158.
- Fountain M. T. & Hopkin S. P., 2004. A comparative study of the effects of metal contamination on collembola in the field and in the laboratory. *Ecotoxicology*, 13 : 573-587.
- Fountain M. T., & Hopkin S.P., 2005. *Folsomia candida* (Collembola) : A “Standard” Soil Arthropod. *Annual Review of Entomology*, 50 : 201-222.
- Fox L. G., Coyle-Thompson A. C., Bellinger P. F. & Cohen W. R., 2007. Phototactic responses to ultraviolet and white light in various species of Collembola, including the eyeless species, *Folsomiacandida*. *Journal of Insect Science*, 7 : 1-12.
- Friedrich M. & Tautz D., 1995. Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of myriapods. *Nature*, 376 : 165-167.
- Gao, Y., Bu Y. & Luan Y.-X., 2008. Phylogenetic Relationships of Basal Hexapods Reconstructed from Nearly Complete 18S and 28S rRNA Gene Sequences. *Zoological Science*, 25(11) : 1139–1145.
- Gauer U., 1997. Collembola in Central Amazon inundation forests : strategies for surviving floods. *Pedobiologia*, 41 : 69-73.
- Gautier L., 1990. Contact forêt-savane en Côte d’Ivoire centrale : évolution du recouvrement ligneux des savanes de la Réserve de Lamto (sud du V-Baoulé). *Candollea*, 45 : 627-641.
- Gers C. & de Izarra D. C., 1983. Rupture de l’équilibre biocénotique des populations de Collemboles à la station de ski de Calmazeille-Formiguères (Pyrénées Orientales). *Bulletin de la Société d’Histoire Naturelle de Toulouse*, 119 : 63-69.
- Gibb H. & Parr C. L., 2010. How does habitat complexity affect ant foraging success ? A test of functional responses on three continents. *Oecologia*, 164 : 1061-1073.
- Gibb H. & Parr L. C., 2013. Does Structural Complexity Determine the Morphology of Assemblages ? An Experimental Test on Three Continents. *PLOS ONE*, 8 (5) : 1-7.
- Giribet G., Edgecombe G. D. & Wheeler W. C., 2001. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature*, 413 : 157-161.
- Gisin H., (1943). Okologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizer Exkursiongebiet Basels. *Revue Suisse de Zoologie*, 50 ; 131–224.

- Gockowski J. & Sonwa D., 2011. Cocoa intensification scenarios and their predicted impact on CO₂ emissions, biodiversity conservation, and rural livelihoods in the Guinea Rain Forest of West Africa. *Environmental management*, 48(2) : 307-321.
- Goloboff P., 1999. Analyzing large data sets in reasonable times : solutions for composite optima. *Cladistics*, 15(4) : 415-428.
- Gonmadje F. C., Doumenge C., Sunderland H. C. T., Balinga B. P. M. & Sonké B., 2012. Analyse phytogéographique des forêts d'Afrique Centrale : le cas du massif de Ngovayang (Cameroun). *Plant Ecology and Evolution*, 145(2) : 152-164.
- Grassé P. P., 1965. Traité de Zoologie. Tome 9 : Anatomie, Systématique, Biologie. Masson et Cie (editors), Paris, France, 1117 p.
- Greenslade P. J. M., 1988. Reply to R. A. Crowson's "Comments on Insecta of the Rhyne Chert" (1985 *Entomologia Generalis*, 11 (1/2): 097-098). *Entomologia Generalis*, 13 : 115-117.
- Greenslade P., 1994. Collembola. In : *Zoological Catalogue of Australia*, 22, Houston W.W.K. (editor), pp. 19-138.
- Greenslade P., 2007. The potential of Collembola to act as indicators of landscape stress in Australia. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 47 : 424-434.
- Greenslade P. & Ireson J. E., 1986. Collembola of the southern Australian culture steppe and urban environments : a review of their pest status and key to identification. *Journal of the Australian Entomological Society*, 25 : 273-291.
- Greenslade P., Simpson A. J. & Grgurinovic A. C. H., 2002. Collembola associated with fungal fruit-bodies in Australia. *Pedobiologia*, 46 : 345-352.
- Guilbert E. M. & Najt J., 1995. Canopy Arthropodes diversity in a new Caledonian primary forest sampled by fogging. *Pan-Pacific Entomologist*, 71 : 3-12.
- Gullan, P. J., Cranston S. P., 1994. The insects : an outline of entomology. Chapman & Hall, London (UK), 491 p.
- Haarlov N., 1947. A new modification of the tullgren apparatus. *Journal of Animal Ecology*, 16 : 115-121.
- Hågvar S., 1983. Collembola in Norwegian coniferous forest soils. II. Vertical distribution. *Pedobiologia*, 25 : 383-401.
- Handlirsch A., 1908. Die fossilen Insekten und die phylogenie der rezenten formen. Ein handbunch für Palaontologen und Zoologen. Wilhelm Engelmann, Leipzig (Allemagne), 1430 p.

- Handschin E., 1955. Considerations sur la position systématique des Collemboles. *Memoires de la Societe Royal d'Entomologie de Belgique*, 27 : 40-53.
- Hasegawa M., 2002. The response of Collembolan community to the amount and composition of organic matter of a forest floor. *Pedobiologia*, 46 : 353-364.
- Hasegawa M., Fukuyama K., Makino S., Okochi I., Tanaka H., Okabe K., Goto H., Takeo Mizoguchi T. & Sakata T., 2009. Collembolan community in broad-leaved forests and in conifer stands of *Cryptomeria japonica* in Central Japan. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44(8) : 881-890.
- Hassall M., Visser S. & Parkinson D., 1986. Vertical migration of *Onychiurus subtensis* (Collembola) in relation to rainfall and microbial activity. *Pedobiologia*, 29 : 175.
- Hättenschwiler S., Tiunov A. V. & Scheu S., 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 36 : 191-218.
- Heiniger C., Barot S., Ponge J.-F., Salmon S., Meriguet J., Carmignac D., Suillerot M. & Dubs F., 2015. Collembolan preferences for soil and microclimate in forest and pasture communities. *Soil Biology & Biochemistry*, 86 : 181-192.
- Hirst S. & Maulik S., 1926. On some arthropod remains from the Rhynie Chert (Old Red Sandstone). *Geological Magazine*, 63 : 69-71.
- Hoekstra J. M., Bell R. T., Launer A. E. & Murphy D. D., 1995. Soil arthropod abundance in coast redwood forest : effect of selective timber harvest. *Environmental Entomology*, 24 : 246-252.
- Holden S. R. & Treseder K. K., 2013. A meta-analysis of soil microbial biomass responses to forest disturbances. *Frontiers in Microbiology*, 4(163) : 1-17.
- Hooper D., Buchmann N., Degrange V., Diaz S.M., Gessner M., Grime P., Hulot F., Mermillod-Blondin F., Van Peer L., Roy J., Symstad A., Solan M. & Spehn E., 2002. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. In : Biodiversity and Ecosystem Functioning. Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P. (editors), Oxford University Press, New York, USA, pp. 195–208
- Hopkin S. P., 1997. Biology of the springtails (Insecta : Collembola). Oxford University Press, New York, 330 pp.
- Hopkin S. P., 1998. Collembola : the most abundant insects on earth. *Antenna*, 22 : 117-121.
- Hopkin S. P., 2007. A key to the Collembola (springtails) of Britain and Ireland. *Field Studies Council*, Shrewsbury (England), 245 p.

- Huebner K., Lindo Z. & Lechowicz M. J., 2012. Post-fire succession of Collembolan communities in a northern hardwood forest. *European Journal of Soil Biology*, 48 : 59-65.
- Huhta V., 1976. Effects of clear-cutting on numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates. *Annales Zoologici Fennici*, 13 : 63–80.
- Huhta V., Karppinen E., Nurminen M. & Valpas A., 1967. Effect of silvicultural practices on arthropod, annelid and nematode populations in coniferous forest soil. *Annales Zoologici Fennici*, 4 : 87-145.
- Huhta V. & Ojala R., 2006. Collembolan communities in deciduous forests of different origin in Finland. *Applied Soil Ecology*, 31 : 83-90.
- Hutchinson G. E., 1951. Copepodology for the Ornithologist. *Ecology*, 32(3) : 571-577.
- Hüther W., 1967. Beiträge zur Kenntnis der Collembolenfauna des Sudans (II. Allgemeiner Teil und Symphypleona). *Senckenbergiana biologica*, 48(4) : 238-242.
- Ireson J. E., 1993. Activity and pest status of surface-active Collembola in Tasmanian field crops and pastures. *Journal of the Australian Entomological Society*, 32 : 155-167.
- Jakel A. & Roth M., 1998. Effects of insecticides (Diflubenzuron, *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki*) on non-target organisms (soil arthropods) in pine stands. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*, 29 : 237-246.
- Janion-Scheepers C., Bengtsson J., Leinaas H. P., Deharveng L. & Chown S. L., 2016. The response of springtails to fire in the fynbos of the Western Cape, South Africa. *Applied Soil Ecology*, 108 : 165-175.
- Jantarit S., Satasook C. & Deharveng L., 2013. *Cyphoderus* (Cyphoderidae) as a major component of Collembolan cave fauna in Thailand, with description of two new species. *ZooKeys*, 368 : 1-21.
- Jeannel R., 1923. Sur l'évolution des Coléoptères aveugles et le peuplement des grottes dans le mont Bihor en Transylvanie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 176 : 1672-1673.
- Jeannel R., 1961. La Gondwanie et le peuplement de l'Afrique. *Annales du Muséum Royal d'Afrique Central Tervuren*, 102 : 1-161.
- Jordana R., Arbea J. L., Moraza L., Montenegro E., Mateo M. D., Hernandez M. A. & Herrera L., 1987. Effect of reforestation by conifers in natural biotopes of middle and South Navarra (Northern Spain). *Revue suisse de zoologie*. 94 (3): 491-502.

- Kaersgaard C. W., Holmstrup M., Malte H. & Bayley M., 2004. The importance of cuticular permeability, osmolyte production and body size for the desiccation resistance of nine species of Collembola. *Journal of Insect Physiology*, 50 : 5-15.
- Karaban K., Karaban E. & Uvarov V. A., 2012. Determination of life form spectra in soil Collembola communities : a comparison of two methods. *Polish Journal of ecology*, 59(1) : 381-389.
- Kautz T., Lopez-Fando C. & Ellmer F., 2006. Abundance and biodiversity of soil microarthropods as influenced by different types of organic manure in a long-term field experiment in Central Spain. *Applied Soil Ecology*, 33 : 278-285.
- Keddy P. A., 1992. Assembly and response rules : two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3 : 157–164.
- Kevan G., Peter D. & Kevan McE.K., 1970. Collembola as pollen feeders and flower visitors with observations from the high arctic. *Quaestiones entomologicae*, 6 : 311-326.
- Kluge A. G. & Farris S. J., 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18 : 1-32.
- Koné M., Konaté S., Yéo K., Kouassi K. P. & Linsenmair K. E., 2010. Diversity and abundance of terrestrial ants along a gradient of land use intensification in a transitional forest-savannah zone of Côte d'Ivoire. *Journal of Applied Biosciences* 29 : 1809-1827.
- Koné W. A., Edoukou E. F., Gonnetty T. J., N'Dri N. A. A., Assémien E. F. L., Angui T. K. P., Tondoh E. J., 2012. Can the shrub *Chromolaena odorata* (Asteraceae) be considered as improving soil biology and plant nutrient availability ? *Agroforestry Systems*, 85 : 233-245.
- Koné W. A., Edoukou E. F., Tondoh E. J., Gonnetty T. J., Angui T. K. P. & Masse D., 2012. Comparative study of earthworm communities, microbial biomass, and plant nutrient availability under 1-year *Cajanus cajan* (L.) Mill sp and *Lablab purpureus* (L.) Sweet cultivations versus natural regrowths in a guinea savannah zone. *Biology and Fertility of Soils*, 48 : 337-347.
- Konestabo H. S., Michelsen A. & Holmstrup M., 2007. Responses of springtail and mite populations to prolonged periods of soil freeze-thaw cycles in a sub-arctic ecosystem. *Applied Soil Ecology*, 36 : 136–146.

- Kováč I. & Palacios-Vargas J. G., 2008. Redescription of *Isotomiella Alulu* and *I. delamarei* (Collembola : Isotomidae) with notes on systematics of the genus and new records from the Neo-tropics. *Zootaxa*, 1825 : 1-17.
- Krab E. J., Oorsprong H., Berg M. P. & Cornelissen J. H. C., 2010. Turning northern peatlands upside down : disentangling microclimate and substrate quality effects on vertical distribution of Collembola. *Functional Ecology*, 24 : 1362-1369.
- Kraus O. & Kraus M., 1994. Phylogenic system of the Tracheata (Mandibulata) : on "Myriapoda"-insecta interrelationships, phylogenetic age and primary ecological niches. *Abhandlungen und Verhandlungen de Naturwissenschaften Vereins in Hamburg*, 34 : 5-31.
- Kristensen N. P., 1975. The phylogeny of hexapods "orders". A critical review of recent accounts. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 13 : 1-44.
- Kuznetsova N.A., 2006. Long-term dynamics of Collembola in two contrasting ecosystems. *Pedobiologia*, 50 : 157-164.
- Laporte T. N., Stabach J. A., Grosch R., Lin S. T. & Goetz J. S., 2007. Expansion of Industrial Logging in Central Africa. *Science*, 316 : 1451.
- Lasebikan A. B. L., Betsch J.-M. & Dallait R., 1980. A new genus of Symphypleona (Collembola) from West Africa. *Systematic Entomology*, 5 : 179-183.
- Lata J.-C., 1999. Interactions entre processus microbiens, cycle des nutriments et fonctionnement du couvert herbacé : cas de la nitrification dans les sols d'une savane humide de Côte d'Ivoire sous couvert à *Hyparrheniadiplandra*. Thèse de Doctorat de l'Université Paris VI, Paris, France, 197p.
- Lavelle P., Bignell D., Lepage M., Wolters V., Roger P., Ineson P., Heal O. W. & Dhillion S., 1997. Soil function in a changing world : the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology*, 33 : 159-193.
- Lavelle P., Decaëns T., Aubert M., Barot S., Blouin M., Bureau F., Margerie P., Mora P. & Rossi J.-P., 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology*, 42 : 3-15.
- Lavelle P. & Pashanasi B., 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). *Pedobiologia*, 33 : 283-291.
- Lavelle P. & Spain A. V., 2001. Soil Ecology. Amsterdam : Kluwer Scientific Publications, 654 p.

- Lavorel S. & Garnier E., 2002. "Predicting Changes in Community Composition and Ecosystem Functioning from Plant Traits : Revisiting the Holy Grail". *Functional Ecology*, 16(5) : 545-556.
- Lavorel S., Grigulis K., Lamarque P., Colace M.-P., Garden D., Girel J., Pellet G. & Douzet R., 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, 99 : 135-147.
- Lebrun P., 1987. Quelques réflexions sur les rôles exercés par la faune édaphique. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 24 : 495-502.
- Lecordier C., 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (RCI). Les facteurs physiques du milieu. I. Le climat. *Bulletin de liaison des chercheurs de Lamto*, S1 : 45-103.
- Leps J., de Bello F., Smilauer P. & Dolezal J., 2011. Community trait response to environment : disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 34 : 856-863.
- Lindberg N. & Bengtsson J., 2005. Population responses of oribatid mites and Collembolans after drought, *Applied Soil Ecology*, 28 : 163-174.
- Little C., 1983. The Colonisation of Land. Origins and adaptations of terrestrial animals. Cambridge University Press, Cambridge (UK), 290 p.
- Little C., 1990. The Terrestrial Invasion : an Ecophysiological Approach to the Origins of Land Animals. Cambridge University Press, Cambridge (UK), 304 p.
- Liu S., Chen J., Gan W., Schaefer D., Gan J. & Yang X., 2015. Spider foraging strategy affects trophic cascades under natural and drought conditions. *Scientific reports*, 5 : 12396.
- Loranger G., Bandyopadhyaya I., Razaka B. & Ponge J.-F., 2001. Does soil acidity explain altitudinal sequences in Collembolan communities ? *Soil Biology and Biochemistry*, 33 : 381-393.
- Makkonen M., Berg M. P., van Hal J. R., Callaghan T. V., Press M. C. & Aerts R., 2011. Traits explain the responses of a sub-arctic Collembola community to climate manipulation. *Soil Biology and Biochemistry*, 43 : 377-384.
- Malmström A., 2006. Effects of wildfire and prescribed burning on soil fauna in boreal coniferous forests. Doctoral dissertation. Department of Ecology and Environmental Research, SLU. *Acta Universitatis agriculturae Sueciae*, 111 : 1-35.
- Malmström A., 2012. Life-history traits predict recovery patterns in Collembola species after fire : a 10 year study. *Applied Soil Ecology*, 56 : 35-42.

- Malmström A., Persson T. & Ahlström K., 2008. Effects of fire intensity on survival and recovery of soil microarthropods after a clearcut burning. *Canadian Journal of Forest Research*, 38 : 2465-2475.
- Mari-Mutt J. A., 1980. Descriptive notes for nine species of *Heteromurus* (s. g. *Heteromurtrella*) and a key to the species. *Pan Pacific Entomologist*, 56 : 11-25.
- Mari-Mutt J.A., 1981. A new species and compléments to the descriptions of nine African or Oriental *Dicranocentrus* (Collembola : Entomobryidae). *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico*, 65 : 160-170.
- Martins da S. P., Berg M. P., Serrano A., R., M., Dubs F. & Sousa J. P., 2012. Environmental factors at different spatial scales governing soil fauna community patterns in fragmented forests. *Landscape Ecology*, 27 : 1337-1349.
- Massoud Z., 1963a. Trois nouvelles espèces de Collemboles Pseudachorutiniens de la forêt du Banco (Côte d'Ivoire). *Bulletin de l'Institut Français d'Afrique Noire*, 25 : 38-47.
- Massoud Z., 1963b. Les Collemboles Pseudachorutiniens, Brachystomelliens et Neauriens de la Côte d'Ivoire. *Bulletin de l'I.F.A.N.*, 25 : 57-76.
- Massoud Z., 1967. Monographie des Neauridae, Collemboles Poduromorphes à Pièces Buccales Modifiées. *Biologie de l'Amérique Australe*, 3 : 1-399.
- Massoud Z., 1976. Essai de synthèse sur la phylogénie des Collemboles. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 13 (1) : 241-252.
- Mateos E. & Selga D., 1991. Efecto de los incendios forestales sobre las poblaciones de colémbolos edáficos en bosque mediterráneo. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 28 : 19-30.
- Mathieu J., 2004. Etude de la Macrofaune du sol dans une zone de déforestation en Amazonie du Sud-Est, au Brésil, dans le contexte de l'agriculture familiale. Thèse de Doctorat Université Pierre et Marie Curie, Paris, France, 221 p.
- Mathieu J., Rossi J.-P., Mora P., Lavelle P., Martins da S. P. F., Rouland C. & Grimaldi M., 2005. Recovery of Soil Macrofauna Communities after Forest Clearance in Eastern Amazonia, Brazil. *Conservation Biology*, 19 (5) : 1598-1605.
- Matile L., 1990. Recherche sur la Systématique et l'Evolution des Kéroplatides (Diptera, Mycetophiloides). *Mémoire du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 148 : 1-682.
- McCune B. & Grace B. J., 2002. Analysis of ecological communities. Gleneden Beach, Oregon (USA), 300 p.
- Mcmillan J. H. & Healey N. I., 1971. A quantitative technique for the analysis of gut content of Collembola. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 8 : 295-300.

- Mebes K. H. & Filser J., 1997. A method for estimating the significance of surface dispersal for population fluctuations of Collembola in arable land. *Pedobiologia*, 41 : 115-122.
- Menaut J. C. & César J., 1979. Structure and primary productivity of Lamto savannas (Ivory Coast). *Ecology*, 60(6) : 1197-1210.
- Michaud J. P. & Grant A. K., 2003. Intraguild predation among ladybeetles and a green lacewing : do the larval spines of *Curinus coeruleus* (Coleoptera : Coccinellidae) serve a defensive function? *Bulletin of Entomological Research*, 93 : 499-505.
- Michelin, 2012. Carte routière de la Côte d'Ivoire. <https://lacompagniedescartes.fr/geo/carte-cote-d-ivoire-2/>. Consultée le 19/01/2017.
- Mitra S. K., 2002. Status of *Dicranocentruga* Wray, 1953 with the description of a new species (Collembola : Entomobryidae). *Records of the Zoological Survey of India*, 100 : 105-116.
- Moço S. K. M., Gama-Rodrigues F. E., Gama-Rodrigues C. A., Machado R. C. R. & Baligar C. V., 2010. Relationships between invertebrate communities, litter quality and soil attributes under different cacao agroforestry systems in the south of Bahia, Brazil. *Applied Soil Ecology*, 46 : 347-354.
- Moore J. C., Ingham E. R. & Coleman D. C., 1987. Inter- and intraspecific feeding selectivity of *Folsomia candida* (Willem) (Collembola, Isotomidae) on fungi. *Biology and Fertility of Soils*, 5 : 6-12.
- Morin A. & Findlay S., 2001. Biodiversité : Tendances et Processus. Biologie de la Conservation des Espèces. Université d'Ottawa, Ottawa (Canada), 25p.
- Murphy H. D., 1965. Collembola Poduromorpha from the Gambia (West Africa). *Journal of Zoology*, 146 : 388-411.
- Naeem S. & Wright J. P. 2003. "Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning : deriving solutions to a seemingly insurmountable problem." *Ecology Letters*, 6 : 567-579.
- Najt, J. & Thibaud, J.-M., 1987. Collemboles (Insecta) de l'Équateur. 1. Hypogastruridae, Neanuridae et Isotomidae. *Bulletin du Muséum National d'Histoire naturelle de Paris*, 9 (1) : 201-209.
- Nakamura Y., Matsuzaki I. & Itakura, 1992. Effect of grazing by *Sinella curviseta* (Collembola) on *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* causing cucumber disease. *Pedobiologia*, 36 : 168-171.

- Nelson L. K., Boiteau G., Lynch H. D., Peters D. R. & Fillmore S., 2011. Influence of agricultural soils on the growth and reproduction of the bio-indicator *Folsomia candida*. *Pedobiologia*, 54 : 79-86.
- Niwranski K., Kevan P.G. & Fjellberg A., 2002. Effects of vehicle disturbance and soil compaction on Arctic Collembolan abundance and diversity on Igloodik Island, Nunavut, Canada. *European Journal of Soil Biology*, 38 : 193-196.
- Nixon K. C., 1999. The Parsimony Ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics*, 15(4) : 407-414.
- Nixon K. C., 1999-2004. WinClada–Asado, version 1.89. Computer software and documentation. Available from : [http:// www.cladistics.com](http://www.cladistics.com) (accessed 31 March 2015).
- Oliveira P. E. & Deharveng L., 1994. Deux nouvelles espèces de Pseudachorutes d'Amazonie (Collembola, Neanuridae). *Bulletin de la société entomologique de France*, 99(4) : 389-395.
- Pagney P., 1988. Le climat de la savane de Lamto (RCI) et sa place dans les climats de l'Ouest africain. *Travaux des chercheurs de Lamto*, 8 : 31-79.
- Palacios-Vargas J. G., Castaño-Meneses G., Gomez-Anaya J. A., Martinez-Yrizar A., Mejia-Recamier B. E. & Martinez-Sanchez J., 2007. Litter and soil arthropods diversity and density in a tropical dry forest ecosystem in Western Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 16 : 3703-3717.
- Palacios-Vargas J. G. & Deharveng L., 2010. A new species of *Kenyura* (Collembola : Neanuridae : Pseudachorutinae) from Nicaragua. *Brenesia*, 73-74 : 85-88.
- Palacios-Vargas J. G. & Gómez-Anaya A. J., 1994. Lista actualizada de colémbolos micetófilos de México (Hexapoda : Entognatha). *Folia Entomológica Mexicana*, 92 : 21-30.
- Palmer M. W., 1993. Putting things in even better order : the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology*, 74 (8) : 2215-2230.
- Passera L., 1993. Quels sont les caractères étho-physiologiques des "fourmis vagabondes"? *Actes des colloques Insectes sociaux*, 8 : 39-45.
- Paulian R., 1947. Observations écologiques en forêt de Basse Côte d'Ivoire. *Lechevallier P.*, Paris (France), 144 p.
- Paulian R. & Delamare-Deboutteville C., 1945. Les Insectes de *Pistia stratiopes* en Côte d'Ivoire. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 10 : 135-139.

- Paulian R. & Delamare-Deboutteville C., 1948. Sur quelques Insectes guanobies de la Cote d'Ivoire. *Notes biospéologiques*, 2 : 63-68.
- Petersen H., 2011. Collembolan communities in shrublands along climatic gradients in Europe and the effect of experimental warming and drought on population density, biomass and diversity. *SOIL ORGANISMS*, 83 (3) : 463-488.
- Pianka E. R., 1970. On r- and K-selection. *American Naturalist*, 104 : 592-597.
- Pielou E. C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13 : 131-144.
- Pielou E.C., 1975. Ecological diversity. Wiley, New York (USA), 165 p.
- Pollet A., 1979. Utilisation des gouttières de piégeage en savanes pré-forestières éburnéennes. *Annales de l'Université d'Abidjan, Série E : Ecologie*, 12 : 119-139
- Pollierer M. M., Langel R., Scheu S. & Maraun M., 2009. Compartmentalization of the soil animal food web as indicated by dual analysis of stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$). *Soil Biology and Biochemistry*, 41 : 1221-1226.
- Ponge J.-F., 1993. Biocenoses of Collembola in Atlantic temperate grass-woodland ecosystems. *Pedobiologia*, 37 ; 223-244.
- Ponge J.-F. 2000. Vertical distribution of Collembola (Hexapoda) and their food resources in organic horizons of beech forests. *Biology and Fertility of Soils*, 32 (6) : 508-522.
- Ponge J.-F., 2013. Disturbances, organisms and ecosystems : a global change perspective. *Ecology and Evolution*, 3(4) : 1113–1124
- Ponge J.-F., Dubs F., Gillet S., Sousa J. P. & Lavelle P., 2006. Decreased biodiversity in soil springtail communities : the importance of dispersal and landuse history in heterogeneous landscapes. *Soil Biology & Biochemistry*, 38 ; 1158–1161.
- Ponge J.-F., Gillet S., Dubs F., Fedoroff E., Haese L., Sousa J. P. & Lavelle, P., 2003. Collembolan communities as indicators of land use intensification. *Soil Biology and Biochemistry*, 35 : 813-826.
- Ponge J. F., Tully T. & Gins A., 2008. Short-term responses of two Collembolan communities after abrupt environmental perturbation : A field experimental approach. *Pedobiologia*, 52 : 19-28.
- Poole T. B., 1959. Studies on the Food of Collembola in a Douglas Fir plantation. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 132: 71-82.
- Potapov, M. B., 1994. Genus *Willemia*. In : Collembola of Russia and Adjacent Countries : Family Hypogastruridae. Chernova N. M. (editors). Nauka, Moskow, pp. 232-250.

- Potapov M., Babenko A., Fjellberg A. & Greenslade P., 2009. Taxonomy of the *Proisotoma* complex. II. A revision of the genus *Subisotoma* and a description of *Isotopenola* gen. nov. (Collembola : Isotomidae). *Zootaxa*, 2314 : 1-40.
- Prabhoo N. R., 1987. Recent trends in the biosystematic of entothous apterygota with special references to Collembola. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences, Animal Sciences*, 96 : 619-628.
- Prinzing A., Cyrille A. D'Haese C. A., Pavoine S. & Ponge J.-F, 2014. Species living in harsh environments have low clade rank and are localized on former Laurasian continents : a case study of *Willemia* (Collembola). *Journal of Biogeography*, 41 : 353-365.
- Queiroz G. C. & Fernandes L. H., 2011. New Brazilian species of Furculanurida Massoud, 1967 (Collembola : Neanuridae). *Zootaxa*, 2805 : 57-64.
- Querner P. & Bruckner A., 2010. Combining pitfall traps and soil samples to collect Collembola for site scale biodiversity assessments. *Applied Soil Ecology*, 45 : 293-297.
- Querner P., Bruckner A., Drapela T., Moser D., Zaller J. G. & Frank T., 2013. Landscape and site effects on Collembola diversity and abundance in winter oilseed rape fields in eastern Austria. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 164 : 145-154.
- Regier J. C., Shultz J. W., Ganley A. R., Hussey A., Shi D., Ball B., Zwich A., Stajich J. E., Cummings M. P., Martin J. & Cunningham C. W., 2008. Resolving arthropod phylogeny : exploring phylogenetic signal within 41 kb of protein-coding nuclear gene sequence. *Systematic Biology*, 57 : 920-938.
- Renaud A., Poinso-Balaguer N., Cortet J. & Le Petit J., 2004. Influence of four soil maintenance practices on Collembola communities in Mediterranean vineyard. *Pedobiologia*, 48 : 623-630.
- Reznikova I. Zh. & Panteleeva S. N., 2001. Interaction of the Ant *Myrmica rubra* L. as a Predator with Springtails (Collembola) as a Mass Prey. *Doklady Biological Sciences*, 380 : 475-477.
- Ribeiro-Troian V. R., Baldissera R. & Hartz M. S., 2009. Effects of understory structure on the abundance, richness and diversity of Collembola (Arthropoda) in southern Brazil. *Neotropical Entomology* 38(3) : 340-345.
- Riou G., 1974. Les sols de la savane de Lamto. *Bulletin de Liaison des Chercheurs de Lamto*, n° spécial 1 : 3-45.

- Rocheport S., Therrien F., Shetlar J. D. & Brodeur J., 2005. Species diversity and seasonal abundance of Collembola in turfgrass ecosystems of North America. *Pedobiologia*, 50 : 61-68.
- Rota-Stabelli O., Lartillot N., Philippe H. & Pisani D., 2013. Serine Codon-Usage Bias in Deep Phylogenomics : Pancrustacean Relationships as a Case Study. *Systematic Biology*, 62(1) : 121-133.
- Ruf O. F. & Zadi H., 1988. Cocoa : from deforestation to reforestation. *First International Workshop on sustainable cocoa growing*, 29-03-1998 / 03-04-1998. Smithsonian Institute, Panama City, Panama, pp 1-36.
- Rusek J., 1973. *Friesea massoudi* sp. n. aus Afrika (Collembola). *Revue d'Ecologie et de Biologie du sol*, 10 : 225-229.
- Rusek J., 1985. Soil microstructures. Contributions on specific soil organisms. *Quaestiones Entomologicae*, 21 : 497-514.
- Rusek J., 1989. Ecology of Collembola. In : 3rd International Seminar on Apterygota. Dallai, R. (editors). University of Siena, Siena, Italy, pp 271-281.
- Rusek J., 1998. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodiversity Conservation*, 7 : 1207-1219.
- Rusek J., 2007. A new classification of Collembola and Protura life forms. Contributions to soil zoology in Central Europe II (ed. by K. Tajovsky, J. Schlaghamersky and V. Pizl), pp. 109-115.
- Salmon J. T., 1964. An index to the Collembola. *Royal Society of New Zealand Bulletin*, 7 : 1-144.
- Salmon S., Frizzera L. & Camaret S., 2008. Linking forest dynamics to richness and assemblage of soil zoological groups and to soil mineralization processes. *Forest Ecology And Management*, 256 : 1612-1623.
- Salmon S., Mantel J., Frizzera L. & Zanella A., 2006. Changes in humus forms and soil animal communities in two developmental phases of Norway spruce on an acidic substrate. *Forest Ecology and Management*, 237(1-3) : 47-56.
- Salmon S., Ponge J.-F., 2012. Species traits and habitats in springtail communities : A regional scale study. *Pedobiologia*, 55 : 295-301.
- Salmon S., Ponge J. F., Gachet S., Deharveng L., Lefebvre N. & Delabrosse F., 2014. Linking species, traits and habitat characteristics of Collembola at European scale. *Soil Biology and Biochemistry*, 75 : 73-85.

- Salmon S. & Ponge J. F., 1998. Responses to light in a soil-dwelling springtail. *European Journal of Soil Biology*, 34 : 199-201.
- Santana S. E., Strait S. & Dumont E. R. 2011. The better to eat you with : functional correlates of tooth structure in bats. *Functional Ecology*, 25 : 839-847.
- Santorufu L., Cortet J., Nahmani J., Pernin C., Salmon S., Pernot A., Morel J.L. & Maisto G., 2015. Responses of functional and taxonomic Collembolan community structure to site management in Mediterranean urban and surrounding areas. *European Journal of Soil Biology*, 70 : 46-57.
- Saur E. & Ponge J.-F., 1988. Alimentary studies on the Collembolan *Paratullbergia callipygos* using transmission electron microscopy. *Pedobiologia*, 31 : 355-379.
- Scheu S. & Schultz E., 1996. Secondary succession, soil formation and development of a diverse community of oribatids and saprophagous soil macro-invertebrates. *Biodiversity and Conservation*, 5 : 235-250.
- Schneider C., Cruaud C. & D'Haese C. A., 2011. Unexpected diversity in Neelipleona revealed by molecular phylogeny approach (Hexapoda, Collembola). *Soil Organisms*, 83 : 383-398.
- Schneider C. & D'Haese C. A., 2013. Morphological and molecular insights on *Megalothorax* : the largest Neelipleona genus revisited (Collembola). *Invertebrate Systematics*, 27(3) : 317-364.
- Schröder B., Steiner N., Merbach I., Schädler M. & Filser J., 2015. Collembolan reproduction in soils from a long-term fertilisation experiment opposes the Growth Rate Hypothesis. *European Journal of Soil Biology*, 68 : 56-60.
- Scourfield D. J., 1940a. The oldest known fossil insect. *Nature*, 145 : 799-801.
- Scourfield D. J., 1940b. The oldest known fossil insect (*Rhyniella praecursor* Hirst & Maulik) further details from additional specimens. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 25 : 113-131.
- Seastedt T.R., 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology*, 29 : 25-46.
- Serpantié G. & Ouattara B., 2001. Fertilité et jachères en Afrique de l'Ouest. In : *La jachère en Afrique tropicale*, Floret C. et Pontanier R. & John Libbey Eurotext (editors), pp. 21-83.
- Shannon C. E. & Weaver W., 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana (USA), 117p.

- Shaw P. J. A., 1997. Post-fire successions of Collembola in lowland heaths in South-Eastern UK. *Pedobiologia*, 41 : 80-87.
- Shveenkova B. Y., 2010. Fauna and population structure of springtails (Hexapoda, Collembola) in zonal forest-steppe biotopes of the Middle Volga River basin. *Entomological Review*, 90 (4) : 441-458.
- Siewers J., Schirmel J. & Buchholz S., 2014. The efficiency of pitfall traps as a method of sampling epigeal arthropods in litter rich forest habitats. *European Journal of Entomology*, 111(1) : 69-74.
- Slawski M. & Slawska M., 2000. The forest edge as a border between forest and meadow. Vegetation and Collembola communities. *Pedobiologia*, 44 : 442-450.
- Soto-Adames F. N., 2010. Two new species and descriptive notes for five *Pseudosinella* species (Hexapoda : Collembola : Entomobryidae) from West Virginian (USA) Caves. *Zootaxa*, 2331 : 1-34.
- Sousa J.P., Bolger T., da Gama M.M., Lukkari T., Ponge J.F., Simon C., Traser G., Vanbergen A.J., Brennan A., Dubs F., Ivitis E., Keating A., Stofer S. & Watt A.D., 2006. Changes in Collembola richness and diversity along a gradient of land-use intensity : A pan European study. *Pedobiologia*, 50 : 147-156.
- Sousa J. P. & Da Gama M. M., 1994. Rupture in a Collembola community structure from a *Quercus rotundifolia* L. forest due to reafforestation with *Eucalyptus globulus* Labill. *European Journal of Soil Biology*, 30(2) : 71-78.
- Sousa J. P., Da Gama M. M., Ferreira C. & Barrocas H., 2000. Effect of eucalyptus plantations on Collembola communities in Portugal : a review. *Belgium Journal of Entomology*, 2 : 187-201.
- Sousa J.P., Da Gama M. M., Pinto C., Keating A., Calh a, F., Lemos M., Castro C., Luz T., Leit o P. & Dias S., 2004. Effects of land-use on Collembola diversity patterns in a Mediterranean landscape. *Pedobiologia*, 48 : 609-622.
- Sousa J. P., Vingada J. V., Barrocas H. & Da Gama M. M., 1997. Effects of introduced exotic tree species on Collembola communities : the importance of management techniques. *Pedobiologia*, 41 : 166-174.
- Spence J. R. & Niemel  J., 1994. Sampling carabid assemblages with pitfall traps : the madness and the method. *Canadian entomologist*, 126 : 881-894.
- Stearns S. C., 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, New York, USA, 264p.

- Stebaeva S.K., 1988. Posición sistemática y phylogenia. En : Manual de Identificación de los Colémbola de la URSS: Parte general, claves de familias y generos. Tzernova N. M. y Striganova, B.R. (Eds.) Nauka. Moscú, pp 5-9.
- Sterzyńska M. & Ehrnsberger R., 1997. Marine algae wrack Collembola of European Coasts. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*, 69 : 165-178.
- Strehlow K, Bradley S. J., Davis J. & Friend R. G., 2002. Short term impacts of logging on invertebrate communities in jarrah forests in south-west Western Australia. *Forest Ecology and Management*, 162 : 165-184.
- Swift L. W., Elliott K. J., Ottmar R. D. & Vihnanek R. E., 1993. Site preparation to improve southern Appalachian pine-hardwood stands fire characteristics, and soil erosion, temperature and moisture. *Canadian Journal of Forest Research*, 23 :2242-2254.
- Szeptycki A., 1979. Morpho-systematic studies on Collembola. IV. In : Chaetotaxy of the Entomobryidae and its phylogenetical significance. *Polska Akademia Nauk, Krakow*, pp. 1-216.
- Tachet H., Richoux P., Bournaud M. & Usseglio-Polatera P., 2000. Invertébrés d'eau douce. Systématique, biologie, écologie. CNRS EDITIONS, Paris, 588 p.
- Takeda H., 1987. Dynamics and maintenance of Collembolan community structure in a forest soil system. *Researches on Population Ecology*, 29 : 291-346.
- ter Braak E. J. C. & Verdonschot M. E. P., 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences*, 57(3) : 255-289.
- Thibaud J.-M., 1963a. Documents sur le genre *Acherontiella* Absolon (Collembole) et description d'une nouvelle espèce de Côte d'Ivoire. *Annales de Spéléologie*, 18 : 287-297.
- Thibaud J.-M., 1963b. Description d'une nouvelle espèce de Côte d'Ivoire : *Xenylla villiersi*. *Bulletins de l'Institut Français d'Afrique noire*, 25 : 1016-1021.
- Thibaud J.-M., 1970. Biologie et écologie des Collemboles Hypogastruridae édaphiques et cavernicoles. *Mémoire du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 61 : 83- 201.
- 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.
- Thibaud J.-M., 2008. Les Collemboles des sables littoraux de Madagascar. *Annales de la Société Entomologique de France* (n.s.), 44 (4) : 503-519.
- Thibaud J.-M., 2013. Essai sur l'état des connaissances de la diversité des Collemboles de l'Empire Africano-Malgache. *Russian Entomological Journal*, 22(4) : 233-248.

- Thibaud J.-M., 2015. Etude des Collemboles des sables littoraux de la côte est de Madagascar (interstitiels terrestres). *Zoosystema*, 37 (2) : 351-362.
- Thibaud J.-M. & Palacios-Vargas J., 2000. Remarks on Stachorutes (Collembola : Pseudachorutidae) with a new Mexican species. *Folia Entomologica Mexicana*, 109 : 107-112.
- Tian G., Brussard L. & Kang B. T., 1993. Biological effects of plant residues with contrasting chemical compositions under humid tropical conditions : effects on soil fauna. *Soil Biology and Biochemistry*, 25 : 731-737.
- Tillyard R. J., 1928. Some remarks on the devorian fossil Insect from the Rhynie Chert beds, old red sandstone. *Transactions of the Entomological Society of London*, 76 : 65-71.
- Tondoh E. J., 2007. Effet de la mise en culture des forêts secondaires sur les peuplements de macroinvertébrés du sol dans la zone de contact forêt-savane de Côte d'Ivoire. *Sciences & Nature*, 4 (2) : 197-204.
- Tondoh E. J., Koné W. A., Kouadio N'.D. J., Tamene L. & Brunet D., 2013. Changes in soil quality after subsequent establishment of *Chromolaena odorata* fallows in humid savannahs, Ivory Coast. *Catena*, 101 : 99-107.
- Tondoh E. J., Kouamé N. F., Guéi M.A., Sey B., Koné W. A. & Gnessougou N., 2015. Ecological changes induced by full-sun cocoa farming in Côte d'Ivoire. *Global Ecology and Conservation*, 3 : 575-595.
- Tscharntke T., Clough Y., Shonil A., Bhagwat A. S., Buchori D., Faust H., Hertel D., Hölscher D., Jührbandt J., Kessler M., Perfecto I., Scherber C., Schroth G., Veldkamp E., Thomas C. & Wanger C. T., 2011. Multifunctional shade-tree management in tropical agroforestry landscape-a review. *Journal of Applied Ecology*, 48 : 619-629.
- Tullgren A., 1917. Ein sehr einfacher Ausleseapparat für terricole Tierformen. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 4 : 149-150.
- Tuxen S. L., 1968. The systematic position of Entognathous Apterygotes. *Annales de la Escuela Nacional de ciencias Biológicas Mexico*, 17 : 65-79.
- Usher M. B., 1970. Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods : Collembola. *Pedobiologia*, 10 : 224-236.
- van Bruggen A. H. C. & Semenov A. M., 2000. In search of biological indicators for soil health and disease suppression. *Applied Soil Ecology*, 15 : 13-24.
- Van der Maarel, 1990. Ecotones and ecoclines are different. *Journal of Vegetation Science*, 1 : 135-138.

- van Dooremalen C., Berg M. P. & Ellers J., 2013. Acclimation responses to temperature vary with vertical stratification : implications for vulnerability of soil-dwelling species to extreme temperature events. *Global Change Biology*, 19 : 975-984.
- Vannier G., 1979. Relations trophiques entre la microfaune et la microflore du sol : aspects qualitatifs et quantitatifs. *Bollettino di Zoologia*, 46 : 343-361.
- Varón A., Vinh L.S. & Wheeler W. C., 2010. POY version 4 : phylogenetic analysis using dynamic homologies. *Cladistics*, 26 : 72-85.
- Vilkamaa P. & Huhta V., 1986. Effects of fertilization and pH on communities of Collembola in pine forest soil. *Annales Zoologici Fennici*, 23 : 167-174.
- Violle C., Navas M. -L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I. & Garnier, E., 2007. "Let the concept of trait be functional!" *Oikos*, 116 : 882-892.
- von Reumont B. M., Jenner R. A., Wills M. A., Dell'Ampio E., Pass G., Ebersberger I., Meyer B., Koenemann S., Iliffe T. M., Stamatakis A., Niehuis O., Meusemann M. & Misof B., 2012. Pancrustacean Phylogeny in the Light of New Phylogenomic Data : support for Remipedia as the Possible Sister Group of Hexapoda. *Molecular Biology and Evolution*, 29 : 1031–1045.
- von Reumont B. M., Meusemann K., Szucsich U. N., Dell'Ampio E., Gowri-Shankar V., Bartel D., Simon S., Letsch O. H., Stocsits R. R., Luan Y.-X., Wägele W. J., Pass G., Hadrys H. & Misof B., 2009. Can comprehensive background knowledge be incorporated into substitution models to improve phylogenetic analyses ? A case study on major arthropod relationships. *BMC Evolutionary Biology*, 9 : 119.
- Weiner W. M., Najt J., 1991. Collembola Poduromorpha of South Africa. *Bonner zoologische Beiträge*, 42 : 369-387.
- Westoll T. S., 1977. Northern Britain. In *A correlation of the Devonian rocks of the British Isles*, London : Geological Society of London Special Report, 8, House M. R., Richardson J. B., Chaloner W. G.(editors), London (England), pp 66-93.
- Whalley P. & Jarzembowski E. A., 1981. A new assessment of Rhyniella, the earliest known insect, from the Devonian of Rhynie, Scotland. *Nature*, 28 : 291-317.
- White F., 1983. The vegetation of Africa, UNESCO Press, Paris (France), 356 p.
- Whittaker R. H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21 : 213-251.
- Widenfalk A. L., Bengtsson J., Berggren A., Zwiggelaar K., Spijkman E., Huyer-Brugman F. & Berg P. M., 2015. Spatially structured environmental filtering of Collembolan traits in late successional salt marsh vegetation. *Oecologia*, 179 : 537-549.

- Wikars L.O. & Schimmel J., 2001. Immediate effects of fire-severity on soil invertebrates in cut and uncut pine forests. *Forest Ecology and Management*, 141 : 189-200
- Wiles J. A. & Krogh P. H., 1998. Testing with the Collembolans *I. viridis*, *F. candida* and *F. fimetaria*. In : Handbook of soil invertebrate toxicity tests. Løkke H & Van Gestel CAM (editors), Chichester (Suisse), pp. 131-156.
- Winkler D. & Tóth V., 2012. Effects of Afforestation with Pines on Collembola diversity in the Limestone hills of Szárhalom (West Hungary). *Acta Silvatica & Lignaria Hungarica*, 8 : 9-20.
- Xiong Y., Gao Y., Yin W.-Y. & Luan Y.-X., 2008. Molecular phylogeny of Collembola inferred from ribosomal RNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49(3) : 728-735.
- Xu G.-L., Kuster M. T., Günthardt-Goerg S. M., Dobbertin M. & Li M.-H., 2012. Seasonal Exposure to Drought and Air Warming Affects Soil Collembola and Mites. *PLOS ONE*, 7 (8) : 1-9.
- Yates L. M., Andrew R. N., Binns M. & Gibb H., 2014. Morphological traits: predictable responses to macrohabitats across a 300 km scale. *Peer J*, 271 : 1-20.
- Zaret T. M., 1980. Predation and freshwater communities. Yale University Press, New Haven (USA), 187 p.
- Zhang B., Chang L., Nia Z., Callaham J. M., Sun X. & Wua D., 2014. Effects of land use changes on winter-active Collembola in Sanjiang Plain of China. *Applied Soil Ecology*, 83 : 51-58.
- Zhang F., Chen Z., Dong R.-R., Deharveng L., Stevens I. M., Ya-Hong Huang Y.-H. & Zhu D. C., 2014. Molecular phylogeny reveals independent origins of body scales in Entomobryidae (Hexapoda : Collembola). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 70 : 231-239.
- Zhang F., Yu D. & Xu G., 2011. Transformational homology of the tergal setae during postembryonic development in the *Sinella-Coecobrya* group (Collembola : Entomobryidae). *Contributions to Zoology*, 80 (4) : 213-230.
- Zon D. S., Bedos A. & D'Haese C., 2015. Phylogeny of the genus *Willemia* (Collembola : Hypogastruridae) and biogeography of the *W. buddenbrocki*-group with description of a new species from Ivory Coast (western Africa). *Zootaxa*, 3980 (2) : 230-240.
- Zon D. S., Tano Y. & Deharveng L., 2014. A new species of *Furculanurida* (Collembola : Neanuridae) from Ivory Coast, with comments on related genera. *Zootaxa*, 3878 (5) : 491-497.

Zon D. S., Thibaud J.-M. & Tano Y., 2013. Etats des connaissances sur les Collemboles de Côte d'Ivoire (Afrique de l'ouest). *Russian Entomological Journal*, 22 (2) : 91-96.

ANNEXES

ANNEXES

ANNEXE 1 : DEFINITION DE L'ETAT DES CARACTERES ET MATRICE DES 52 CARACTERES DU GENRE *Willemia*

ANNEXE 1a- Définition de l'état des caractères selon D'Haese 2000 :

0. *Vésicule apicale du quatrième article antennaire* : (0) grosse ; (1) petite ; (2) absente.
1. *Sensille e1 du quatrième article antennaire* : (0) subcylindrique (figures 25A et 25D) ; (1) en flamme de bougie (figures 25B) ; (2) globuleuse (figures 25C) ; (3) non distincte des soies ordinaires.
2. *Sensille e2 du quatrième article antennaire* : (0) subcylindrique (figures 25A et 25D) ; (1) en flamme de bougie (figure 25B) ; (2) globuleuse (figure 25C) ; (3) non distincte des soies ordinaires.
3. *Sensille e3 du quatrième article antennaire* : (0) subcylindrique (figure 25A) ; (1) en flamme de bougie (figure 25B) ; (2) globuleuse (figure 25C) ; (3) globuleuse dans une cavité (figure 25D).
4. *Sensille d du quatrième article antennaire* : (0) subcylindrique (figures 25A et 25D) ; (1) en flamme de bougie (figure 25B) ; (2) non distincte des soies ordinaires (figure 25C).
5. *Sensille i1 du quatrième article antennaire* : (0) subcylindrique (figures 25A et 25D) ; (1) en flamme de bougie (figure 25B) ; (2) non distincte des soies ordinaires (figure 25C).
6. *Sensille i2 du quatrième article antennaire* : (0) subcylindrique (figure 25A) ; (1) en flamme de bougie (figure 25B) ; (2) globuleuse (figure 25C) ; (3) globuleuse dans une cavité (figure 25D).
7. *Sensilles internes de l'organe sensoriel du troisième article antennaire* : (0) libres (figures 25A à 25D) ; (1) en partie couvertes par un repli tégumentaire.
8. *Troisième et quatrième articles antennaires* : (0) nettement séparés ; (1) fusionnés ventralement.
9. *Nombre de soies du deuxième article antennaire* : (0) 12 soies ; (1) 11 soies.
10. *Nombre de soies du premier article antennaire* : (0) 7 soies ; (1) 6 soies.
11. *Nombre de soies prélabrales* : (0) 4 soies ; (1) 2 soies.
12. *Chétotaxie labrale* : (0) 5,5,4 soies ; (1) 4,5,4 soies ; (2) 2,5,4 soies ; (3) 5,3,4 soies.
13. *Soie céphalique a0* : (0) présente (figure 24A) ; (1) absente (figure 24B).
14. *Rangée céphalique d avec* : (0) 5+5 soies ; (1) 4+4 soies (figures 24A et 24B).
15. *Rangée céphalique v avec* : (0) 2+2 soies ; (1) 1+1 soies (figures 24A et 24B).
16. *Soies céphaliques c1* : (0) présentes ; (1) absentes.
17. *Corneules* : (0) présentes ; (1) absentes.
18. *Organe postantennaire avec* : (0) 4 à 9 vésicules (figure 24A) ; (1) 10 à 15 vésicules ; (2) plus de 15 vésicules (figure 24B).
19. *Soies métathoraciques a1* : (0) sur le tergite métathoracique ; (1) sur l'intersegment entre le méso- et le métathorax (figures 24A et 24B).

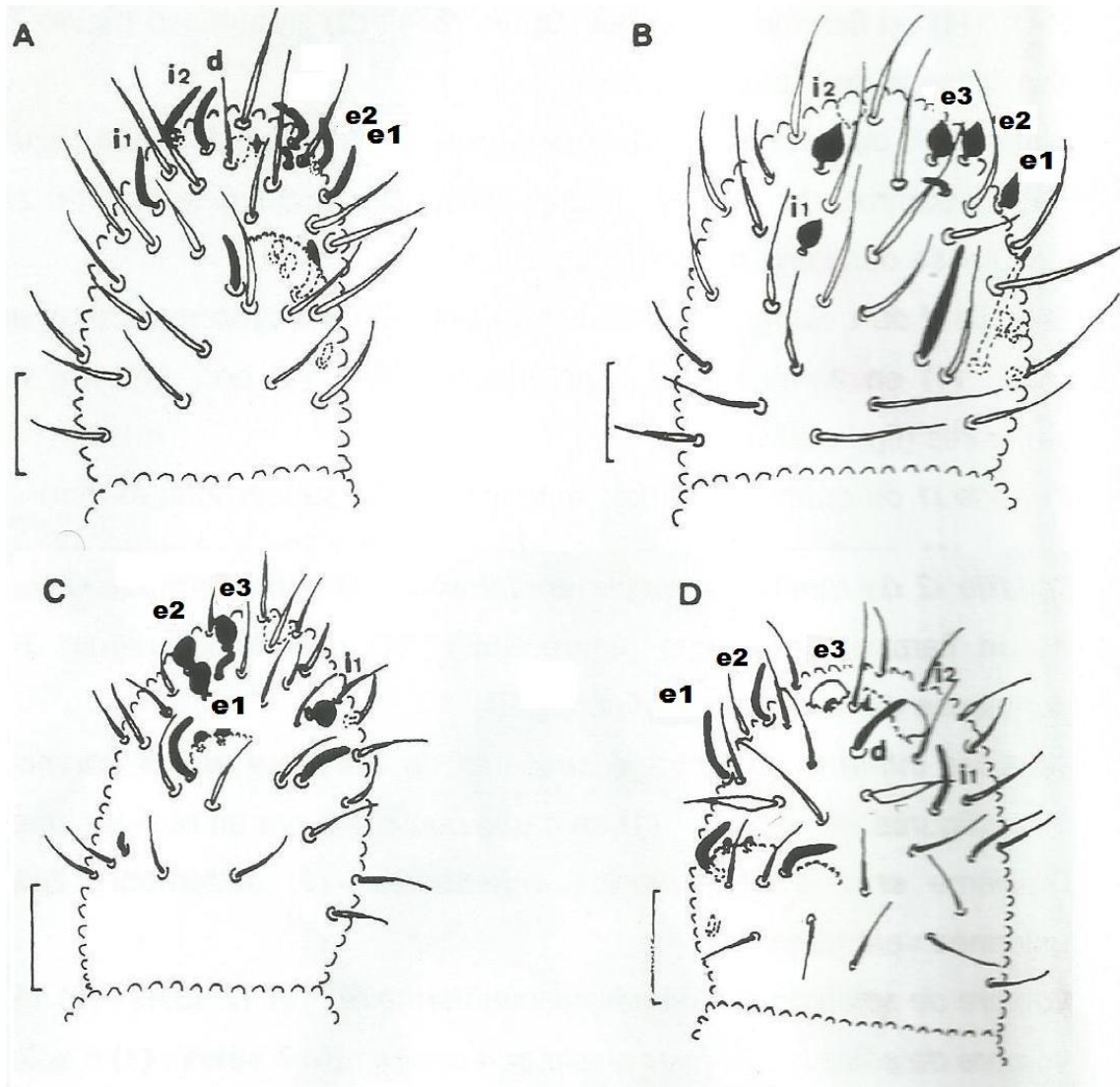


Figure 25. Troisième et quatrième articles antennaires : (A) *Willemia anophthalma* (antenne droite, dorsal) ; (B) *W. elisabetharum* (antenne droite dorso-lateral) ; (C) *W. subbulbosa* (antenne gauche, dorsal) ; (D) *W. deharvengi* (antenne gauche, dorsal). (échelle 0,01 mm).

20. Soies a1 sur méso- et métathorax : (0) présentes ; (1) absentes.
21. Soies a2 sur méso- et métathorax : (0) présentes ; (1) absentes.
22. Soies m3 sur méso- et métathorax : (0) présentes (figure 24A) ; (1) absentes (figure 24B).
23. Tibiotarses de la première et deuxième paire de pattes avec : (0) 19 soies ; (1) 17 soies ; (2) 12 soies ; (3) 11 soies.
24. Tibiotarses de la troisième paire de pattes avec : (0) 18 soies ; (1) 16 soies ; (2) 12 soies ; (3) 10 ou 11 soies.
25. Ergots capités sur les tibiotarses : (0) présents ; (1) absents.

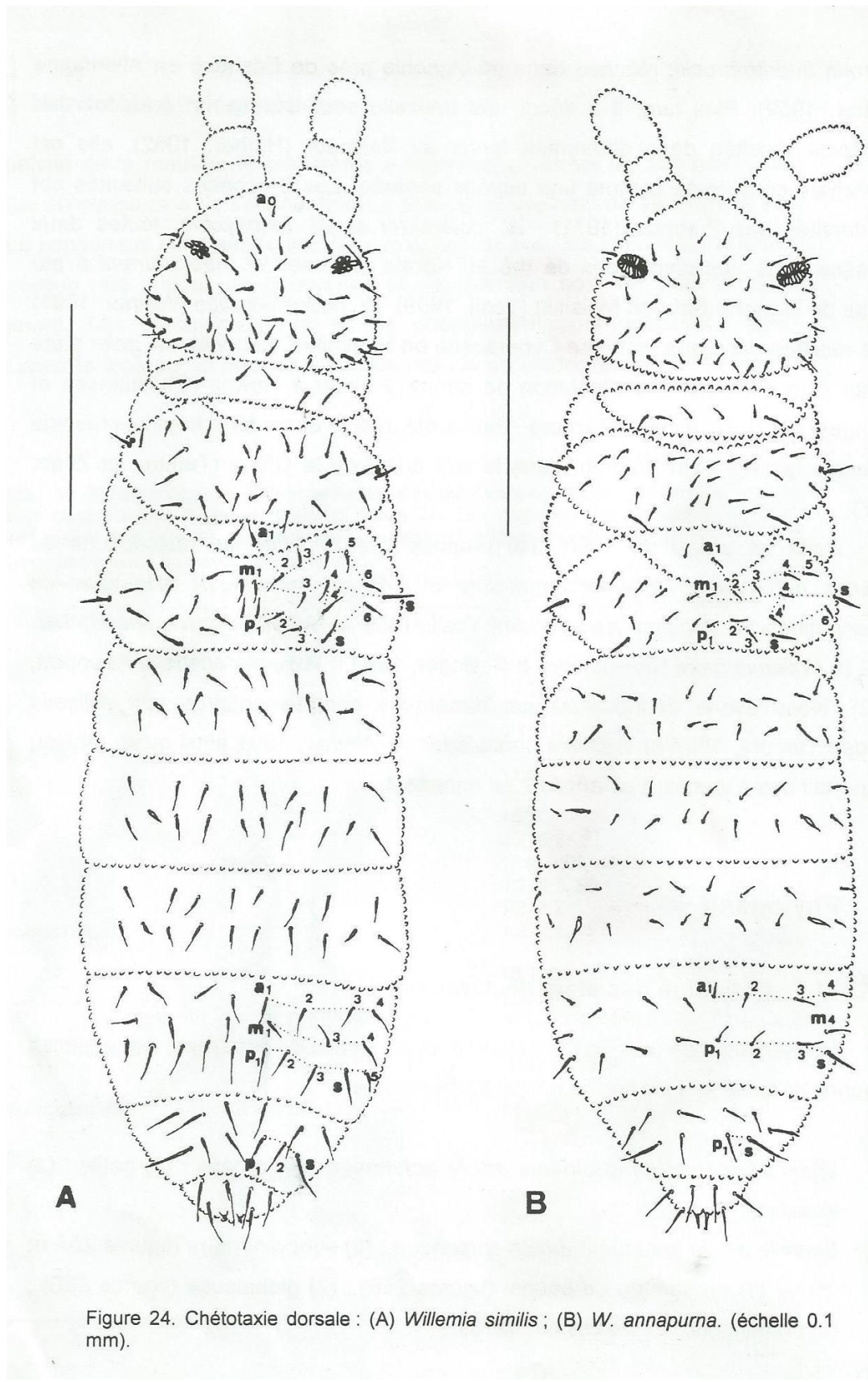


Figure 24. Chétotaxie dorsale : (A) *Willemia similis* ; (B) *W. annapurna*. (échelle 0.1 mm).

26. Soies métathoraciques $s = m7$: **(0)** subcylindriques et acuminées ; **(1)** lancéolées.
27. Soies s des premier et second segments abdominaux : **(0)** subcylindriques et acuminées (figure 24A) ; **(1)** lancéolées (figure 24B).
28. Soies s du quatrième segment abdominal : **(0)** subcylindriques et acuminées ; **(1)** lancéolées.
29. Soies s du cinquième segment abdominal : **(0)** subcylindriques et acuminées ; **(1)** lancéolées.
30. Soies $a2$ des premier et second segments abdominaux : **(0)** présentes ; **(1)** absentes.
31. Soies $m2$ des premier et second segments abdominaux : **(0)** présentes (figure 24A) ; **(1)** absentes (figure 24B).
32. Soies $m3$ des premier et second segments abdominaux : **(0)** présentes ; **(1)** absentes.
33. Granulation tégumentaire autour des soies s des premier, second et troisième tergites abdominaux : **(0)** normale ; **(1)** avec une granulation secondaire épaisse.
34. Soies $m1$ du quatrième segment abdominal : **(0)** présentes (figure 24A) ; **(1)** absentes (figure 24B).
35. Soies $m2$ du quatrième segment abdominal : **(0)** présentes ; **(1)** absentes.
36. Soies $m3$ du quatrième segment abdominal : **(0)** présentes (figure 24A) ; **(1)** absentes (figure 24B).
37. Soies $m3'$ du quatrième segment abdominal : **(0)** présentes ; **(1)** absentes.
38. Soies $p5$ du quatrième segment abdominal : **(0)** présentes (figure 24A) ; **(1)** absentes (figure 24B).
39. Soies $a3$ du cinquième segment abdominal : **(0)** présentes (figure 24A) ; **(1)** absentes (figure 24B).
40. Soies s du cinquième segment abdominal : **(0)** en position $p3$, (i.e., soies ordinaires $p2$ présentes) (figure 24A) ; **(1)** en position $p2$, (i.e., soies ordinaires $p2$ absentes) (figure 24B).
41. Tube ventral avec : **(0)** plus de 4+4 soies ; **(1)** 4+4 soies.
42. Soies $a3$ du sternite du second segment abdominal : **(0)** présentes ; **(1)** absentes.

43. Soies a1 du sternite du quatrième segment abdominal : (0) présentes (figure 26A) ; (1) absentes (figure 26B).
44. Sternite du quatrième segment abdominal comportant : (0) 4 rangées de soies (figure 26A) ; (1) 3 rangées de soies (figure 26B).
45. Soies m1 du sternite du quatrième segment abdominal : (0) présentes ; (1) absentes.
46. Furca : (0) présente ; (1) absente.
47. Soies e des valves anales : (0) présentes (figure 27A) ; (1) absentes (figure 27B).
48. Soies z des valves anales : (0) présentes (figure 27A) ; (1) absentes (figure 27B).
49. Soies distales de la rangée hr des valves anales : (0) présentes (figure 27A) ; (1) absentes (figure 27B).
50. Epines anales : (0) présente ; (1) absente.
51. Pigmentation : (0) présente ; (1) absente.

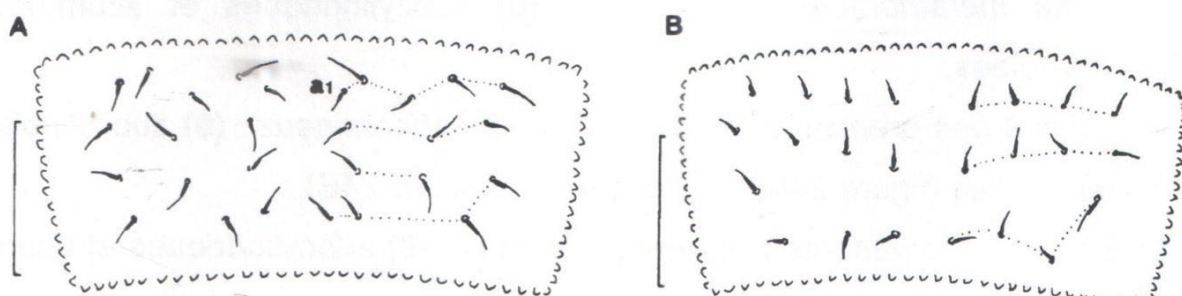


Figure 26. Chétotaxie du sternite du quatrième segment abdominal : (A) *Willemia anorphthalma* ; (B) *W. deharvengi*. (échelle 0,01)

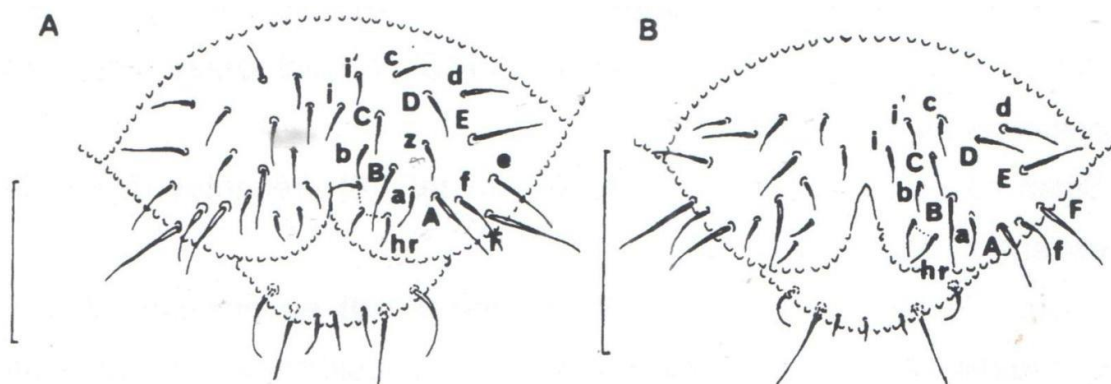


Figure 27. Chétotaxie des valves anales : (A) *Willemia intermedia* ; (B) *W. wandae*. (échelle 0,01 mm).

ANNEXE 1b- Matrice des 52 caractères des 3 extra groupes et 34 espèces du genre *Willemia* utilisée pour la réalisation de l'arbre phylogénétique de D'Haese 2000.

	01234	56789	11111	11111	22222	22222	33333	33333	44444	44444	555
	01234	56789	01234	56789	01234	56789	01234	56789	01234	56789	012
<i>H. vernalis</i>	00000	00000	?0000	00000	00000	00000	00000	00000	0010?	??000	000
<i>O. dilatata</i>	00000	00000	00000	00000	00000	00000	00000	01010	00101	000??	000
<i>X. octoculata</i>	00000	00100	00?01	00000	00101	10000	00000	00010	010?1	000?0	000
<i>annapurna</i>	10030	03101	11131	11013	10013	31010	00110	11111	11101	11111	101
<i>anophtalma</i>	10000	00101	00010	11010	10001	11010	00100	01010	00100	00100	001
<i>arenicola</i>	02222	22101	11021	11012	10102	31000	01111	11111	01101	00111	001
<i>arida</i>	13322	22111	0?100	11010	1000?	?1010	00110	00011	01101	01100	011
<i>bedosae</i>	10000	00101	00010	11010	10001	11010	00110	11010	01100	00100	001
<i>bellingeri</i>	00000	20101	00100	11010	10001	11000	00000	00000	00101	00100	001
<i>brevispina</i>	13032	03101	11131	11110	10012	21010	00110	11111	11111	11111	101
<i>buddenbrocki</i>	10030	03101	11131	11112	10013	31010	00110	11111	11101	11111	101
<i>christianseni</i>	13000	00101	00010	11010	10001	11010	00110	01010	00100	00100	001
<i>deharvengi</i>	20030	03101	11131	11013	10012	31111	10110	11111	11101	11111	111
<i>delamarei</i>	10030	03101	?????1	11012	1001?	?1111	10110	11111	111??	??1??	?01
<i>denisi</i>	11111	11101	00100	11110	10101	11010	01110	11111	01101	01100	011
<i>dubia</i>	10000	00101	00010	11010	10001	11010	00110	11010	00100	00100	001
<i>elisabetharum</i>	11112	11101	00100	11110	10101	11010	01110	11111	01101	01100	011
<i>fjellbergi</i>	13322	22111	00100	11010	10001	11010	00110	00011	011?1	?1100	011
<i>granulata</i>	10002	201?1	00100	11010	10001	110?0	00110	00011	01101	00100	011
<i>intermedia</i>	13000	00101	00100	11010	10001	11010	00110	00011	01101	00100	001
<i>japonica</i>	10022	22101	00100	11010	10001	11010	00110	01011	01101	00100	011
<i>koreana</i>	10002	20101	00010	11010	10001	11010	00110	11010	00100	00100	001
<i>meybholae</i>	02222	22101	11121	11013	10102	31000	01111	11111	01101	00111	011
<i>multilobata</i>	00000	20101	00100	??010	10001	11000	00000	00000	00101	00100	001
<i>nadchatrami</i>	10030	03101	11131	11110	10012	21000	00110	11111	?0111	111??	101
<i>namibiae</i>	00000	00101	00110	11010	?1?02	31000	00100	11010	000?1	00100	?01
<i>neocaledonica</i>	10030	03111	11131	11112	10012	21010	00110	11111	11111	11111	101
<i>nepalensis</i>	10030	03101	11131	11012	10012	21110	00110	11111	11101	11111	101
<i>persimilis</i>	03002	20101	?120	11012	1010?	?1010	01110	11111	01101	00111	001
<i>scandinavica</i>	10002	20101	00010	11010	10001	110?0	00110	11010	00100	00100	001
<i>setonychia</i>	20030	03101	?????1	11013	10????	?1111	10110	11111	111??	??1??	?11
<i>similis</i>	10000	00101	00110	11010	10001	11010	00010	01010	00100	00100	001
<i>subbulbosa</i>	12222	22101	11120	11010	10002	31010	00110	01011	01101	00111	001
<i>trilobata</i>	00000	00101	00110	11010	?1002	31000	00100	11010	000?1	001??	?01
<i>trisphaerae</i>	13112	21101	00100	11?10	10001	11010	00110	00011	01101	01100	011
<i>virae</i>	10000	00101	00010	11010	10001	11010	00110	11110	011?0	00100	001
<i>wandae</i>	10030	03101	11131	11112	10013	31110	00110	11111	11111	11111	101

ANNEXE 1c- Matrice complémentaire utilisée pour la réalisation de l'arbre phylogénétique de D'Haese et Thibaud (2011).

	01234	56789	11111	11111	22222	22222	33333	33333	44444	44444	55
	01234	56789	01234	56789	01234	56789	01234	56789	01234	56789	01
<i>W. tali</i>	1111?	01110	00101	10101	00011	11100	01101	11100	11000	01100	01
<i>W. acantha</i>	03002	20111	?1201	10121	010??	10100	11101	11110	11010	01110	11
<i>W. bulbosa</i>	03222	22111	?1201	101a1	010??	10100	11101	11110	11010	01110	01
<i>W. iztacihuatlensis</i>	11000	00110	00101	10101	000??	10100	11101	101?0	1100?	01000	01
<i>W. nosyboraha</i>	10030	03111	???11	11111	00133	10100	01101	11111	11001	01111	01
<i>W. psammophila</i>	00000	00111	00101	10111	00033	11111	01000	101?0	11000	01?00	01
<i>W. shanghaiensis</i>	10002	2011?	?????	??101	000??	10000	01100	00??0	11???	?1???	01
<i>W. unispina</i>	10000	0001?	?1001	?1010	00011	11111	01101	10100	11000	01???	01
<i>W. zeppelini sp. nov.</i>	0c0b2	2b111	01211	1110?	11122	10000	01101	11110	11001	01111	11

ANNEXE 2 : MESURE DES DONNEES EDAPHIQUES

1-Mesure du taux d'humidité relative (H) :

Le taux d'humidité relative est considéré comme le taux d'humidité nécessaire pour maintenir les animaux en vie. Pour le cas des Collemboles, c'est le taux humidité en dessous du quel ces animaux ne peuvent rester dans l'échantillon. Pour cela, chaque échantillon (sol ou litière) est pesé (P1) avant la mise au Berlèse. Il est repesé (P2) après le retrait du Berlèse 14 jour plus tard. Le calcul du taux d'humidité relative se fait selon le calcul suivant :

$$H (\%) = (P1 - P2) * 100 / P1$$

2-Analyse du sol

pH :

Le pH (eau) a été déterminé par la méthode électrométrique à l'aide du pH-mètre à électrode de verre, sur une suspension, dans un rapport sol/solution de 1/2,5.

Azote total (N) :

La méthode de Kjeldahle est utilisée pour le dosage de l'azote total. Les formes d'azote du sol sont transformées en azote ammoniacal par minéralisation. Un aliquote de minéralisat introduit dans un ballon Kjeldahl en présence de NaOH (10N), est distillé, permettant ainsi le déplacement de l'ammoniac. L'ammoniac est recueilli dans un bécher contenant une solution d'acide borique H_3BO_3 (2%) et un indicateur coloré. Le dosage est fait avec H_2SO_4 (0,1N).

Carbone organique (C) :

Le carbone organique est déterminé par oxydation du sol dans une solution aqueuse de bichromate de potassium en excès $K_2Cr_2O_7$ en présence de H_2SO_4 . L'excès de $K_2Cr_2O_7$ est dosé par une solution de sel de Mohr ($Fe(SO_4)_2(NH_4)$) en présence de diphénylamine. Le résultat obtenu est corrigé par le facteur 1,33.

PUBLICATIONS

Liste des publications :

- 1- Zon D. S., Bedos A., D'Haese C., 2015. Phylogeny of the genus *Will* (Collembola: Hypogastruridae) and biogeography of the *W. buddenbrocki*-group with description of a new species from Ivory Coast (western Africa). *Zootaxa*, 3980 (2) : 230-240.
- 2- Zon D. S., Tano Y., Deharveng L. 2014. A new species of *Furculanurida* (Collembola: Neanuridae) from Ivory Coast, with comments on related genera. *Zootaxa*, 3878 (5) : 491-497.
- 3- Zon D. S., Thibaud J.-M., Tano Y., 2013. Etats des connaissances sur les Collemboles de Côte d'Ivoire (Afrique de l'ouest). *Russian Entomological Journal*, 22 (2) : 91-96.



<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3980.2.4>

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:32F57C60-8205-409B-8F1A-D257952C12F2>

Phylogeny of the genus *Willemia* (Collembola: Hypogastruridae) and biogeography of the *W. buddenbrocki*-group with description of a new species from Ivory Coast (western Africa)

SERGE DÉMÉANGO ZON¹, ANNE BEDOS² & CYRILLE A. D'HAESE^{2,3}

¹Université Félix Houphouët-Boigny de Cocody, UFR Biosciences, Laboratoire de Zoologie et de Biologie Animale, 22 BP582 Abidjan 22, Côte d'Ivoire

²Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité, ISYEB – UMR 7205 – CNRS, MNHN, UPMC, EPHE, Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Universités, CP50 Entomology, 45 rue Buffon, F-75005 Paris, France.

³Corresponding author. E-mail: dhaese@mnhn.fr

Abstract

Willemia tondoh sp. nov. from the Ivory Coast (western Africa) is described and illustrated. The new species is the 14th in the *buddenbrocki*-group and is defined with two large globular sensilla placed in a cavity and covered in part by tegumental fold on antennal segment IV, 7 chaetae on antennal segment I, postantennal organ with 9 vesicles, s-chaetae subcylindrical and acuminate on abdominal terga and chaetae a1 absent on abdominal sternum IV. A phylogeny for all the 46 species of the genus *Willemia* is proposed. Based on the phylogenetic framework, the biogeography of the *buddenbrocki*-group is discussed. An identification key for all 46 known species of the genus is provided.

Key words: Poduromorpha, identification key, South Hemisphere

Introduction

Knowledge on collembolan fauna from Africa is very scarce (Thibaud 2013). Nonetheless, the Poduromorpha genus *Willemia* Börner, 1901 has been recorded from the continent: *W. namibiae* Thibaud & Massoud, 1988 and *W. trilobata* Barra, 1995 were described from Namibia and South Africa respectively and *W. brevispina* Hüther, 1962 has been mentioned from Gambia (western Africa) by Murphy (1965). Another *Willemia* species, *W. nosyboraha* Thibaud, 2008 has been described from Madagascar.

The Ivory Coast collembolan fauna is known from 16 sites only with 79 recorded species (Zon *et al.* 2013), including 3 hypogastrurids but no *Willemia* species. To date, the genus *Willemia* includes 45 species (D'Haese & Thibaud 2011, Bu *et al.* 2012), making it one of the four more speciose Hypogastruridae genera along with *Ceratophysella* (133 spp.), *Hypogastrura* (169 spp.) and *Xenylla* (131 spp.). Several synthetic works have been published, dealing with revision of the *anophthalma*-group (D'Haese 1998), revision of the *buddenbrocki*-group (D'Haese & Weiner 1998) and phylogenetic and evolutionary analyses (D'Haese 2000, D'Haese & Thibaud 2011, Prinzing *et al.* 2014).

In the present work, we describe a new *Willemia* species from the Ivory Coast. Elaborating on the previous morphology based phylogenetic analyses (D'Haese 2000, D'Haese & Thibaud 2011), we include in the analysis the new species as well as two species, *W. antennomonstrum* Bu, Potapov & Gao, 2012 and *W. dhaesei* Bu, Potapov & Gao, 2012 not included in the previous publications. All 46 known *Willemia* species are then coded for 52 characters and phylogenetically analyzed to provide the most up to date phylogeny of the genus. The biogeography of the genus, and particularly of the *buddenbrocki*-group is commented through the obtained phylogenetic framework. Finally, an identification key to the 46 known species is provided.

Material and methods

Specimens were collected using Berlese-Tullgren apparatus from leaf litter and soil samples coming from cocoa plantation and fallow near Lamto reserve located 180 km north of Abidjan (Ivory Coast). They were preserved in 95% ethanol, then cleared in lactic acid, heated and finally mounted in microscope slides using Marc André II mounting medium. Specimens were examined using a compound microscope with differential interference contrast optics at magnifications ranging from 250 to 1000. Drawings were made with a drawing tube. Material is deposited in the 'Apterygota' collection of the MNHN, Museum National d'Histoire Naturelle (Paris, France) and in the LZBA-UFHB, Laboratoire de Zoologie et Biologie Animale, Université Félix Houphouët-Boigny (Abidjan, Ivory Coast).

Abbreviations: Abd.—abdomen segment, Ant.—antennal segment, hr—anal valve microchaetae, S0-9—Ant. IV s-chaetae from 0 to 9 (=sensilla), av—apical vesicle, ms—microsensillum, so—subapical organite, nomenclature after D'Haese (2003).

The new species has been coded for the 52 morphological characters defined in D'Haese (2000) and added to the data matrix published by D'Haese & Thibaud (2011). *W. antennomonstrum* and *W. dhaesei* were already coded for these characters in their original description (Bu *et al.* 2012) and that has been directly included in the data matrix. Characters and character states were entered and coded using the program Winclada version 1.89 (a.k.a. Asado: Nixon 1999–2004). Polarisation was done through out-group comparison with three hypogastrurid species: *Hypogastrura vernalis* (Carl, 1901), *Orogastrura dilatata* (Cassagnau, 1959), and *Xenyllogastrura octoculata* (Steiner, 1955). The data matrix was analyzed through standard parsimony using POY version 5.1.1 (Varón *et al.* 2010) with non-additive character coding (unordered characters). It was submitted to a thousand replicates plus ratchet perturbation (15% of characters up-weighted by a factor of 3 for each iteration, Nixon 1999), tree fusing (Goloboff 1999) and to a final branch swapping refinement keeping up to 20% longer trees. Consistency and retention indices were calculated as well as Bremer and jackknife branch support.

Species description

Willemia tondoh sp. nov.

Figs 1–6

Type material. Holotype female (IV-VJW2L1, LZBA-UFHB) and four paratypes females (VC02P2, LZBA-UFHB; VC01S7, MNHN-EA012013; VJ12L1, MNHN-EA012014 and VC01L8, MNHN-EA012015).

Type locality and sampling dates. Ivory Coast, Taabo, Zougoussi terroir near Lamto reserve. Holotype (sample VJW2L1): 29 October 2012, litter in old fallow, 06°15'28"N and 05°01'42.1"W. Two paratypes (sample VC01L8 and VC01S7): 13 November 2012, in cocoa culture, 06°15'43.6"N and 05°01'29.8"W. One paratype (sample VJ12L1): 27 October 2012, in mixed cultures, 06°15'25.9"N and 05°01'36"W. One paratype (sample VC02P2): 15 November 2012, in cocoa culture, 06°15'30"N and 05°01'38.7"W.

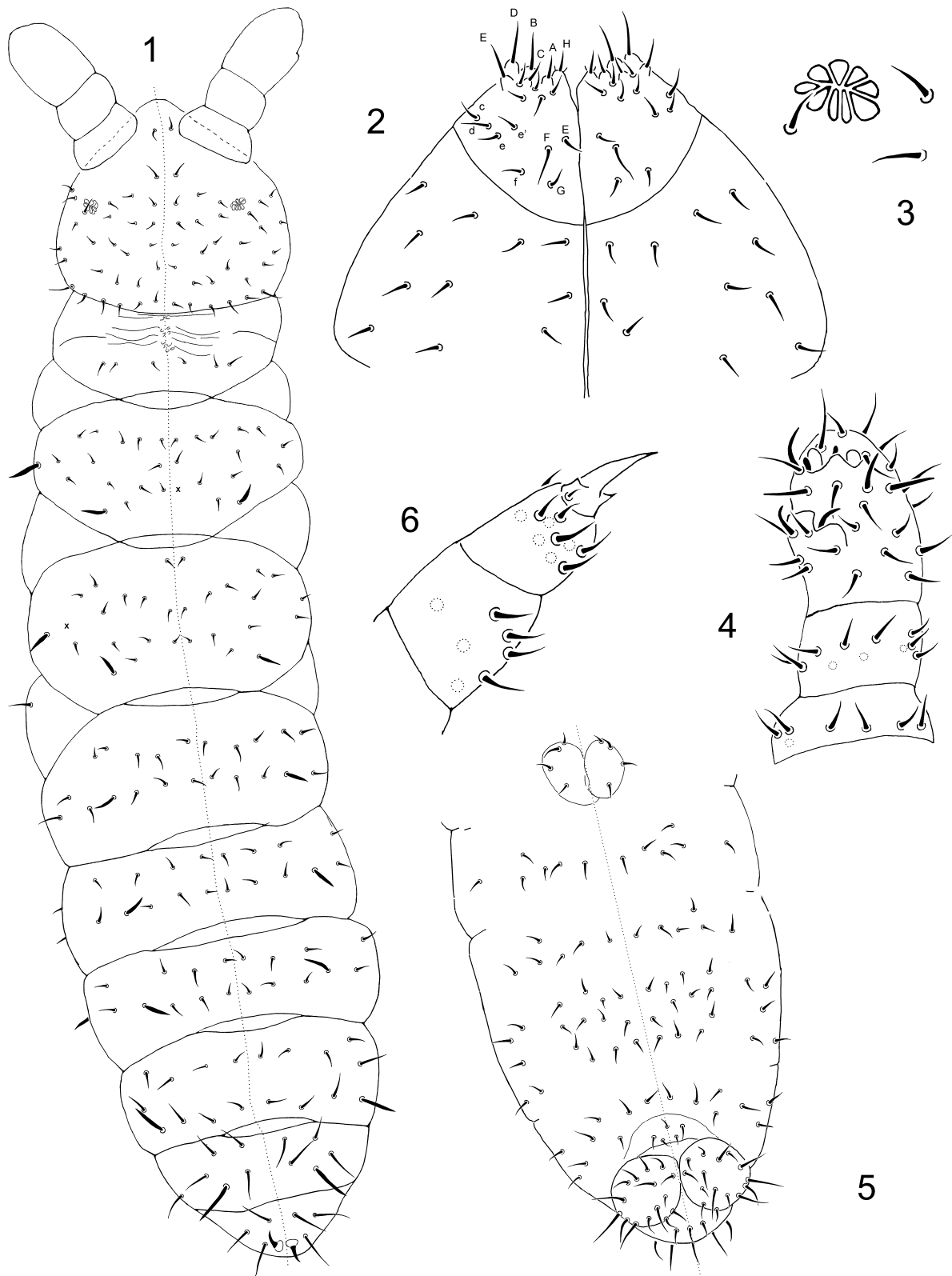
Description. Body length: holotype 400 µm, paratypes 400–540 µm. Color in alcohol white, body with short acuminate ordinary chaetae, some slightly longer. Sensory chaetae a little thicker and longer than ordinary chaetae. Tegumental granulation fine and regular.

Antennae somewhat shorter than head's diagonal. Ant. I and Ant. II with 7 and 11 chaetae respectively. Ant. III and IV only hardly separated. Sensorial organ of Ant. III consisting of a large integumentary fold hiding 2 internal s-microchaetae, 2 long guard chaetae, 2 long sensory rods, and one ventral microsensillum (Fig. 4). Ant. IV with a small globular apical vesicle, s-chaetae comprising: S2/d and S9/e1 absent or not differentiated from ordinary chaetae; S1/i1 and S8/e2 subcylindrical or hardly differentiated from ordinary chaetae; S4/i2 and S7/e3 globular in cavity covered by a tegumental fold. External part of the cavity with microsensillum. Subapical organite present.

Postantennal organ with 9 vesicles (Figs 1 & 3), no eyes. Chaetae a0 and c1 absent on head (Fig. 1). Prelabrum/labrum with 2/5,3,4 chaetae. Three pairs of labial chaetae. Head ventral chaetotaxy as in Fig. 2.

Dorsal body chaetotaxy presented in Fig. 1. Some variation and asymmetries present. Chaetae s per half tergum formula: 22/11111 generally, in m7 and p4 position on thorax II and III terga, in p4 position on abdominal terga I to IV and p2 position on Abd. V i.e. ordinary chaeta p2 absent. Thorax II and III with reduced chaetotaxy:

m3 likely to be missing (Fig. 1). Abd. II and III with a2, but without m-row. Abdomen IV without m1, m2, m3, or m'3 or p5.



FIGURES 1–6. *Willemia tondoh* sp. nov.: 1, general dorsal chaetotaxy; 2, ventral chaetotaxy of head and mouth; 3, left postantennal organ; 4, Ant. I–IV; 5, Abd. I–VI ventral chaetotaxy; 6, leg III.

Tibiotarsal chaetotaxy I, II and III with 11 chaetae each. Unguis with a small empodial appendage and without teeth (Fig. 6). Ventral tube with 4 + 4 chaetae. Ventral abdominal chaetotaxy as in Fig. 5. Furcula absent. Female genital plate with 2 chaetae.

Anal valves with 2 hr chaetae and without e and z chaetae (Fig. 5). Two anal spines well developed.

Derivatio nominis. The new species is cordially dedicated to Jérôme E. Tondoh, Professor of soil ecology at Nangui Abrogoua University (Abidjan, Ivory Coast), who is the initiator of Collembola studies within the research unit on soil fauna. The noun is in apposition (article 31.1 of the International Code of Zoological Nomenclature).

Distribution. It has to be noted that *W. brevispina* belongs to the *buddenbrocki*-group (D'Haese & Weiner 1998) and has been originally described from South America but it has been mentioned from Gambia (Murphy 1965). At that time two other species only were known in the group: *W. nadchatrami* Yosii, 1959 (Continental South-East Asian and Malaysian regions) and *W. budenbrocki* Hüther, 1959 (widely distributed). The specimen collected by Murphy has possibly been identified as *W. brevispina* because its general morphology was compatible with its description, at that time. Since Gambia and Ivory Coast are located in western Africa, it is highly probable the species mentioned by Murphy is actually a new undescribed species closely related to if not *W. tondoh sp. nov.*

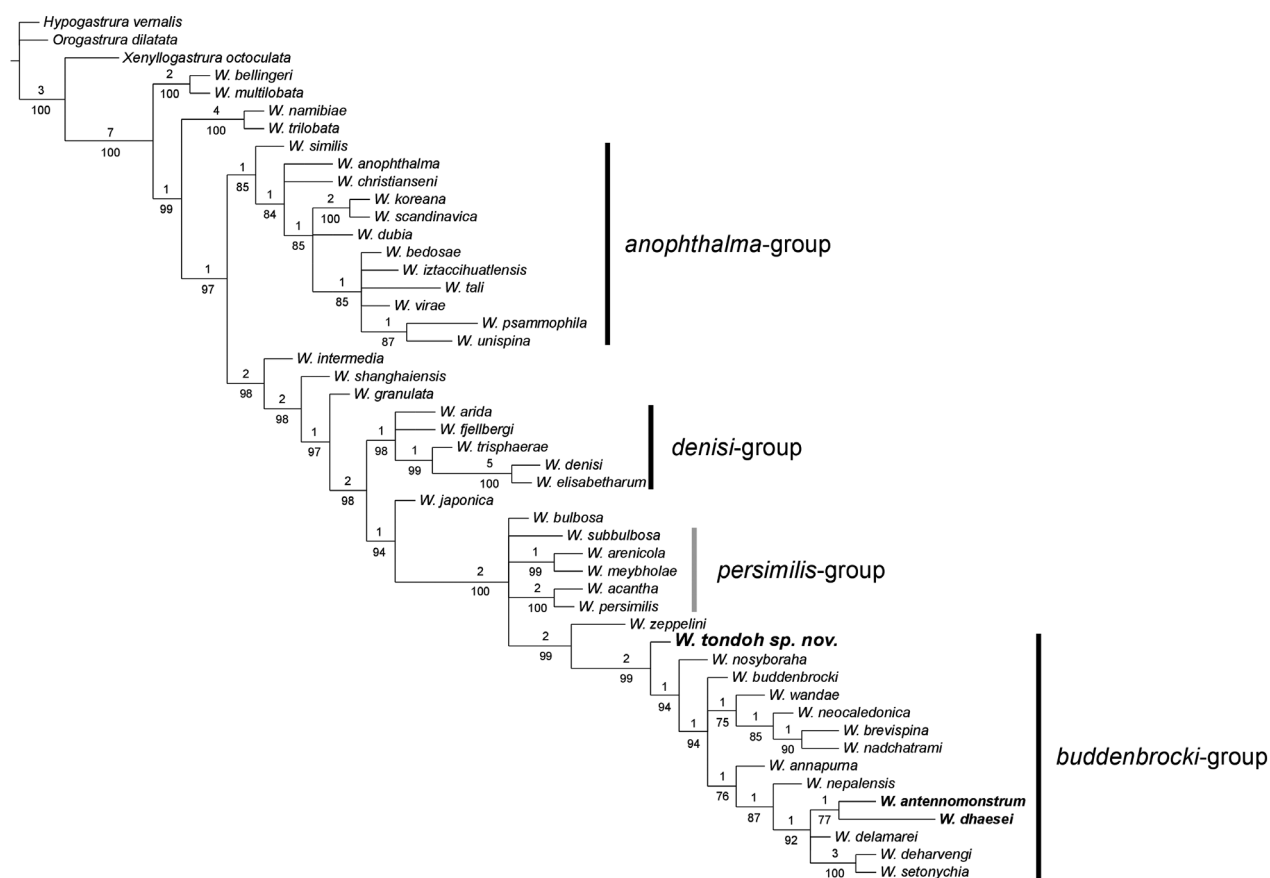


FIGURE 7. Strict consensus of 89 phylogenetic trees of the genus *Willemia*. Newly added species, including *W. tondoh sp. nov.*, in bold. Bremer support values and Jackknife resampling percentages indicated above and below each node, respectively.

Phylogeny

Figs 7 and 8, Tab. 1

Table 1 provides the characters states coded for the three species added to the D'Haese & Thibaud (2011) data matrix. The phylogenetic analysis results in 89 most parsimonious trees of 175 steps (CI=41; RI=81). Strict consensus is shown in Fig. 7 with jackknife and Bremer indices indicated above and below each node respectively. Despite the addition of the three additional species, the main outlines of the phylogeny are almost identical to the

results of D'Haese (2000) and D'Haese & Thibaud (2011). Particularly, *Willemia* monophyly is confirmed and strongly supported (jackknife of 100% and Bremer value 7). Also found monophyletic are the *anophthalma*, *denisi* s.str. (jackknife of 85% and Bremer value 1) and *buddenbrocki* (jackknife 99%, Bremer 2) groups. The *denisi*-group sensu Potapov (1994) is still paraphyletic. The *persimilis*-group including *W. persimilis* Bonet, 1945, *W. acantha* Bonet, 1945, *W. bulbosa* Bonet, 1945, *W. arenicola* Palacios-Vargas and Vázquez, 1988 and *W. meyhohlae* Palacios-Vargas, 1987 is unresolved in the strict consensus (found monophyletic in some of the most parsimonious trees).

W. zeppelini D'Haese & Thibaud, 2011 is confirmed as the sister group to the *buddenbrocki*-group (jackknife 99%, Bremer 2), fitting between the *persimilis*-group and the former. Finally, *W. tondoh* sp. nov. is included in the *buddenbrocki*-group and is the sister group of all remaining species of the group, then *W. nosyboraha* is sister group of three clades: *W. budenbrocki*, *W. wandae*+ clade (jackknife 75%, Bremer 1) and *W. annapurna*+ clade (jackknife 76%, Bremer 1).

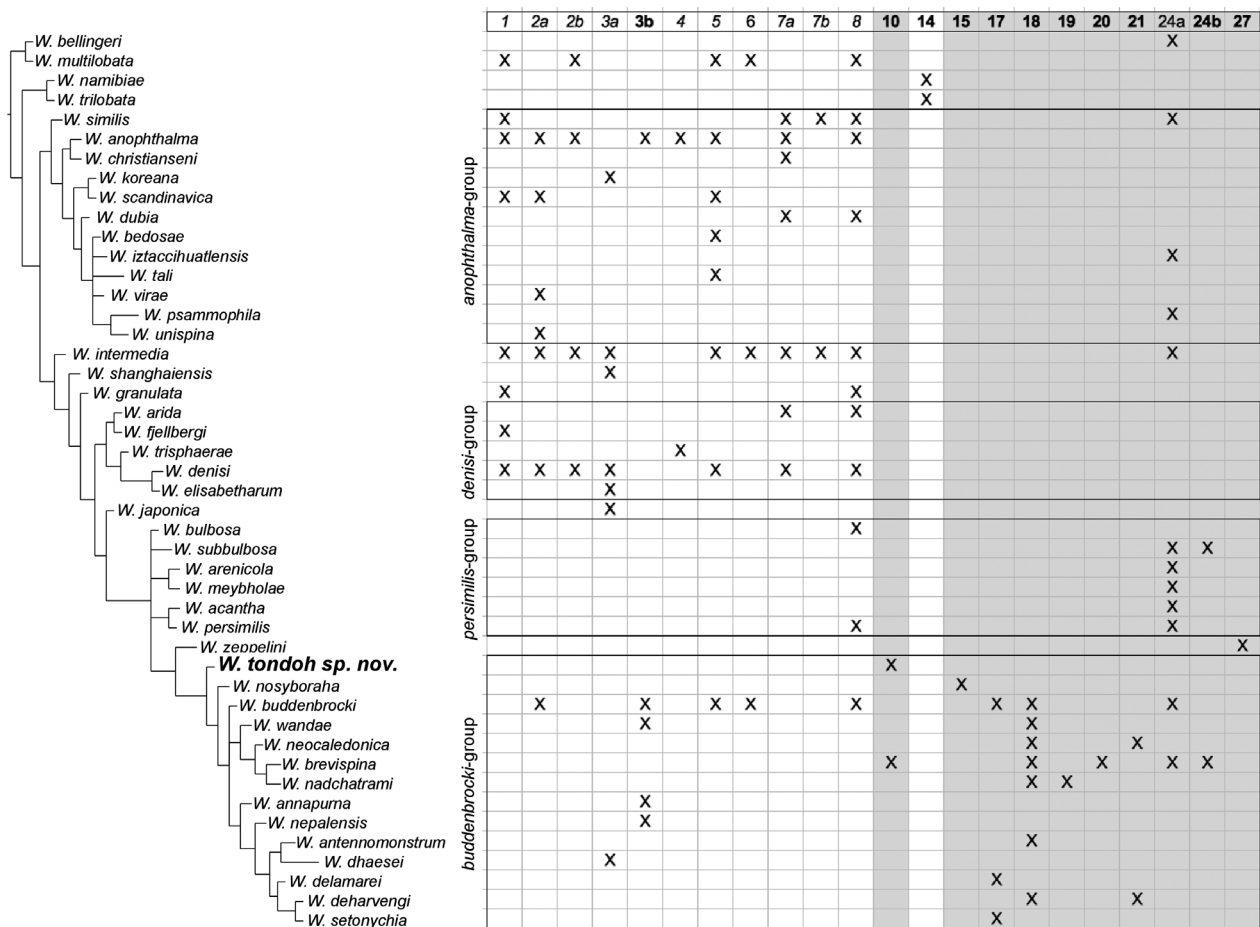


FIGURE 8. Biogeography of the genus *Willemia*: distribution in regard to the phylogeny.

Discussion. The phylogenetic results confirm that *W. tondoh* sp. nov. is part of *buddenbrocki*-group, as suggested by the presence of the two globular s-chaetae covered by a tegumental fold on the fourth antennal segment. The new species is close to *W. nosyboraha*, both are found in the African-Malagasy region and belong to the *buddenbrocki*-group. They are related but *W. tondoh* sp. nov. differs from *W. nosyboraha* by several subtle characters: lower number of vesicles on the postantennal organ (9 vs 10 to 14), 7 chaetae on the first antennal segment (6 in *W. nosyboraha*), s-chaetae subcylindrical and acuminate on abdominal terga (lanceolate in *W. nosyboraha*) and chaetae a1 absent on Abd. IV sternum (present in *W. nosyboraha*).

TABLE 1. Data Matrix of 52 characters coded for *W. tondoh* and the 2 newly added *Willemia* species described and coded in Bu et al. 2012. Character numbers correspond to the characters listed in D'Haese 2000. Polymorphic characters coded as follow: 0 or 1 = a; 0 or 2 = b; 0, 2 or 3 = c.

	01234	56789	11111	11111	22222	22222	33333	33333	44444	44444	55
	01234	56789	01234	56789	01234	56789	01234	56789	01234	56789	01
<i>W. antennomonstrum</i>	10032	03111	11311	11121	00122	11111	01101	11111	11011	11111	01
<i>W. dhaesei</i>	13032	03111	11?11	10101	00033	11111	01100	00111	11011	11100	01
<i>W. tondoh</i>	10032	03111	01?11	11101	00133	10000	01101	11111	11011	01111	01

Biogeography

Fig. 8, Tab. 2

Despite being mostly present in the South Hemisphere, the *buddenbrocki*-group is not present in Southernmost part of South America, South Africa, Australia (e.g. Greenslade 1994), or New Zealand, refuting a gondwanian distribution. *W. zeppelini* is found in Brazil (province 27, Tab.2, Fig. 8) and is the sister group to the *buddenbrocki*-group with *W. tondoh* **sp. nov.** and *W. nosyboraha* being the two basal-most and only African-Malagasy species (provinces 10 and 15, Tab.2, Fig. 8) suggesting a southern transatlantic track (e.g. Matile 1990). From that African-Malagasy origin, the *buddenbrocki*-group diversifies with three lineages: *W. Buddenbrocki*, *W. wandae*+ clade and *W. annapurna*+ clade. It has to be noted that *W. Buddenbrocki*, even if it was originally described from a vineyard near Edsheim in Germany, presents a rather wide distribution (see Tab.2, Fig. 8 and Prinzing *et al.* 2014) making difficult to know where it is from originally. Interestingly, *W. Buddenbrocki*, *W. wandae*, *W. annapurna*, *W. nepalensis*, *W. delamarei* and *W. setonychia* are present in one or both of the Indian and Himalayan provinces (provinces 3b and 17, Tab.2, Fig. 8). This point seems to be a centre of diversification for the remaining of the *buddenbrocki*-group that historically colonized more widely the South-East: *W. neocaledonica*, *W. nadchatrami*, *W. brevispina*, *W. deharvengi* and *W. antennomonstrum* found in the next by Continental South-East province (province 18, Tab.2, Fig. 8), with distributions reaching even further south: Malaysian province and New Caledonia (provinces 19 and 21, Tab.2, Fig. 8). One species, *W. dhaesei*, went north to the Sino-Japanese province (province 3a, Tab.2, Fig. 8) but this is still close to the Continental South-East province were the sister group, *W. antennomonstrum*, is found.

Identification key to species of the genus *Willemia*

This key is elaborating and improving on D'Haese (2000) and D'Haese & Thibaud (2011) to include all 46 species known to date in the genus. We added *W. antennomonstrum* Bu, Potapov & Gao, 2012, *W. dhaesei* Bu, Potapov & Gao, 2012 and *W. tondoh* **sp. nov.** Since the original description of *W. shanghaiensis* Yue, 1999 is rather poor and leads to ambiguities (presence or absence of *a0* is not specified in the original description for instance), this species appears in two places in the key. D'Haese & Thibaud (2011) considered *W. shanghaiensis* to be really close to *W. intermedia* if not synonym.

1	Chaeta <i>a0</i> present on the head	2
-	Chaeta <i>a0</i> absent on the head	30
2	Anal spines present (usually 2, sometimes 1)	3
-	Anal spines absent.	23
3	Chaetae <i>a1</i> on thoracic terga II and III absent; ventral tube with 5+5 chaetae	4
-	Chaetae <i>a1</i> on thoracic terga II and III present; ventral tube with 4+4 chaetae	5
4	Postantennal organ with 3 vesicles; tibiotarsi III with 11 chaetae	<i>W. trilobata</i> Barra, 1995; South African region
-	Postantennal organ with 4 vesicles; tibiotarsi III with 12 chaetae	<i>W. namibiae</i> Thibaud & Massoud, 1988; South African region
5	Chaetae <i>m3'</i> present on abdominal tergum IV	6
-	Chaetae <i>m3'</i> absent on abdominal tergum IV	7
6	Postantennal organ with 4 vesicles; postantennal organ vesicles blackberry-shaped; apical vesicle simple	<i>W. multilobata</i> Gers & Deharveng, 1985; Holarctic region
-	Postantennal organ with 6 to 8 vesicles; postantennal organ vesicles smooth; apical vesicle trilobate	

 <i>W. bellingeri</i> Palacios-Vargas & Vázquez, 1988; Caribbean region	
7	Chaetae <i>a1</i> on abdominal sternum IV present— <i>anophtalma</i> -group	8
-	Chaetae <i>a1</i> on abdominal sternum IV absent	19
8	Abdominal tergum V with chaetae <i>s</i> in <i>p2</i> position (i.e., chaetae <i>p2</i> absent)	9
-	Abdominal tergum V with chaetae <i>s</i> in <i>p3</i> position (i.e., chaetae <i>p2</i> present)	14
9	One anal spine; prelabral/labral chaetotaxy with 2/5,5,4 chaetae	<i>W. unispina</i> Fjellberg, 2007; Europe
-	Two anal spines; prelabral/labral chaetotaxy with 4/4,5,4 chaetae	10
10	Postantennal organ with 10 to 15 vesicles; tibiotarsi with 10–11 chaetae <i>W. psammophila</i> Palacios-Vargas & Thibaud, 2001; Caribbean region
-	Postantennal organ with less than 10 vesicles; tibiotarsi with 16–17 chaetae	11
11	<i>S</i> -chaeta <i>S9</i> (=e1) on antennal segment IV candle flame shaped	12
-	<i>S</i> -chaeta <i>S9</i> (=e1) on antennal segment IV not candle flame shaped	13
12	<i>S</i> -chaeta <i>S7</i> (=e3) and <i>S4</i> (=i2) on antennal segment IV both candle flame shaped; chaetae <i>e</i> absent on anal valves <i>W. tali</i> Kaprus' & Nevo, 2003; Mediterranean region
-	<i>S</i> -chaeta <i>S7</i> and <i>S4</i> on antennal segment IV not candle flame shaped; chaetae <i>e</i> present on anal valves <i>W. iztacihuatlensis</i> García-Gómez & Cutz-Pool, 2008; Caribbean region
13	Chaetae <i>a4</i> present on thoracic terga II and III; chaetae <i>m4</i> present on abdominal tergum IV <i>W. bedosae</i> D'Haese, 1998; Mediterranean region
-	Chaetae <i>a4</i> absent on thoracic terga II and III; <i>m</i> row absent on abdominal tergum IV <i>W. virae</i> Kaprus', 1997; Europe
14	Chaetae <i>m1</i> present on abdominal tergum IV	15
-	Chaetae <i>m1</i> absent on abdominal tergum IV	17
15	Chaetae <i>m3</i> absent on abdominal terga II and III; 3 <i>hr</i> chaetae on anal lobes	16
-	Chaetae <i>m3</i> present on abdominal terga II and III; 2 <i>hr</i> chaetae on anal lobes; postantennal organ usually with 5 vesicles (4 to 6) <i>W. anophtalma</i> Börner, 1901; Holarctic
16	<i>S</i> -chaeta <i>S9</i> (=e1) present on antennal segment IV; 2 prelabral chaetae <i>W. similis</i> Mills, 1934; Subarctic, North America, Caribbean region
-	<i>S</i> -chaeta <i>S9</i> absent (i.e., <i>S9</i> not differentiated from ordinary chaetae) on antennal segment IV; 4 prelabral chaetae <i>W. christianseni</i> D'Haese, 1998; North America
17	<i>S</i> -chaetae <i>S1</i> (=i1) and <i>S2</i> (=d) absent (i.e., <i>S1</i> and <i>S2</i> not differentiated from ordinary chaetae) on antennal segment IV	18
-	<i>S</i> -chaetae <i>S1</i> and <i>S2</i> present on antennal segment IV <i>W. dubia</i> Christiansen & Bellinger, 1980; North America
18	Empodial appendage present <i>W. scandinavica</i> Stach, 1949; Subarctic, Palearctic and Mediterranean regions
-	Empodial appendage absent <i>W. koreana</i> Thibaud & Lee, 1994; Sino-Japanese region
19	Postantennal organ with 4 or 5 vesicles	20
-	Postantennal organ with 7 vesicles or more	21
20	Postantennal organ with 4 vesicles <i>W. intermedia</i> Mills, 1934; Holarctic and Caribbean regions
-	Postantennal organ with 5 vesicles <i>W. shanghaiensis</i> Yue, 1999; Sino-Japanese region
21	<i>S</i> -chaetae <i>S4</i> (=i2) and <i>S7</i> (=e3) on antennal segment IV not globular; tibiotarsi I, II, and III with 14, 14, and 13 chaetae, respectively <i>W. persimilis</i> Bonet, 1945; Pacific North American, Caribbean and Andean regions
-	<i>S</i> -chaetae <i>S4</i> and <i>S7</i> on antennal segment IV globular	22
22	Chaetae <i>a2</i> absent on abdominal terga II and III; chaetae <i>m1</i> and <i>m3</i> absent on abdominal tergum IV <i>W. bulbosa</i> Bonet, 1945; Pacific North America region
-	Chaetae <i>a2</i> present on abdominal terga II and III; chaetae <i>m1</i> and <i>m3</i> present on abdominal tergum IV <i>W. subbulbosa</i> Thibaud, 1994; Caribbean region
23	<i>S</i> -chaetae on antennal segment IV all thick and subcylindrical	24
-	<i>S</i> -chaetae on antennal segment IV not thick and subcylindrical	25
24	Postantennal organ vesicles with numerous secondary tubercles <i>W. granulata</i> Fjellberg, 1985; Subarctic and Pacific North American regions
-	Postantennal organ vesicles smooth <i>W. acantha</i> Bonet, 1945; Caribbean region
25	Chaetae <i>a2</i> absent on abdominal terga II and III; <i>s</i> -chaeta <i>S1</i> (=i1) present on antennal segment IV and some <i>s</i> -chaetae candle flame-shaped	26
-	Chaetae <i>a2</i> present on abdominal terga II and III; <i>s</i> -chaetae <i>S1</i> (=i1) and <i>S2</i> (=d) absent on antennal segment IV (i.e., <i>S1</i> and <i>S2</i> not differentiated from ordinary chaetae)	27
26	<i>S</i> -chaeta <i>S2</i> (=d) present on antennal segment IV <i>W. denisi</i> Mills, 1934; Holarctic
-	<i>S</i> -chaeta <i>S2</i> absent on antennal segment IV (i.e., <i>S2</i> not differentiated from ordinary chaetae) <i>W. elisabetharum</i> Weiner, 1986; Sino-Japanese region
27	Three <i>s</i> -chaetae (<i>S4</i> =i2, <i>S7</i> =e3 and <i>S8</i> =e2) candle flame-shaped on antennal segment IV <i>W. trisphaerae</i> Potapov, 1994; West and Central Asia
-	Two <i>s</i> -chaetae (<i>S4</i> and <i>S7</i>) globular on antennal segment IV	28
28	Postantennal organ vesicles with numerous secondary tubercles <i>W. arida</i> Fjellberg, 1991; North America
-	Postantennal organ vesicles smooth	29
29	Chaetae <i>m2</i> present on abdominal tergum IV; chaetae <i>s</i> lanceolate on abdominal tergum I <i>W. fjellbergi</i> Potapov, 1994; Subarctic region
-	Chaetae <i>m2</i> absent on abdominal tergum IV; chaetae <i>s</i> subcylindrical with acuminate apex on abdominal tergum I <i>W. japonica</i> Yosii, 1970; Sino-Japanese region

30	S-chaetae <i>S4</i> (=i2) and <i>S7</i> (=e3) of antennal segment IV both small, not placed in cavity, and not covered by tegumental fold	31
-	S-chaetae <i>S4</i> and <i>S7</i> of antennal segment IV both large, globular, placed in cavity, and covered in part by tegumental fold— <i>buddenbrocki</i> -group	34
31	Anal spines present	32
-	Anal spines absent	33
32	Postantennal organ with 10 to 15 vesicles. <i>W. arenicola</i> Palacios-Vargas & Vazquez, 1989; Caribbean region	
-	Postantennal organ with 5 vesicles <i>W. shanghaiensis</i> Yue, 1999; Sino-Japanese region	
33	Postantennal organ with 15 vesicles or more <i>W. meybholae</i> Palacios-Vargas, 1987; Caribbean region	
-	Postantennal organ with 4 to 5 vesicles. <i>W. zeppelinii</i> D'Haese & Thibaud, 2011; East Brazil	
34	Abdominal tergum V with chaetae <i>s</i> in <i>p2</i> position; 3+3 chaetae on thoracic tergum I	35
-	Abdominal tergum V with chaetae <i>s</i> in <i>p3</i> position; 2+2 chaetae on thoracic tergum I; curved and crenellated chaetae; <i>m1</i> absent on abdominal sternum IV <i>W. nadchatrami</i> Yosii, 1959; Continental South-East Asian and Malaysian regions	
35	Anal spines absent; apical vesicle absent	36
-	Anal spines present; apical vesicle present	37
36	Antennal segment IV with ordinary not lanceolate chaetae; postantennal organ with 18 to 20 vesicles	
-	Antennal segment IV with ordinary chaetae and two lanceolate chaetae; postantennal organ with 15 to 17 vesicles <i>W. setonychia</i> Prabhoo, 1971; Indian region	
37	Abdominal terga IV and V with chaetae <i>s</i> subcylindrical and acuminate.	38
-	Abdominal terga IV and V with chaetae <i>s</i> lanceolate	45
38	All tibiotarsi with 12 chaetae	39
-	Tibiotarsi I and II with 11 chaetae; tibiotarsi III with 10 or 11 chaetae	41
39	Thoracic tergum III with chaetae <i>s=m7</i> sub-cylindrical and acuminate; antennal segment IV with two or four subcylindrical s-chaetae clearly differentiated from ordinary chaetae	40
-	Thoracic tergum III with chaetae <i>s=m7</i> lanceolate; antennal segment IV with four subcylindrical s-chaetae hardly distinguishable from ordinary chaetae <i>W. nepalensis</i> D'Haese & Weiner, 1998; Himalayan region	
40	Antennal segment IV with two subcylindrical s-chaetae; postantennal organ with 7 to 10 vesicles	
-	Antennal segment IV with four subcylindrical s-chaetae; postantennal organ with 10 to 15 vesicles <i>W. brevispina</i> Hüther, 1962; North and South America	
41	Postantennal organ with 9 to 14 vesicles; chaetae <i>c1</i> absent on head.	42
-	Postantennal organ with about 20 vesicles; chaetae <i>c1</i> present on head. <i>W. annapurna</i> D'Haese & Weiner, 1998; Himalayan region	
42	Postantennal organ with 9 to 11 vesicles.	43
-	Postantennal organ with 12 to 14 vesicles.	44
43	Postantennal organ with 10 to 11 vesicles; antennal segment I with 6 chaetae <i>W. nosyboraha</i> Thibaud, 2008; Madagascar	
-	Postantennal organ with 9 vesicles; antennal segment I with 7 chaetae <i>W. tondoh</i> sp. nov.; Western Africa	
44	Chaetae <i>a3</i> present on abdominal sterna II and IV; chaetae <i>s=m7</i> on thoracic tergum III subcylindrical	
-	Chaetae <i>a3</i> absent on abdominal sterna II and IV; chaetae <i>s=m7</i> on thoracic tergum III lanceolate <i>W. buddenbrocki</i> Hüther, 1959; widely distributed	
45	Abdominal tergum IV without <i>m</i> -row; postantennal organ with 8 to 20 vesicles.	46
-	Abdominal tergum IV with <i>m1</i> to <i>m4</i> present; postantennal organ with 5 to 6 vesicles. <i>W. dhaesei</i> Bu, Potapov & Gao, 2012; Shandong, Pacific coast of China	
46	Sensory organ of antennal segment III usual for the genus; chaetae <i>c1</i> present on the head; postantennal organ with 8 to 12 vesicles	
-	Sensory organ of antennal segment III consisting of 2 expanded and granulated guard sensilla; chaetae <i>c1</i> absent on head; postantennal organ with 18 to 20 vesicles <i>W. antennomonstrum</i> Bu, Potapov & Gao, 2012; Hainan, South China	

Acknowledgments

We would like to thank Louis Deharveng for comments on the manuscript. This research work has been supported by the Rufford Foundation, through Rufford small grant 13056 awarded to the first author.

References

- Barra, J.-A. (1995) Nouveaux Collemboles Poduromorphes des sables littoraux (partie terrestre) de la Province du Natal (Rép. Sud Africaine) (Insecta : Collembola). *Journal of African Zoology*, 109, 125–139.
- Bonet, F. (1945) Nuevos generos y especies de Hipogastruridos de Mexico (Collembola). *Revista de la Sociedad Mexicana de*

Historia Natural, 6, 13–45.

- Börner, C. (1901) Über ein neues Achorutidengenus *Willemia*, sowie 4 weitere neue collemboformen derselben familie. *Zoologischer Anzeiger*, 24, 428–432.
- Bu, W., Potapov, M.B. & Gao, Y. (2012) Littoral *Willemia* (Collembola: Hypogastruridae) of China with a description of two new species and a new case of convergence between Hypogastruridae and Onychiuridae. *Florida Entomologist*, 95 (3), 580–586.
<http://dx.doi.org/10.1653/024.095.0307>
- Carl, J. (1901) Zweiter Beitrag zur Kenntnis der Collembolenfauna der Schweiz. *Revue suisse de Zoologie*, 9, 243–278.
- Cassagnau, P. (1959) Faune Française des Collemboles (X). Espèces nouvelles ou peu connues des Pyrénées et du Sud-Ouest. *Vie et Milieu*, 10, 68–88.
- Christiansen, K.A. & Bellinger, P.F. (1980) *The Collembola of North America, north of the Rio Grande*. Grinnel College, Iowa, 1520 pp.
- Christiansen, K. & Bellinger, P. (1995) The biogeography of Collembola. *Polskie Pismo Entomologiczne, 4th Seminar on Apterygota, Białowieża, Poland, 1994*, 64, 279–294.
- D'Haese, C.A. (1998) *Willemia anophthalma*-group (Collembola, Hypogastruridae): Systematics, new species, distribution and habitats. *European Journal of Entomology*, 95 (4), 581–592.
- D'Haese, C.A. (2000) Is psammophily an evolutionary dead end? a phylogenetic test in the genus *Willemia* (Collembola: Hypogastruridae). *Cladistics*, 16 (3), 255–293.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-0031.2000.tb00282.x>
- D'Haese, C.A. (2003) Homology and morphology in Poduromorpha (Hexapoda, Collembola). *European Journal of Entomology*, 101 (3), 385–407.
<http://dx.doi.org/10.14411/eje.2003.060>
- D'Haese, C.A. & Thibaud, J.-M. (2011) Description and phylogenetic position of a new *Willemia* species (Collembola: Hypogastruridae) from the littoral coast of Brazil. *Zootaxa*, 2932, 33–40.
- D'Haese, C.A. & Weiner, W. M. (1998) A review of *Willemia buddenbrocki*-group (Collembola, Poduromorpha, Hypogastruridae) with cladistic analysis. *Journal of Natural History*, 32 (7), 969–986.
<http://dx.doi.org/10.1080/00222939800770501>
- Fjellberg, A. (1985) Arctic Collembola I—Alaskan Collembola of the families Poduridae, Hypogastruridae, Odontellidae, Brachystomellidae and Neauridae. *Entomologica Scandinavica, Supplement*, 21, 1–126.
- Fjellberg, A. (1991) Tibiotarsal chaetotaxy in *Willemia* Börner, with description of a new species from North America (Collembola: Hypogastruridae). *Entomologica Scandinavica*, 22, 205–207.
<http://dx.doi.org/10.1163/187631291X00075>
- Fjellberg, A. (2007) *Willemia unispina* sp. n. a new species of Collembola (Hypogastruridae) from West Norway. *Norwegian Journal of Entomology*, 54, 33–35.
- García-Gómez, A. & Cutz-Pool, L.Q. (2008) Nueva *Willemia* del grupo *anophthalma* (Collembola: Hypogastruridae) del volcán Iztaccíhuatl, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 24, 1–5.
- Goloboff, P. (1999) Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics*, 15 (4), 415–428.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-0031.1999.tb00278.x>
- Greenslade, P. (1994) Collembola. In: Houston, W.W.K. (Ed.), *Zoological Catalogue of Australia*, 22, pp. 19–138. [CSIRO]
- Hüther, W. (1959) *Willemia buddenbrocki* n. sp., und zur chaetotaxie von *W. persimilis* Bonet, 1945 (Collembola). *Senckenbergiana biologica*, 40, 173–177.
- Hüther, W. (1962) Beitrag zur gattung *Willemia* Börner (Collembola). *Beiträge zur Entomologie*, 12, 511–526.
- Kaprus', I.J. (1997) New species of the genus *Willemia* Börner, 1901 (Collembola) from a cave in the Ukraine. *Acta zoologica cracoviensia*, 40, 37–39.
- Kaprus', I. & Nevo, E. (2003) New species of Collembola (Entognatha) from Israel. *Vestnik-zoologii*, 37, 65–70.
- Matile, L. (1990) Recherche sur le systématique et l'évolution des Keroplatidae (Diptera, Mycetophylidea). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Zoologie*, 148, 1–682.
- Mills, H.B. (1934) *A Monograph of the Collembola of Iowa*. Collegiate Press Inc., Ames Iowa, 143 pp.
- Murphy, D.H. (1965) Collembola Poduromorpha from the Gambia (West Africa). *Journal of Zoology*, 146, 388–411.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.1965.tb05216.x>
- Nixon, K.C. (1999) The Parsimony Ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics*, 15(4), 407–414.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-0031.1999.tb00277.x>
- Nixon, K.C. (1999–2004) WinClada–Asado, version 1.7. Computer software and documentation. Available from: <http://www.cladistics.com> (accessed 31 March 2015)
- Palacios-Vargas, J.G. (1987) Nueva especie de *Willemia* y nuevo registro de *W. buddenbrocki brevispina* para Nicaragua (Collembola: Hypogastruridae). *Folia Entomológica Mexicana*, 73, 5–9.
- Palacios-Vargas, J. & Thibaud, J.-M. (2001) Three new species of Mexican littoral Collembola of genera *Willemia*, *Cryptopygus*, and *Isotogastrura* (Hypogastruridae, Isotomidae, Isotogastruridae). *Revue française d'Entomologie, New Series*, 23, 159–166.
- Palacios-Vargas, J.G. & Vázquez, M. (1988) Three new species of littoral Collembola (Hypogastruridae) from Baja California Sur, Mexico. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 61, 433–440.

- Potapov, M.B. (1994) Genus *Willemia*. In Chernova, N.M. (Ed.), *Collembola of Russia and adjacent countries: Family Hypogastruridae*. Nauka, Moscow, pp. 232–250. [in Russian]
- Prabhoo, N.R. (1971) Soil and litter Collembola of South India. I-Arthropleona. *Oriental Insects*, 5, 1–46.
<http://dx.doi.org/10.1080/00305316.1971.10433988>
- Prinzing, A., D'Haese, C. A., Pavoine, S. & Ponge, J.-F. (2014) Species living in harsh environments have low clade rank and are localized on former Laurasian continents: a case study of *Willemia* (Collembola). *Journal of Biogeography*, 41 (2), 353–365.
<http://dx.doi.org/10.1111/jbi.12188>
- Stach, J. (1949) *The apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects: families Neogastruridae and Brachystomellidae*. Acta Monographica Musei Historiae Naturalis, Kraków, 341 pp.
- Steiner, W. (1955) Beiträge zur Kenntnis der Collembolanfauna Spaniens. *Eos, Revista Española de Entomología*, 31, 323–340.
- Tamura, H. & Zhao, L. (1997) A new species of the genus *Willemia* (Collembola: Hypogastruridae) from Xishuangbanna, Southwest China. *Edaphologia*, 58, 41–44.
- Thibaud, J.-M. (1994) Les Collemboles interstitiels terrestres de l'île de Cuba, avec la description de deux espèces nouvelles. *Revue française d'Entomologie*, New Series, 16, 93–98.
- Thibaud, J.-M. (2008) Les Collemboles des sables littoraux de Madagascar. *Annales de la Société Entomologique de France*, New Series, 44, 503–519.
- Thibaud, J.-M. (2013) Essai sur l'état des connaissances de la diversité des Collemboles de l'Empire Africano-Malgache [Essay on the state of knowledge of collembolan diversity in the African-Malagasy Region]. *Russian Entomological Journal*, 22 (4), 233–248.
- Thibaud, J.-M. & Lee, B.-H. (1994) Three new species of interstitial Collembola (Insecta) from sand dunes of South Korea. *The Korean Journal of Systematic Zoology*, 10, 39–46.
- Thibaud, J.-M. & Massoud, Z. (1988) Recherche sur la faune interstitielle aérienne des sables fins: Les Collemboles II - Désert de Namibie. *Annales de la Société Entomologique de France*, New Series, 24, 211–214.
- Varón, A., Vinh, L.S. & Wheeler, W.C. (2010) POY version 4: phylogenetic analysis using dynamic homologies. *Cladistics*, 26, 72–85.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-0031.2009.00282.x>
- Weiner, W.M. (1986) North Korean Collembola. IX. The genus *Willemia* Börner, 1901. *Acta zoologica cracoviensia*, 29, 331–338.
- Weiner, W.M. (1991) Collemboles Poduromorpha de Nouvelle-Calédonie. *Willemia neocaledonica* n. sp. (Hypogastruridae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 96, 93–95.
- Yosii, R. (1959) Studies on the Collembolan fauna of Malay and Singapore. With special reference to the genera: *Lobella*, *Lepidocyrtus* and *Callyntrura*. *Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University*, 10, 1–65.
- Yosii, R. (1970) On some Collembola of Japan and adjacent countries II. *Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University*, 23, 217–236.
- Yue, Q. (1999) A new species of *Willemia* and the first record of *Oncopodura* from China (Insecta: Collembola) [in Chinese with English summary]. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 24, 295–299.
- Zon, S.D., Thibaud, J.-M. & Tano, Y. (2013) Stages of the knowledge of the collembolans of Ivory Coast (western Africa) (Collembola). *Russian Entomological Journal*, 22 (2), 91–96.

TABLE 2. Biogeographic provenance of *Willemia* species around the world. Biogeographic provinces according to Christiansen & Bellinger (1995). Gondwana-inherited provinces in roman bold type, Eurasia-inherited provinces in italic type, non-defined (Macaronesia and Central America) in normal type. Species belonging to both old continents were classified as non-defined. Columns corresponding to tropical provinces are shaded. Adapted from supplementary material in Prinzing et al. 2014 with *W. tondoh*, *W. antennomonstrum*, *W. dhaesei* and *W. zeppelinii* added.

* = see in the text comments on *W. brevispina* putative presence in Africa.

	<i>1</i>	<i>2a</i>	<i>2b</i>	<i>3a</i>	3b	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7a</i>	<i>7b</i>	<i>8</i>	10	14	15	17	18	19	20	21	24a	24b	27	
<i>multilobata</i>	X		X				X	X			X												
<i>bellingeri</i>																					X		
<i>trilobata</i>													X										
<i>namibiae</i>													X										
<i>similis</i>	X								X	X	X										X		
<i>christianseni</i>									X														
<i>anophthalma</i>	X	X	X		X	X	X		X		X												
<i>dubia</i>									X		X												
<i>scandinavica</i>	X	X					X																
<i>koreana</i>				X																			
<i>iztacihuatlensis</i>																					X		
<i>bedosae</i>							X																
<i>unispina</i>		X																					
<i>psammophila</i>																					X		
<i>virae</i>		X																					
<i>tali</i>							X																
<i>intermedia</i>	X	X	X	X			X	X	X	X	X										X		
<i>shanghaiensis</i>				X																			
<i>granulata</i>	X										X												
<i>fjellbergi</i>	X																						
<i>arida</i>									X		X												
<i>trisphaerae</i>						X																	
<i>elisabethum</i>				X																			
<i>denisi</i>	X	X	X	X			X		X		X												
<i>japonica</i>				X																			
<i>subbulbosa</i>																					X	X	
<i>persimilis</i>											X										X		
<i>acantha</i>																					X		
<i>bulbosa</i>											X												
<i>meybholae</i>																					X		
<i>arenicola</i>																					X		
<i>zeppelinii</i>																							X
<i>nepalensis</i>					X																		
<i>neocaledonica</i>																X			X				
<i>nadchatrami</i>																X	X						
<i>brevispina</i>												X*				X		X		X	X		
<i>annapurna</i>					X																		
<i>buddenbrocki</i>		X			X		X	X			X				X	X					X		
<i>wandae</i>					X											X							
<i>nosyboraha</i>														X									
<i>delamarei</i>															X								
<i>setonychia</i>															X								
<i>deharvengi</i>															X				X				
<i>tondoh</i>												X											
<i>dhaesei</i>				X																			
<i>antennomonstrum</i>																X							



A new species of *Furculanurida* (Collembola: Neanuridae) from Ivory Coast, with comments on related genera

SERGE DEMEANGO ZON¹, YAO TANO¹ & LOUIS DEHARVENG^{2,3}

¹Université Félix Houphouët Boigny de Cocody, UFR Biosciences, Laboratoire de Zoologie et de Biologie Animale, 22 BP 582 Abidjan 22, Côte-d'Ivoire. E-mail: demeango2001@yahoo.fr; tanoy03@yahoo.fr

³UMR7205, Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, CP50, Muséum National d'Histoire Naturelle, 45 rue Buffon, 75005 Paris, France. E-mail: deharven@mnhn.fr

⁴Corresponding author

Abstract

A new species of Pseudachorutinae, *Furculanurida emucronata* **sp. nov.**, is described from Lamto in the Ivory Coast. It differs from all known Pseudachorutinae species by the presence of a strong lateral tooth on the claw of leg I, and from other species of the genus *Furculanurida* by the absence of a mucro. It is provisionally assigned to the genus *Furculanurida* which is redefined accordingly. The heterogeneity of the genus is stressed, and its relationships with *Arlesiella*, *Kenyura*, *Pseudachorutes* and *Stachorutes* are discussed.

Key words: labium, Africa, *Arlesiella*, *Kenyura*, Pseudachorutinae, *Pseudachorutes*, *Stachorutes*

Introduction

The Ivory Coast has an exceptionally rich fauna of Pseudachorutinae even though its Collembolan fauna has only been unevenly surveyed (Zon *et al.* 2013). Most described species have been collected from the 3000 ha lowland Banco rainforest in Abidjan (6 genera and 14 species which is the largest number of species in this subfamily found in any other region of the world of similar size. The savannah woodland and semi-deciduous forest of Lamto, a less humid area located 180 km north-west of Abidjan, have been intensively sampled for Collembola over the last four years. Pseudachorutinae were well represented, with more than 10 species which are currently under study. In this paper, we describe one new species, *Furculanurida emucronata* **sp. nov.**, and justify its assignment to *Furculanurida* Massoud, 1967. The genus is redefined, its heterogeneity is stressed, and its relationships to other genera of Pseudachorutinae (*Arlesiella* Delamare-Deboutteville, 1951, *Kenyura* Salmon, 1954, *Pseudachorutes* Tullberg, 1871 and *Stachorutes* Dallai, 1973) are discussed.

Material and methods

In the context of a project examining the impact of agriculture on soil Collembolan communities in the Lamto area (Ivory Coast), the main types of local land-use (secondary semi-deciduous forest, savannah, fallow ground, mixed cultures, yam culture and cocoa culture) were sampled using a standardised method (3 sites per land-use, 6 sample points by site). At each sample-point, fauna was obtained by extraction of one sample of litter, one of underlying soil in Berlese/Tullgren funnels and by using pitfall traps. Animals were collected and stored in 95% ethanol. Collembola were sorted, cleared in lactic acid and mounted in Marc-André II for observations with a Leitz DMLB microscope, using phase and DIC contrast. Photographs were taken with a Jenoptik ProgRes camera mounted on this microscope and on a Leica MZ12 stereomicroscope.

Terminology. The terminology used follows Deharveng (1983a) for antennae and chaetal types and Massoud (1967) for labial chaetae.

Abbreviations. Abd.—abdominal segment; Ant.—antennal segment; mic.—microchaeta; ms.—S-microchaeta; PAO—postantennal organ; Th.—thoracic segment.

Taxonomy

Furculanurida Massoud, 1967

Type species: *Micranurida africana* Massoud, 1963, Le Banco (Ivory Coast)

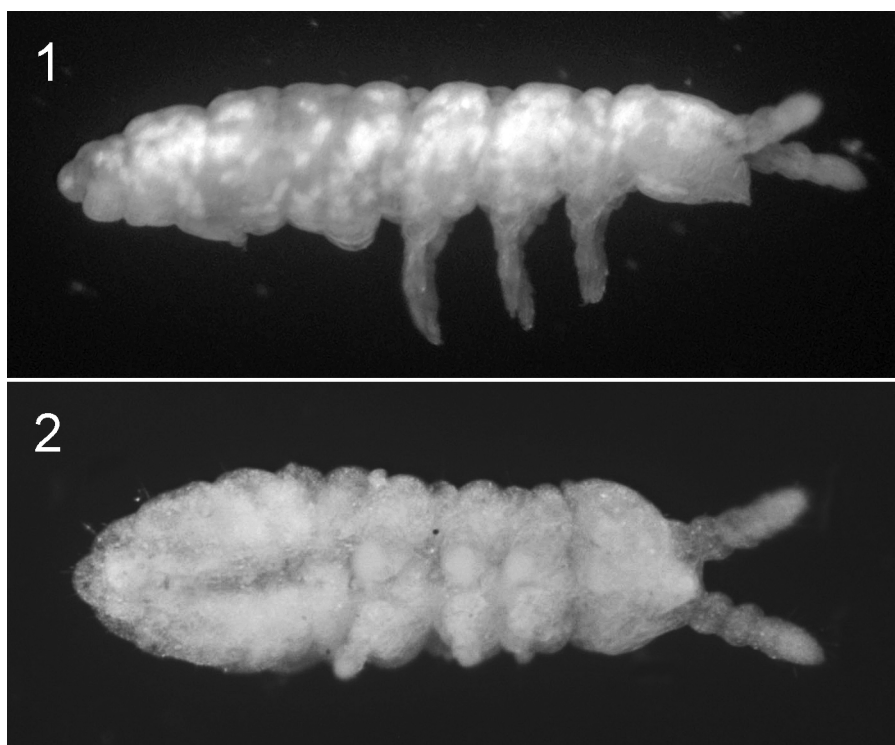
Furculanurida emucronata sp. nov.

(Figs 1–15)

Type material. Holotype female and one paratype male on slides: Ivory Coast, near Lamto Reserve, 10 July 2013, litter in *Theobroma cacao* L. (cocoa) plantation, S. Zon leg., 06°15'43.6"N, 05°01'29.8"W, elevation 145 m, Berlese/Tullgren extraction (sample VC01L8). One paratype male: same data, except collected in a pitfall trap (sample VC01P4). One paratype female juvenile: same locality, 26 October 2012, soil from a three-four years fallow, 06°15'39.9"N, 05°01'29.9"W, elevation 139 m (sample VJ31S3).

Holotype and one paratype in Laboratoire de Zoologie et Biologie Animale de l'Université Félix Houphouët-Boigny (Abidjan, Ivory Coast); two paratypes in Museum National d'Histoire Naturelle (Paris, France).

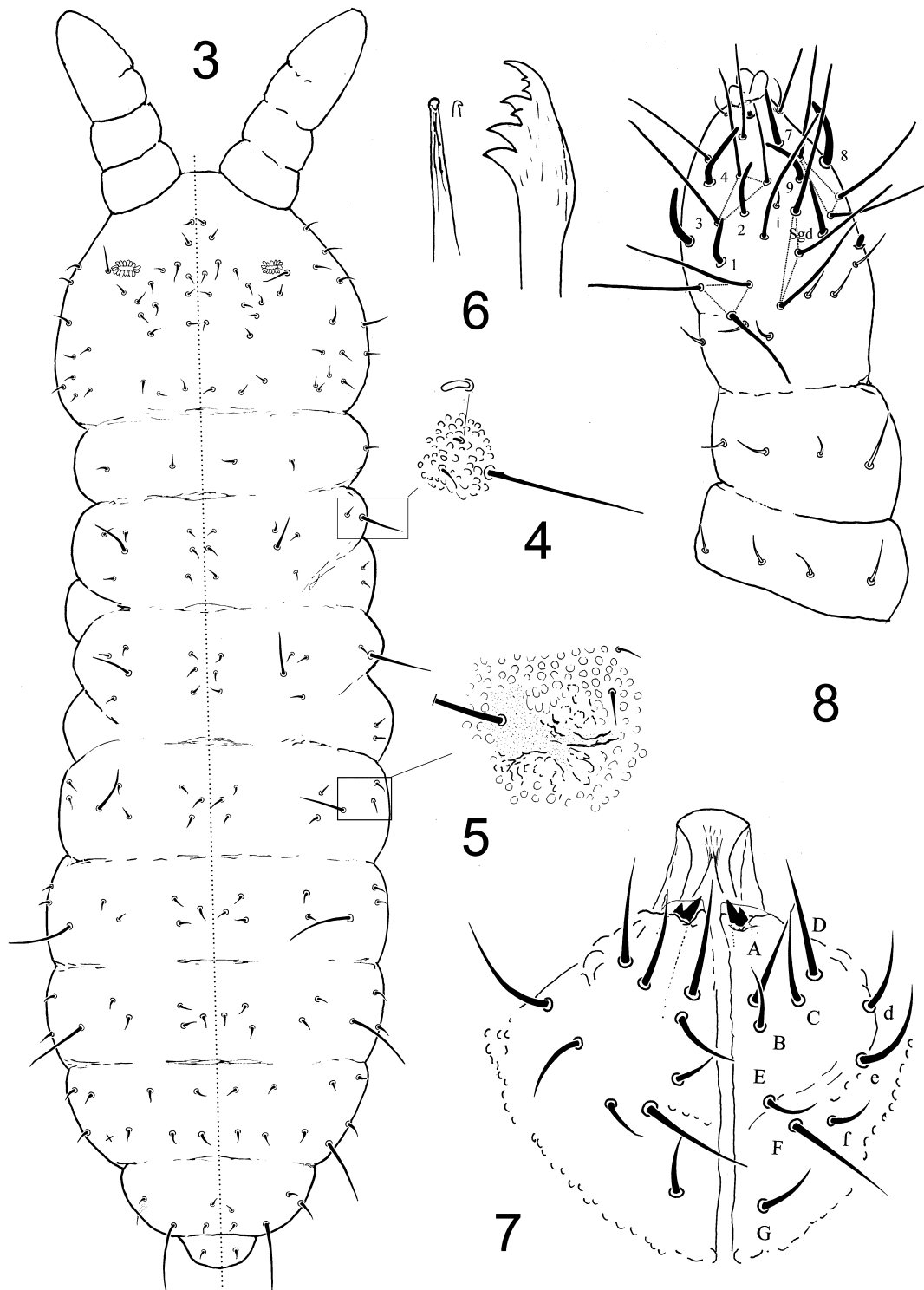
Description. Length: 0.80 to 1.30 mm (holotype: 1.30 mm). Colour white in ethanol. Habitus stocky, paratergites not developed, antennae slightly shorter than head (Figs 1–3). Secondary granulation coarse and regular. No tubercles. No reticulations. No plurichaetosis. Chaetotaxy symmetrical with rare exceptions (Figs 3, 13).



FIGURES 1–2. Habitus of *Furculanurida emucronata* sp. nov. 1, lateral view; 2, ventral view.

Mouthparts (Figs 6–7). Maxilla styliform, thin, minutely hooked apically; mandibular head swollen before apex, slightly bent distally, with one row of unequal teeth arranged as follows from base to apex: 2 large, 1 small, one large, 2 small, 1 large (Fig. 6). Labium with 4 basal chaetae, 4 distal chaetae and at least 2 lateral chaetae,

distally armed with a pair of strong symmetrical internal bidentate spines in both sexes, labrum short, broad, truncated apically (Fig. 7); labral formula 4/3,5,4.



FIGURES 3–9. *Furculanurida emucronata* sp. nov. 3, dorsal chaetotaxy (X, S-chaeta absent unilaterally); 4, chaetae DL of Th. I; 5, pouch-like structure on Abd. I; 6, Mandible (right) and maxilla (left); 7, labium; 8, right antenna in dorsal view (asterisks, chaetae of type “mou” sensu Deharveng (1983a)); 9, right antenna in ventral view

Antennae (Figs 8, 9). First antennal segment with 7 chaetae, second segment with 11 chaetae. Third and fourth antennal segments fused dorsally. Sensory organ of third antennal segment consisting of two short swollen, smooth S-chaetae; two long, subcylindrical S-chaetae Sgv and Sgd; and one S-microchaeta (ms) ventrally; 18 ordinary

chaetae on the segment, acuminate, most located ventrally. Fourth antennal segment dorsally with a trilobed apical bulb, a short chaeta “i”, 7 curved S-chaetae of same length as guard S-chaetae of Ant. III, several macrochaetae of “mou” type and a small, broad, rounded subapical organite (or) ending in several micro-teeth; dorso-lateral S-microchaeta (ms) absent. No ventral sensory rasp on Ant. IV.

Ocular plate. Eyes absent. PAO elliptical, constituted of 13–16 vesicles arranged in a single row; each vesicle oval-elongate, variously lobed, giving to the same PAO a moruliform or normal (non-moruliform) aspect when examined at different focus level (Fig. 10).

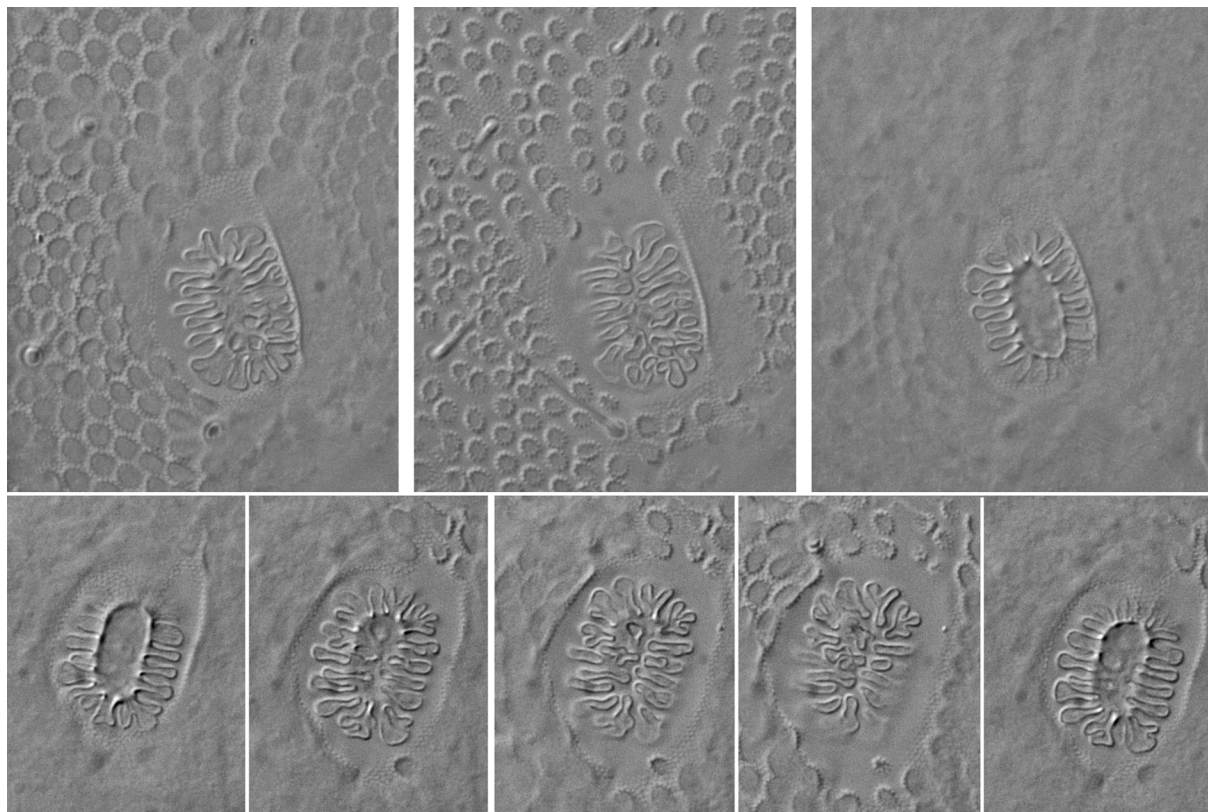


FIGURE 10. *Furculanurida emucronata* sp. nov. Photographs at different focus lengths of the postantennal organ showing change from simple to complex tubercles at different depths. Upper row, left postantennal organ, lower row, right postantennal organ.

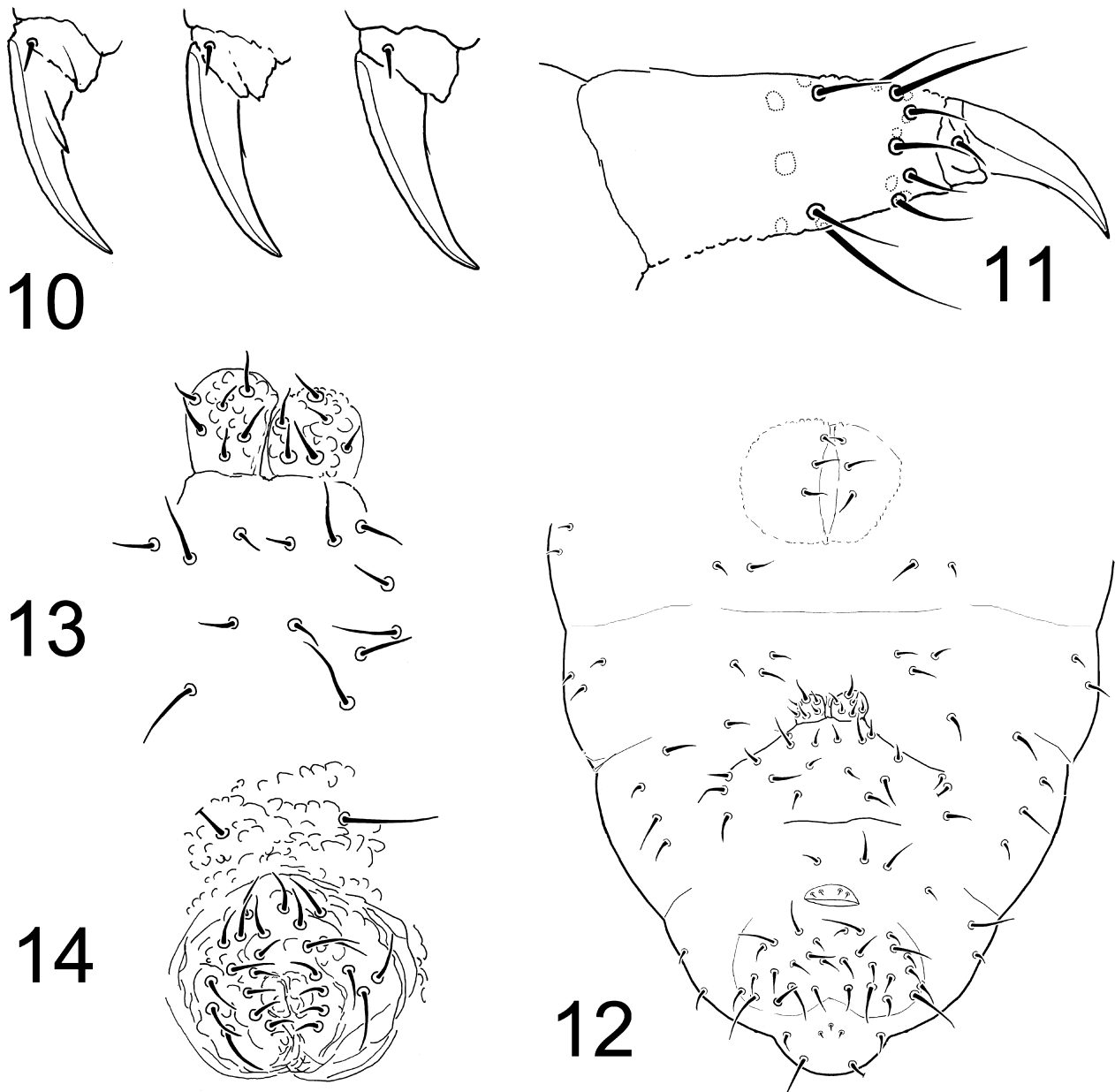
Head and body chaetotaxy (Figs 3, 4–5, 13, 15; Tab. 1). Dorsal ordinary chaetae short, pointed, subequal; no macrochaetae; S chaetae of tergites rather thin and long, more than six times longer than closest ordinary chaetae, arranged as 2+ms,2/1,1,1,1,1 by half-tergite from Th. II to Abd. V (Fig. 3). On Th. II, dorso-lateral ms rod-shape, located internally to S (Fig. 4). Presence of 1+1 pouch-like structures posteriorly on head and dorso-laterally on Abd. I (Fig. 5), similar to those observed in some Neanuridae (Deharveng 1983b). Chaetal groups clearly recognisable on tergites from Th. I to Abd. III (Fig. 3; Tab. 1).

On Th. II and Th. III, the 3 chaetae Di on a same longitudinal line; Abd. V with 2+2 chaetae (a1, p1) between S-chaetae (Fig. 3). Head with five post-labial chaetae, including 2 per side along linea ventralis. No thoracic chaetae ventrally. Chaetotaxy of abdominal sternites illustrated in Fig. 13. Each valve of Abd. VI with 3 mic, the median one often difficult to detect. Male genital plate with 15–20 small smooth acuminate circumgenital mesochaetae around the periphery and 4+4 central smooth pointed genital microchaetae (Fig. 15).

Body appendages (Figs 11, 12, 14). All tibiotarsal chaetae straight or slightly curved, acuminate; tibiotarsi I, II, III with 19, 19, 18 chaetae (M present, displaced basally); ventral macrochaetae not overpassing the apex of tibiotarsus (Fig. 12). Trochanter with 6 chaetae each, including a thinner one. Claw of leg I with a very strong lateral tooth inserted basally; claws of leg II and of leg III with a short thin pointed inner tooth inserted at 1/2–1/3 of the claw, devoid of lateral tooth (Fig. 11). Ventral tube with 3 chaetae on each flap. Rami of tenaculum with 3 teeth each, the distal 1+1 smaller. Furca reduced, dens globular with 6 chaetae, mucro absent (Fig. 14).

TABLE 1. Chaetotaxy of tergites from Th. I to Abd. III, by chaetal groups of *Furculanurida emucronata* sp. nov.

	Di	De	DL	L
Th. I	1	1		
Th. II	3	3+S	1+S+ms	2
Th. III	3	3+S	1+S	2
Abd. I	3	2+S	2	2
Abd. II	3	2+S	2	2
Abd. III	3	2+S	2	2



FIGURES 11–15. *Furculanurida emucronata* sp. nov. 11, claws of legs I, II, III from left to right; 12, tibiotarsus and praetarsus of leg III; 13, abdominal sternites (Abd. V abnormal, asymmetrical chaetotaxy); 14, furcal area; 15, male genital plate.

Name derivation. The species name refers to the absence of mucro.

Ecology. The species was rare in our samples, and restricted to cocoa plantations and fallow ground. It was absent in forest and savannah.

Discussion. *Furculanurida emucronata* **sp. nov.** is well characterised by several morphological features. For instance, the unusually strong lateral tooth on the claw of anterior pair of legs is unique for species of Pseudachorutinae. The absence of mucro is unique among *Furculanurida*, and the absence of eyes is only shared with *F. africana* Massoud, 1963 in the genus. On the other hand, the morphology of the new species suggests relationships with several other genera of Pseudachorutinae, raising questions about the current generic structure of the subfamily.

Furculanurida emucronata **sp. nov.** has been provisionally assigned here to the genus *Furculanurida*, on the ground of its similarity with *F. africana*, the type species of the genus, from which it differs only by fewer vesicles in PAO and the absence of mucro. However, this assignment raises two problems. Firstly, the genus *Furculanurida*, already poorly defined and overlapping in morphology with *Pseudachorutes* (because of *F. tropicalia* Queiroz & Fernandes, 2011), would now overlap also with *Stachorutes* (because of *F. emucronata* **sp. nov.**). Secondly, the new species exhibits several characteristics that indicate close relationships with the genera *Arlesiella* and possibly also to the African genus, *Kenyura*.

The genus *Furculanurida* was established by Massoud (1967: 144) within Pseudachorutinae for the species *Micranurida africana* from Ivory Coast, on the basis of the following combination of characters: PAO present, maxilla styliform, furca present and reduced number of eyes. It was re-diagnosed by Thibaud & Palacios-Vargas (2000) and Queiroz & Fernandes (2011). These last authors include 13 nominal species in the genus, distributed in the tropics of Africa and America, with a single Nearctic record. In the same paper, they described *F. tropicalia*, a species with 8+8 eyes that complies with the genus *Pseudachorutes* Tullberg, 1871 rather than *Furculanurida* according to the definition of these genera at that time. However, in several other characters, *F. tropicalia* was considered closer to South American *Furculanurida* than to *Pseudachorutes* and so was assigned to the former genus. In support to this view, the authors compared *Pseudachorutes* and *Furculanurida* in detail and concluded that they only differed in habitus. However, the presence/absence of ms on Ant. IV, not known for several species in either genus, including the generotype of *Furculanurida*, may be a better diagnostic character.

Queiroz & Fernandes (2011) wrote “The habitus of *Furculanurida* differs markedly from the habitus of *Pseudachorutes* and *Stachorutes*, which are typically of type 1 (after Massoud, 1967: 144). The *Furculanurida* habitus is of type 2, i.e. a stout and flattened body with Abd V tending to be deformed and Abd VI visible dorsally”. Type 1 habitus is characterised by a complete absence of paratergites. Type 2 habitus differs from type 1 by the presence of weakly developed paratergites, while type 3 and 4 have well developed paratergites. These categories are not always easy to recognize as stated by Massoud himself (1967: 187), who did not give them discriminant value at generic level among Pseudachorutinae. Regarding *Furculanurida*, Massoud (1967) mentions in its diagnosis “sans paratergite saillant”. In the description of *Micranurida africana*, the type species of the genus, Massoud (1963) does not mention the presence of paratergites, and the habitus he figures is very similar to that of a *Pseudachorutes*, i.e. without paratergites. As a result, the presence/absence of paratergites alone does not allow separation of *Furculanurida* from *Pseudachorutes*.

Pseudachorutes species with reduced furca and reduced number of eyes have been separated into the genus *Stachorutes* by Dallai (1973). Comparing *Stachorutes* and *Furculanurida*, Thibaud & Palacios-Vargas (2000), suggested that they could be differentiated by the number of mandibular teeth, number of S-chaetae on Ant. IV, length of S-chaetae on tergites, presence/absence of inner tooth on claw and furcal development although these authors do not formally list differences. The number of S-chaetae on Ant. IV in *Furculanurida* species, when known, is 6 or 7, not 8 as stated by the authors, versus 5 or 6 in *Stachorutes*; hence it is not a diagnostic character. Inner tooth on claw and number of mandibular teeth are usually considered as specific, not generic characters. Furcal development is not a generic character in Neanuridae according to Massoud (1963) at least where dentes are developed; large genera with species at different degree of furcal reduction, like *Aethiopella* or *Friesea*, are not exceptional. The length of S-chaetae on tergites allows *Furculanurida* of tropical Africa (with very long S-chaetae, at least 5 times longer than closest ordinary chaetae) to be discriminated from *Stachorutes* species (shorter S-chaetae), but is not relevant for several non-African *Furculanurida*. As the presence of paratergites cannot be considered as a diagnostic morphological trait of *Furculanurida*, there is no differential character available to distinguish this genus and *Stachorutes*.

The genus *Furculanurida* can only be separated from *Pseudachorutes* by a ‘conditional’ combination of characters, i.e. “eyes fewer than 8+8, or, when 8+8, microchaeta ms absent on Ant. IV”. Similarly, difference with *Stachorutes* would be: “mucrodens complete, or, if mucro absent, ms absent on Ant. IV”.

A second taxonomical problem is the close relationships between *F. emucronata* **sp. nov.** and species of the genera *Arlesiella* and *Kenyura*. The new species differs unambiguously of these two genera by the presence of a PAO, but it also shares with them original characters of mouthparts, antennae and ventral tube. The head of mandible is externally swollen in *F. emucronata* **sp. nov.**, *F. furculata* (Salmon, 1956) and *F. grandcolasorum* Weiner & Najt, 1998, but also in all species of *Arlesiella* and in African species of *Kenyura*. The presence of spines distally on labium, is only known so far in *Arlesiella* and *F. emucronata* **sp. nov.** However, this character may have been overlooked in species description of *Furculanurida* and *Kenyura*, which do not include details of the labial distal edge. Where known, the absence of ms on Ant. IV (Queiroz & Fernandes 2011) and the presence of only 3+3 chaetae on ventral tube are also shared between *Arlesiella* and African species of *Furculanurida*, although both characters remain unknown in the type species of the latter genus. A redescription of this type species is needed to redefine the genus *Furculanurida* and to check its relationships with *Arlesiella* and *Kenyura*. The single type specimen of *F. africana* (Massoud, 1963) preserved in the MNHN, is in a poor condition, with only mandibles clearly observable. Recent sampling in the Banco forest did not provide any *F. africana* so without fresh topotypic specimens, the assignment of the species *emucronata* **sp. nov.** to *Furculanurida* has to be considered provisional. The same holds for all species of the genus with the exception of the type species.

Acknowledgements

This research work has been supported by the International Foundation for Science (IFS), Sweden, through a grant awarded to the first author.

References

- Dallai, R. (1973) Ricerchi sui Collemboli. *Stachorutes dematteisi* n. gen., n. sp., *Micranurida intermedia* n. sp. e considerazioni sul genere *Micranurida*. *Redia*, 54, 23–31.
- Deharveng, L. (1983a) Morphologie évolutive des Collemboles Neanurinae en particulier de la lignée Néanurienne. *Travaux du Laboratoire d'Ecologie des Arthropodes Edaphiques, Toulouse*, 4, 1–63.
- Deharveng, L. (1983b) Collemboles de Papouasie (Nouvelle-Guinée) 2. *Coecoloba plumleyi* n. sp., Neanurinae cavernicole très évolué des Hautes Terres Centrales. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 119, 59–62.
- Delamare-Deboutteville, C. (1951) Nouveaux Collemboles de la Côte d'Ivoire. *Bulletin du Muséum*, 23 (3), 280–286.
- Massoud, Z. (1963) Les Collemboles Pseudachorutiniens, Brachystomélliens et Néanuriens de la Côte-d'Ivoire. *Bulletin de l'Institut Français d'Afrique Noire (IFAN)*, 25 (1), 57–76.
- Massoud, Z. (1967) Monographie des Neanuridae, Collemboles Poduromorphes à pièces buccales modifiées. In: Delamare-Deboutteville, C. & Rapoport, E.H. (Eds.), *Biologie de l'Amérique Australe*, CNRS, Paris, pp. 7–399.
- Queiroz, G.C. & Fernandes, L.H. (2011) New Brazilian species of *Furculanurida* Massoud, 1967 (Collembola: Neanuridae). *Zootaxa*, 2805, 57–64.
- Salmon, J.T. (1954) New genera and species of Neanurinae (Collembola) from East Africa. *Proceedings of the Royal Entomological Society*, London, 23, 1–9.
- Salmon, J.T. (1956) Contribution à l'étude de la faune entomologique du Ruanda – Urundi (Mission P. Basilewski, 1953). *Annales du Muséum Royal du Congo Belge*, 51, 9–40.
- Thibaud, J.M. & Palacios-Vargas, J. (2000) Remarks on *Stachorutes* (Collembola: Pseudachorutidae) with a new Mexican species. *Folia Entomologica Mexicana*, 109, 107–112.
- Tullberg, T. (1871) Förteckning öfver Svenska Podurider. *Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar*, 28, 143–155.
- Weiner, W.M. & Najt, J. (1998) Collembola (Entognatha) from East Africa. *European Journal of Entomology*, 95, 217–237.
- Zon, D.S., Thibaud, J.M. & Tano, Y. (2013) État des connaissances sur les Collemboles de Côte d'Ivoire (Afrique de l'ouest) (Collembola). *Russian Entomological Journal*, 22 (2), 91–96.

États des connaissances sur les Collemboles de Côte d'Ivoire (Afrique de l'ouest) (Collembola)

Stages of the knowledge of the collembolans of Ivory Coast (western Africa) (Collembola)

Этапы познания коллембол Кот-д'Ивуара (Западная Африка) (Collembola)

Serge Déméango Zon¹, Jean-Marc Thibaud² & Yao Tano¹
Серж Демеанго Зон¹, Жан-Марк Тибо², Яо Тано¹

¹ Université Félix Houphouët Boigny de Cocody, UFR Biosciences, Laboratoire de Zoologie et de Biologie Animale, 22 BP 582 Abidjan 22, Côte d'Ivoire.

² Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Département Systématique et Evolution — Entomologie — CP 50, F-75231 Paris Cedex 05, France.

¹ Университет им. Феликса Уфуэта Буаньи-де-Кокоди, Абиджан, Кот-д'Ивуар.

² Национальный музей естественной истории, Париж, Франция.

MOTS-CLÉS: Collembola, systématique, faune, biogéographie, Afrique, Côte d'Ivoire.

KEY WORDS: Collembola, systematic, fauna, biogeography, Africa, Ivory Coast.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: Collembola, систематика, фауна, биогеография, Африка, Кот-д'Ивуар.

RÉSUMÉ. Cet article fait le bilan des travaux réalisés sur de la faune des Collemboles de Côte d'Ivoire. A ce jour, 79 espèces appartenant à 41 genres et 14 familles ont été citées de ce pays. 59 de ces espèces sont considérées, pour le moment, comme endémiques.

ABSTRACT. The paper lists the works considering the fauna of springtails of Ivory Coast. At present, 79 species belonging to 41 genera and 14 families have been recorded in that country. Of them, for the time being, 59 species are considered as endemics.

РЕЗЮМЕ. В статье приводится список работ, посвященных фауне коллембол Кот-д'Ивуара. На сегодня в стране известны 79 видов из 41 рода и 14 семейств. Из них 59 видов пока считаются эндемичными.

Introduction

La Côte d'Ivoire est située en Afrique de l'ouest, entre le tropique du Cancer et l'Equateur. On y reconnaît quatre zones écologiques du sud au nord: le secteur ombrophile dont la végétation originelle est caractérisée par une forêt dense humide sempervirente, le secteur mésophile avec forêt dense semi-décidue, le secteur sub-soudanais avec forêt dense sèches ou forêt claire et savane boisée, et le secteur soudanais à savane boisée, arborée ou arbustive.

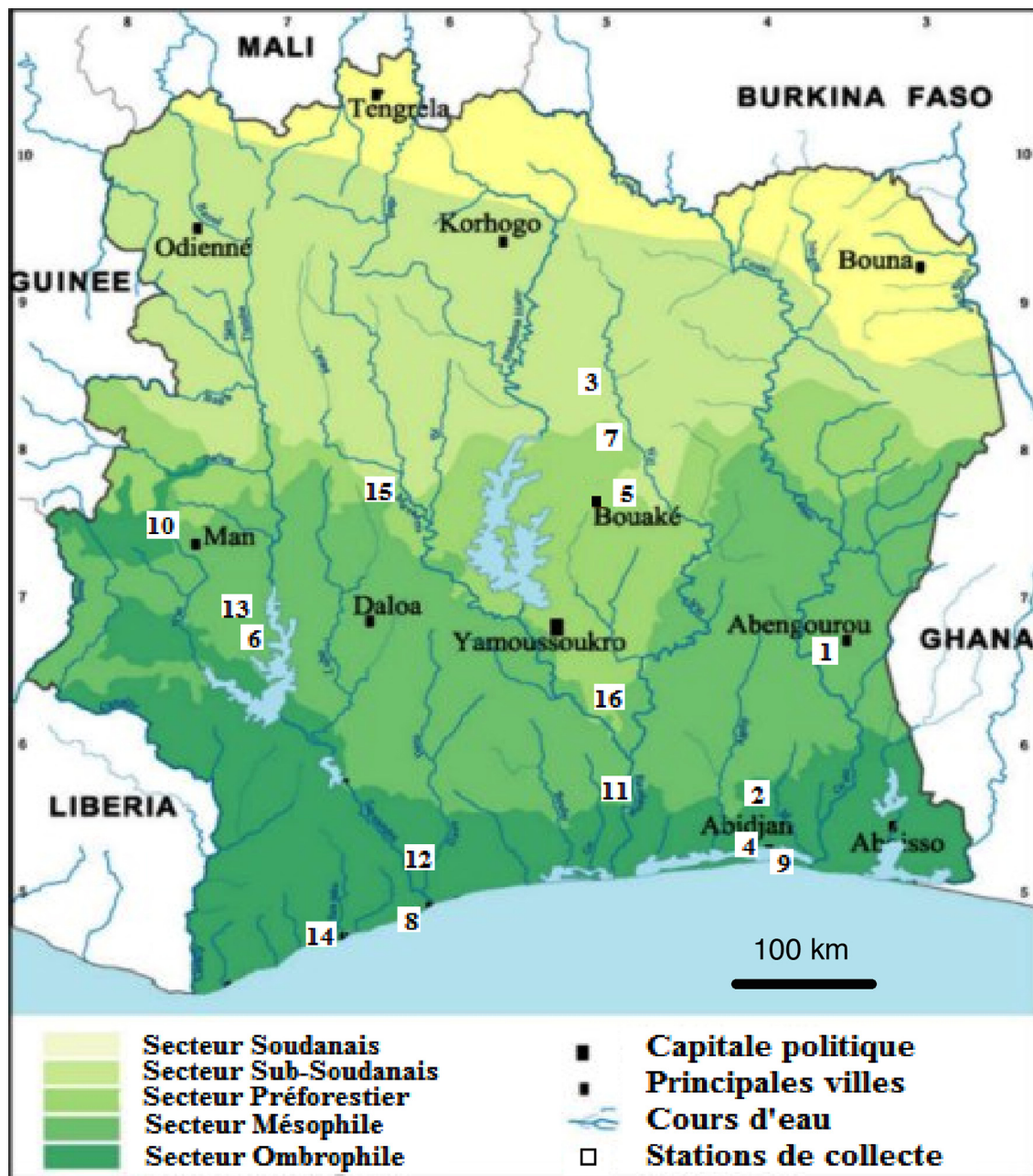
La connaissance des Collemboles de Côte d'Ivoire repose sur une trentaine de publications sur un certain nombre d'espèces, souvent nouvelles, citées de ce pays avec, parfois, des notes sur leur écologie. La plupart de ces travaux ont été réalisés sur des spécimens rapportés de rares stations (16 au total) situées en général dans l'Est, l'Ouest montagneux, le Centre et le Sud côtier; le secteur soudanais n'a jamais été prospecté pour sa faune collembologique (cf. Carte).

Le présent travail propose d'une part de réviser de façon chronologique les différentes publications qui font mention de Collemboles de Côte d'Ivoire, ceci en vue d'établir un bilan de toutes les espèces déjà connues de ce pays, et d'autre part de préciser la position systématique et la répartition biogéographique des espèces citées.

Historique

Les études réalisées sur des Collemboles de Côte d'Ivoire se résument, jusqu'à présent, aux travaux d'une douzaine de chercheurs dont les publications sont résumées ci-dessous dans un ordre chronologique. Les stations de collecte et le nombre d'exemplaires (ex.) des espèces signalées sont précisés lorsqu'ils sont notifiés dans les documents originaux.

Denis [1924] décrit *Entomobrya eburnea* sp.n. (1 ex., sans antenne, de San Pedro, Thoire) et *Sira flaviventris brevidentata* var.n. (1 ex., dans la même station).



Carte. Répartition des stations de collecte par rapport aux secteurs écologiques.

Map . Distribution of the collecting sites in relation to the ecological sectors.

Карта. Распределение точек сборов среди экологических секторов.

Denis [1942] décrit 4 nouvelles espèces, dont un nouveau genre, toutes termitophiles: *Cyphoderus distinctus* (du Banco), *C. interpositus* (de Toumodi), *Calobatina grassei* (de Toumodi et de Man), *Cyphoderinus fraterculus* gen.n., sp.n. (de Toumodi).

Paulian & Delamare [1945] décrivent *Lepidocyrtus pistiae* sp.n. (plusieurs ex., sur le cœur de *Pistia* sp., de la lagune Ebrié, Abidjan). Paulian [1947] cite 2 genres. Delamare & Paulian [1947] citent 11 taxa, dont 6 nou-

velles espèces et 1 nouvelle variété qui seront décrites plus tard. *Pseudachorutes pauliani* sp.n., *Ceratrimeria monodi* sp.n., *Paronella penicillata*, *Paronella eburnea* sp.n., *Paronella villiersi* sp.n., *Drepanura ebernea* f. pr. D et f. *pigmentata* n., *Entomobrya grassei* sp.n., *Lepidocyrtus* sp., *Lepidocyrtus lamarcki* sp.n., *Ptenothrix* sp.

Delamare [1948a] décrit *Entomobrya inquilina* sp.n. (10 ex. de nid d'oiseau, au Mont Tonkouï). Paulian &

Tableau. Situation géographique et zones de végétation des stations de collecte.
Table. Geographical position and vegetation zones of the collecting sites.
Таблица. Географическое положение и растительные зоны точек сборов.

1. Abengourou	Est	Forêt semi-décidue
2. Azaguié	Sud-Est	Forêt sempervirente
3. Badikaha	Centre-Nord	Savane arborée et forêt claire
4. Banco (Abidjan)	Sud-Est	Forêt sempervirente
5. Bouaké	Centre	Savane arborée et arbustive
6. Duékoué	Centre-Ouest	Forêt semi-décidue
7. Katiola	Centre	Savane arborée et arbustive
8. Lac fétiche de Sassandra	Sud-Ouest	Fourré littoral inondé
9. Lagune Ebrié (Abidjan)	Sud-Est	Fourré marécageux
10. Mont Tonkoui (Man)	Ouest	Forêt sempervirente de montagne
11. Orombo Bocca	Sud	Forêt semi-décidue
12. Rivière Sassandra	Sud-Ouest	Forêt sempervirente
13. Rocher de la Panthère Blanche	Centre-Ouest	Forêt sémi-décidue
14. San Pédro	Sud-Ouest	Forêt sempervirente
15. Séguéla	Nord-Ouest	Forêt sémi-décidue
16. Toumodi	Centre-Sud	Savane herbeuse et forêts galleries

Delamare [1948] décrivent *Cyphoderus humilis guanobia* nov. var. (du rocher de la Panthère Blanche, près de Duékoué). Delamare [1948] cite 5 espèces dont 3 nouvelles mais non décrites. *Isotomiella africana* sp.n., var.n., *Heteromurus dubius* sp.n., *Lepidocyrtus* sp., *Megalothorax subtristiani* sp.n., Sminthurinien ind.

Delamare [1948b] décrit *Lepidocyrtus longithorax* sp.n. (20 ex. d'Abengourou). Il cite 23 taxa, dont la description de 3 nouveaux genres, de 14 nouvelles espèces et de 3 nouvelles variétés: *Cyphoderus bidentatus* (1 ex. tératologique du Banco), *C. subsimilis* sp.n. (du Banco, de Orombo Bocca, du Mont Tonkoui, de Seguela), *C. similis* (du Banco), *Serrodorus humilis* sp.n. (du Banco, de Orombo Bocca, du Mont Tonkoui, de Seguela), *S. h. guanobia* (de Duékoué), *S. h. aurantia* var. n. (du Mont Tonkoui), *S. distinctus* (du Banco), *S. sublimis* sp.n. (du Banco), *S. bilobatus* sp.n. (du Banco), *S. interpositus* (de Toumodi), *S. i. f. termitophila* n. (de Orombo Bocca, de Toumodi), *S. socialis* sp.n. (du Mont Tonkoui), *S. protermiensis* sp.n. (du Banco), *S. acanthotermiensis* sp.n. (de Azaguié), *Cephalophilus rectangularis* gen.n., sp.n. (du Banco), *C. protermiensis* sp.n. (du Banco), *Calobatinus grassei* sp.n. (de Bouaké), *Cyphoderinus fraterculus* (de Toumodi), *Isotominella geophila* gen.n., sp.n. (du Banco, de Azaguié), *I. g. var. pilosa* n. (de Azaguié), *Oncopodura bidenta* sp.n. (de H 12?), *Lepidocyrtinus bocconensis* sp.n. (de Orombo Bocca), *Lepidoregia termitophila* gen.n., sp.n. (de Orombo Bocca).

Delamare [1950] publie un travail d'écologie avec une grande partie sur la faune du sol et de ses annexes en Afrique: "Recherches écologiques sur la microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux", travail fondé sur l'écosystème édaphique en Côte d'Ivoire, avec une importante bibliographie. Il y cite environ 200 espèces avec une trentaine d'espèces nouvelles à décrire.

Delamare [1951a-d] décrit 4 nouveaux genres et 8 nouvelles espèces: *Paronella beguei* sp.n. (plusieurs ex. du Banco), *Trogonella pauliani* gen.n., sp.n. (3 ex. de Sassandra et du Banco), *Aphysa eburnea* sp.n. (plusieurs ex. du Banco), *Paleotullbergia primigenia* gen.n., sp.n. (19 ex. du Banco), *Aethiopella tournieri* sp.n. (plusieurs ex. du Banco, du lac fétiche de Sassandra), *Aethiopellina proboscina* gen.n., sp.n. (nombreux ex. du Banco), *A. bimaculata* sp.n. (ex. du Banco), *Arlesiel-la saphrofila* gen.n., sp.n. (nombreux ex. du Banco).

Delamare [1952] décrit 3 nouvelles espèces: *Paronella montana* (1 ex. du Mont Tonkoui), *P. grassei* (nombreux ex. du Banco), *Sminthurides tropicus* (du Banco).

Delamare & Paulian [1952] publient "Faune des nids et terriers de Basse Côte d'Ivoire", dans lequel Delamare cite 24 taxa, avec la description d'un nouveau genre, de 7 nouvelles espèces et de 3 nouvelles formes: *Xenyllina candida* gen.n., sp.n. (2 ex. du Banco), *Pseudachorutes pauliani* sp.n. (ex. du Banco), *Ceratrimera monodi* sp.n. (ex. du Banco), *Isotomiella bidentata* (quelques ex. du Banco), *Proisotoma subdeflexa* sp.n. (quelques ex. du Banco), *Proisotoma (Isotomina) separata* (100 ex. du Banco), *Isotomina thermophila* (9 ex. du Banco), *Heteromurus dubius* sp.n. (20 ex. du Banco et de San Pédro), *Drepanura eburnea* f. pr. (nombreux ex. du Banco), *D. e. f. pigmentata* n. (nombreux ex. du Banco), *Entomobrya grassei* sp.n. (nombreux ex. du Banco), *E. pseudocoeruleopicta* sp.n. (2 ex. du Banco), *Sira jacobsoni* f. pr. (quelques ex. du Banco), *S. j. f. lipostropha* (1 ex. du Banco), *S. j. f. africana* (1 ex. du Banco), *S. j. f. indica*, *S. j. f. tricincta*, *Lepidocyrtus lamarcki* sp.n. (quelques ex. du Banco), *L. pistiae* (5 ex. du Banco), *Lepidocyrtus* sp. (1 ex. du Banco), *Paronella penicillata* (du Banco), *P. p. f. pallida* n. (17 ex. du Banco), *P. nigromaculata* (2 ex. du Banco), *P. n. f. pallida* n. (7 ex. du Banco).

Thibaud [1963a, b] décrit *Acherontiella massoudi* sp.n. (1 ex. du Banco) et *Xenylla villiersi* sp.n. (nombreux ex. du Banco).

Massoud [1963a, b] décrit 3 nouvelles espèces: *Aethiopella mangeloti* (du Banco), *A. condei* (du Banco) et *Aethiopellina sphaerocolata* (du Banco). Il cite 18 espèces et décrit 1 nouveau genre et 7 espèces nouvelles: *Brachystomella contorta* (du Banco), *Superodontella brevigranulata* sp.n. (1 ex. du Banco), *Friesea sublimis* (du Banco), *F. reducta* (du Banco), *Pseudachorutes cohici* (du Banco), *P. pauliani* (du Banco), *Aethiopella jeanneli* sp.n. (du Banco), *A. tournieri* (du Banco), *A. condei* (du Banco), *A. mangeloti* (du Banco), *Aethiopellina sphaerocolata* (du Banco), *Arlesiel-la delamarei* (du Banco), *A. saprophila* (du Banco), *A. monodi* (du Banco), *A. simulans* sp.n. (du Banco), *Micranurida africana* sp.n. (du Banco), *Pseudoparanura africana* gen.n., sp.n. (du Banco), *Lathriopyga delmasi* sp.n. (du Banco).

Barra [1968] redécrit 2 espèces: *Isotomiella paraminor* et *I. bidentata* (du Banco).

Delamare et al. [1969] redécrivent *Rhodanella minos* (nombreux ex. des bords de la rivière Sassandra).

Rusek [1973] décrit *Friesea massoudi* (3 ex. du Banco), espèce aussi présente en Angola.

Mari Mutt [1981] décrit *Dicranocentrus delamarei* sp.n. (4 ex. du Banco).

Cassagnau [1996] décrit 2 nouvelles espèces: *Pronura bouakensis* (3 ex. de Bouaké), *P. nana* (1 ex. du Banco), et en cite 1: *Afrobella delamarei* (6 ex. du Banco).

Bretfeld [2001] cite 4 espèces de Symphypléones, dont 1 nouvelle espèce: *Boulettiella* sp.? (1 ex. juv. de Bouaké), *Fasciosminthurus badikahanus* sp.n. (1 ex. de Badikaha), *Sphaeridia* sp. (4 ex. et 2 juv. de Bouaké et de Katiola) et *Sphyrotheca implicata* (1 ex. et 1 juv. de Bouaké).

Systematique

HYPOGASTRURIDAE

Acherontiella candida (Delamare, 1952) = *Xenyllina candida* Delamare, 1952 *sensu* Thibaud, 1990. Côte d'Ivoire et Kénya.

Acherontiella massoudi Thibaud, 1963. Espèce endémique.

Xenylla villiersi Thibaud, 1963 = *Xenylla machadoi* Gama, 1966, = *X. crassipila* Murphy, 1965, in Gama [1969]. Côte d'Ivoire, Angola, Gambie, Nigéria, Martinique. Espèce pantropicale.

ODONTELLIDAE

Superodontella brevigranulata Massoud, 1963. Endémique.

BRACHYSTOMELLIDAE

Brachystomella contorta Denis, 1931. Pantropicale.

NEANURIDAE

Frieseinae

Friesea massoudi Rusek, 1973. Côte d'Ivoire et Angola.
F. reducta Denis, 1931. Pantropicale.

Friesea sublimis Macnamara, 1921. Espèce à large répartition.

Pseudachorutinae

Aethiopella jeanneli Massoud, 1963. Endémique.

Aethiopella mangeloti Massoud, 1963. Endémique.

Aethiopella tournieri Delamare, 1951. Endémique.

Aethiopellina bimaculata Delamare, 1951. Endémique.

Aethiopellina proboscina Delamare, 1951. Endémique.

Aethiopellina sphaerocolata Massoud, 1963. Endémique.

Arlesiel-la monodi (Delamare, 1951) = *Ceratrimeria monodi* Delamare & Paulian, 1947. Endémique.

Arlesiel-la saprophila Delamare, 1951. Côte d'Ivoire et Angola.

Arlesiel-la simulans Massoud, 1963. Endémique.

Cephalochotutes delamarei (Murphy, 1965) *sensu* Bedos & Deharveng, 1991 = *Arlesia delamarei* Murphy, 1965. Gambie et Côte d'Ivoire.

Furculanurida africana (Massoud, 1963) = *Micranurida africana* Massoud, 1963 *sensu* Massoud, 1967. Endémique.

Kenyura africana (Massoud, 1963) = *Pseudoparanura africana* Massoud, 1963 *sensu* Massoud, 1967. Endémique.

Pseudachorutes pauliani Delamare, 1952. Endémique.

Neanurinae

Afrobella delamarei Cassagnau, 1996. Endémique.

Lathriopyga delmasi Massoud, 1963. Endémique. *Species inquirenda* [Cassagnau, 1996]

Pronura bouakensis Cassagnau, 1996. Endémique.

Pronura nana Cassagnau, 1996. Endémique.

PALEOTULLBERGIIDAE

Paleotullbergia primigenia Delamare, 1951. Endémique.

ISOTOMIDAE

Hemisotoma thermophila (Axelson, 1900). Espèce cosmopolite.

Isotomiella bidentata Delamare, 1951. Endémique. Espèce redécrite par Barra [1968]

Isotomiella paraminor Gisin, 1942 = *Isotomiella africana paraminor* Delamare, 1950. Europe, Côte d'Ivoire, Pérou. Espèce redécrite succinctement par Barra [1968]

Isotominella geophila Delamare, 1948. Endémique.

Isotominella pilosa Delamare, 1948. Endémique, décrite comme une variété de la précédente.

Proisotoma subdeflexa Delamare, 1952. Endémique.

Proisotoma (Isotomina) separata (Denis, 1931). Pantropicale.

Rhodanella minos (Denis, 1928) = *Vertagopus minos* Denis, 1928. Espèce décrite de Somalie, présentant des caractères sexuels secondaires. Redécrite par Delamare et al. [1969], sur de nombreux individus récoltés sur les bords de la rivière Sassandra. Espèce connue de plusieurs pays d'Afrique et de l'Inde.

ENTOMOBRYIDAE

Entomobryinae

Drepanura eburnea (Denis, 1924) = *Entomobrya eburnea* Denis, 1924. Endémique.

Drepanura eburnea f. *pigmentata* Delamare, 1952. Endémique.

Entomobrya grassei Delamare, 1952. Endémique.

Entomobrya inquilina Delamare, 1947. Endémique.

Entomobrya pseudocoeruleopicta Delamare, 1952. Endémique.

Willowsia jacobsoni Börner, 1913, citée dans le genre *Sira*, avec 4 formes: *lipostropha*, *africana*, *indica*, *tricincta*. Pantropicale.

Lepidocyrtinae

Lepidocyrtus lamarcki Delamare, 1952. Endémique.
Lepidocyrtus longithorax Delamare, 1948. Endémique.
Lepidocyrtus pistiae Delamare & Paulian, 1945. Endémique.

Seirinae

Lepidoregia termitophila Delamare, 1948. Endémique.
Seira boccensis Delamare, 1948, décrit dans le genre *Lepidocyrtinus*. Endémique.
Seira brevidentata Denis, 1924, décrite comme une variété de *flavovirens*. Endémique.

Orchesellinae

Dicranocentrus delamarei Mari Mutt, 1981. Endémique.
Heteromurtrella dubia (Delamare, 1952), décrite dans le genre *Heteromurus*. Endémique.

PARONELLIDAE

Cyphoderopssis pauliani (Delamare, 1951), décrite dans le nouveau genre *Trogonella*. Endémique.
Paronella beguei Delamare, 1951. Endémique.
Paronella eburnea Delamare, 1951, parfois placée dans les genres *Aphysa* ou *Callyntrura*. Endémique.
Paronella grassei Delamare, 1952. Endémique.
Paronella montana Delamare, 1952. Endémique.
Paronella nigromaculata Schott, 1903, citée avec aussi une nouvelle forme, *pallida*. Centre et sud de l'Afrique.
Paronella penicillata Schott, 1927, citée avec aussi une forme nouvelle, *pallida*. Cameroun et Côte d'Ivoire.

CYPHODERIDAE

Calobatinus grassei Denis, 1942. Endémique.
Cephalophilus rectangularis Delamare, 1948. Endémique.
Cephalophilus protermiensis Delamare, 1948. Endémique.
Cyphoderinus fraterculus Denis, 1941. Endémique.
Cyphoderus bidenticulatus Parona, 1888. Europe, sud de l'Afrique?, Caraïbes?
Cyphoderus similis Folsom, 1927. Espèce à large répartition.
Cyphoderus subsimilis Delamare, 1948. Côte d'Ivoire et Afrique Centrale.
Serroderus acanthotermiensis Delamare, 1948. Endémique.
Serroderus aurantius Delamare, 1948, décrite comme variété de *humilis*. Endémique.
Serroderus bilobatus Delamare, 1948. Endémique.
Serroderus distinctus (Denis, 1942) = *Cyphoderus distinctus* Denis, 1948. Endémique.
Serroderus guanobia Delamare & Paulian, 1948, décrite comme variété de *humilis*. Endémique.
Serroderus humilis Delamare, 1948. Côte d'Ivoire et Afrique Centrale.
Serroderus interpositus Denis, 1942. Endémique.
Serroderus protermiensis Delamare, 1948. Endémique.
Serroderus socialis Delamare, 1948. Endémique.
Serroderus sublimis Delamare, 1948. Endémique.
Serroderus termophilus Delamare, 1948, décrite comme forme de *interpositus*. Endémique.

ONCOPODURIDAE

Oncopodura bidenta Delamare, 1948. Endémique.

NEELIDAE

Megalothorax subtristani Delamare, 1948. Endémique.

SMINTHURIDIDAE

Sminthurides tropicus Delamare, 1952. Endémique.

SMINTHURIDAE

Sphyrotheca implicata Hüther, 1967. Soudan et Côte d'Ivoire.

BOURLETIELLIDAE

Fasciosminthurus badikahanus Bretfeld, 2001. Endémique.

Conclusion

Un total de 79 espèces (ou variétés ou formes acceptées comme espèces par les auteurs suivants) ont été citées de Côte d'Ivoire, dont 63 espèces nouvelles qui ont été décrites dans les travaux listés. Ces espèces sont réparties dans 41 genres et 14 familles. Il est à noter que les échantillonnages sont hétérogènes spatialement (cf. Tableau et Carte), laissant entrevoir une diversité beaucoup plus considérable.

Sur le plan biogéographique, 59 espèces environ sont endémiques de la Côte d'Ivoire, 11 espèces d'Afrique intertropicale, 5 espèces sont pantropicales et 4 à large répartition. La qualification d'espèces «endémiques» doit être considérée comme provisoire, car la faune des Collemboles de l'Afrique occidentale est encore très mal connue.

REMERCIEMENTS. Cet article est le résultat de la recherche bibliographique effectuée en 2010, pendant notre stage en systématique au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN). Nous voudrions remercier le Ministère Ivoirien de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique pour le financement de notre séjour. Nous tenons à remercier aussi Louis Deharveng (MNHN) et Sergei Golovatch (Moscou) pour leurs précieuses contributions, notamment au niveau de la relecture de cet article.

References

- Barra J.A. 1968. Contribution à l'étude du genre *Isotomiella* Bag-nall, 1939 // Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol. T.1. P.93–98.
- Bretfeld G. 2001. Symphypleona from Northwest and West Africa, collected in the years 1979–1986 by Johan Mertens, Gent (Insecta, Collembola) // Senckenbergiana Biologica. Bd.81. S.87–131.
- Cassagnau P. 1996. Collemboles Paleonurini primitifs d'Afrique et de Madagascar // Annales de la Société Entomologique de France. T.32. P.121–161.
- Delamare Deboutteville Cl. 1947. Un intéressant Collembole des nids de *Spermestes* récolté par A. Villiers en Cote d'Ivoire // Bulletin du Muséum. T.19. P.349–351.
- Delamare Deboutteville Cl. 1948a. *Lepidocyrtus longithorax* sp.n. récolté en Côte d'Ivoire par M. H. Alibert // Bulletin du Muséum. T.20. P.178–179.

- Delamare Deboutteville Cl. 1948b. Recherches sur les Collemboles termitophiles et myrmécophiles // Archives de Zoologie expérimentale et générale. T.85. P.261–425.
- Delamare Deboutteville Cl. 1950. Recherches écologiques sur la microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. Thèse. Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer. 360 pp.
- Delamare Deboutteville Cl. 1951a. Nouveaux Collemboles de la Côte d'Ivoire // Bulletin du Muséum. T.23. P.280–286.
- Delamare Deboutteville Cl. 1951b. Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux // Vie et Milieu. Suppl.1. Paris: Herman & Cie. 360 pp.
- Delamare Deboutteville Cl. 1951c. Les dépendances du sol et les sols suspendus. Considérations sur les facteurs historiques en biocénose // Annales Biologiques. T.27. P.267–280.
- Delamare Deboutteville Cl. 1951d. Nouveaux Paronelliens de la Côte d'Ivoire // Bulletin de l'Institut français d'Afrique Noire (I.F.A.N.). T.13. P.1072–1075.
- Delamare Deboutteville Cl. 1952. Trois nouvelles espèces de Collemboles de la Côte d'Ivoire // Revue française d'Entomologie. T.19. P.240–243.
- Delamare Deboutteville Cl., Jacquemart S., Poivre Cl. 1969. Redescription de *Rhodanella minos* (Denis) // Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique. T.45. P.1–11.
- Delamare Deboutteville Cl., Paulian R. 1947. Cycle évolutif d'un peuplement nidicole en Basse Côte d'Ivoire // Bulletin du Muséum. T.19. P.453–455.
- Delamare Deboutteville Cl., Paulian R. 1952. Faune des nids et terriers de Basse Côte d'Ivoire. Paris: Ed. P. Lechevallier. 116 pp.
- Denis J.-R. 1924. Sur les Collemboles du Muséum de Paris (1ère partie) // Annales de la Société Entomologique de France. T.93. P.211–260.
- Denis J.-R. 1942. Notes sur quelques Collemboles termitophiles // Annales des Sciences Naturelles, Zoologie. T.4. P.1–19.
- Mari Mutt J.A. 1980. Descriptive notes for nine species of *Heteromurus* (s. g. *Heteromurtrella*) and a key to the species // Pan-Pacific Entomologist. Vol.56. P.11–25.
- Mari Mutt J.A. 1981. A new species and complements to the descriptions of nine African or Oriental *Dicranocentrus* (Collembola: Entomobryidae) // The Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico. Vol.65. P.160–170.
- Massoud Z. 1963a. Trois nouvelles espèces de Collemboles Pseudachorutiniens du Banco (Côte d'Ivoire) // Bulletin de l'I.F.A.N. T.25. P.38–47.
- Massoud Z. 1963b. Les Collemboles Pseudachorutiniens, Brachyotomelliens et Neanuriens de la Côte d'Ivoire // Bulletin de l'I.F.A.N. T.25. P.57–76.
- Paulian R. 1947. Observations écologiques en forêt de Basse Côte d'Ivoire. Paris: Ed. Lechevallier. 144 pp.
- Paulian R., Delamare-Deboutteville Cl. 1945. Les Insectes de *Pistia stratiopes* en Côte d'Ivoire // Bulletin de la Société Entomologique de France. T.10. P.135–139.
- Paulian R., Delamare-Deboutteville Cl. 1948. Sur quelques Insectes guanobies de la Côte d'Ivoire // Notes Biospéologiques. T.2. P.63–68.
- Rusek J. 1973. *Friesea massoudi* sp. n. aus Afrika (Collembola) // Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol. T.10. P.225–229.
- Thibaud J.-M. 1963a. Documents sur le genre *Acherontiella* Absolon (Collembola) et description d'une espèce nouvelle de Côte d'Ivoire // Annales de Spéléologie. T.18. P.287–297.
- Thibaud J.-M. 1963b. Description d'une espèce nouvelle de Côte d'Ivoire *Xenylla villiersi* // Bulletin de l'I.F.A.N. T.25. P.1016–1021.

Résumé

Les Collemboles des milieux tropicaux africains demeurent très peu connus malgré leur importance écologique dans le sol. Cette thèse a pour objectif d'étudier la diversité et la structure des Communautés de Collemboles dans une zone d'exploitation agricole et d'examiner leurs relations avec les principaux patrons paysagers. Elle a été réalisée dans la mosaïque paysagère forêt-savane de Zougoussi située à proximité de la limite Nord de la réserve de scientifique de Lamto, en aval du barrage hydro-électrique de Taabo, à 200 km au Nord-Ouest d'Abidjan (Côte d'Ivoire), zone d'exploitation agricole. Deux méthodes standardisées (les méthodes de piégeage et de Berlèse) ont été combinées pour l'échantillonnage des Collemboles dans les principaux types d'occupation du sol. Les résultats montrent que la mosaïque paysagère de Zougoussi compte au total environ 53 espèces appartenant à 39 genres et 14 familles. Quatorze pourcent des espèces décrites sont considérées comme endémiques, 23% sont afrotropicales, 41% sont des espèces tropicales ou pantropicales et 14% sont cosmopolites ou à large répartition. Le cladogramme obtenu à partir de l'analyse phylogénétique du genre *Willemia* montre que *W. tondoh* sp. nov., espèce trouvée dans la zone d'étude, occupe la position la plus basale du groupe *buddenbrocki* avec *W. nosyboraha* trouvée à Madagascar, suggérant une origine Afro-malgache du groupe *buddenbrocki*. L'analyse des communautés de Collemboles, suivant la chronoséquence d'occupation du sol, montre que la mise en culture de la forêt ou de la savane a un effet dépressif sur la faune du sol. Cependant, la recolonisation post-perturbation du milieu par les communautés commence immédiatement après la mise en culture et se fait dans un premier temps par un petit nombre d'espèces pionnières, à forte fécondité, appartenant aux Entomobryoidea et Symphypleona. La diversité biologique des Collemboles atteint sa valeur maximale dans les jachères. Par contre, l'évolution du milieu en plantation de cacaoyers semble avoir une incidence sur la biodiversité à long terme. L'analyse de la structure fonctionnelle du peuplement montre que l'assemblage des traits morphologiques des Collemboles, à l'échelle locale, est gouverné par un certain nombre de facteurs environnementaux dont la stratification verticale et le gradient de fermeture / ouverture des habitats jouent un rôle prépondérant.

Mots clés : Collemboles, mosaïque forêt-savane, biodiversité, phylogénie, structure fonctionnelle.

Abstract

Collembola of tropical African environments remain little known despite their ecological importance in the soil. This thesis aims to study the diversity and structure of Collembola communities in an agricultural area and to examine their relations with the main landscape configuration. It was carried out in the forest-savannah landscape mosaic of Zougoussi, near the northern limit of the Lamto Scientific Reserve, downstream of the Taabo hydro-electric dam, 200 km north-west of Abidjan (Côte d'Ivoire), a farming area. Two standardized methods (Trapping and Berlese Methods) have been combined for Collembola sampling in the main land use types. The results show that a total of 53 species belonging to 39 genera and 14 families are found in the mosaic landscape of Zougoussi. Fourteen percent of described species are considered endemic, 23% are Afrotropical, 41% are tropical or pantropical and 14% are cosmopolitan or broadly distributed. The cladogram obtained from the phylogenetic analysis of the genus *Willemia* shows that *W. tondoh* sp. nov., a species found in the study area, occupies the most basal position of the *buddenbrocki* group with *W. nosyboraha* found in Madagascar, suggesting Afro-Malagasy origin of the *buddenbrocki* group. Analysis of Collembolan communities according to the land use chronology shows that the conversion offorest or savannah to farm has a depressive effect on soil fauna. However, community post-disturbance recolonization begins just after cultivation and is initially carried out by a small number of pioneers, high-fertilizer species belonging to the Entomobryoidea and Symphypleona. Collembola biological diversity reaches its maximum value in fallow lands. On the other hand, the evolution of the environment in cocoa plantation seems to have an impact on biodiversity in the long term. Analysis of the communities functional structure shows that the local Collembolan morphological traits assemblage is governed by a number of environmental factors whose vertical stratification and the closing / opening gradient of habitats play a predominant role.

Keywords: Collembola, forest-savannah mosaic, biodiversity, phylogeny, functional structure.