THÈSE

Pour obtenir le grade de

Docteur

Délivré par **l'Université Paul-Valéry Montpellier 3**

Préparée au sein de l'école doctorale

ED60 TTSD « TERRITOIRES, TEMPS, SOCIÉTÉS ET DÉVELOPPEMENT »

Et de l'unité de recherche

CEFE – Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive

Spécialité : **Biologie des populations et écologie**

Présentée par **M. Jonathan BONFANTI**

Réponses fonctionnelles des communautés de collemboles aux gradients climatiques

Soutenance prévue le 12/01/2021 devant le jury composé de

Mme Virginie BALDY, Professeure, Aix Marseille Université	Examinateur
M. Matthieu CHAUVAT, Professeur, Université de Rouen Normandie	Rapporteur
M. Jérôme CORTET, Professeur, Université Paul-Valéry Montpellier 3	Directeur
M. Mickaël HEDDE, Directeur de recherche, INRAE	Co-encadrant
Mme Elena KAZAKOU, Professeure, Montpellier SupAgro	Rapporteur
M. Paul Henning KROGH, *Senior researcher*, Aarhus University	Co-directeur
Mme Guénola PÉRÈS, Maître de conférences, Agrocampus Ouest	Examinateur

Remerciements

Mes premiers mots ne peuvent qu'aller au bénéfice de mes directeurs de thèse : Jérôme, Paul et Mickaël. En plus de mon immense respect sur le plan scientifique, soyez certains que vous avez avant toute chose toute ma reconnaissance sur le plan humain. Pour les deuxièmes (et nièmes) chances que vous êtes aptes à accorder. Pour votre faculté à considérer les plus jeunes chercheurs avec bienveillance. Pour votre capacité à donner l'exemple. C'est gravé.

Je me dois ensuite de saluer mes collègues et amis de l'équipe ESA du CEFE, habitants du village d'irréductibles bâtiment J de la « fac de lettres », *la zoo'* comme ils disent. Il faut dire que la singularité de cette localisation créé une atmosphère bien particulière, et en grande partie grâce à vous, tout à fait agréable. Merci Pierre de tenir la baraque avec cette inspirante sérénité. Merci les amis, Camila, William, Alan, je marche sur vos pas. Un merci chaleureux aux anciens et actuels membres de l'équipes pour vos discussions parfois enflammées, on n'a pas fini de refaire le monde : Juliette, Sylvain, Pierre-Yves, Coralie, Julia, Ambre, Sandra, Aurore, Julie, Laura, Pauline, Léo, Agnès, Gérard, Vittoria, Nassera… et les stagiaires que j'ai eu le plaisir d'encadrer, Benjamin, Laurent, Lucie. Merci Laurent de m'avoir confié ces cours et TD, je me suis régalé. Enfin, une pensée pour la désormais retraitée Martine, qui fut si longtemps la véritable vigie de ce navire !

Je remercie également les collègues qui ont participé à la maturation de mes projets de recherche, par la participation à mes comités de thèse, par les opportunités offertes de collaborer sur des cas d'étude, ou par leurs conseils avisés : Cyrille, Sandrine, Martin, Thibaud, Lars, Laëtitia, Sophie, Johanne. Je remercie les collègues du CEFE et notamment des plateformes PACE, TE, bibliothèque, pour leurs coups de main salutaires. Je salue aussi les collègues danois qui m'ont accueilli chaleureusement à Silkeborg et à Roskilde, avec un mot particulier pour Henning Petersen qui m'a personnellement reçu au laboratoire de Mols. Je me dois de faire un clin d'œil à tous les collègues du réseau TEBIS, auquel j'espère appartenir encore longtemps, c'est une sacrée équipe !

Je remercie les membres de mon jury de thèse d'avoir accepté d'évaluer mes travaux ainsi que ma capacité à les présenter dans ce document et lors d'une soutenance orale à venir.

J'ai une pensée évidente mais qui restera discrète ici, pour celles et ceux qui m'ont apporté du soutien dans ma vie personnelle au cours de ces quelques années. Pudeur, mais intensité.

J'ai un mot pour ma mère pour qui je suis inlassablement redevable : l'essentiel des clés dont je dispose dans la vie, tu me les as données.

À mes chers amis, que la vie parfois éloigne ou rapproche, ma fidélité envers vous demeure sans faille. En particulier Jé, Raph, Aurel, cette famille que j'ai choisie, celle-là elle est pour vous alors, *accrochez vos ceintures !*

Avant-propos

Afin de coller aux exigences de la recherche scientifique, nos travaux ont été rédigés sous format article, dans un but de publication. Ils constituent les trois chapitres de cette thèse. L'anglais y est de mise, ainsi que dans certaines figures et légendes, nous prions les lecteurs d'accepter cette plasticité linguistique. Nous proposons aux lecteurs francophones un résumé en début de chaque chapitre afin de faciliter la compréhension de ce document. Les parties introductives et conclusives de la thèse restent écrites en français.

Puisqu'il nous semble que les mots sont la mémoire des idées, dans ce document nous avons tâché de présenter l'essentiel de nos travaux de thèse – bien que certains n'y figurent pas – et des perspectives que nous avons pu entrevoir.

Ce document matérialise une étape que nous espérons importante pour la suite : demeurant toujours aussi admiratif du métier d'enseignant-chercheur, l'expérience de la recherche et de la science se fait maintenant un peu plus complète, accumulant récits, points de vue, parcours de vie et subjectivités diverses. Des chemins restent à parcourir.

Dans ce XXIème siècle bien entamé, Orwell et Huxley semblent tous deux avoir eu raison : les puissants se durcissent, les autres s'abrutissent. Les dangers globaux qui nous guettent défient pourtant notre intelligence, notre sagacité, notre résilience. Il nous parait primordial de faire partie de ceux qui créent et qui transmettent, car ce sont ceux-là même qui résistent.

« Pour moi, cela souligne notre responsabilité de cohabiter plus fraternellement les uns avec les autres, et de préserver et chérir ce point bleu pâle, la seule maison que nous n'ayons jamais connue. » Carl Sagan, 1994.



Pale Blue Dot, from Voyager 1 – revisited. NASA-JPL-Caltech, 2020.
The dot is Earth from a ditance of ca. 6 400 000 000 km.

Table des matières

Remerciements 5

Avant-propos 7

Table des matières 9

Introduction générale 15

1. Le sol et sa biodiversité 15
   1.1 La vie dans les sols : *all the small things* 15
   1.2 Le sol comme pourvoyeur de fonctions et services 16

2. Les sols : menacés par les changements globaux 17

3. Les collemboles, acteurs de la faune du sol 19
   3.1 Généralités sur les collemboles 19
      3.1.1 Taxonomie et anatomie 19
      3.1.2 Biologie et écologie 21
   3.2 Classifications fonctionnelles 24
      3.2.1 Formes de vies, modes de vie 26
      3.2.2 Rôles fonctionnels dans l'écosystème 28

4. L'écologie (fonctionnelle) basée sur les traits des organismes 30
   4.1 Concepts de niche(s) 30
   4.2 Ecologie des communautés 30
   4.3 Concepts de traits fonctionnels 32
   4.4 Mesurer la diversité fonctionnelle 33

5. Les traits des collemboles comme modèle d'étude dans la réponse aux gradients climatiques 34

6. Questions et hypothèses de travail 38

Références 40

Chapitre 1 47

Résumé 47

Intraspecific body size variability in soil organisms at a European scale: implications for functional biogeography 54

Abstract 55

1. Introduction 56

2. Material and methods 57
   2.1 Collembola body size data 57
   2.2 A community-level evaluation of the 'stable hierarchy hypothesis' 58
   2.3 Data analysis 59

3. Results 59
   3.1 Variability across trait datasets 59
   3.2 Sensitivity of CWM to ITV using different trait datasets 60

4. Discussion 63
   4.1 Species hierarchy using body size 63
   4.2 Biological variability of traits in Collembola 63
   4.3 Sources of intraspecific trait variability: the importance of metadata 64
   4.4 Consequences of trait variability on community-weighted mean values 65

Acknowledgements 67
References 68
Annex 1.1 72
Chapitre 2 75
Résumé 75
Ecomorphosis in European Collembola: review, distribution and potential use as an indicator of climate change 82
Part A – Review 82
A-1. Epistemology of the ecomorphosis phenomenon in the literature: historical account 82
A-1.1 *Spinisotoma*: "patient zero" and wrong diagnosis 82
A-1.2 Studies dedicated to ecomorphosis 83
A-1.3 The golden age of ecomorphosis research 84
A-1.4 Current literature 86
A-2. European Collembola with ecomorphosis 87
A-2.1 Species list 87
A-2.2 Generating the ecomorphosis literature database 88
A-3. Main aspects of ecomorphosis in European species 90
A-4. Conceptual implications of the ecomorphosis phenomenon 92
A-4.1 Ecomorphosis in other organisms 92
A-4.2 Ecomorphosis between other polymorphism and resistance mechanisms 93
A-4.3 Ecomorphosis: a survival strategy? 97
A-4.4 Ecological niche of the ecomorph: a heart-shape box 98
Part B – Trait-based assessment of climate change 102
B-1. Introduction 102
B-2. Material & Methods 104
B-2.2 Distribution of European ecomorphic species 104
B-2.3 Assessment of ecomorphosis in VULCAN communities 104
B-2.3.1 Experimental sites, the European transect 104
B-2.3.2 Experimental climatic manipulation 104
B-2.3.3 Collembola abundance data 105
B-2.3.4 Collembola trait data 106
B-2.4 Assessment of ecomorphosis in ECOPICS communities 106
B-2.4.1 The altitudinal gradient and Collembola communities 106
B-2.4.2 Collembola trait data 106
B-2.5 Statistical analysis 106
B-3. Results 107
B-3.4 Distribution of the species occurrences carrying ecomorphosis at the European scale (Palearctic) 107
B-3.5 Ecomorphosis in the VULCAN experiment 109
B-3.5.1 Distribution of the ecomorphosis at the European scale in VULCAN communities 109
B-3.5.2 Responses of the ecomorphosis to climatic manipulations 110
B-3.6 Responses of ecomorphosis to the ECOPICS altitudinal gradient 110
B-4. Discussion 111
B-4.1 Species list: subject to change? 111
B-4.2 Species distribution in GBIF data 112
B-4.4 Ecomorphosis in Europe along climatic gradients: influence of drought and temperature at different spatio-temporal scales 113
B-4.1 Effect of the biogeographical gradient 113

B-4.2 Effect of climatic treatments 117
B-4.3 Effect of altitudinal gradient 117
B-4.5 Conclusions and perspectives 118

Acknowledgements 122

References 123

Annex 2.1 129

Annex 2.2 130

Annex 2.3 135

Chapitre 3 137

Résumé 137

Functional resilience of Collembola communities in a field experiment simulating future climate change 142

Abstract 143

1. Introduction 144

2. Materials & Methods 146
2.1 Experimental site and climatic treatments 146
2.2 Collembola abundances data 146
2.3 Collembola trait data 147
2.4 Statistical analysis 147

3. Results 149
3.1 Effects on community functional structure 149
3.2 Effects on community functional composition 149

4. Discussion 152
4.1 Almost no effect on functional structure and composition and community assemblage 152
4.2 Comparison to similar studies 153
4.3 Why do we observe so few effects in our study ? 154
4.3.1 Because of a too high communities stochasticity 154
4.3.2 Because of a too low climatic treatment intensity regarding to thermal tolerance of organisms, via plasticity or acclimation 155
4.4 Perspectives : in this context, how to track changes in soil biodiversity? 156
4.4.1 Specific trait failed here (ecomorphosis) ; other traits of interest proposed? 156
4.4.2 Precision of the response to be enhanced: measurements, ITV ? 157

Acknowledgements 158

References 159

Annex 3.1 163

Annex 3.2 164

Annex 3.3 166

Annex 3.4 170

Annex 3.5 172

Conclusions générales et perspectives 175

1. Amélioration des outils dans les analyses basées sur les traits des collemboles 175
1.1 Proposition méthodologique : la taille du corps 176
1.2 Proposition ontologique : l'écomorphose 177
1.3 Confrontation des améliorations proposées à une manipulation climatique expérimentale 178

2. Perspectives pour des travaux futurs....179
2.1 Autres stratégies méthodologiques ?....179
2.1.1 Les échelles d'étude....179
2.1.2 La mesure individuelle de traits déjà utilisés....183
2.2 Autres stratégies ontologiques ?....184
2.2.1 La mesure de nouveaux traits / caractéristiques individuelles....184
2.2.1 La mesure de fonctions....185
Le mot de la fin....187
Références....188
Après-propos....191

Introduction générale

« […] on peut rire sans être formé d'atomes rieurs et philosopher sans être formé d'atomes philosophes. »

Étienne Klein (Les tactiques de Chronos, 2003)
citant Lucrèce (De rerum natura, II, Ier siècle av. J.-C.)

1. Le sol et sa biodiversité

1.1 La vie dans les sols : *all the small things*

Les sols abritent une biodiversité riche et extrêmement diversifiée, représentant environ 360 000 espèces soit un quart de la totalité des espèces décrites sur la planète (Decaëns et al. 2006), et ce nombre est en augmentation rapide (Wu et al., 2011). Une telle concentration de taxons aussi nombreux et variés a même soulevé l'énigme de leur coexistence (Anderson, 1975) tant on s'attendrait à ce qu'elle soit contrebalancée par des mécanismes réduisant la diversité, comme les interactions compétitives (Bardgett & Wardle, 2010). Cette biodiversité a longtemps été moins décrite et étudiée que dans d'autres compartiments ce qui a conduit certains auteurs à la qualifier de dernière frontière du vivant (André et al., 1994), dont l'exploration est pourtant primordiale afin d'en comprendre la composition, la structure et le fonctionnement (GSBI, 2016). Une méthode fréquemment utilisée de description de la biodiversité des sols est de l'appréhender par la taille des organismes (Figure In.1). Les sols abritent un grand nombre de micro-organismes ainsi qu'une faune que l'on divise souvent en plusieurs classes de taille : la microfaune (inférieure à 0,1 µm), la mésofaune (comprise entre 0,1 et 2 mm), la macrofaune et la mégafaune (supérieures à 2 et 20 mm). On range classiquement les collemboles dans la mésofaune, bien que certaines espèces se situent en limite de microfaune et d'autres dans la macrofaune à l'âge adulte.

1.2 Le sol comme pourvoyeur de fonctions et services

La faune du sol s'organise en réseaux trophiques (Figure In.2) et l'on associe souvent certains organismes suivant leur position dans ces réseaux, les ressources qu'ils utilisent et leurs interactions avec le substrat (Coleman & Wall, 2015). On peut ainsi considérer trois catégories dans ces réseaux, opérant à différentes échelles spatio-temporelles : (i) la micro-chaîne trophique, qui inclut les groupes de micro-organismes et leurs prédateurs directs ; (ii) les transformateurs de litière, incluant les microarthropodes intervenant dans la décomposition de la litière augmentant sa disponibilité pour les microbes ; et (iii) les ingénieurs de l'écosystème, altérant significativement la structure du substrat et influençant les transferts d'énergie dans le sol. Les collemboles trouvent par exemple leur place à plusieurs échelons des deux premières catégories. La faune du sol opère également différents liens avec les végétaux, et ses activités sont

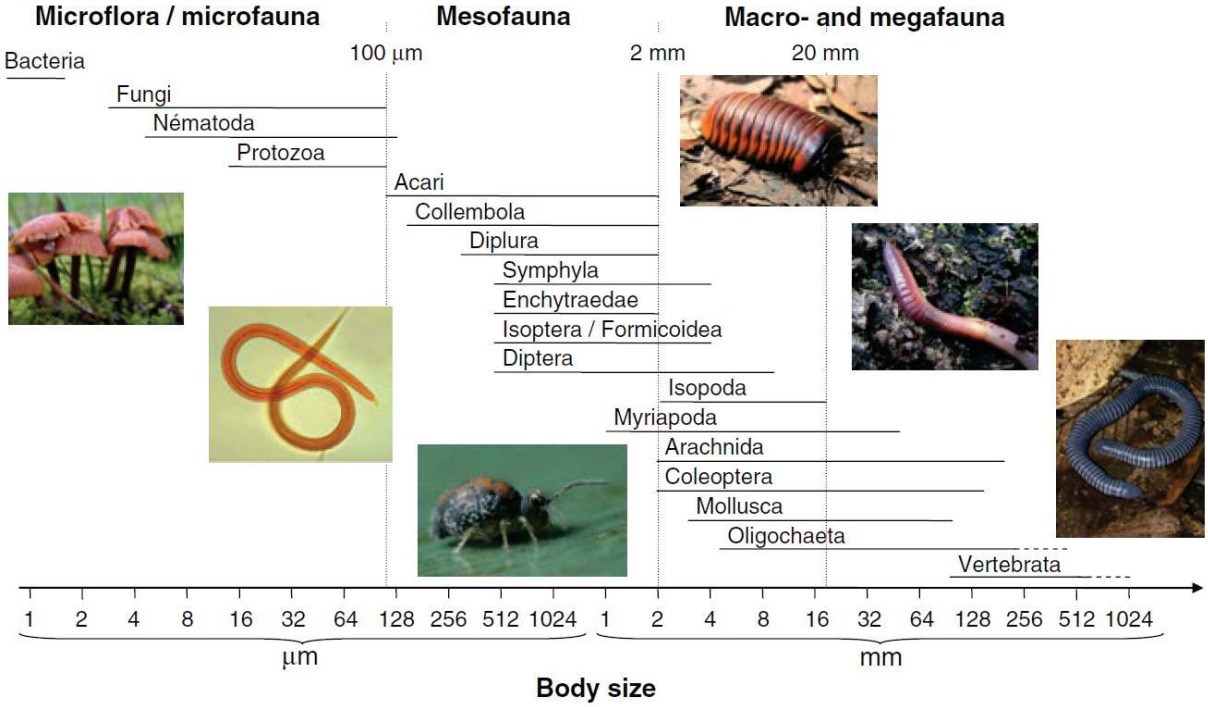


Figure In.1 – Représentation des principaux groupes taxonomiques de la faune du sol en fonction de leur taille corporelle. D'après Decaëns (2010) illustrant Swift et al. (1979).

donc en lien avec les compartiments épigés ou aériens de l'écosystème (Bardgett & Wardle, 2010). On peut donc résumer les fonctions écologiques sur lesquelles la faune du sol agit (Wall, 2012) : la structuration du substrat, les transferts d'eau, les échanges gazeux et la séquestration du Carbone, la régulation du climat, la décomposition de la matière organique, les cycles des nutriments, la croissance végétale, le maintien d'un réservoir de biodiversité. Avec un regard anthropocentré, on peut conclure que la vie des sols bénéficie aux sociétés humaines directement ou indirectement via un bon nombre de services écosystémiques (Adhikari & Hartemink, 2016) de support, de régulation, d'approvisionnement et culturels (Millennium Ecosystem Assessment, 2005).

2. Les sols : menacés par les changements globaux

De manière globale, il est admis que la fonctionnalité des écosystèmes est fortement dépendante de la biodiversité qu'ils abritent, et que celle-ci est en déclin (Cardinale et al., 2012). En particulier l'intégrité et le fonctionnement biologique des sols sont menacés à l'échelle planétaire (Wall 2012; GSBI 2016). Plusieurs facteurs de changements globaux liés aux activités humaines sont actuellement à l'œuvre : les changements d'usages et l'artificialisation, les changements de pratiques et de modes de gestion, la pollution et les changements climatiques.

Premièrement l'artificialisation des sols est due à l'augmentation des surfaces urbaines et des infrastructures, tendance lourde de l'humanité depuis la révolution industrielle dans les pays développés et qui a gagné aujourd'hui largement les pays en développement. L'urbanisation engendre des menaces directes sur les sols telles que la compaction, la modification des

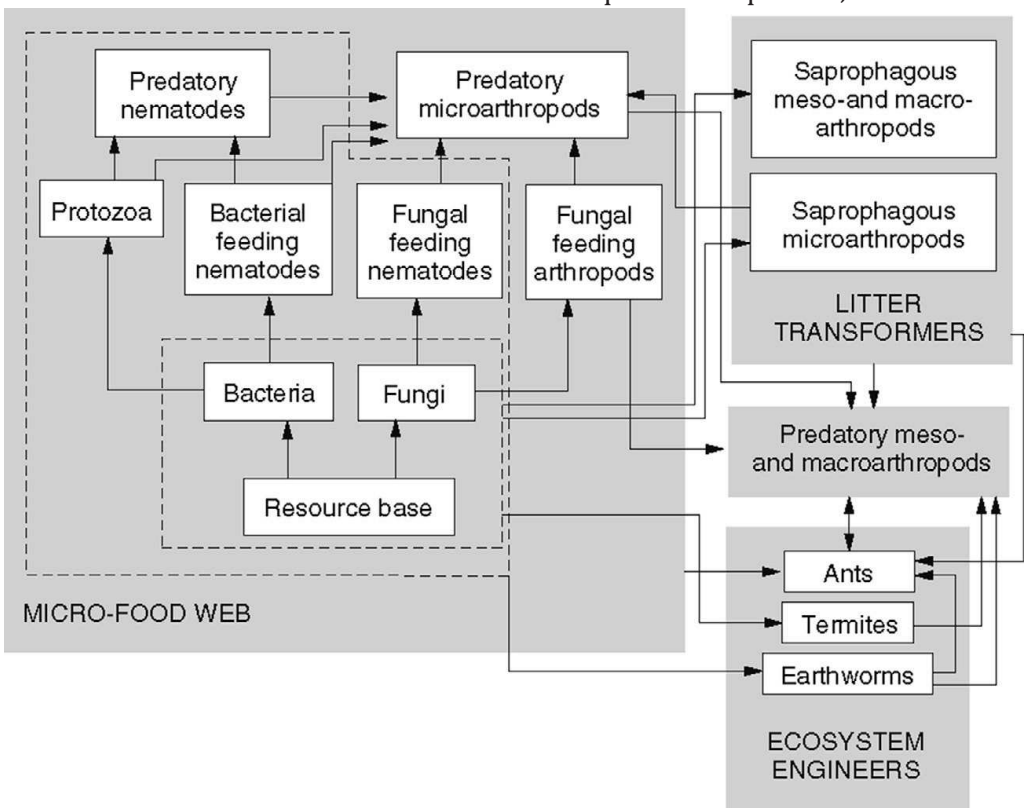


Figure In.2 – Organisation des réseaux trophiques des sols en trois catégories principales : la micro-chaîne trophique, les transformateurs de litière et les ingénieurs de l'écosystème. D'après Coleman & Wall (2015) reprenant Wardle (2002).

propriétés physico-chimiques, la modification des régimes hydriques, la discontinuité entre les parcelles de sol, l'importation d'espèces envahissantes.

Les changements de pratiques concernent notamment les sols agricoles, et toutes les pratiques agricoles, ne se valent pas en terme d'effets sur la biodiversité des sols. Les menaces engendrées le sont alors par des apports d'intrants en azote, phosphore et potassium notamment, des apports en molécules biocides, un travail intense et profond des horizons supérieurs. Les changements de gestion d'espaces naturels et semi-naturels comme les prairies – qui occupent (au sens large, incluant par exemple savanes, steppes, etc.) un quart des terres émergées – sont susceptibles de

présenter des menaces envers les sols via notamment l'intensité de leur utilisation, par exemple en tant que pâtures.

La pollution des sols peut se produire de manière directe par relargage immédiat de substances toxiques pour leur biodiversité aux abords de zones d'activités humaines, ou de manière indirecte par transport dans l'eau ou l'air de ces substances ; les activités qui polluent les sols le plus fréquemment étant liées d'abord à la production industrielle, puis aux industries spécifiques de la filière pétrolière, puis au stockage et traitement des déchets urbains, etc. On voit que la frontière entre ces différents facteurs est parfois poreuse suivant les échelles spatio-temporelles considérées.

Ceci est particulièrement vrai pour le dernier groupe de facteurs, les changements climatiques. Dans les décennies à venir, il est notamment prévu que les températures moyennes à la surface de la Terre et que la concentration en gaz carbonique augmentent fortement, et que les régimes de précipitations soient modifiés (IPCC, 2018). Ces changements se sont déjà largement enclenchés en Europe depuis la fin du XXème siècle (ECMRWF, C3S and European Commission, 2020), et au niveau mondial les projections récentes sont pessimistes : +2 à +3 °C en moyenne (par rapport à l'ère préindustrielle) pour l'horizon 2050, +2,5 à +7 °C pour l'horizon 2100, selon l'ampleur que prendront les activités humaines à venir suivant différents scénarii (CEA/CNRS/Météo-France, 2019).

Les conséquences des différents facteurs susceptibles de menacer le fonctionnement biologique des sols sont encore trop peu étudiées et en parallèle trop peu de mesures de protections des sols sont prises, face à l'ampleur des dangers (Wall & Six 2015). En ce qui concerne les relations entre la faune du sol et les paramètres climatiques ambiants, on trouve notamment dans la littérature scientifique un volet physiologique, avec des expérimentations au laboratoire en milieux contrôlés, et un volet écosystémique, avec des expérimentations en mésocosmes ou sur le terrain. Les résultats du premier volet ne sont pas toujours extrapolables à des échelles d'organisation supérieures, car des propriétés de résilience et de résistance apparaissent au niveau des communautés au sein d'un écosystème aux interactions nombreuses et complexes. L'évaluation des effets d'un monde futur plus chaud, plus sec et plus carboné sur les communautés de la faune du sol n'est pas chose aisée, non seulement de par la complexité d'organisation que ces communautés représentent mais également à cause des effets divergents et/ou d'interaction entre les facteurs climatiques et entre chaque facteur et chaque communauté du sol (Fromin et al., 2019), et enfin parce que de tels facteurs climatiques peuvent avoir des conséquences non-linéaires sur le vivant avec des effets de seuil par exemple (Berdugo et al., 2020). La prise en compte des changements climatiques à venir dans leur complexité (De Boeck et al., 2019) est pourtant prépondérante dans l'évaluation des relations biodiversité-fonctionnement des écosystèmes (De Laender et al., 2016). Blankinship et al. (2011) ont montré que l'augmentation de CO_2 et de température peut avoir des effets positifs sur l'activité micro-organique du sol et que

ces effets ne se répercutent pas toujours sur les niveaux trophiques supérieurs, tandis que l'humidité du sol est un facteur limitant pour tous les organismes. Des résultats similaires ont été observés par Kardol et al. (2011) sur les microarthropodes, confirmant notamment la sensibilité de certains groupes comme les collemboles à l'humidité du sol. Les conséquences des changements climatiques s'observent également sur les fonctions et services rendus par les sols, comme par exemple le stockage du carbone ou la décomposition de la matière organique (Wall, 2012).

3. Les collemboles, acteurs de la faune du sol

3.1 Généralités sur les collemboles

La biologie des collemboles – connus dès l'Antiquité grâce à Aristote – a été décrite de manière approfondie plusieurs fois dans la littérature depuis la première monographie par Lubbock (1873) centralisant des connaissances déjà bien étayées (de Linnée au XVIIIème siècle à par exemple Nicolet (1842)). De nos jours, il est fréquent de se référer au travail considérable réalisé par Hopkin (1997) qui représente la monographie la plus récente sur ces animaux. Le site internet anglophone www.collembola.org (Bellinger et al., 1996) représente depuis plus de vingt ans une source et un index d'informations d'une qualité remarquable. Les lecteurs strictement francophones trouveront également un grand nombre de savoirs dans le limpide ouvrage par ailleurs magnifiquement illustré de Cortet & Lebeaux (2015). Nous mentionnons ci-après quelques généralités sur la vie des collemboles.

3.1.1 Taxonomie et anatomie

De nos jours et après des apports récents dans la connaissance de la phylogénie de ce groupe, la taxonomie des collemboles est stabilisée : dans l'embranchement des arthropodes (« à pattes articulées ») et le sous-embranchement des hexapodes (« à trois paires de pattes ») se trouve la classe des collemboles (Collembola Lubbock, 1873), soit au même niveau hiérarchique que les insectes, groupe auxquels ils ont été longtemps apparentés. Les collemboles sont classés en quatre ordres (Figure In.4, Illustration In.1) : les Poduromorphes (Poduromorpha Börner, 1913), les Entomobryomobphes (Entomobryomorpha Börner, 1913), les Neelipléones (Neelipleona Massoud, 1971) et les Symphypléones (Symphypleona Börner, 1901). En 2011 on recensait ainsi un total de 33 familles, 762 genres et 8130 espèces décrites dans le monde (Janssens & Christiansen, 2011), dont 745 vivant en France métropolitaine et Corse (Thibaud, 2017). En Europe, on recense plus de 2000 espèces et au niveau mondial il est probable qu'environ 30000 à 50000 restent à découvrir.

Les collemboles ont un corps constitué d'une tête suivie de 3 segments thoraciques puis de 6 segments abdominaux qui peuvent être plus ou moins fusionnés. Leur forme générale peut être allongée, fine ou trapue, ou globuleuse. Leur taille, pour les espèces européennes, est comprise entre 0,2 mm et 7 mm, la majorité des espèces mesurant 1 à 2 mm à l'âge adulte (Bonfanti, 2018) (Figure In.3). La tête porte une paire d'antennes de 4 articles. Les pièces buccales sont le plus souvent de type broyeur, rarement suceur-piqueur (même si des travaux récents visent à qualifier plus finement ces appareils par des mesures morphométriques (Raymond-Léonard et al., 2019)). La tête porte au maximum 8 paires d'yeux primitifs appelés ocelles ou cornéules, et ce

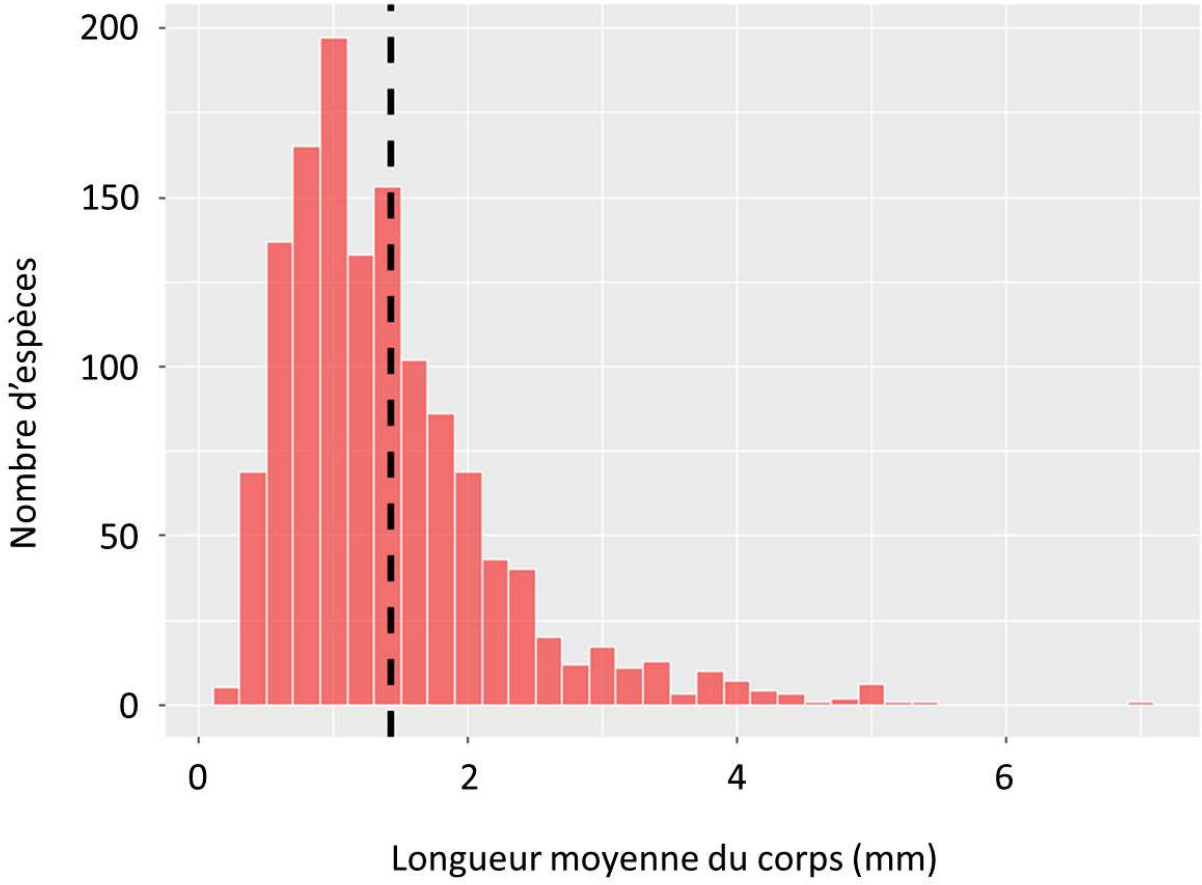


Figure In.3 – Histogramme représentant la distribution de la longueur moyenne des espèces de collemboles en Europe (par pas de 0,2 mm). Données extraites de la base de données BETSI sur 1292 espèces (Bonfanti, 2018). La barre verticale en pointillés indique la valeur moyenne du jeu de données : 1,44 mm.

nombre peut descendre à 0 chez certaines espèces vivant dans l'obscurité. Sur la tête, un organe post-antennaire est présent chez certaines espèces et remplit des fonctions sensorielles olfactives. Chaque segment thoracique porte une paire de pattes de 6 articles. Sur les segments abdominaux, on peut noter la présence d'appendices spécifiques aux collemboles qui apparaissent d'ailleurs dans l'étymologie de leurs dénominations. En effet, jusqu'au début du XXème siècle on retrouvait en français l'emploi des noms podures ou podurelles (exprimant le fait que la queue devient locomotrice) pour désigner les collemboles, idée que l'on retrouve toujours dans leur nom vernaculaire en anglais *springtails*, autrement dit « queues sauteuses ». Cette idée

se rapporte à leur organe sauteur en forme de fourche : la furca, plus ou moins longue (parfois absente), portée repliée au repos sous l'abdomen. En la déployant brutalement, les collemboles opèrent un saut (qui peut les propulser à une hauteur équivalente à plusieurs dizaines de fois leur taille corporelle), notamment en réaction à la présence d'un danger immédiat. Le nom de la classe Collembola en latin ainsi que le français collembole ou l'anglais *collemobolan*, proviennent du grec *κόλλα* (« kolla », colle, p. 1363 (Bailly & Gréco, 2020)) et *ἔμβολον* (« embolon », ce qui se projette ; éperon, p. 832 (Bailly & Gréco, 2020)). Ces deux notions décrivent un organe appelé collophore ou encore tube ventral, dévaginable, placé face ventrale, dont la porosité permet à l'animal de réguler sa pression osmotique interne par échanges d'eau et d'ions avec le substrat, et qui possède également une certaine adhésivité permettant à l'animal de se fixer à son support. Des structures pileuses (soies, sensilles, trichobotries) de taille et de formes variées peuvent être portées sur le corps y compris les antennes et peuvent jouer un rôle sensitif important. La chétotaxie des animaux sert à l'identification de certaines espèces morphologiquement proches. Le tégument porte des ornementations ou granulations, organisées en structures primaires et secondaires, d'aspects variés, qui participent à l'existence de propriétés tégumentaires hydrophobes et lipophobes remarquables. Il porte également chez certaines espèces des pores particuliers appelés pseudocelles, capables de sécréter des substances répulsives pour se protéger des attaques de prédateurs. La pigmentation est très variée chez les collemboles : lorsque présente, une grande diversité de couleurs est retrouvée, avec ou sans motifs.

3.1.2 Biologie et écologie

Afin de présenter quelques connaissances sur la biologie et l'écologie des collemboles et en complément de la littérature précédemment citée, nous pouvons mentionner par exemple les synthèses de Cassagnau (1990), Christiansen (1964), Petersen (2002), Rusek (1989, 1998).

Les collemboles occupent la surface de la Terre depuis environ 400 millions d'années, ainsi l'on considère *Rhyniella praecursor* (Hirst & Maulik, 1926) comme l'espèce fossile connue la plus ancienne d'après les fouilles examinées en Écosse au siècle dernier. Leur si longue présence et leur diversité les ont conduit à occuper tous les continents et quasiment tous les milieux : du

Sahara à l'Antarctique, des zones intertidales aux sommets montagneux, des couches profondes du sol jusqu'aux canopées tropicales, en passant par des spécialistes de la surface d'eau douce, des grottes, des sables… Un grand nombre d'espèces est considéré comme sédentaire et appréciant l'humidité, mais c'est une vision partielle et on voit bien que de remarquables capacités d'adaptations ont permis à cette classe de coloniser des milieux aux conditions environnementales difficiles. La tolérance ou l'évitement de conditions extrêmes se font notamment physiologiquement, par exemple en modifiant la perméabilité de la cuticule ou en incorporant dans l'hémolymphe des composés aux propriétés antigel, et par le comportement,

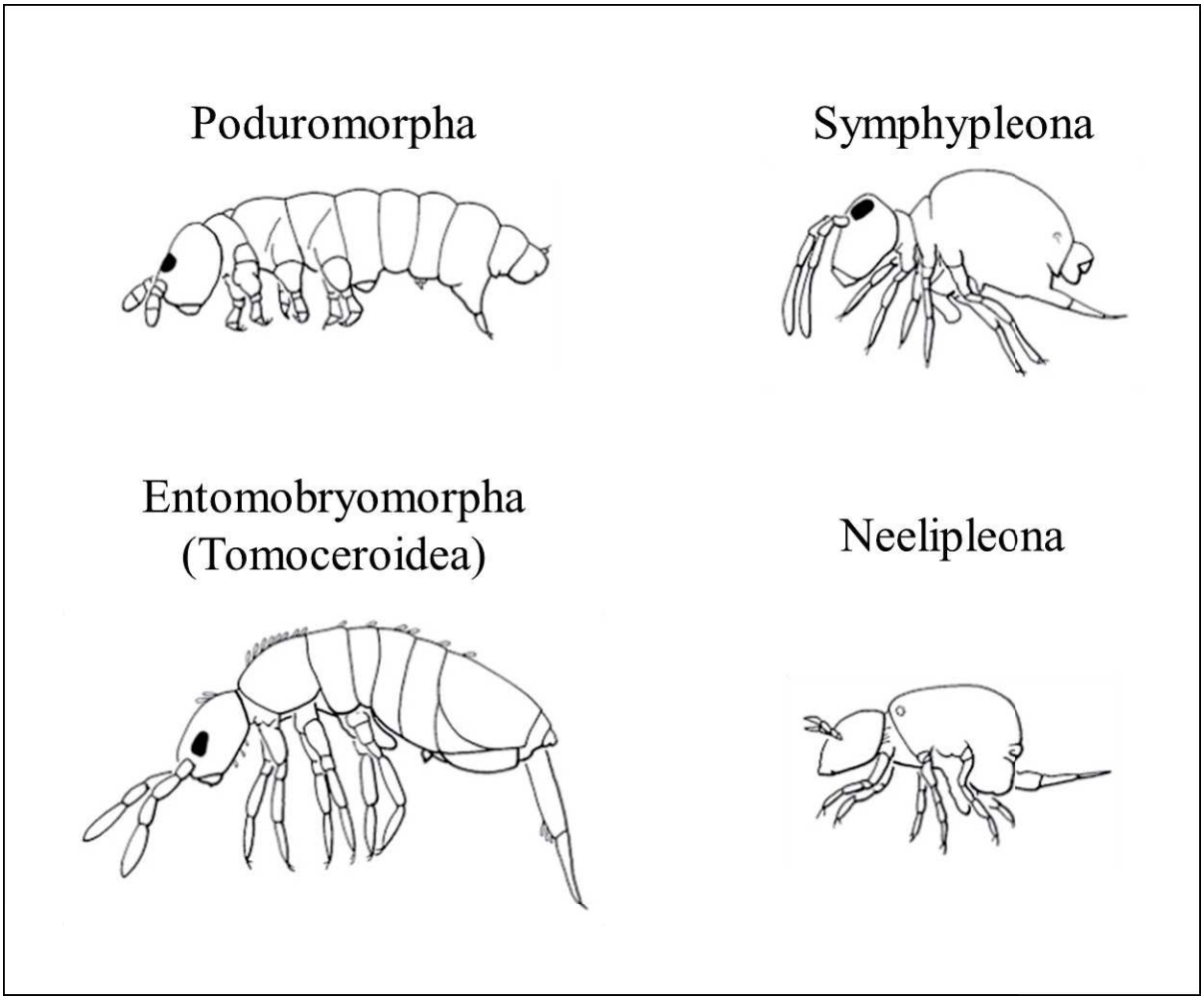


Figure In.4 – Aspect morphologique général des quatre ordres de collemboles, d'après Thibaud et d'Haese (2010), modifié.

par exemple en se déplaçant au sein de l'habitat sur des périodes plus ou moins longues. Localement leur diversité semble suivre l'inverse de la latitude, on peut retrouver dans un échantillon de forêt tropicale plus de 130 espèces tandis que l'ordre de grandeur se réduit à 30-40 en forêt tempérée. En France leur richesse et leur abondance illustre un gradient d'usage de sols, des plus riches en forêts et en jardins, aux intermédiaires en zones urbaines et industrielles et en prairies, vers les moins riches en zones cultivées (Joimel et al., 2017).

Les collemboles ont souvent un régime alimentaire varié et plutôt opportuniste, si bien que la distribution géographique des espèces est vraisemblablement plus limitée par les conditions

abiotiques du milieu (température, humidité, oxygène) que par la disponibilité en ressources qui peut s'exprimer à des échelles locales (Milano et al., 2017). Chaque espèce possède ainsi une gamme de températures préférentielle suivant une courbe en cloche avec un optimum, bornée au minimum par le point de gel (auquel l'animal meurt par le froid) ou SCP pour *supercooling point*, et au maximum par le point de stupeur thermique ou TSP (*thermostupor point*) duquel il peut récupérer si l'exposition n'est pas trop prolongée, puis par le point de température létale ou TDP (*thermal death point*) auquel les protéines se dénaturent. Les activités physiologiques, phénologiques et reproductives sont susceptibles de suivre cette gamme de températures. Les relations entre les collemboles et l'humidité ambiante sont complexes. Leurs capacités d'absorption et de rétention d'eau sont très variables en fonction des espèces, et l'on trouve des animaux vivant en permanence dans un sol humide et d'autres capables de s'exposer à l'air sec en surface de végétation, tout à fait résistantes à la dessication. Les échanges d'eau se font notamment par les vésicules perméables du tube ventral et par la perméabilité du tégument ; l'animal peut aussi s'abreuver directement pour se réhydrater. La majorité des collemboles ont une respiration tégumentaire et certaines ont donc ainsi développé des mécanismes de résistance à l'immersion, par exemple en retenant une fine couche d'air à la surface du corps. Les résistances à la dessication peuvent être d'ordre morphologiques, physiologiques, phénologiques ou encore comportementales, selon les espèces et les stratégies adoptées.

En terme de reproduction, là encore une variété de stratégies peut être observée. Un grand nombre d'espèces sont majoritairement ou exclusivement parthénogénétiques. Lorsque présente, la fécondation est indirecte, les mâles produisant des spermatophores déposés sur le substrat ou à l'entrée des organes génitaux des femelles, qui *in fine* les capturent. Le nombre de générations annuelles, d'œufs et les vitesses de croissance sont variables, le cycle de vie pouvant s'effectuer sur quelques semaines à quelques mois, plus rarement quelques années. Les individus sortent de l'œuf avec une petite taille mais une structuration d'adulte, ne présentent donc pas de métamorphose et grandissent par mues successives tout au long de leur vie. Enfin, il est fréquent que chez des espèces largement répandues (qui sont nombreuses), une plasticité à l'échelle des populations et/ou des individus sur notamment la physiologie et la phénologie soit constatée.

Les collemboles sont considérés comme de bons bioindicateurs, et la caractérisation de leurs communautés a permis l'étude de plusieurs gradients et facteurs écologiques comme par exemple : les usages des sols (Chauvat et al., 2007; Joimel et al., 2017; Ponge et al., 2003), les pratiques agricoles (Cortet et al., 2007; Coulibaly et al., 2017), les préférences d'habitat et micro-habitat (Heiniger et al., 2015; Ponge & Salmon, 2013), les successions de végétation (Chauvat et al., 2011; Cortet & Poinsot-Balaguer, 1998), la présence de polluants (Cortet et al., 1999) – les individus sont utilisés notamment en tests standardisés en écotoxicologie (Holmstrup & Krogh, 2001; Krogh, 2009) –, les facteurs climatiques (Holmstrup et al., 2018; Kardol et al., 2011;

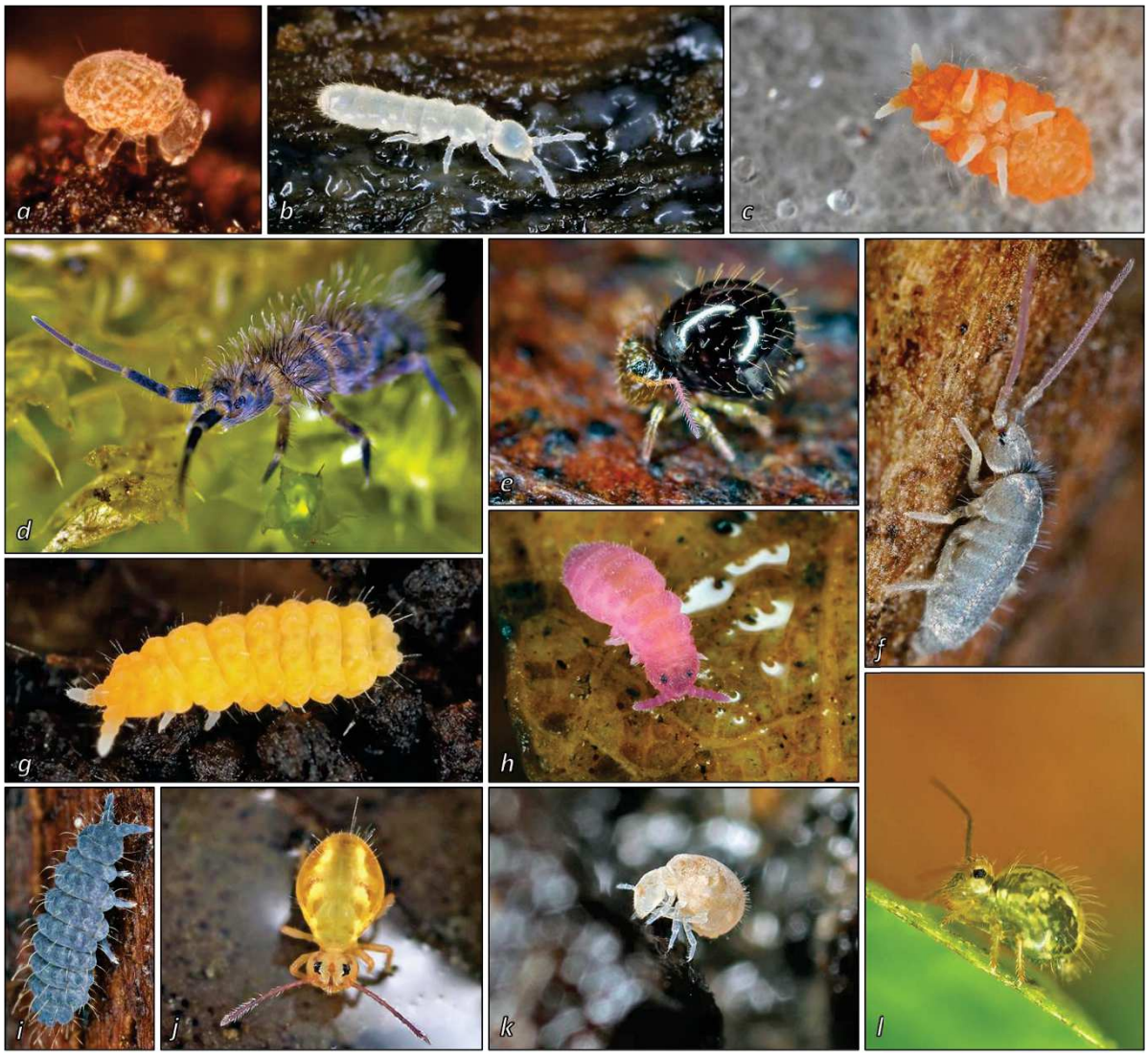


Illustration In.1 – Fresque photographique illustrant la diversité des espèces appartenant aux quatre ordres de collemboles. Nous donnons ici à titre informatif l'identification probable des individus et un ordre de grandeur de leur taille adulte. a : Megalothorax minimus (0,4 mm) ; b : Isotoma sp. (3-4 mm) ; c : Monobella grassei (1,5 mm) ; d : Orchesella villosa (4,9 mm) ; e : Caprainea marginata (1,3 mm) ; f : Tomocerus minor (3,9 mm) ; g : Bilobella aurantiaca (2 mm) ; h : Brachystomella parvula (0,9 mm) ; i : Deutonura conjucta (2,2 mm) ; j : Dicyrtomina sp. (2,5 mm) ; k : Neelus murinus (0,7 mm) ; l : Sminthurus viridis (3 mm). Crédits photos : a, A. Murray, b-l, P. Garcelon (www.collemboles.fr), sous licence CC BY-NC-SA 2.0.

Makkonen et al., 2011; Petersen, 2011), les perturbations hydrologiques (Abgrall et al., 2016), etc.

3.2 Classifications fonctionnelles

Pour plusieurs taxons de la faune du sol, il est fréquent de regrouper les espèces en quelques groupes d'intérêt afin d'appréhender plus aisément leur écologie. En prenant l'exemple des vers de terre, Bouché (1972) a décrit trois principales catégories écologiques chez ces animaux en utilisant leurs traits morphologiques et anatomiques : les épigés, les endogés et les anéciques. Un réexamen récent des données de Bouché par le prisme des connaissances actuelles en écologie basée sur les traits a conduit Bottinelli et al. (2020) à proposer une méthode explicite de classification des espèces de vers de terre dans un triangle épigés-endogés-anéciques remanié, autorisant des catégories intermédiaires via un spectre d'appartenance, et applicable à des

milieux hors de France métropolitaine et pourquoi pas d'Europe. Dans un second temps, les mêmes auteurs ont évoqué un glissement dans la littérature de l'utilisation – extrêmement populaire – des catégories de Bouché : bon nombre d'auteurs ont fait de ces trois catégories des groupes fonctionnels, c'est-à-dire pertinents pour décrire l'effet des espèces concernées sur leur écosystème. Ainsi Bottinelli & Capowiez (2020) mettent l'accent sur ce qui fut probablement une mauvaise interprétation de la littérature initiale, et suggèrent à l'avenir de requalifier quantitativement les effets de certaines espèces d'intérêt sur des fonctions écologiques précises, tout en cherchant à mettre en évidence les relations traits-environnement pour leurs qualités prédictives concernant les autres espèces du spectre.

De par leur(s) position(s) trophique(s) (Figure In.5), on sait que les collemboles interviennent de manière directe ou indirecte dans plusieurs fonctions écologiques liées aux transferts d'éléments et de nutriments dans les sols (Edwards et al., 1973) notamment par les processus de décomposition de la matière organique (Petersen & Luxton, 1982) : ils la fragmentent, augmentant ainsi sa surface disponible pour l'action des micro-organismes, ils la digèrent et la recyclent influant ainsi sur la composition chimique du sol, il la mélangent dans les différentes couches de sol qu'ils occupent. En terme d'énergie, les collemboles peuvent être responsable de 10% à 33% de la respiration totale due à la faune du sol (Petersen & Luxton, 1982). Enfin, les collemboles participent à la structuration du sol par des effets directs et indirects sur son agrégation (Maaß et al., 2015; Siddiky et al., 2012).

Ainsi plusieurs classifications alternatives à la taxonomie ont été proposées pour les collemboles, depuis la description de formes de vie jusqu'à la proposition de classifications fonctionnelles intégrant les concepts de traits fonctionnels.

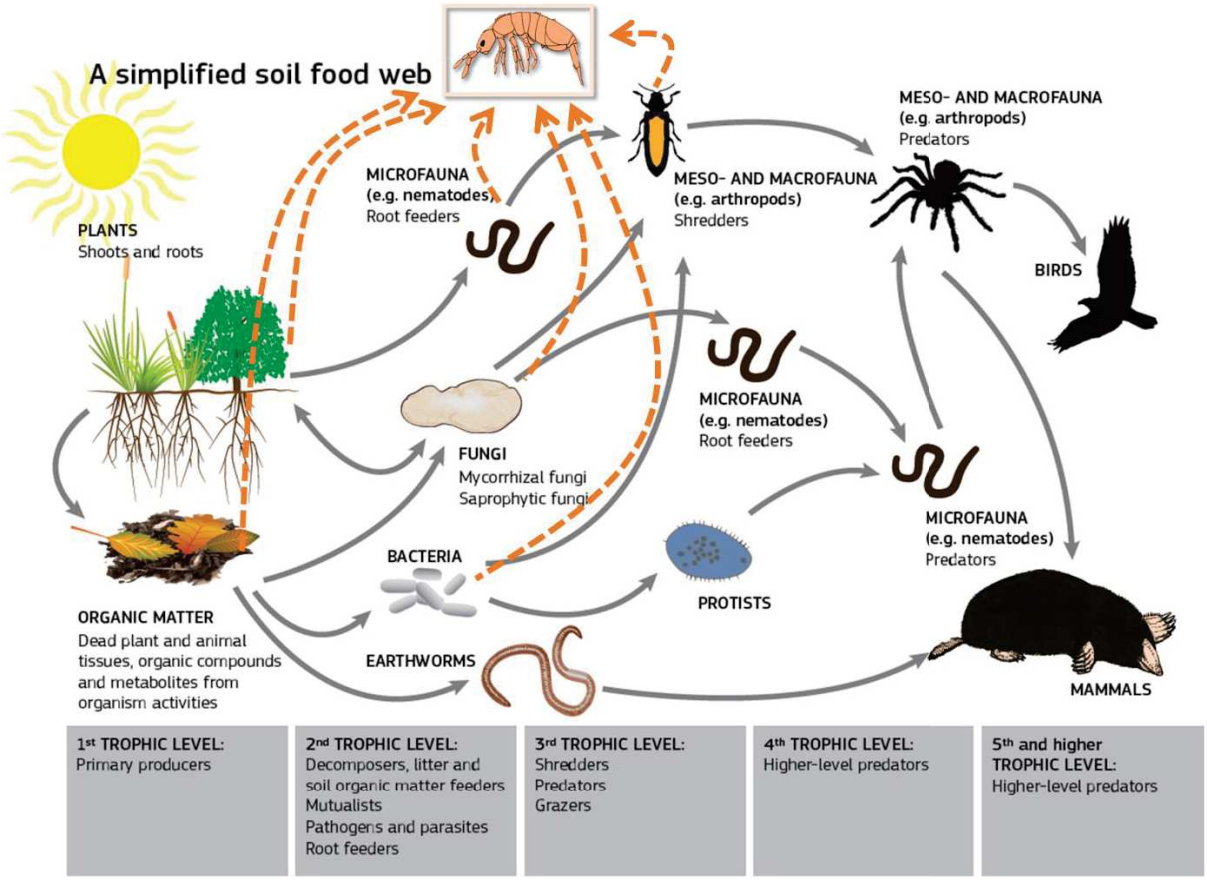


Figure In.5 – Représentation simplifiée d'un réseau trophique du sol. En orange, l'accent est mis sur la position des collemboles, qui peuvent se placer au second ou au troisième niveau de par leurs sources alimentaires variées : tissus végétaux, pollens, matière organique végétale ou animale, bactéries, champignons, algues, microfaune, mésofaune… Les liens décrivant en détail les collemboles comme sources alimentaires pour les niveaux supérieurs sont restés dans leur version simplifiée. D'après (GSBI, 2016), modifié.

3.2.1 Formes de vies, modes de vie

La classification des collemboles en différentes « formes de vie » (à l'origine en allemand *Lebensformen* puis *life forms* dans la littérature internationale en anglais) a été initialement proposée par Gisin (1943). Il s'agissait alors de regrouper des espèces observées en se basant sur leur morphologie ainsi que sur leurs préférences envers le micro-habitat, notamment leur positionnement vertical dans le sol. La terminologie ainsi créée met l'accent sur ce second aspect, décrivant les espèces comme atmobiontes (vivant au contact de l'air, en surface des parties émergées des végétaux par exemple), hémiédaphiques (en surface du sol ou dans la litière) et euédaphiques (dans les couches plus profondes du sol). Un second niveau de classification permet de distinguer les espèces hémiédaphiques suivant leur degré d'affinité envers l'humidité du sol, dissociant ainsi les espèces hygrophiles, mésophiles et xérophiles. Il est rapporté dans la littérature ultérieure (Christiansen, 1964) que des auteurs contemporains de Gisin aient pu identifier quelques limites à ce système de classification : Bockemühl (1956) suggérait d'ajouter un critère basé sur la forme du corps des animaux tandis que Cassagnau désapprouvait l'emploi du terme « xérophile », considérant qu'aucune espèce de collembole ne fut connue pour être une

vraie xérophile, ces animaux étant plutôt sensibles à une faible humidité du milieu, au sein de la faune du sol. Après deux décennies de revue de la littérature et d'échanges entre les auteurs précédemment mentionnés et d'autres experts, Christiansen (1964) et Stebaeva (1970) ont proposé des améliorations sur le système de classification en formes de vie. Il s'agissait alors de modifier la terminologie (par exemple, *hemiedaphon* est alors subdivisé en espèces *neustonic*, *normal* et *xeromorph*), et un critère de préférence envers l'habitat a été ajouté, ce qui a résulté en la prise en compte des formes de vies *troglomorph* et *synoecomorph*. Christiansen (1964) signale que la classification en formes de vie doit être motivée avant tout par la morphologie spécifique des espèces peuplant chaque habitat, hors des habitats en association avec un sol utilisés pour les formes de vie originellement décrites par Gisin. Considérer le critère d'habitat comme primordial a mené Thibaud & D'Haese (2010) à ajouter à la sémantique trois groupes supplémentaires, nommément : les espèces psammobiontes (vivant dans les milieux interstitiels sableux, continentaux ou littoraux), les thalassobiontes (inféodées aux milieux littoraux plus ou moins salés) et les épineustoniques (effectuant tout ou partie de leur cycle de vie à la surface de nappes d'eau douce) ; leurs propositions sémantiques différencie également chez les *synoecomorphs* les termitophiles et myrmécophiles (espèces commensales des termitières et fourmilières, respectivement). En complément, une autre méthode de classification en formes de vie a été proposée par Rusek (1989) notamment car il redoutait le manque de hiérarchisation claire entre les caractéristiques morphologiques et les préférences abiotiques (habitat, micro-habitat) dans le système préexistant. Il a ainsi proposé un « spectre de formes de vies » comportant 13 groupes sur 4 niveaux de classification, en se basant sur le positionnement vertical puis sur deux critères morphologiques (la taille du corps et la présence de furca), qui reste vraisemblablement à ce jour la proposition de ce type la plus détaillée.

Nous pouvons mentionner également les travaux de Siepel (1994) visant à regrouper les acariens et les collemboles sous des « tactiques de vie ». Sa proposition se base sur la caractérisation de 12 traits d'histoire de vie décrivant la reproduction, le développement, la synchronisation avec les cycles environnementaux et la migration de ces animaux. Il permet ainsi la description d'un spectre plutôt large de 12 tactiques (dont une séparée en deux sous-groupes). Alors que les espèces d'acariens occupent toute la largeur du spectre, il apparait que les collemboles étudiés ne se retrouvent seulement que dans 4 tactiques. Des comparaisons ont été faites avec d'autres systèmes de classification mettant l'accent sur l'histoire de vie des organismes, comme le triangle C-S-R (Grime, 1974) dans lequel les collemboles occupent un espace plutôt central de C-S à S-R et ne sont pas retrouvés du côté C-R ce qui traduit notamment une relative sensibilité aux stress ; ou encore avec une projection sur le continuum r-K (MacArthur & Wilson, 1967) qui place les collemboles dans une position intermédiaire ou tendant légèrement du côté K, montrant de bonnes aptitudes à la compétition, ou encore avec des combinaisons r et K spécifiques dans des

milieux sous fortes contraintes abiotiques comme les milieux méditerranéens (Stamou et al., 2004).

Enfin, dans le but d'évaluer les modes de vie de la faune des sols, nous retiendrons également les propositions de création d'échelle ou de score représentant un degré d'affinité à la vie euédaphique (Martins da Silva et al., 2016; Parisi et al., 2005; Vandewalle et al., 2010). La proposition la plus récente (Martins da Silva et al., 2016), centrée spécifiquement sur les collemboles, se base sur la caractérisation de cinq traits d'intérêt : les ocelles (présence/absence), la longueur relative des antennes par rapport à la longueur du corps (courtes/moyennes/longues), la furca (longue, courte, absente), les écailles (présence/absence) et la pigmentation (présente avec motifs, présente sans motifs, absente), que les auteurs considèrent comme les traits évocateurs de la « forme de vie » de ces animaux. Il est alors possible d'attribuer à chaque espèce un score total allant de 0 (peu d'affinité pour la vie dans le sol) à 20 (maximum d'affinité pour la vie dans le sol) en sommant le score de chaque trait, et cet indicateur répond dans l'étude citée à un gradient d'usage des sols contrairement à des indices basés uniquement sur la richesse taxonomique.

3.2.2 Rôles fonctionnels dans l'écosystème

Dans le langage courant, regrouper des animaux quoique éloignés taxonomiquement sous une même appellation a longtemps été chose courante : depuis l'Antiquité, le latin *vermes* a pu désigner la « vermine » constituée de vers, insectes, petits rongeurs, batraciens, mollusques ou crustacés (Josse, 2020) ; la confusion rat/souris initialement fabulée par Ésope (au VIIème siècle av. J.-C.) puis par Horace (au Ier siècle av. J.-C.) a perduré jusqu'aux vers de Jean de la Fontaine au XVIIème siècle (*Dictionnaire Universel François et Latin*, 1721) et s'est même étendue à des insectes considérés comme nuisibles au XVIIIème siècle chez des paysans demandeurs d'excommunications et d'exorcismes au diocèse de Besançon, envers ces ravageurs de récoltes (Baratay, 2012) générant ce que l'on pourrait appeler aujourd'hui un disservice écosystémique. Ces taxons ont ainsi été groupés à cause de leurs méfaits (envers les Hommes), et non pas pour leurs effets (sur l'écosystème).

Chez les collemboles nous avons vu qu'à partir des années 1950 un système de classification a permis d'appréhender un relatif grand nombre d'espèces en quelques formes de vie plus facilement reconnaissables, répondant par la morphologie à une adaptation à l'habitat ou au micro-habitat. Rusek (1989) et Christiansen (1964) ont soulevé la question de l'ontologie de la création de tels groupes : les formes de vies ne font-elles que rassembler des animaux qui se ressemblent dans une réponse aux conditions du milieu, ou bien la démarche de former des groupes peut-elle servir l'écologue dans le but de décrire le fonctionnement d'un système ? Ces groupes sont-ils donc fonctionnels, ou à défaut, est-il possible de regrouper les collemboles de par leurs effets sur l'écosystème ? Pour ce faire, le rôle trophique des collemboles est généralement mis en avant (Hopkin, 1997; Rusek, 1989). En effet les collemboles présentent une

densité relativement importante (jusqu'à 100 000 ind./m^2), ce qui compte généralement pour 1-10%, parfois jusqu'à environ 30%, de la biomasse totale de la faune du sol (Petersen, 1994). Les collemboles représentent donc un nombre important d'individus dans une position trophique plutôt intermédiaire en terme de classe de tailles, opérant un lien micro-méso-macrofaune. En tant que consommateurs, ils peuvent ainsi ingérer de la matière organique vivante ou en décomposition (le plus souvent végétale, rarement animale) mais sont avant tout considérés comme des régulateurs de l'activité micro-organique, broutant champignons, bactéries et algues qu'ils peuvent de ce fait inhiber et/ou disperser. En tant que proies, ils représentent un réservoir important pour les niveaux trophiques supérieurs (acariens, pseudoscorpions, etc.). Les collemboles semblent manifester des comportements alimentaires préférentiels (Chauvat et al., 2014; Moore et al., 1987) et ainsi avec le développement de nouvelles approches et techniques de laboratoire à partir des années 1990, nous retenons quelques tentatives de décrire des groupes d'espèces de collemboles de part notamment leur rôle et/ou position trophique dans la faune du sol. En suivant une technique originalement décrite pour les acariens (Siepel & Ruiter-Dijkman, 1993) basée sur l'évaluation de l'activité enzymatique rendant possible la digestion de la cellulose, de la chitine et du thréalose, Berg et al. (2004) proposent une classification résultant en quatre guildes alimentaires : herbo-fongivores, fongivores, opportunistes herbo-fongivores et omnivores. La position trophique a également été étudiée par la caractérisation de proportions d'isotopes d'intérêt dans les individus. Ainsi l'analyse de Chahartaghi et al. (2005) résulte en la description de 3 guildes alimentaires : (i) phycophages/herbivores, se nourrissant principalement de lichens et de tissus végétaux, (ii) décomposeurs primaires, se nourrissant de litières/détritus avec champignons et bactéries poussant à leur surface ; et (iii) décomposeurs secondaires, se nourrissant principalement de micro-organismes en particulier de champignons. Plus récemment, reprenant le concept de « ligues » développé par Faber (1991), l'analyse de Potapov et al. (2016) propose quatre guildes fonctionnelles faisant le lien entre niche trophique, forme de vie et taxonomie des espèces : (i) consommateurs épigés de plantes et de micro-organismes, rassemblant la majorité des espèces d'Entomobryomorphes et de Symphypléones atmobiontes et épiédaphiques ; (ii) consommateurs épigés d'animaux et de micro-organismes, incluant les espèces de Poduromorphes épiédaphiques et hémiédaphiques, représentés majoritairement par les Néanuridés et Hypogastruridés ; (iii) consommateurs hémiédaphiques de micro-organismes, qui inclut un grand nombre d'espèces hémiédaphiques et euédaphiques d'espèces d'Isotomidés ; et (iv) consommateurs euédaphiques de micro-organismes, représentée par les espèces d'Onychiuridés (Poduromorphes). On sait cependant que localement, des espèces sympatriques, d'une forme de vie similaire et consommant la même ressource, peuvent se différencier par d'autres aspects notamment dans leur phénologie, leur comportement de dispersion et leur écophysiologie. Cela a été démontré pour les deux Isotomidés brouteurs de lichens poussant en surface de rochers, *Vertagopus sarekensis* (Wahlgren, 1906) et

Vertagopus westerlundi (Reuter, 1987), dans des montagnes norvégiennes (Leinaas & Fjellberg, 1985). La seconde espèce présentait des adaptations à une sécheresse importante et à une exposition prolongée aux températures froides, tandis que la première en était exempte et se reposait plutôt sur des comportements de déplacements plus fréquents et une recherche de micro-habitat plus tolérable pour elle (médiée par l'orientation par rapport au soleil) hors des périodes de nourrissage. Les auteurs ont conclu que ces différences de micro-habitat préférentiel – et non pas des phénomènes d'interactions compétitives entre les deux espèces – étaient la source principale de la divergence observée dans les stratégies de vie.

4. L'écologie (fonctionnelle) basée sur les traits des organismes

4.1 Concepts de niche(s)

L'écologie en tant que science qui étudie les relations entre les organismes et leur milieu est source de nombreuses théories visant à formaliser la nature et le fonctionnement de ces relations. L'une d'entre elles, sans doute parmi les plus commentées et débattues, décrivant la « niche » écologique des espèces a été formulée puis retravaillée au XXème siècle et l'on retient généralement au moins trois étapes marquantes. La première a été proposée par Grinnell (1917) qui s'intéressait alors aux conditions abiotiques requises pour qu'une espèce puisse-t-être rencontrée dans un milieu donné. La connaissance de cette niche permettait alors notamment de comprendre la biogéographie des espèces. La deuxième est celle proposée par Elton (1927), qui s'intéresse au rôle joué par les organismes dans leur environnement et notamment leur position dans les chaînes trophiques. La troisième, proposée par Hutchinson (1957), reprend en un sens les idées grinnelliennes de facteurs requis pour la présence d'une espèce et y ajoute une dimension dynamique, les niches pouvant être localement contraintes par la présence d'autres espèces et leurs rapports trophiques comme l'avait formulé Elton. Formellement, on peut alors visualiser la niche occupée par l'espèce dans un hypervolume à n-dimensions (n facteurs abiotiques et biotiques), et différencier la niche fondamentale (soit le volume maximal théorique occupé par une espèce en l'absence d'autres espèces) de la niche réalisée (volume contraint notamment par les interactions biotiques dans le milieu). Dès le départ, on peut considérer que le concept de niche portait en son sein deux compartiments : les besoins envers et les effets sur l'écosystème.

4.2 Ecologie des communautés

Ainsi l'écologie des communautés s'intéresse à la compréhension des mécanismes d'assemblages qui conduisent un groupe d'individus appartenant à des espèces différentes à partager le même espace dans la même fenêtre temporelle. L'écologie des communautés produit et discute donc des patrons de diversité, d'abondance et de composition en taxons dans les communautés

(Vellend, 2010). On considère quatre familles de processus qui sont à l'œuvre dans l'assemblage des communautés : (i) les processus de sélection, qui caractérisent le succès d'une espèce au sein d'une communauté (par exemple, compétition, prédation, maladies) ; (ii) les processus de dérive, qui conduisent à des changements d'abondances relatives des espèces dus au hasard ou a des effets aléatoires ; (iii) les processus de dispersion, qui traduisent les mouvements d'individus et d'espèces à l'intérieur et à l'extérieur d'une communauté et (iv) les processus de spéciation, opérant à des échelles de temps très supérieures à celles auxquelles les communautés s'assemblent, et qui génèrent de nouvelles espèces dans le réservoir (ou *pool*) régional d'espèces (Mittelbach & McGill, 2019). Les théories de niche se retrouvent donc au sein des processus de sélection, souvent mises en opposition avec les dynamiques neutres (Chase & Leibold, 2003), que l'on retrouve au sein des processus de dérive. Pour décrire certaines contraintes qui façonnent la niche des espèces, on considère la théorie « des filtres » environnementaux. Au sein du réservoir global d'espèces vont s'appliquer ces filtres, retirant des espèces du fait de leurs besoins respectifs à mesure que les échelles géographiques se réduisent. On considère généralement que les contraintes abiotiques s'appliquent sur les espèces à des échelles plus larges, et qu'*in fine* ce sont les filtres biotiques qui donnent leurs dernières limites aux communautés locales (Figure In.6).

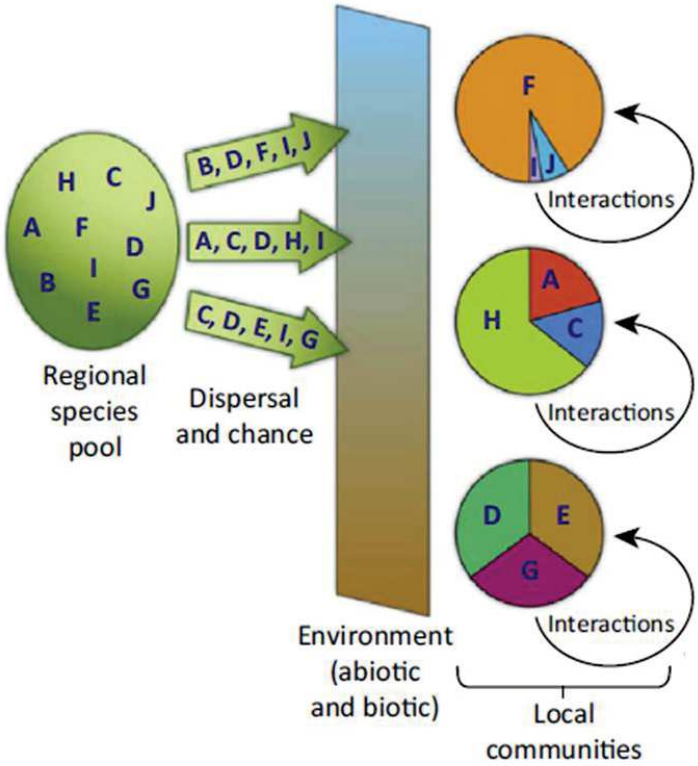


Figure In.6 – Représentation simplifiée des filtres environnementaux abiotiques et biotiques (compartiment central) sélectionnant les espèces parmi un réservoir régional par ailleurs soumis à des processus aléatoires et de dispersion, résultant en des communautés locales qui présentent des patrons différents d'abondance et de diversité. D'après Mittelbach & Schemske, (2015), modifié.

4.3 Concepts de traits fonctionnels

Afin de relier un organisme à son environnement, il est possible de passer d'une dimension, l'identité de son espèce, à n dimensions : l'ensemble des traits qu'il porte. Nous nous référons ici à la définition adaptée pour la faune du sol par Pey et al. (2014) : « toute caractéristique morphologique, physiologique, phénologique ou comportementale (MPPB), mesurable à l'échelle de l'individu […] », qui ont proposé de s'accorder, à la suite de l'utilisation d'un champs sémantique varié dans la littérature. Auparavant Violle et al. (2007) avait formalisé le concept de trait fonctionnel en s'orientant vers l'écologie végétale, reprenant les travaux d'Arnold (1983). Dans ce cadre conceptuel, les traits influencent la *fitness* d'un individu au travers de ses trois compartiments généralement admis : biomasse, reproduction et survie (Figure In.7).

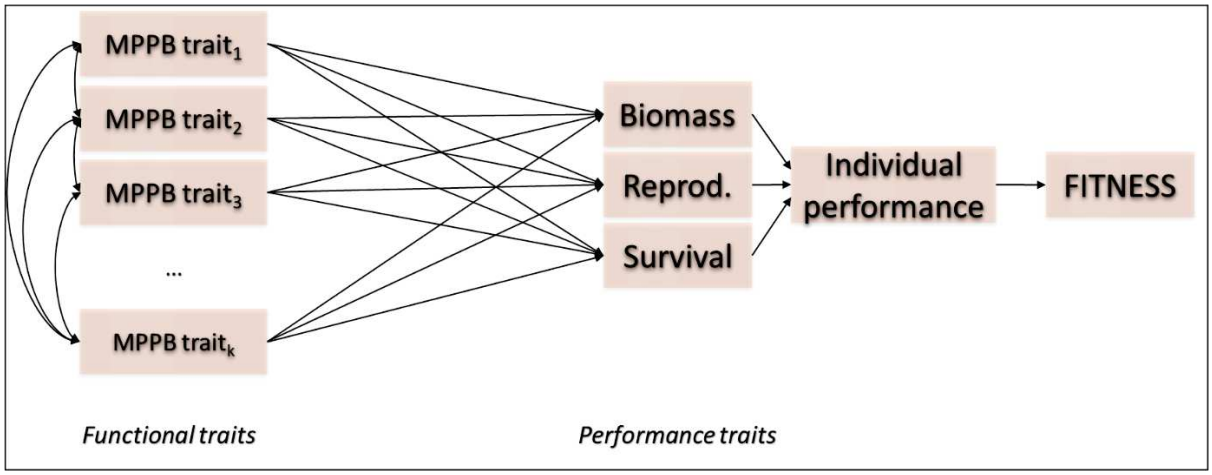


Figure In.7 – Cadre conceptuel des « traits fonctionnels » tel qu'appréhendé par Pey et al., (2014) l'ayant adapté de Violle et al. (2007), Arnold, (1983). Dans un effort de clarification, les interrelations des traits MPPB 1 à k présentent des flèches simplifiées et les rétroactions depuis les traits de performance vers les traits MPPB ne sont pas affichées. MPPB = Morphological, Physiological, Phenological and Behavioural.

Les approches basées sur les traits représentent un intérêt majeur en écologie fonctionnelle (Keddy, 1992). Ainsi on peut assimiler chaque trait à une fraction d'une fonction bien précise de l'organisme au sein de son environnement, ce qui représente un apport mécanistique et un potentiel prédictif important sur le fonctionnement de l'écosystème, notamment au travers de l'assemblage des communautés (Cadotte et al., 2015). Certains auteurs ont même considéré qu'une connaissance précise des relations traits-environnement fine permettant de prédire l'assemblage des communautés représentait un « Saint Graal » en écologie (Lavorel & Garnier, 2002). Les mêmes auteurs proposent une distinction entre les traits d'effet sur l'écosystème, et les traits de réponses aux conditions environnementales, et l'on retrouve ici la dichotomie réponse-effet présente dans les deux approches originelles définissant la niche écologique d'une espèce. Les traits présentant ce double avantage, ces concepts ont été intégrés à l'écologie des communautés (McGill et al., 2006) au travers de la caractérisation de la niche en se basant sur les traits des organismes (Violle & Jiang 2009; Rosenfeld 2002). Une connaissance individuelle des traits des organismes permet donc théoriquement de s'affranchir de la notion d'espèce et ultimement de décrire des règles générales d'assemblage des communautés (Mittelbach & McGill,

2019). Un tel niveau de précision – en pratique pas toujours atteignable – révèle également des amplitudes de variabilité intraspécifique des valeurs de traits, aux niveaux intra-individuel, inter-individuel, et inter-populations (Albert et al., 2011), ce qui présente un intérêt notamment dans l'interprétation de la théorie des filtres, par rapport à une approche basée uniquement sur l'identité des espèces (Violle et al. 2012).

4.4 Mesurer la diversité fonctionnelle

L'étude des traits présents au sein d'une communauté conduit à étudier la diversité fonctionnelle (ou FD pour *functional diversity*), facette de la biodiversité complémentaire des facettes phylogénétique et taxonomique. Un certain nombre de métriques ont été développées afin de décrire et quantifier la diversité fonctionnelle, en se basant sur un ou plusieurs traits, et en prenant ou non en compte l'abondance relative des espèces dans la communauté (Pla et al., 2012). Plusieurs de ces indices se sont révélés pertinents dans l'évaluation de la réponse des communautés à des gradients écologiques d'intérêt (Mason et al., 2013; Mouchet et al., 2010; Mouillot et al., 2013). Dans nos travaux, nous nous intéresserons particulièrement à deux séries de métriques :

- La valeur moyenne communautaire d'un trait ou CWM (pour *Community-Weighted Mean*) (Garnier et al., 2004), qui correspond à la somme des valeurs du trait pour chaque espèce pondérées par l'abondance relative de l'espèce. L'étude comparative des CWM de traits d'intérêt nous permet de discuter de la composition fonctionnelle des communautés.
- Les indices basés sur des distances géométriques dans un espace fonctionnel à n-dimensions (n étant le nombre de traits étudiés) décrivant la structure fonctionnelle des communautés. En particulier, nous retenons le cadre proposé par Villéger et al. (2008) qui permet d'évaluer : la richesse fonctionnelle (FRic pour *functional richness*), soit la portion de l'espace fonctionnel occupée par les espèces d'une communauté ; l'équitabilité fonctionnelle (FEve pour *functional evenness*), mesurant la régularité dans les abondances de distributions des traits dans l'espace fonctionnel autour de l'arborescence reliant les espèces via le chemin le plus court ; la divergence fonctionnelle (FDiv pour *functional divergence*), mesurant la proportion de l'abondance totale portée par des espèces ayant les valeurs de traits les plus extrêmes (Figure In.8).

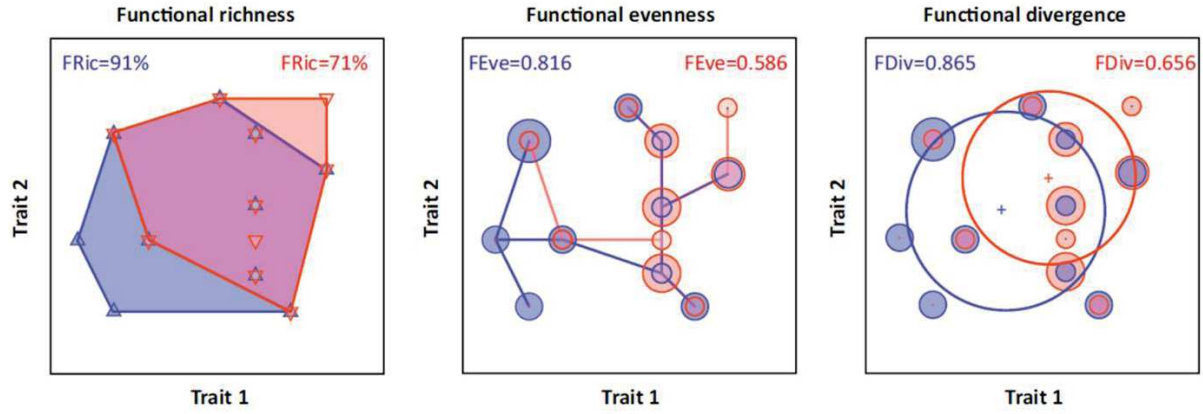


Figure In.8 – Représentation d'un espace fonctionnel basé sur deux traits et comprenant deux communautés (en bleu et en rouge), où chaque point représente une espèce et la taille du point représente l'abondance relative de l'espèce dans la communauté. La structure fonctionnelle des communautés est représentée par la visualisation de trois indices, de gauche à droite : la richesse fonctionnelle (FRic), l'équitabilité fonctionnelle (FEve) et la divergence fonctionnelle (FDiv). D'après Mouillot et al. (2013), modifié.

La métrique CWM fait écho à l'hypothèse du « mass ratio » (Grime, 1998) qui propose que l'intensité de participation d'une espèce à une fonction écologique soit proportionnelle à sa biomasse relative au sein de la communauté. Cette métrique nous permet donc d'étudier l'optimum de performance des communautés. Dans certains cas, des auteurs considèrent que la moyenne communautaire d'un trait peut être complétée par une mesure de dispersion, par exemple sa variance, si plusieurs optimum de performance sont présents en même temps dans la communauté (Bernard-Verdier et al., 2012). Les métriques de structure fonctionnelle des communautés nous permettent de qualifier et quantifier l'effet des facteurs sur les communautés : contraignants (par exemple : mécaniques de niche), ils amènent à réduire le volume fonctionnel, dispersants, ils amènent à augmenter le volume fonctionnel et à disperser les traits présents (par exemple : dynamiques neutres, hypothèse de complémentarité de ressource (Tilman et al., 1997)).

5. Les traits des collemboles comme modèle d'étude dans la réponse aux gradients climatiques

L'étude de la biodiversité des sols est à un carrefour historique : les menaces qui pèsent sur ces écosystèmes continuent de s'accroitre à un rythme alarmant, bien que nous n'ayons exploré qu'une petite partie de ces écosystèmes (Guerra et al., 2020) et n'ayons qu'une compréhension partielle de leur fonctionnement (Geisen et al., 2019), alors même que leur biodiversité en est un acteur majeur. Nous prétendons qu'il est important de participer à l'intégration et au développement des concepts d'écologie fonctionnelle en écologie basée sur les traits des arthropodes des sols (Wong et al., 2018). Ainsi, si des études basées sur la facette taxonomique de la biodiversité ont déjà prouvé leur intérêt dans la compréhension du fonctionnement des sols, les études s'intéressant à la facette fonctionnelle basée sur les traits des organismes sont en plein essor. Parmi les bioindicateurs reconnus dans les sols (Pauget & de Vaufleury, 2014), nous nous

intéressons ici aux collemboles pour leur large répartition, permettant l'étude de gradients biogéographiques importants, et pour leur diversité de traits, aspect important dans la représentation géométrique des espaces fonctionnels dans l'étude des mécanismes sélectifs, c'est-à-dire contraignants, comme les mécanismes de niche notamment climatique (Céréghino et al., 2018).

Dans la littérature récente, on trouve une utilisation des traits des collemboles au sens strict (c'est-à-dire *sensu* Pey et al. (2014)) où l'on fait généralement mention de traits morphologiques relatifs à la longueur ou à la forme du corps, à la furca, à la pigmentation, aux organes visuels, aux organes de défense ou de protection, aux pièces buccales (Abgrall et al., 2016; Salmon et al., 2014; Santorufo et al., 2015) et parfois de traits physiologiques, relatifs par exemple à la reproduction (Joimel et al., 2019). On trouve en outre une utilisation au sens large où traits et préférences écologiques peuvent être étudiés conjointement (Holmstrup et al., 2018) mais également des cas où un trait peut désigner des optimums d'activités thermiques ou hydriques (Ellers et al., 2018) ou plus largement encore une préférence écologique pour un habitat ou pour un positionnement vertical dans le sol (Peguero et al., 2019). Ces dernières utilisations peuvent être redondantes avec les traits fonctionnels utilisés au sein de la même analyse puisque nous avons vu que la « forme de vie » des animaux peut être appréhendée comme la résultante d'une discrimination basée sur des traits.

Dans ces études et d'autres qui leurs sont similaires, les collembologistes ayant eu besoin de renseigner des valeurs de traits ont eu recours à l'utilisation de valeurs (souvent moyennes) à l'échelle de l'espèce, disponibles dans la littérature ou dans des bases de données spécialisées. Plusieurs bases de données sont disponibles à l'heure actuelle, et nous nous sommes personnellement impliqué dans le projet de base en libre accès BETSI (*Biological and Ecological Traits of Soil organIsms*, https://portail.betsi.cnrs.fr/). Une des limites connues à l'utilisation d'une valeur de trait par approximation (ou *proxy*) attribuée à tous les individus d'une même espèce est d'en négliger la variabilité intraspécifique (ou ITV, *Intraspecific Trait Variability*), qui peut s'exprimer à différentes échelles de l'individu aux populations (Albert et al., 2011). Négliger cette ITV est une limite connue des écologues des communautés, ne serait-ce que par l'existence d'une proportion parfois élevée de juvéniles en leur sein (et les méthodes de prise en compte peuvent varier, comm. pers. J. Cortet, P. H. Krogh, J.-F. Ponge, M. Potapov). En effet chez les collemboles les juvéniles ressemblent fortement aux adultes dès la sortie de l'œuf (maturité sexuelle en moins) et ne font que grandir par la suite, par mues successives, d'un facteur de quelques unités à plusieurs dizaines selon l'espèce. Cela pose donc un problème dans l'évaluation de fonctions écologiques notamment basées sur la biomasse, les relations allométriques longueur-biomasse étant connues pour un certain nombre d'espèces (Petersen, 1975). Cela peut également poser un problème dans l'évaluation des formes de vies présentes dans un milieu (Martins da Silva et al., 2016) car chez certaines espèces des variations de traits autres que la

taille du corps existent entre les stades juvéniles et les adultes, ce qui peut avoir des conséquences au niveau de la caractérisation des communautés (Karaban et al., 2012). De plus nous avons vu que les mécanismes sélectifs en lien avec les contraintes climatiques sont des filtres qui s'appliquent à des échelles biogéographiques plutôt larges. Par ailleurs concernant les collemboles, on considère généralement les communautés de ces animaux comme statiques et peu soumises à des processus de dispersion à longue distance (même si cela mériterait d'être largement quantifié, voir Ponge (2020)). On peut alors se demander si des modifications fines de paramètres climatiques, potentiellement peu susceptibles de sélectionner les espèces présentes à des échelles locales, peuvent agir au niveau des individus ou des populations comme des contraintes, des stress ? Ces contraintes ont-elles des conséquences au niveau des communautés, notamment par leur structure ou leur composition fonctionnelle ?

On peut supposer qu'en l'état, l'utilisation des concepts de traits fonctionnels, basés sur des valeurs proxy, présente des limites dans la caractérisation des réponses des communautés à des gradients climatiques, qui est notre objectif. Deux verrous principaux nous apparaissent au regard de la littérature : des valeurs proxy trop intégratives négligeant la variabilité intraspécifique, et le manque de traits d'intérêt vis-à-vis des facteurs climatiques. Ces deux verrous correspondent à deux des principaux défis empiriques de l'écologie fonctionnelle identifiés dans la décennie qui s'achève et qu'il convient alors d'essayer de surmonter (Malaterre et al., 2019). Nous voyons ainsi dans les réflexions autour de la variabilité intraspécifique des traits deux pistes à explorer afin de discuter et pourquoi pas d'améliorer nos concepts basés sur les traits en ce sens.

Dans cette thèse, nous allons donc nous intéresser premièrement à un trait largement étudié et utilisé, la longueur du corps, et quantifier sa variabilité intraspécifique à l'échelle de différentes populations européennes, puis questionner l'effet de cette variabilité dans la caractérisation fonctionnelle des communautés de collemboles (Chapitre 1). Ensuite, nous nous intéresserons à une stratégie de polymorphisme remarquable chez les collemboles, l'écomorphose, que nous envisagerons de traiter comme un nouveau trait d'intérêt répondant spécifiquement aux conditions climatiques du milieu (Chapitre 2). Enfin, dans un dernier chapitre (Chapitre 3), nous mettrons en œuvre les acquis des chapitres précédents afin d'évaluer la réponse de la diversité fonctionnelle des communautés de collemboles dans une expérimentation de manipulation climatique sur le terrain, pour laquelle nous nous baserons sur des hypothèses *a priori* sur les relations trait-environnement (Brousseau et al., 2018) afin de bâtir des hypothèses sur la réponse des communautés (Figure In.9). Cette dernière partie nous permettra de conclure et d'ouvrir nos réflexions sur quelques éléments de perspectives.

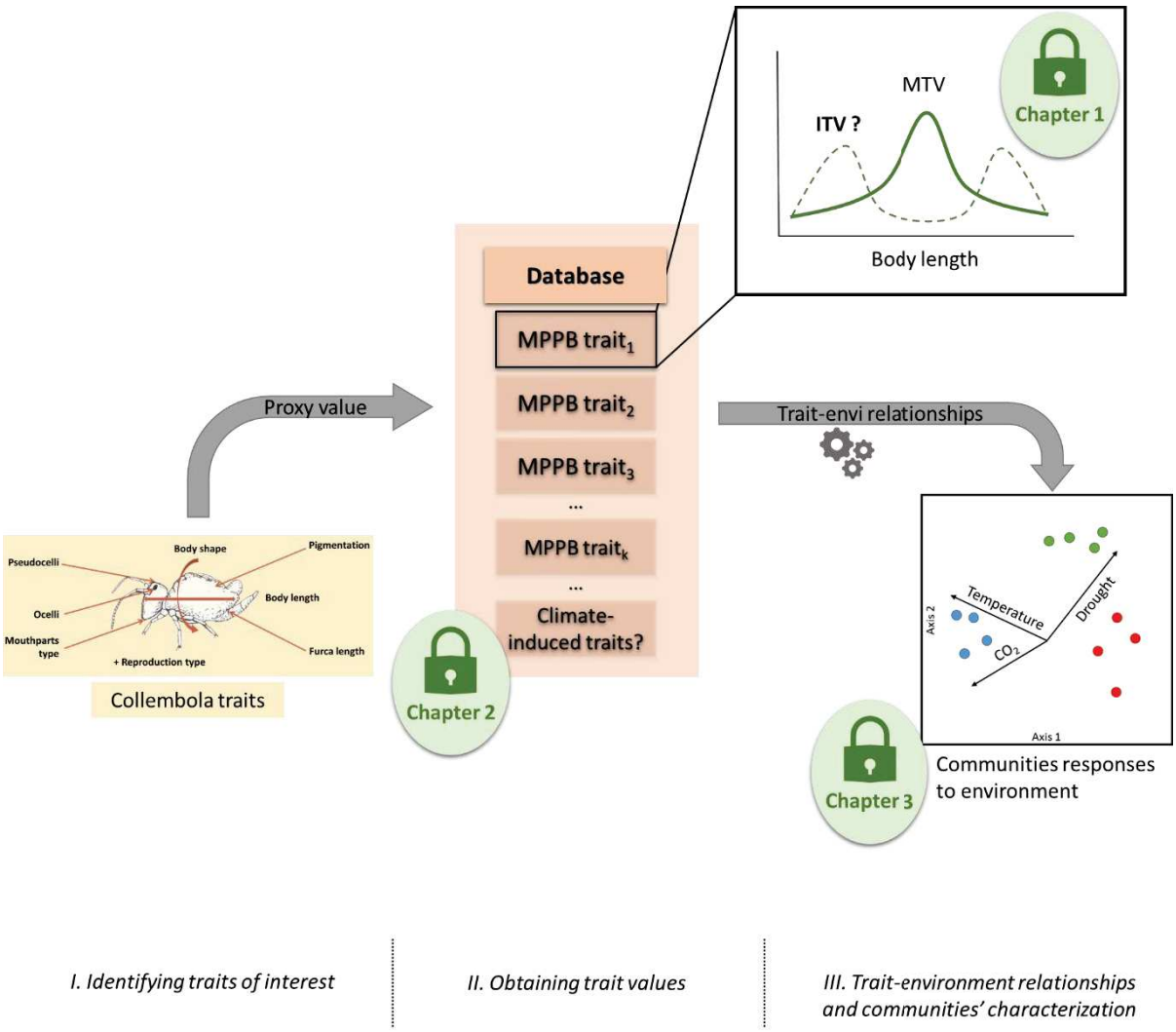


Figure In.9 – Représentation schématique du plan de thèse. Les trois chapitres proposent de lever des verrous dans l'analyse des réponses des communautés de collemboles à des gradients climatiques : le chapitre 1 s'intéressera à améliorer la connaissance d'un trait largement utilisé (la longueur du corps) en prenant en compte la variabilité intraspécifique au sein d'une base de données ; le chapitre 2 s'intéressera à la possibilité d'ajouter à notre base de données un nouveau trait de réponse induit par des modifications climatiques du milieu et de l'utiliser comme indicateur ; le chapitre 3 intégrera les propositions des chapitres précédents et évaluera la réponse fonctionnelle des communautés à une manipulation climatique expérimentale sur le terrain. Abréviations : ITV = Intraspecific Trait Variability, MTV = Mean Trait Value, MPPB = Morphological, Physiological, Phenological and Behavioural.

6. Questions et hypothèses de travail

Nous indiquons ici les questions générales et les hypothèses qui seront étudiées dans les trois chapitres suivants.

Premièrement, la question de la variabilité intraspécifique des traits a été récemment formalisée par les travaux de Albert et al. (2011). L'ampleur que peut prendre cette variabilité questionne l'utilisation d'une valeur de trait approximée au niveau de l'espèce dans l'évaluation de la réponse des communautés à des gradients écologiques (Siefert et al., 2015). L'une des conséquences de cette variabilité est d'être susceptible de modifier la hiérarchie des espèces basée sur les valeurs d'un trait (Kazakou et al., 2014), qui peut exprimer leurs contributions relatives à des fonctions écologiques. L'étude des conséquences de la variabilité intraspécifique des traits sur l'évaluation des réponses communautaires chez les collemboles a fait l'objet de peu d'études (Karaban et al., 2012). Il nous parait alors pertinent de : (i) quantifier la variabilité intraspécifique pour un trait d'intérêt, la taille du corps, chez des populations de collemboles à l'échelle du continent européen, (ii) questionner la stabilité de la hiérarchie des espèces en se basant sur ce trait, et (iii) d'évaluer les conséquences de la variabilité intraspécifique au niveau des populations étudiées sur l'évaluation de la réponse des communautés de collemboles aux contraintes environnementales. Les hypothèses que nous avons testées sont :

- H 1.1 : En cas de différences significatives dans la taille du corps entre les populations européennes étudiées, la hiérarchie des espèces basée sur ce trait est stable.
- H 1.2 : Des différences de longueur du corps entre les populations étudiées n'ont pas de conséquences sur l'évaluation de l'effet de gradients écologiques sur la taille moyenne des communautés de collemboles.

Deuxièmement, l'intégration des concepts d'écologie fonctionnelle en écologie du sol nous conduit notamment à prêter une attention particulière aux traits étudiés en fonction du contexte et des questions posées (Brousseau et al., 2018). Il nous parait alors pertinent de sélectionner dans la littérature un trait répondant spécifiquement aux conditions climatiques chez les collemboles. Nous proposons alors d'étudier le phénomène de polymorphisme appelé « écomorphoses », stratégie mise en place notamment par des espèces du sud de la France pendant la période estivale (Cassagnau, 1974). Après avoir décrit l'épistémologie de ce phénomène, nous proposerons de l'interpoler au sein des concepts actuels d'écologie fonctionnelle notamment pour la variabilité intraspécifique qu'il révèle au niveau des individus. Nous suggérerons alors d'utiliser cette information comme un trait et de tester sa réponse communautaire à des gradients climatiques avec les hypothèses suivantes :

- H 2 : L'utilisation d'un trait répondant spécifiquement à la température et à l'humidité – la capacité de présenter des écomorphoses – permet de révéler l'effet des gradients climatiques sur les communautés de collemboles à plusieurs échelles :

- H 2.1 : alpha, au sein d'une expérimentation de manipulation climatique sur le terrain sur un site semi-naturel à végétation basse ;
- H 2.2 : beta, le long d'un gradient altitudinal dans les Alpes ;
- H 2.3 : gamma, entre différents sites semi-naturels à végétation basse situés dans différentes régions européennes : méditerranéennes, continentales et scandinaves.

Troisièmement, dans le cadre de l'évaluation des effets des changements climatiques sur la biodiversité des sols en Europe, nous nous intéressons à un cas d'étude : le dispositif CLIMAITE (Mikkelsen et al., 2008). Un site semi-naturel à végétation basse au Danemark a été soumis à une simulation climatique suivant des projections pour l'an 2075. Trois paramètres ont été modifiés : température, humidité et teneur en CO_2 de l'air. Le design expérimental a permis d'étudier toutes les combinaisons de paramètres ainsi que des parcelles témoins. Nous discuterons de la difficulté de bâtir des hypothèses face à un système complexe avec interactions comprenant des paramètres qui peuvent être stimulateurs ou inhibiteurs envers la biologie du sol (Blankinship et al., 2011). Nous questionnerons les réponses fonctionnelles des communautés de collemboles face à ces différents scénarios climatiques après des expositions à court, moyen et long terme, et retiendrons les séries d'hypothèses suivantes :

- H 3.1 : Élévation de la température et du CO2 : nous nous attendons à une stimulation générale de l'activité biologique des collemboles, directe (accélération de leurs rythmes physiologiques) ou indirecte (augmentation de la disponibilité en ressources), conduisant notamment à une plus grande taille du corps. Ces conditions environnementales plus propices devraient réduire le filtrage environnemental et permettre une diversité fonctionnelle plus importante.
- H 3.2 : Sécheresse étendue : On s'attend à une menace pesant sur les espèces épiédaphiques et favorisant les espèces euédaphiques et/ou les espèces possédant des capacités de résistance, comme par exemple les écomorphoses ou des écailles. De plus, on s'attend à ce que ce facteur environnemental représente un stress susceptible de réduire la diversité fonctionnelle par filtrage environnemental.

Références

Abgrall, C., Chauvat, M., Langlois, E., Hedde, M., Mouillot, D., Salmon, S., Winck, B., & Forey, E. (2016). Shifts and linkages of functional diversity between above- and below-ground compartments along a flooding gradient. Functional Ecology. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12718

Adhikari, K., & Hartemink, A. E. (2016). Linking soils to ecosystem services—A global review. Geoderma, 262, 101–111. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.08.009

Albert, C. H., Grassein, F., Schurr, F. M., Vieilledent, G., & Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 13(3), 217–225. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.04.003

Anderson, J. M. (1975). The enigma of soil animal species diversity. In J. Vaněk (Ed.), Progress in Soil Zoology: Proceedings of the 5th International Colloquium on Soil Zoology Held in Prague September 17–22, 1973 (pp. 51–58). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-010-1933-0_5

André, H. M., Noti, M.-I., & Lebrun, P. (1994). The soil fauna: The other last biotic frontier. Biodiversity and Conservation, 3(1), 45–56. https://doi.org/10.1007/BF00115332

Arnold, S. J. (1983). Morphology, Performance and Fitness. American Zoologist, 23(2), 347–361. https://doi.org/10.1093/icb/23.2.347

Bailly, A., & Gréco, G. (2020). Dictionnaire Grec-Français. Bailly 2020. (Gérard Gréco).

Baratay, É. (2012). L'excommunication et l'exorcisme des animaux aux XVIIe et XVIIIe siècles. Une négociation entre bêtes, fidèles et clergé. Revue d'Histoire Ecclésiastique, 107(1), 223–254. https://doi.org/10.1484/J.RHE.1.102670

Bardgett, R. D., & Wardle, D. A. (2010). Aboveground-belowground linkages: Biotic interactions, ecosystem processes, and global change. Oxford University Press.

Bellinger, P. F., Christiansen, K. A., & Janssens, F. (1996, 2020). Checklist of the Collembola of the World. Http://www.collembola.org.

Berdugo, M., Delgado-Baquerizo, M., Soliveres, S., Hernández-Clemente, R., Zhao, Y., Gaitán, J. J., Gross, N., Saiz, H., Maire, V., Lehman, A., Rillig, M. C., Solé, R. V., & Maestre, F. T. (2020). Global ecosystem thresholds driven by aridity. Science, 367(6479), 787–790. https://doi.org/10.1126/science.aay5958

Berg, M. P., Stoffer, M., & van den Heuvel, H. H. (2004). Feeding guilds in Collembola based on digestive enzymes. Pedobiologia, 48(5–6), 589–601. https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.07.006

Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A., & Garnier, E. (2012). Community assembly along a soil depth gradient: Contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. Journal of Ecology, 100(6), 1422–1433. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12003

Blankinship, J. C., Niklaus, P. A., & Hungate, B. A. (2011). A meta-analysis of responses of soil biota to global change. Oecologia, 165(3), 553–565. https://doi.org/10.1007/s00442-011-1909-0

Bockemühl, J. (1956). Die Apterygoten des Spitzberges bei Tubingen, eine faunistisch-okologische Untersuchung. Zool. Jahrb. Abt. Systemat. Okal. Geograph. Tiere, 84, 113–194.

Bonfanti, J. (2018). Body length trait values from the BETSI database, on all Collembola species, all literature sources, requested on 01-06-2017 [Data set]. Zenodo. http://doi.org/10.5281/zenodo.1292461

Bottinelli, N., & Capowiez, Y. (2020). Earthworm ecological categories are not functional groups. Biology and Fertility of Soils. https://doi.org/10.1007/s00374-020-01517-1

Bottinelli, N., Hedde, M., Jouquet, P., & Capowiez, Y. (2020). An explicit definition of earthworm ecological categories – Marcel Bouché's triangle revisited. Geoderma, 372, 114361. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114361

Bouché, M. B. (1972). Lombriciens de France. Ecologie et Systématique. (INRA).

Brousseau, P.-M., Gravel, D., & Handa, I. T. (2018). On the development of a predictive functional trait approach for studying terrestrial arthropods. Journal of Animal Ecology, 87(5), 1209–1220. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12834

Cadotte, M. W., Arnillas, C. A., Livingstone, S. W., & Yasui, S.-L. E. (2015). Predicting communities from functional traits. Trends in Ecology & Evolution, 30(9), 510–511. https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.07.001

Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature, 486(7401), 59–67. https://doi.org/10.1038/nature11148

Cassagnau, P. (1990). Des hexapodes vieux de 400 millions d'années: Les Collemboles. 1. - Biologie et Évolution. 2. - Biogéographie et Écologie. L'Année Biologique, 29, 1–37, 39–69.

Cassagnau, P. (1974). Adaptation écologique et morphogenèse: Les écomorphoses. 227–244.

CEA/CNRS/Météo-France. (2019). Changement climatique: Les résultats des nouvelles simulations françaises [Conférence de presse].

Céréghino, R., Pillar, V. D., Srivastava, D. S., Omena, P. M., MacDonald, A. A. M., Barberis, I. M., Corbara, B., Guzman, L. M., Leroy, C., Ospina Bautista, F., Romero, G. Q., Trzcinski, M. K., Kratina, P., Debastiani, V. J., Gonçalves, A. Z., Marino, N. A. C., Farjalla, V. F., Richardson, B. A., Richardson, M. J., … Montero, G. (2018). Constraints on the functional trait space of aquatic invertebrates in bromeliads. Functional Ecology, 32(10), 2435–2447. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13141

Chahartaghi, M., Langel, R., Scheu, S., & Ruess, L. (2005). Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios. Soil Biology and Biochemistry, 37(9), 1718–1725. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.02.006

Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press.

Chauvat, M., Perez, G., & Ponge, J.-F. (2014). Foraging patterns of soil springtails are impacted by food resources. Applied Soil Ecology, 82, 72–77. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.05.012

Chauvat, M., Trap, J., Perez, G., Delporte, P., & Aubert, M. (2011). Assemblages of Collembola across a 130-year chronosequence of beech forest. Soil Organisms, 83(3), 405–418.

Chauvat, M., Wolters, V., & Dauber, J. (2007). Response of collembolan communities to land-use change and grassland succession. Ecography, 30(2), 183–192. https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.04888.x

Christiansen, K. (1964). Bionomics of Collembola. Annual Review of Entomology, 9(1), 147–178. https://doi.org/10.1146/annurev.en.09.010164.001051

Coleman, D. C., & Wall, D. H. (2015). Soil Fauna. In Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry (pp. 111–149). Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-415955-6.00005-0

Cortet, J., Griffiths, B. S., Bohanec, M., Demsar, D., Andersen, M. N., Caul, S., E. Birch, A. N., Pernin, C., Tabone, E., de Vaufleury, A., Ke, X., & Henning Krogh, P. (2007). Evaluation of effects of transgenic Bt maize on microarthropods in a European multi-site experiment. Pedobiologia, 51(3), 207–218. https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2007.04.001

Cortet, J., & Lebeaux, P. (2015). Planète collemboles: La vie secrète des sols. Biotope Editions.

Cortet, J., & Poinsot-Balaguer, N. (1998). Collembola populations under sclerophyllous coppices in Provence (France): Comparison between two types of vegetation, Quercus ilex L. and Quercus coccifera L. Acta Oecologica, 19(5), 413–424. https://doi.org/10.1016/S1146-609X(98)80047-7

Cortet, J., Vauflery, A. G.-D., Poinsot-Balaguer, N., Gomot, L., Texier, C., & Cluzeau, D. (1999). The use of invertebrate soil fauna in monitoring pollutant effects. European Journal of Soil Biology, 35(3), 115–134. https://doi.org/10.1016/S1164-5563(00)00116-3

Coulibaly, S. F. M., Coudrain, V., Hedde, M., Brunet, N., Mary, B., Recous, S., & Chauvat, M. (2017). Effect of different crop management practices on soil Collembola assemblages: A 4-year follow-up. Applied Soil Ecology, 119, 354–366. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.06.013

De Boeck, H. J., Bloor, J. M. G., Aerts, R., Bahn, M., Beier, C., Emmett, B. A., Estiarte, M., Grünzweig, J. M., Halbritter, A. H., Holub, P., Jentsch, A., Klem, K., Kreyling, J., Kröel-Dulay, G., Larsen, K. S., Milcu, A., Roy, J., Sigurdsson, B. D., Smith, M. D., … Knapp, A. K. (2019). Understanding ecosystems of the future will require more than realistic climate change experiments – A response to Korell et al. Global Change Biology, gcb.14854. https://doi.org/10.1111/gcb.14854

De Laender, F., Rohr, J. R., Ashauer, R., Baird, D. J., Berger, U., Eisenhauer, N., Grimm, V., Hommen, U., Maltby, L., Meliàn, C. J., Pomati, F., Roessink, I., Radchuk, V., & Van den Brink, P. J. (2016). Reintroducing Environmental Change Drivers in Biodiversity–Ecosystem Functioning Research. Trends in Ecology & Evolution, 31(12), 905–915. https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.09.007

Decaëns, T., Jiménez, J. J., Gioia, C., Measey, G. J., & Lavelle, P. (2006). The values of soil animals for conservation biology. European Journal of Soil Biology, 42, S23–S38. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.07.001

Decaëns, T. (2010). Macroecological patterns in soil communities: Soil community macroecology. Global Ecology and Biogeography, 19(3), 287–302. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00517.x

Dictionnaire universel françois et latin (Éditeur Fl. Delaulne, Vol. 4). (1721).

Edwards, C. A., Reichle, D. E., & Crossley, D. A. (1973). The Role of Soil Invertebrates in Turnover of Organic Matter and Nutrients. In D. E. Reichle (Ed.), Analysis of Temperate Forest Ecosystems (Vol. 1, pp. 147–172). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-85587-0_12

Ellers, J., Berg, M. P., Dias, A. T. C., Fontana, S., Ooms, A., & Moretti, M. (2018). Diversity in form and function: Vertical distribution of soil fauna mediates multidimensional trait variation. Journal of Animal Ecology, 87(4), 933–944. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12838

Elton, C. (1927). Animal ecology. London: Sidgwick and Jackson.

European Centre for Medium-Range Weather Forecasts (ECMRWF), Copernicus Climate Change Service (C3S), & European Commission. (2020). European State of the Climate 2019 – Summary (p. 13).

Faber, J. H. (1991). Functional Classification of Soil Fauna: A New Approach. Oikos, 62(1), 110. https://doi.org/10.2307/3545458

Fromin, N., Chevallier, T., & Robin, A. (2019, November). Les sols à l'heure du changement climatique: Quel rôle demain dans la séquestration du carbone ? Regards de La SFE2. https://www.sfecologie.org/regard/r89-nov-2019-fromin-chevalier-et-robin-sols-et-changement-climatique/

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., & Bellmann, A. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. Ecology, 85(9), 2630–2637.

Geisen, S., Wall, D. H., & van der Putten, W. H. (2019). Challenges and Opportunities for Soil Biodiversity in the Anthropocene. Current Biology, 29(19), R1036–R1044. https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.08.007

Gisin, H. (1943). Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. Revue Suisse de Zoologie, 50(4), 131–224.

Grime, J. P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. Nature, 250(5461), 26–31. https://doi.org/10.1038/250026a0

Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. Journal of Ecology, 86(6), 902–910. https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x

Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. The Auk, 34(4), 427–433. https://doi.org/10.2307/4072271

GSBI. (2016). GSBI Atlas 2016.

Guerra, C. A., Heintz-Buschart, A., Sikorski, J., Chatzinotas, A., Guerrero-Ramírez, N., Cesarz, S., Beaumelle, L., Rillig, M. C., Maestre, F. T., Delgado-Baquerizo, M., Buscot, F., Overmann, J., Patoine, G., Phillips, H. R. P., Winter, M., Wubet, T., Küsel, K., Bardgett, R. D., Cameron, E. K., … Eisenhauer, N. (2020). Blind spots in global soil biodiversity and ecosystem function research. Nature Communications, 11(1), 3870. https://doi.org/10.1038/s41467-020-17688-2

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 and Biochemistry, 86, 181–192. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.04.003

Hirst, S., & Maulik, S. (1926). On some Arthropod Remains from the Rhynie Chert (Old Red Sandstone). Geological Magazine, 63(2), 69–71. https://doi.org/10.1017/S0016756800083692

Holmstrup, M., Ehlers, B. K., Slotsbo, S., Ilieva-Makulec, K., Sigurdsson, B. D., Leblans, N. I. W., Ellers, J., & Berg, M. P. (2018). Functional diversity of Collembola is reduced in soils subjected to short-term, but not long-term, geothermal warming. Functional Ecology, 32(5), 1304–1316. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13058

Holmstrup, M., & Krogh, P. H. (2001). Effects and risk assessment of linear alkylbenzene sulfonates in agricultural soil. 3. Sublethal effects on soil invertebrates. Environmental Toxicology and Chemistry, 20(8), 1673–1679. https://doi.org/10.1002/etc.5620200808

Hopkin, S. P. (1997). Biology of the Springtails: (Insecta: Collembola): (Insecta: Collembola). OUP Oxford.

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22, 415–427. https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039

IPCC. (2018). Summary for Policymakers. In: Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty. [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield (eds.)].

Janssens, F., & Christiansen, K. A. (2011). Class Collembola Lubbock, 1870. Zootaxa, 3148, 192–194.

Joimel, S., Schwartz, C., Hedde, M., Kiyota, S., Krogh, P. H., Nahmani, J., Pérès, G., Vergnes, A., & Cortet, J. (2017). Urban and industrial land uses have a higher soil biological quality than expected from physicochemical quality. Science of The Total Environment, 584–585, 614–621. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.01.086

Joimel, S., Schwartz, C., Maurel, N., Magnus, B., Machon, N., Bel, J., & Cortet, J. (2019). Contrasting homogenization patterns of plant and collembolan communities in urban vegetable gardens. Urban Ecosystems. https://doi.org/10.1007/s11252-019-00843-z

Josse, V. (2020, January 26). Le grand atelier. Michel Pastoureau: 'Quand j'étais jeune chercheur, travailler sur les couleurs était transgressif'. In Le grand atelier. https://www.franceinter.fr/emissions/le-grand-atelier/le-grand-atelier-26-janvier-2020

Karaban, K., Karaban, E., & Uvarov, A. (2012). Determination of life form spectra in soil Collembola communities: A comparison of two methods. Polish Journal of Ecology, 60(1), 201–206.

Kardol, P., Reynolds, W. N., Norby, R. J., & Classen, A. T. (2011). Climate change effects on soil microarthropod abundance and community structure. Applied Soil Ecology, 47(1), 37–44. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.11.001

Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kattge, J., & Garnier, E. (2014). Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? Journal of Vegetation Science, 25(1), 235–247. https://doi.org/10.1111/jvs.12066

Keddy, P. A. (1992). A Pragmatic Approach to Functional Ecology. Functional Ecology, 6(6), 621. https://doi.org/10.2307/2389954

Krogh, P. H. (2009). Toxicity testing with the collembolans Folsomia fimetaria and Folsomia candida and the results of a ringtest. Miljøstyrelsen - Danish Ministry of the Environment (Ed.), Environmental Project No. 1256. http://www2.mst.dk/udgiv/publications/2009/978-87-7052-881-8/pdf/978-87-7052-882-5.pdf

Lavorel, S., & Garnier, É. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. Functional Ecology, 16(5), 545–556.

Leinaas, H. P., & Fjellberg, A. (1985). Habitat Structure and Life History Strategies of Two Partly Sympatric and Closely Related, Lichen Feeding Collembolan Species. Oikos, 44(3), 448. https://doi.org/10.2307/3565786

Lubbock, J. (1873). Monograph of the Collembola and Thysanura. Ray Society.

Maaß, S., Caruso, T., & Rillig, M. C. (2015). Functional role of microarthropods in soil aggregation. Pedobiologia, 58, 59–63. http://dx.doi.org/10.1016/j.pedobi.2015.03.001

MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). The theory of island biogeography.

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(2), 377–384. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.11.004

Malaterre, C., Dussault, A. C., Rousseau-Mermans, S., Barker, G., Beisner, B. E., Bouchard, F., Desjardins, E., Handa, I. T., Kembel, S. W., Lajoie, G., Maris, V., Munson, A. D., Odenbaugh, J., Poisot, T., Shapiro, B. J., & Suttle, C. A. (2019). Functional Diversity: An Epistemic Roadmap. BioScience, 69(10), 800–811. https://doi.org/10.1093/biosci/biz089

Martins da Silva, P., Carvalho, F., Dirilgen, T., Stone, D., Creamer, R., Bolger, T., & Sousa, J. P. (2016). Traits of collembolan life-form indicate land use types and soil properties across an European transect. Applied Soil Ecology, 97, 69–77. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.07.018

Mason, N. W. H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S., & Dray, S. (2013). A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. Journal of Vegetation Science, 24(5), 794–806. https://doi.org/10.1111/jvs.12013

McGill, B., Enquist, B., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology & Evolution, 21(4), 178–185. https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002

Mikkelsen, T. N., Beier, C., Jonasson, S., Holmstrup, M., Schmidt, I. K., Ambus, P., Pilegaard, K., Michelsen, A., Albert, K., Andresen, L. C., Arndal, M. F., Bruun, N., Christensen, S., Danbæk, S., Gundersen, P., Jørgensen, P., Linden, L. G., Kongstad, J., Maraldo, K., … Sverdrup, H. (2008). Experimental design of multifactor climate change experiments with elevated CO2, warming and drought: The CLIMAITE project. Functional Ecology, 0(0), 071116233740002-??? https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01362.x

Milano, V., Cortet, J., Baldantoni, D., Bellino, A., Dubs, F., Nahmani, J., Strumia, S., & Maisto, G. (2017). Collembolan biodiversity in Mediterranean urban parks: Impact of history, urbanization, management and soil characteristics. Applied Soil Ecology, 119, 428–437. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.03.022

Millennium Ecosystem Assessment. (2005). Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis. World Resources Institute, Washington, DC, 100.

Mittelbach, G. G., & McGill, B. J. (2019). Community Ecology (2nd ed.). Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/oso/9780198835851.001.0001

Mittelbach, G. G., & Schemske, D. W. (2015). Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. Trends in Ecology & Evolution, 30(5), 241–247. https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.02.008

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(1). https://doi.org/10.1007/BF00264338

Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules: Functional diversity measures. Functional Ecology, 24(4), 867–876. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x

Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. Trends in Ecology & Evolution, 28(3), 167–177. https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004

Nicolet, H. (1842). Recherches pour servir à l'histoire des Podurelles.

Parisi, V., Menta, C., Gardi, C., Jacomini, C., & Mozzanica, E. (2005). Microarthropod communities as a tool to assess soil quality and biodiversity: A new approach in Italy. Agriculture, Ecosystems & Environment, 105(1–2), 323–333. https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.02.002

Pauget, B., & de Vaufleury, A. (2014). Valorisation des données du programme bioindicateurs de l'état biologique des sols. ADEME, Laboratoire Chrono-environnement, Université de Franche comté.

Peguero, G., Sol, D., Arnedo, M., Petersen, H., Salmon, S., Ponge, J., Maspons, J., Emmett, B., Beier, C., Schmidt, I. K., Tietema, A., De Angelis, P., Kovács-Láng, E., Kröel-Dulay, G., Estiarte, M., Bartrons, M., Holmstrup, M., Janssens, I. A., & Peñuelas, J. (2019). Fast attrition of springtail communities by experimental drought and richness–decomposition relationships across Europe. Global Change Biology, 25(8), 2727–2738. https://doi.org/10.1111/gcb.14685

Petersen, H. (1975). Estimation of dry weight, fresh weight and calorific content of various Collembolan species. Pedobiologia, 15, 222–243.

Petersen, H. (1994). A review of collembolan ecology in ecosystem context. Acta Zool. Fennica, 195, 111–118.

Petersen, H. (2002). General aspects of collembolan ecology at the turn of the millenium. Pedobiologia, 46, 246–260.

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.

Petersen, H., & Luxton, M. (1982). A Comparative Analysis of Soil Fauna Populations and Their Role in Decomposition Processes. Oikos, 39(3), 288. https://doi.org/10.2307/3544689

Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., Decaëns, T., Deharveng, L., Dubs, F., Joimel, S., Briard, C., Grumiaux, F., Laporte, M.-A., Pasquet, A., Pelosi, C., Pernin, C., Ponge, J.-F., Salmon, S., Santorufo, L., & Hedde, M. (2014). Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. Basic and Applied Ecology, 15(3), 194–206. https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.03.007

Pla, L., Casanoves, F., & Di Rienzo, J. (2012). Functional Diversity Indices. In L. Pla, F. Casanoves, & J. Di Rienzo, Quantifying Functional Biodiversity (pp. 27–51). Springer Netherlands. http://link.springer.com/10.1007/978-94-007-2648-2_3

Ponge, J. F., Gillet, S., Dubs, F., Fedoroff, E., Haese, L., Sousa, J. P., & Lavelle, P. (2003). Collembolan communities as bioindicators of land use intensification. Soil Biology and Biochemistry, 35(6), 813–826. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00108-1

Ponge, J. F., & Salmon, S. (2013). Spatial and taxonomic correlates of species and species trait assemblages in soil invertebrate communities. Pedobiologia, 56(3), 129–136. https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2013.02.001

Ponge, J.-F. (2020). Move or change, an eco-evolutionary dilemma: The case of Collembola. Pedobiologia, 79, 150625. https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2020.150625

Potapov, A. A., Semenina, E. E., Korotkevich, A. Yu., Kuznetsova, N. A., & Tiunov, A. V. (2016). Connecting taxonomy and ecology: Trophic niches of collembolans as related to taxonomic identity and life forms. Soil Biology and Biochemistry, 101, 20–31. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.07.002

Raymond-Léonard, L. J., Gravel, D., & Handa, I. T. (2019). A novel set of traits to describe Collembola mouthparts: Taking a bite out of the broad chewing mandible classification. Soil Biology and Biochemistry, 138, 107608. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107608

Rosenfeld, J. S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. Oikos, 98(1), 156–162. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980116.x

Rusek, J. (1989). Ecology of Collembola. In 3rd International Seminar on Apterygota. (R. Dallai Ed.). Siena: Univ. Siena Press, 271–281.

Rusek, J. (1998). Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. Biodiversity & Conservation, 7(9), 1207–1219. https://doi.org/10.1023/A:1008887817883

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. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.04.002

Santorufo, 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. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2015.07.003

Siddiky, Md. R. K., Kohler, J., Cosme, M., & Rillig, M. C. (2012). Soil biota effects on soil structure: Interactions between arbuscular mycorrhizal fungal mycelium and collembola. Soil Biology and Biochemistry, 50, 33–39. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.03.001

Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L. W., Baraloto, C., Carlucci, M. B., Cianciaruso, M. V., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L. D. S., Fonseca, C. R., Freschet, G. T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., … Wardle, D. A. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. Ecology Letters, 18(12), 1406–1419. https://doi.org/10.1111/ele.12508

Siepel, H., & Ruiter-Dijkman, E. M. de. (1993). Feeding guilds of oribatid mites based on their carbohydrase activities. Soil Biology and Biochemistry, 25(11), 1491–1497. https://doi.org/10.1016/0038-0717(93)90004-U

Siepel, Henk. (1994). Life-history tactics of soil microarthropods. Biology and Fertility of Soils, 18(4), 263–278. https://doi.org/10.1007/BF00570628

Stamou, G. P., Stamou, G. V., Papatheodorou, E. M., Argyropoulou, M. D., & Tzafestas, S. G. (2004). Population dynamics and life history tactics of arthropods from Mediterranean-type ecosystems. Oikos, 104(1), 98–108. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12382.x

Stebaeva, S. K. (1970). Life forms of springtails (Collembola) [in Russian]. Zool. Zhurnal, 49(10), 1337–1455.

Swift, M. J., Heal, O. W., & Anderson, J. M. (1979). Decomposition in terrestrial ecosystems. University of California Press.

Thibaud, Jean-Marc. (2017). Catalogue des collemboles de France. Zoosystema, 39(3), 297–436. https://doi.org/10.5252/z2017n3a1

Thibaud, J.-M., & D'Haese, C. A. (2010). Le petit Collembole illustré. Arvernsis : Bulletin de l'Association Entomologique d'Auvergne, 51–52, 1–56.

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ricthie, M., & Siemann, E. (1997). The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. Science, 277(5330), 1300–1302. https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300

Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M. P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C. K., Harrington, R., Harrison, P. A., Lavorel, S., da Silva, P. M., Moretti, M., Niemelä, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J. P., Sykes, M. T., Vanbergen, A. J., & Woodcock, B. A. (2010). Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. Biodiversity and Conservation, 19(10), 2921–2947. https://doi.org/10.1007/s10531-010-9798-9

Vellend, M. (2010). Conceptual Synthesis in Community Ecology. The Quarterly Review of Biology, 85(2), 183–206. https://doi.org/10.1086/652373

Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. Ecology, 89(8), 2290–2301.

Violle, C., & Jiang, L. (2009). Towards a trait-based quantification of species niche. Journal of Plant Ecology, 2(2), 87–93. https://doi.org/10.1093/jpe/rtp007

Violle, Cyrille, Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., Jung, V., & Messier, J. (2012). The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. Trends in Ecology & Evolution, 27(4), 244–252. https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014

Violle, Cyrille, Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! Oikos, 116(5), 882–892. https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x

Wall, D. H., & Six, J. (2015). Give soils their due. Science, 347(6223), 695–695. https://doi.org/10.1126/science.aaa8493

Wardle, D. A. (2002). Communities and ecosystems: Linking the aboveground and belowground components. Princeton University Press.

Wall, Diana H. (Ed.). (2012). Soil ecology and ecosystem services. Oxford University Press.

Wong, M. K. L., Guénard, B., & Lewis, O. T. (2018). Trait-based ecology of terrestrial arthropods. Biological Reviews. https://doi.org/10.1111/brv.12488

Wu, T., Ayres, E., Bardgett, R. D., Wall, D. H., & Garey, J. R. (2011). Molecular study of worldwide distribution and diversity of soil animals. Proceedings of the National Academy of Sciences, 108(43), 17720–17725. https://doi.org/10.1073/pnas.1103824108

Chapitre 1

Variabilité intraspécifique de la longueur du corps chez des organismes du sol à l'échelle européenne : implications en biogéographie fonctionnelle

Résumé

Introduction

Le concept de « trait fonctionnel » a été utilisé de manière croissante dans les dernières décennies en écologie végétale et plus récemment chez les organismes des sols (Pey et al., 2014). Étudier la facette fonctionnelle de la biodiversité permet notamment aux écologues d'appréhender de manière approfondie les phénomènes d'assemblages des communautés et les processus écologiques, des échelles locales aux échelles biogéographiques (Violle et al., 2014). Toutefois, la mesure *in situ* des traits des organismes n'est pas toujours réalisable. La stratégie alternative utilisée actuellement est de récupérer des valeurs de traits dans la littérature ou dans des bases de données spécialisées (Burkhardt et al., 2014 ; Pey et al., 2014 ; Kattge et al., 2011). Ces valeurs ainsi récupérées sont alors utilisées par approximation (*proxy*) pour les individus observés sur le terrain. Cependant ces bases de données peuvent agréger des valeurs provenant de différents écosystèmes, aires climatiques ou biomes (Hampton et al., 2013) ce qui pose question sur la représentativité de l'information pour une espèce étudiée, et donc la manière dont cette information doit être utilisée dans l'analyse de la diversité fonctionnelle d'un milieu (Borgy et al., 2017).

Une des limites principales de l'utilisation d'une base de données de traits est que l'on n'en récupère que la valeur moyenne d'un trait par espèce, ce qui en néglige la variabilité intraspécifique malgré les potentiels effets de cette variation (Bolnick et al., 2011). En effet, même si l'on considère en écologie fonctionnelle que la variabilité interspécifique est plus grande que la variabilité intraspécifique (Garnier et al., 2001), la prise en compte de la variabilité intraspécifique des traits (ou ITV) nourrit une littérature croissante (Albert et al., 2011). Dans ce cadre, on s'intéresse ici à « l'hypothèse de hiérarchie stable des espèces » (Kazakou et al., 2014). Celle-ci avance que la hiérarchie des espèces, basée sur un trait, est conservée même dans des environnements différents et même si la valeur absolue du trait diffère entre ces environnements. La biogéographie fonctionnelle, domaine s'intéressant à la distribution géographique des traits à

travers plusieurs niveaux d'organisation (Violle et al., 2014), est considérée comme un champ de recherche émergent et à prioriser (Eisenhauer et al., 2017). Cependant les relations traits-environnement à l'échelle continentale sont pour l'instant peu documentées chez les collemboles en Europe (Salmon et al., 2014). Dans la plupart des études une valeur moyenne de trait par espèce a été utilisée, ce qui nous amène à questionner l'existence d'effets biogéographiques sur la(les) valeur(s) des traits considérés, ce qui sera le premier objectif de notre étude. Comme modèle d'étude nous utiliserons la longueur du corps des collemboles, un trait clé dans l'estimation du fonctionnement des écosystèmes notamment (i) parce qu'il permet une estimation de la biomasse (Petersen, 1975) chez ces animaux du sol au rôle trophique important (Rusek, 1998), et (ii) utilisé de manière prépondérante en écologie fonctionnelle des sols (Abgrall et al. 2016 ; Pelosi et al., 2016).

Dans cette étude nous avons dans un premier temps défini, à partir d'une base de données de traits à l'échelle européenne, des « populations » et les avons confrontées à l'hypothèse de hiérarchie stable des espèces. Dans un second temps, nous avons évalué les effets du choix de jeu de données de trait (à l'échelle « populations ») sur les conclusions de plusieurs études évaluant la réponse fonctionnelle de communautés de collemboles à des gradients écologiques. Nos hypothèses sont les suivantes :

- H 1.1 : En cas de différences significatives dans la taille du corps entre les populations européennes étudiées, la hiérarchie des espèces basée sur ce trait est stable.
- H 1.2 : Une variabilité intraspécifique au niveau des populations étudiées n'a pas de conséquences sur l'évaluation de l'effet de gradients écologiques sur la taille moyenne des communautés de collemboles.

Matériel et Méthodes

Premièrement, les valeurs du trait « longueur du corps » ont été extraites de la base de données BETSI (https://portail.betsi.cnrs.fr), rassemblant ainsi des données pour 1292 espèces européennes de collemboles (Bonfanti, 2018). Ces données proviennent de la littérature de référence rassemblant les clés d'identification de ces organismes publiées depuis le début du XXème siècle (Annex 1.1). En nous basant sur la portée géographique de ces publications, nous avons compilé cinq jeux de données de traits (représentant des « populations ») : un continental, et quatre régionaux (Espagne, Pologne, Royaume-Uni, Scandinavie) (Figure 1.1). Pour chaque jeu de données, nous avons calculé une valeur moyenne de longueur du corps par espèce présente. Afin de tester l'hypothèse de hiérarchie stable, nous avons comparé la longueur moyenne de chaque espèce entre chaque jeu de données régional et le jeu de données continental qui sert de référence. Nous avons décrit ces relations à l'aide de modèles linéaires (sur données log-transformées) et de corrélations de rang de Spearman. Deuxièmement, nous avons utilisé quatre jeux de données précédemment publiés et décrivant les communautés de collemboles dans

différents contextes écologiques : phytoremédiation (Cébron et al., 2011), pratiques agricoles (Cortet et al., 2007), modifications expérimentales du climat (Petersen, 2011). Nous avons évalué la réponse fonctionnelle des communautés à ces gradients en calculant la longueur moyenne pondérée par les abondances relatives des espèces avec la métrique CWM (pour *Community-*



Figure 1.1 – Représentation des jeux de données de traits issus de la requête BETSI sur la longueur du corps des collemboles en Europe. Chaque jeu de données est identifié par sa portée géographique (en rouge), elle-même représentée par un rectangle rouge sur la carte, et le pictogramme associé représente la couverture de la (ou des) source(s) bibliographique(s) qu'il contient.

Weighted Mean) (Enquist et al. 2015). Dans chaque contexte nous avons calculé trois séries de CWM, en utilisant comme proxy : soit le jeu de données de traits correspondant à la zone biogéographique de l'étude (CWM_M), soit un jeu de données de traits ne correspondant pas à la zone biogéographique de l'étude (CWM_{nM}), soit le jeu de données de traits à portée continentale (CWM_C) (voir un exemple en Figure 1.2). Les effets des traitements, dans chaque contexte, sur les trois séries de CWM ont été comparés par une approche basée sur des modèles linéaires mixtes. Nous avons ainsi évalué les conséquences du choix du jeu de données de traits (parmi les trois sélectionnés) dans l'évaluation de la réponse fonctionnelle des communautés de collemboles : on parle alors de congruence lorsque l'utilisation de n'importe quel jeu de données de traits conduit

aux mêmes résultats quant aux réponses des communautés aux gradients proposés, et d'incongruence dans le cas contraire.

Résultats

D'après les traits renseignés dans la base BETSI, la longueur moyenne des espèces de collemboles en Europe varie de 0,25 à 7,5 mm. Les modèles linéaires décrivant la relation entre chaque jeu de données régional et le jeu de données continental présentent des paramètres hautement significatifs. La longueur moyenne de chaque espèce dans chaque jeu de données régional est fortement corrélée à la longueur du corps dans le jeu de données continental (R^2 variant de 0,90 à 0,94 ; ρ de Spearman variant de 0,91 à 0,96) (Figure 1.4 p. 60). Les modèles indiquent que la longueur moyenne de chaque espèce n'est pas différente entre chaque population et la valeur continentale dans le cas de l'Espagne et de la Pologne. En revanche, les populations du Royaume-Uni et de Scandinavie sont en moyenne 14% et 8% plus longues que la valeur continentale, respectivement. Par ailleurs, nous avons testé l'effet du choix du jeu de données de traits sur l'effet de gradients écologiques sur les communautés de collemboles dans huit cas d'études. Parmi eux, trois cas présentent une incongruence dans les conclusions à apporter à l'étude (Table 1.1 p.62).

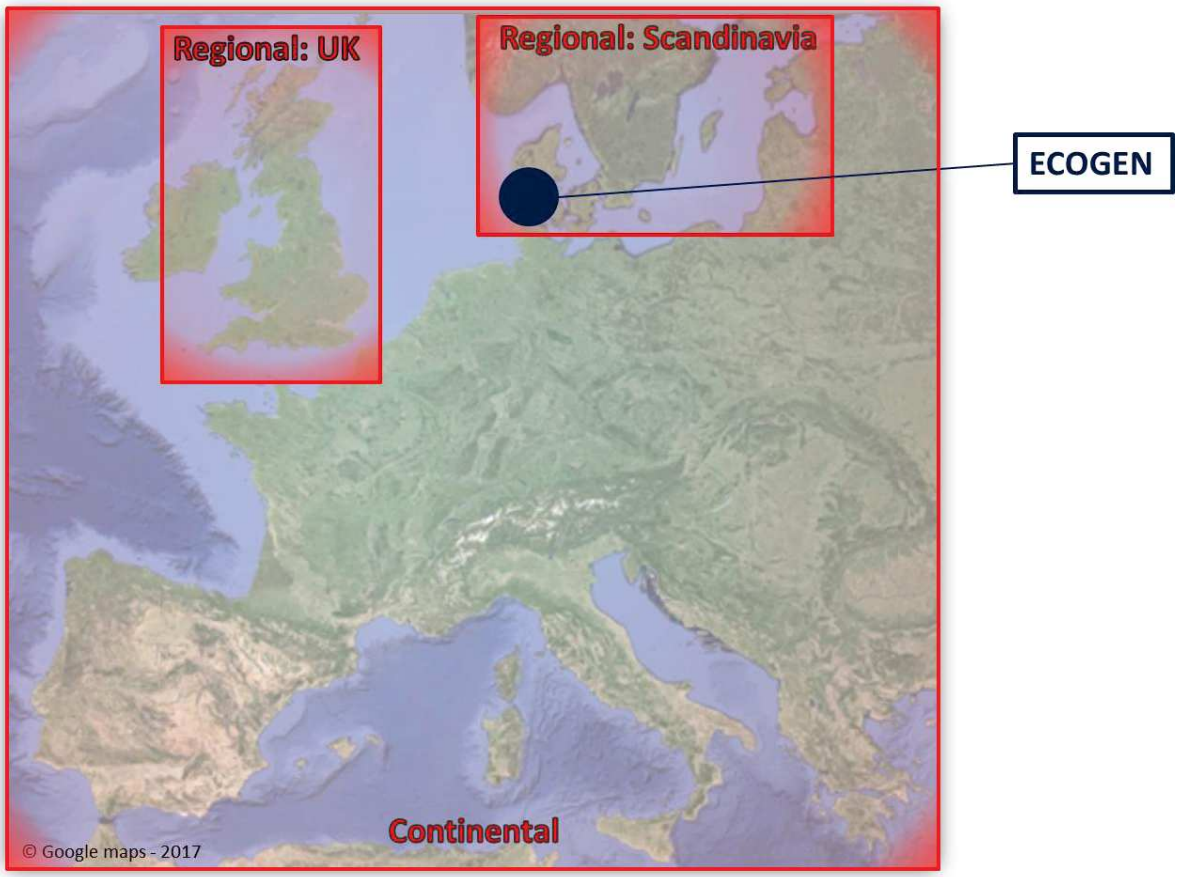


Figure 1.2 – Méthodologie d'évaluation de l'effet du choix du jeu de données de traits – Représentation de la position biogéographique des communautés issues de l'étude ECOGEN (Cortet et al., 2007) à titre d'exemple, et des jeux de données de traits impliqués dans notre présente analyse : régional correspondant (Scandinavia), régional non-correspondant (UK) et continental.

Par exemple, dans le cas de l'étude ECOGEN portant sur l'effet des pratiques agricoles (située dans l'aire biogéographique scandinave, voir Figure 1.2), nous avons comparé l'effet de l'intensité du labour (normale vs réduite) sur la longueur moyenne des communautés de collemboles. En utilisant les jeux de données de traits à portée régionale (correspondant ou non à l'aire de l'étude ECOGEN) dans le calcul des valeurs CWM, on observe aucun effet significatif de l'intensité du labour. En revanche, en utilisant le jeu de données de traits continental, on observe que la longueur moyenne des communautés de collemboles est significativement plus importante dans les parcelles labourées normalement que dans les parcelles peu labourées (Figure 1.3).

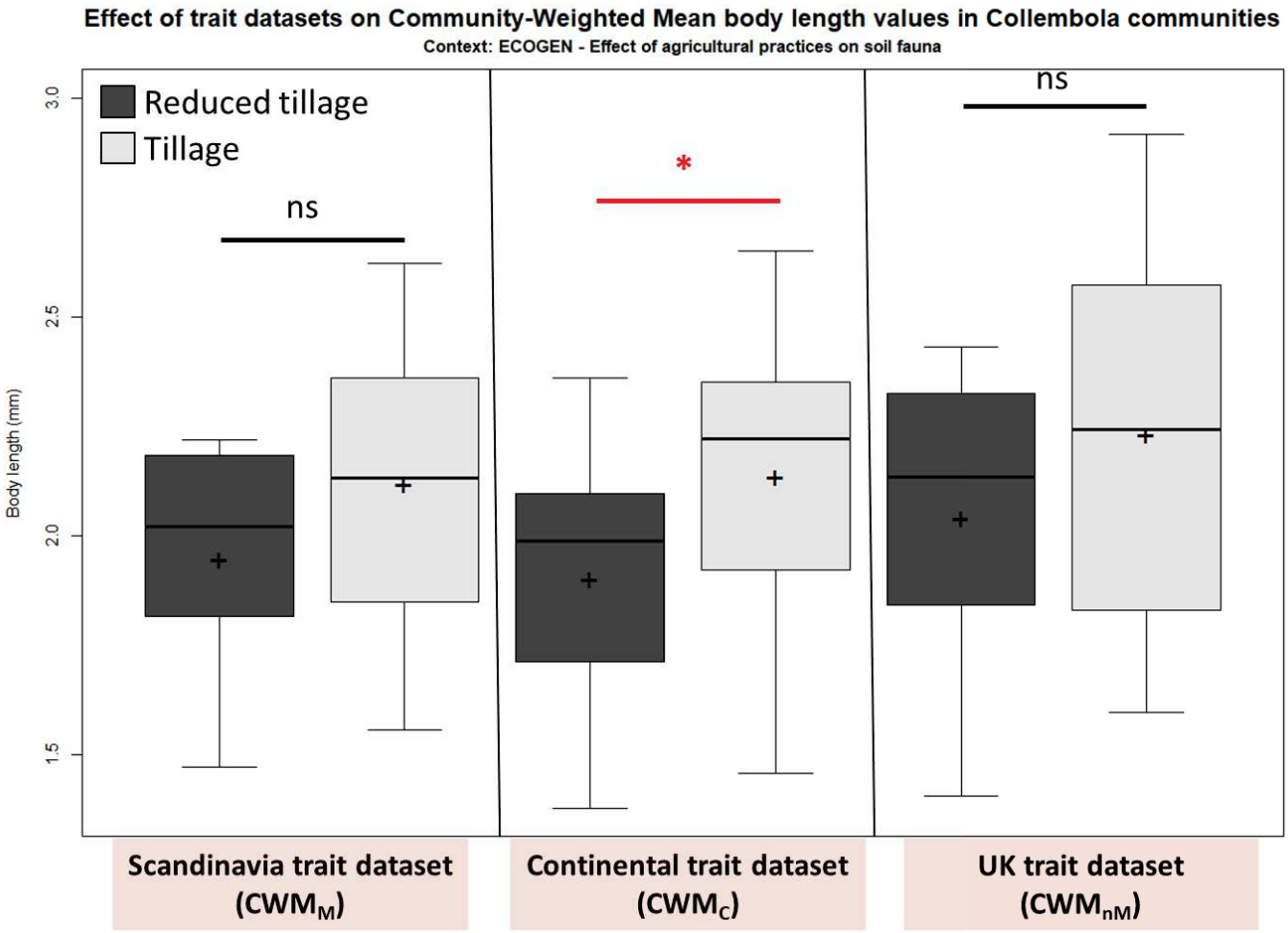


*Figure 1.3 – Représentation en boîtes à moustaches de la longueur moyenne du corps (en mm) pondérée par les abondances relatives au sein des communautés de collemboles (métrique CWM) en fonction de deux pratiques agricoles (Tillage : labour normal, Reduced tillage : labour réduit) dans l'étude ECOGEN (Cortet et al., 2007). Cette longueur moyenne a été estimée en utilisant trois jeux de données de traits : régional correspondant (CWM$_M$ = Scandinavia), régional non-correspondant (CWM$_{nM}$ = UK) et continental (CWM$_C$). L'effet des pratiques agricoles a été évalué par modèles linéaires mixtes et comparaisons pos-hoc de Tukey ; ns = non significatif, * indique p<0,05. Les boîtes à moustaches représentent la distribution des valeurs de tailles moyennes par quartiles, la barre noire horizontale représentant la valeur médiane et la croix noire représentant la valeur moyenne.*

Discussion

Dans les quatre comparaisons deux à deux entre les jeux de données de traits à portée régionale et le jeu de données continental, l'hypothèse de hiérarchie stable des espèces est confirmée, avec des corrélations très significatives et des indices ρ de Spearman présentant des valeurs très élevées. Alors que pour certains traits observés chez les plantes, cette hypothèse n'est pas

toujours vérifiée (Borgy et al., 2017), nous confirmons ici la robustesse du trait « longueur du corps » chez les collemboles à l'échelle des populations européennes étudiées. La question de la variabilité intraspécifique des traits est essentielle car cette variabilité peut causer une altération de la hiérarchie et de l'ordination des espèces (Albert et al., 2010). En valeurs absolues, nous observons toutefois observé que les populations du Royaume-Uni et de Scandinavie présentent des longueurs du corps plus importantes qu'attendu à l'échelle continentale. Nous identifions deux origines possibles de ces différences : des causes biologiques et des causes liées aux métadonnées des valeurs de traits issues de la littérature.

Les cause biologiques peuvent provenir d'une plasticité phénotypique ou d'une différenciation génétique des populations (Rougerie et al., 2006) du nord de l'Europe pouvant refléter une acclimatation des espèces aux contextes climatiques locaux, une taille plus importante pouvant être un avantage face à la dessication causée par le froid (Kaersgaard et al., 2004). Nos résultats semblent montrer une telle adaptation, les deux régions les plus nordiques dont nous disposons présentant des populations d'une taille en moyenne plus importante que la valeur de référence. Ceci semble en accord avec des patrons biogéographiques déjà décrits chez d'autres espèces notamment la « loi de Bergmann » (Bergmann, 1847) qui stipule que les individus sont plus grands dans les environnements froids (c'est-à-dire ici plus au nord), bien que celle-ci semble très largement discutée (Blackburn et al., 1999). De plus, la distribution des espèces européennes de collemboles précédemment étudiée indique que leur taille moyenne serait la plus élevée à des latitudes intermédiaires (45°N) et dans une moindre mesure à l'extrême nord (80°N) (Ulrich & Fiera, 2010). Les mécanismes conduisant à ces observations au niveau des espèces ne sont toutefois pas exclusifs des mécanismes que nous révélons dans la présente étude au niveau des populations, conduisant à une taille plus élevée aux alentours de 50-60°N (Royaume-Uni, Scandinavie).

Les autres causes de variation des valeurs de traits que l'on a pu identifier proviennent des observations qui ont initialement servi à calculer les valeurs que nous retrouvons dans la littérature et donc dans la base de données BETSI. Premièrement, la méthode de mesure de la longueur du corps des collemboles nous semble simple à réaliser au laboratoire et commune aux différents chercheurs depuis plusieurs décennies (Gisin, 1960). De plus nous avons vérifié préalablement à notre étude que la variabilité de la longueur du corps ne dépend pas de la longueur du corps elle-même (données non montrées), on juge donc son effet négligeable dans notre problématique. Deuxièmement, la valeur (ou la gamme de valeurs) donnée dans une source de littérature est généralement une moyenne pour laquelle on ne connait pas les valeurs brutes ayant servi à son calcul (et donc leur nombre, leur dispersion, etc.). C'est une limite connue à l'utilisation de telles sources pour des valeurs proxy, ainsi Borgy et al. (2017) suggèrent qu'une moyenne de valeur de trait à l'échelle de l'espèce devrait être calculée sur au moins 35 valeurs brutes pour être représentative. Chez les collemboles, à l'échelle des communautés, deux facteurs

peuvent intervenir et limiter la représentativité d'une valeur moyenne récupérée depuis la littérature : le dimorphisme sexuel (toutefois documenté dans certains cas) et la proportion de mâles/femelles, ainsi que la proportion représentée par les individus juvéniles, plus petits que les adultes et pas toujours identifiables à l'espèce. Les jeux de données décrivant les communautés ne mentionnent pas ces ratios dans la plupart des cas.

Enfin, contrairement à notre hypothèse de départ, nous observons que différents jeux de données de traits peuvent conduire à différentes conclusions, basées sur l'effet de traitements sur des CWMs. Nous confirmons ici une certaine sensibilité de la métrique CWM à la variabilité intraspécifique des traits (Siefert et al., 2015). De plus, nos résultats semblent indiquer que cette sensibilité est d'autant plus grande dans le cas des études présentant une dissimilarité importante dans la composition des communautés, en accord avec les observations de Albert et al. (2011), *a fortiori* quand les espèces dominantes (en abondances relatives) – susceptibles d'influer fortement sur la métrique CWM – sont concernées par une importante variabilité intraspécifique de traits. De plus, d'autres métriques utilisées pour décrire la diversité fonctionnelle semblent sensibles à la variabilité intraspécifique des traits (de Bello et al., 2011).

En conclusion, nous insistons sur l'intérêt d'avoir décrit et étudié la variabilité intraspécifique de la longueur du corps de différentes populations de collemboles au sein d'une base de données de traits à l'échelle européenne. Nous préconisons prendre en compte cette variabilité dans de futures études utilisant des valeurs proxy, en privilégiant la valeur de trait de la population concernée par les individus observés, en complétant au besoin les manques par une valeur de trait de portée continentale.

***

Ces travaux ont été publiés dans la revue *Functional Ecology* en 2018. Dans les pages suivantes nous présentons le corps de ce Chapitre 1, soit le texte et les figures de l'article dans leur version acceptée pour publication. La version éditeur est disponible en consultant la référence suivante :

Bonfanti, J., Hedde, M., Joimel, S., Krogh, P. H., Violle, C., Nahmani, J., & Cortet, J. (2018). Intraspecific body size variability in soil organisms at a European scale: Implications for functional biogeography. *Functional Ecology*, 32(11), 2562–2570. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13194

Intraspecific body size variability in soil organisms at a European scale: implications for functional biogeography

Authors & affiliations:

Jonathan Bonfanti (a),

Mickaël Hedde (b)

Sophie Joimel (c)

Paul Henning Krogh (d)

Cyrille Violle (a)

Johanne Nahmani (a)

Jérôme Cortet (a)

(a) CEFE, Univ. Paul Valéry Montpellier 3, Univ. Montpellier, EPHE, CNRS, IRD, Montpellier, France

(b) Eco&Sols, INRA, Université Montpellier, CIRAD, IRD, Montpellier SupAgro, Montpellier, France

(c) UMR ECOSYS, INRA, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, F-78850 Thiverval-Grignon, France

(d) Department of Bioscience, Aarhus University, P.O. Box 314, Vejlsøvej 25, DK-8600 Silkeborg, Denmark

Corresponding author: Jonathan Bonfanti

Postal address: CEFE UMR 5175, Bâtiment J, Université Paul-Valéry Montpellier 3, route de Mende, 34199 Montpellier Cedex 5, France

E-mail address: jonathan.bonfanti@univ-montp3.fr

Abstract

1. Investigating the functional facet of biodiversity provides ecologists with a deeper understanding of community assembly and ecosystem processes, from local to biogeographical scales. A central assumption in functional ecology is that interspecific trait variability is higher than intraspecific variability. The 'stable species hierarchy' hypothesis states that for similar species found in different environmental conditions, their species trait ranking is conserved. In this study, we applied this trait hierarchy concept prevalent in plant ecology to the growing field of soil functional ecology, for which newly developed trait databases are being increasingly used. However, to date there have been few attempts to test for patterns of intraspecific trait variability in these databases.

2. We thus aimed to characterize how such patterns might influence (i) a species hierarchy based on trait values, and (ii) the conclusions of a trait-based analysis at a community level. To examine this, we used Collembola body size data (extracted from the BETSI database) as model trait. The source consisted of four regional trait datasets (Poland, Scandinavia, Spain and UK) and one dataset for which species traits are defined at a continental (European) scale.

3. We found that, firstly, species were consistently ranked in all the trait datasets, although slight differences were observed between continental and northern European (i.e. Scandinavia and UK) trait datasets. In the two northern datasets, body size was higher (ca. 10%), indicating an intraspecific body size gradient from temperate to colder northern regions that we assumed could be explained by latitudinal patterns.

4. Secondly, using selected published species abundance matrices (from experimental studies), we calculated the community-weighted mean body size using various trait datasets. The findings showed that the slight discrepancies observed between trait datasets can lead to different conclusions.

5. This work confirms that properly defining the extent of intraspecific trait variability in databases is of primary importance in order to ensure robust conclusions. This is particularly important for databases hosting large scale data, that might be influenced by biogeographical patterns as latitudinal gradients. We recommend using a local regional trait dataset when available or, if not, a continental trait dataset. As trait databases are now commonly used tools for performing trait-based analyses, it is crucial to carefully select the data used to make inferences.

Keywords : trait, database, functional biogeography, intraspecific variability, species ranking, community-weighted mean, body size, Collembola.

1. Introduction

In recent decades, the 'functional trait' concept has been increasingly used in plant ecology (Violle et al., 2007), and more recently in soil organisms (Pey, Nahmani, et al., 2014). Investigating the functional facet of biodiversity provides ecologists with a deeper understanding of community assembly and ecosystem processes, from local to biogeographical scales (Violle et al., 2014). However, obtaining in-situ measured values of traits is not always feasible. To overcome this obstacle, the current strategy is to use trait values from literature or, if they exist, from trait databases (Burkhardt et al., 2014; Frimpong & Angermeier, 2009; Kattge et al., 2011; Pey, Laporte, et al., 2014). These values are then used as a proxy for individuals collected in the field. Yet as databases may aggregate data that concerns various ecosystems, climates and biomes (Hampton et al., 2013), the homogeneity and therefore representativeness of the information for the studied species can be questionable. This can then impact how the information should be used in a functional diversity analysis (Borgy et al., 2017).

One of the limitations of using a trait database is that, in most cases, one trait value per species (i.e. a mean value) is used for the analysis, which neglects individual variability despite the potential consequences of trait variation (Bolnick et al., 2011; Violle et al., 2012). Even at species level, variability in trait values can be observed in databases, due to intraspecific variability between individuals or between populations. This has been defined as intraspecific trait variability (ITV), and includes both genetic variability and phenotypic plasticity (Albert et al., 2011) expressed at intra-individual, inter-individual and inter-population levels. Trait databases that collect information from different geographical areas thus reflect inter-population variability, and could be divided into subsets of trait values corresponding to different 'populations'.

A central assumption in functional ecology is that interspecific trait variability is higher than intraspecific variability (Keddy 1992; Garnier et al. 2001; McGill et al. 2006). Indeed, the 'stable species hierarchy' hypothesis (Kazakou et al., 2014) states that for similar species found in different environmental conditions, their species ranking based on trait values is conserved, even if these values are different. This implies stability in the relative potential involvement of species in the functioning of ecosystems, as has been demonstrated for plants (Garnier et al., 2001). Yet recently community ecologists have pointed out the interest of taking into account intraspecific variability in the context of environmental change (Albert et al., 2011; Cianciaruso et al., 2009), notably to enhance the predictive power of models (Violle et al., 2014).

While functional biogeography has been highlighted as an emerging priority for studying soil ecology (Eisenhauer et al., 2017), few studies have addressed the links between collembolan traits and ecological gradients at continental scale (Salmon et al., 2014; Ulrich & Fiera, 2010), despite the fact that these animals are very abundant in most soil ecosystems. The studies that do exist used databases to estimate trait values, and then retained one trait value per species at the

scale of the continent without taking into account a potential biogeographical effect on species' ITV. We speculated whether regionally expressed ITV effects might impact results at European scale. However, obtaining a local trait dataset is not always possible. In that case, choosing the most appropriate trait dataset is of concern. Soil ecologists, like other ecologists, can use three types of trait datasets from the literature, depending on what is available: (i) a matching regional trait dataset (which covers the study area and is likely to reflect the specific local environment); (ii) a continental trait dataset; (iii) a non-matching regional trait dataset (from a region that is not too far from the study area).

Body size is a key trait that is widely used to predictively link organisms and ecosystem functioning through metabolism (Enquist et al., 2015; Hatton et al., 2015) and trophic interactions (Gravel et al., 2013). Body size is also extensively used in the growing field of soil functional ecology, e.g. for Collembola (Abgrall et al., 2016; Salmon et al., 2014; Santorufo et al., 2015), nematodes (Mulder & Vonk, 2011), earthworms (Pelosi et al., 2016) and spiders (Marliac et al., 2016). For Collembola, body length (a component of body size) allows the estimation of an individual's body mass (Petersen, 1975), so this trait is usually used to infer Collembola body mass in models (see e.g. de Vries et al. (2013); Tsiafouli et al. (2015)). Yet we know that Collembola mostly take part in ecosystem functioning through trophic interactions (Rusek, 1998). As prey, they represent a considerable abundance (Joimel et al., 2017) and thus biomass in soil. As consumers (decomposers), they are involved in organic matter decomposition (Hopkin, 1997); experimental studies have aimed to link this function in communities to microbial activity regulation (Cortet et al., 2003) and nutrient flow (Berg et al., 2001). To investigate their participation in ecosystem functioning, reliable information on Collembola body length therefore seems necessary.

In this study, we first tested whether defined populations from a trait database at the European scale conform to the stable species hierarchy hypothesis. Secondly, we assessed the ability of trait datasets corresponding to these different populations to generate consistent conclusions in functional diversity analyses. We did not expect biogeographical ITV differences to be large enough to lead to different conclusions in a trait-based analysis at community level. For this, we used BETSI, a trait database focusing on European soil organisms that is increasingly used by soil ecologists, with the aim to overcome part of the ordeals mentioned by Phillips et al. (2017).

2. Material and methods

2.1 Collembola body size data

We extracted body length values from the BETSI database (http://betsi.cesab.org/). BETSI includes data on 1292 European Collembola species, according to Fauna Europaea taxonomy (http://fauna-eu.org/). The data comes from European literature (identification keys and synopses) published since the early 20th century, which represents a fairly exhaustive source at

European scale. Literature details are given in the Annex 1.1. Two types of literature provide the data: (i) personal observations gathered from fieldwork in a given area, and (ii) observations compiled to provide information at Palearctic scale. Based on this, we split the initial dataset into five trait datasets: one continental and four regional (Poland, Scandinavia, Spain and UK).

2.2 A community-level evaluation of the 'stable hierarchy hypothesis'

To confront the trait datasets obtained from BETSI with community data, we compiled four published field community datasets. These concerned several ecological questions and were held at the same spatial scale (plot), with a comparable number of species in the species pool. For each type of community data, we explored if the effect of treatments on the body size community weighted mean (CWM) depends on the choice of the trait dataset. Two of the four community datasets were obtained from the VULCAN study, which was conducted in several European experimental sites with shrubland vegetation and aimed to test the effects of climate change on soil mesofauna (Petersen, 2011). Field plots were equipped with automatically controlled curtains that applied a drought (D) or warming (W) treatment, while control plots (C) received no treatment. Each treatment was replicated 5 times within 3 blocks at each site. Collembola were sampled from three vertical strata: (1) on aboveground plant parts, (2) soil surface, (3) soil cores. For this study, we used two datasets: the first from a site located in Denmark (VULCAN-DK) and the second from a site located in the UK (VULCAN-GB). The species pool was quantified as 25 and 22 species per site, respectively.

The third community dataset was from the GISFI study, which was conducted in northeastern France and aimed to assess the long-term impacts of soil pollution by metals, notably on soil mesofauna, in a phytoremediation context (Cébron et al., 2011; Ouvrard et al., 2011). Contaminated soil was transplanted to an experimental field equipped with lysimeters, and there received several treatments. We focused on four treatments: thermally treated soil, *Medicago sativa* and a mycorrhizal inoculate (TD); untreated soil, *Medicago sativa* and a mycorrhizal inoculate (MSM); untreated soil and spontaneous vegetation (VS); and untreated soil and the metal-tolerant *Noccaea caerulescens* (TC). Each treatment was replicated 4 times within 4 blocks. The site species pool was quantified as 32 species.

The fourth community dataset was from the ECOGEN study, which was conducted in several European experimental sites with annual maize crops. It aimed to test the effects of agricultural practices on soil fauna (Cortet et al., 2007). We only used one dataset, from the site located in Denmark, in which two treatments were applied: tillage (T) and reduced tillage (NT). Each treatment was replicated 4 times within 4 blocks. The site species pool was quantified as 28 species.

2.3 Data analysis

First, we tested the stable species hierarchy hypothesis on Collembola body size, using the continental trait dataset as a reference. In each of the five datasets, we calculated the mean body length for every species and log-transformed it for further analysis. Spearman's rank correlations were calculated to analyse species rankings between the continental and each regional dataset. We used linear models to describe the relationship between regional and continental body length values. Using a linear model, we verified for each species that the coefficient of variation of body length did not depend on body length per se (p-value>0.05), which means that the intraspecific variability observed in the whole database is equivalent for all sizes of species.

Secondly, we tested whether using continental or regional trait datasets influenced the conclusions of a trait-based study. For this, we calculated the community-weighted mean as follows: $CWM_{j,y} = \sum_{k=1}^{n_j} A_{k,j} \cdot z_k$ where n_j is the number of species sampled in plot j, $A_{k,j}$ is the relative abundance of species k in plot j, and z_k is the mean value of species k (Enquist et al., 2015). We calculated three sets of CWM values: one using the matching regional trait dataset (CWM_M), one using a non-matching regional trait dataset (CWM_{nM}) and one using the continental trait dataset (CWM_C). The matching and non-matching regional datasets were attributed using a climate-based Köppen-Geiger geographical classification (Kriticos et al., 2012). We attributed the Scandinavian data as a matching trait dataset to VULCAN-DK and ECOGEN species pools, and the UK data as a matching trait dataset to VULCAN-GB and GISFI species pools. Then, for each study, we compared the effects of treatments on CWM_M, CWM_{nM} and CWM_C to assess the congruence of the findings. For that purpose we used linear mixed-effect models. The CWMs were individually used as response variables, and treatments were used as fixed effects with the block as a random effect and Tukey HSD was used as a post-hoc test. There was a lack of congruence in conclusions when the responses of CWM_M, CWM_{nM} and CWM_C to treatments were not equivalent.

Finally, we investigated the contribution of two potential sources of lack of congruence, linked to CWM calculations, i.e. species composition heterogeneity (Bray-Curtis distances) and/or variability in body length values across trait datasets.

The analyses were performed with R software, version 3.4.0 (R Core Team, 2017), using the following R packages: "ade4" (Dray & Dufour, 2007), "FD" (Laliberté & Legendre, 2010), "ggplot2" (Wickham, 2016), "multcomp" (Hothorn et al., 2008), "nlme" (Pinheiro et al., 2017), "vegan" (Oksanen et al., 2017).

3. Results

3.1 Variability across trait datasets

Mean body length values for the 1292 Collembola species varied from 0.25 mm to 7.5 mm in the trait data extracted from the BETSI database.

Species body length in each regional dataset was highly and significantly correlated to the continental dataset (R^2 ranging from 0.90 to 0.94, Spearman's rank tests ρ ranging from 0.91 to 0.96) (Fig. 1.4). According to model parameters, body length did not differ between Poland, Spain and the continental trait datasets. Overall, body length in the UK dataset was ca. 14% greater (for all sizes of species), and ca. 8% greater in the Scandinavia dataset (mostly for small-sized species) than in the continental dataset, as shown by the significant intercept (respectively 0.14 and 0.08).

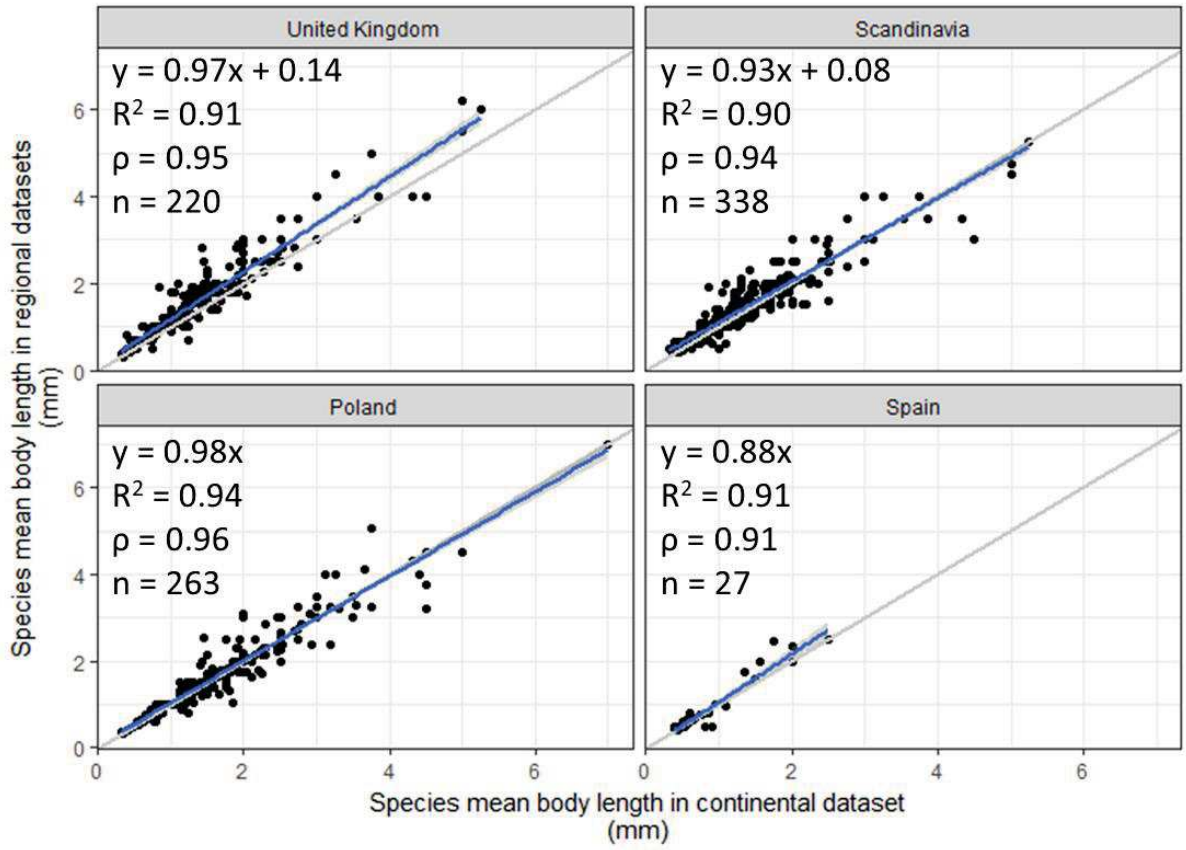


Figure 1.4 – Mean body length values for each Collembola species in each regional trait dataset versus the continental trait dataset: one dot corresponds to one species. n = the number of species; ρ (rho) = the Spearman's rank correlation coefficient; blue line = the linear model describing regional values; grey line = 1:1 line; linear models are described with the y = ax + b form in addition to the R-squared coefficient. All shown parameters (slope, intercept, R-squared) are highly significant (p<0.001) and have been estimated with log-transformed mean body length values.

3.2 Sensitivity of CWM to ITV using different trait datasets

We observed congruent conclusions when using different trait datasets in five of eight cases (Table 1.1). This means that even if CWM values change when using different trait datasets, the treatment CWM will be similarly ranked regardless of the trait dataset used. Congruent conclusions arose from (i) non-significant effects of treatment on CWM (VULCAN-GB strata 1, VULCAN DK strata 1, 2 and 3) or (ii) significantly different effects of treatment (VULCAN-GB strata 2). In three study cases (VULCAN-GB strata 3, GISFI, ECOGEN-DK), conclusions diverged. In VULCAN-GB strata 3 and ECOGEN-DK cases, using the continental trait dataset led to differing conclusions than those from both matching and non-matching regional datasets. In the GISFI case,

the three trait datasets resulted in different conclusions in the effects of treatment: the Scandinavian trait dataset showed no significant effect while the UK and continental trait datasets showed significant divergent effects. The three cases with a lack of congruence were characterized by a significantly higher dissimilarity in species composition between treatments (Kolmogorov-Smirnov test, $p < 0.05$), than in the five cases with no such lack of congruence.

Table 1.1 - Benchmarking the ecological conclusions of several abundance datasets by using three different body size trait datasets. Effects of treatments are based on community-weighted mean trait values. Congruence = 1 when the effects of treatments are equivalent regardless of the trait dataset used, otherwise congruence = 0. Capital letters indicate the treatments in each study. Lower-case letters indicate statistical differences between treatments ($p < 0.05$), ns = not significant. Abbreviations for treatments: in VULCAN, drought (D), warming (W), control plots (C); in GISFI, thermally treated soil, Medicago sativa and a mycorrhizal inoculate (TD); untreated soil, Medicago sativa and a mycorrhizal inoculate (MSM); untreated soil, spontaneous vegetation (VS); untreated soil, Noccaea caerulescens (TC); in ECOGEN, tillage (T), reduced tillage (NT).

Abundance dataset	Strata sampled	Continental trait dataset	UK trait dataset	Scandinavia trait dataset	Congruence
VULCAN-GB	1: aboveground plant parts	ns	ns	ns	1
	2: litter	D (b); C (ab); W (a)	D (b); C (ab); W (a)	D (b); C (ab); W (a)	1
	3: soil	ns	C (b); W (b); D (a)	C (b); W (b); D (a)	0
GISFI	soil	MSM (b); VS (a); TD (a); TC (a)	MSM (b); TC (ab); VS (a); TD (a)	ns	0
VULCAN-DK	1: aboveground plant parts	ns	ns	ns	1
	2: litter	ns	ns	ns	1
	3: soil	ns	ns	ns	1
ECOGEN-DK	soil	T (a) ; NT (b)	ns	ns	0

4. Discussion

Using a European-scale soil fauna trait database, our results clearly confirmed the stable species hierarchy hypothesis. Furthermore, the findings showed that intraspecific trait variability (ITV) should be taken into account at large scale, including studies related to biogeographical questions. These results indicate the importance of choosing the most appropriate trait dataset, when obtained from literature, to be used for local-scale collected data.

4.1 Species hierarchy using body size

The stable species hierarchy hypothesis was confirmed for European Collembola body length based on comparing rankings between each regional dataset and the continental trait dataset (Fig. 1.4). Ranking correlations were highly significant, and Spearman's rho coefficients were very high, ranging from 0.91 to 0.96. In similar frameworks for functional traits commonly used in plants, significant Spearman rho coefficients ranged from 0.51 to 0.92 (Borgy et al., 2017) and 0.69 to 0.95 (Kazakou et al., 2014). This question is essential since ITV may alter species ranking and ordination (Albert al., 2010). As a functional consequence, the intraspecific variability of collembolan body length as mentioned by (Garnier et al., 2001) could reflect a stable functioning hierarchy. One implication (which would need to be tested) would be that, regardless of latitude, the species' relative contribution to ecological function remains constant.

The findings showed that two regional datasets (Scandinavia and UK) presented a slight but highly significant difference in species mean trait values compared to the continental dataset. In contrast, when comparing measured trait values (on a field scale) and database trait values (on a global scale), Kazakou et al., (2014) demonstrated that both mean trait values and species ranking remained consistent for most tested plant traits. We consider that the variability observed between Collembola trait datasets in BETSI may arise from (i) biological mechanisms per se, but also from (ii) trait metadata, as discussed below.

4.2 Biological variability of traits in Collembola

Concerning possible biological sources of trait variability, several authors mention that ITV may be observed and recommend taking it into account, especially at local and regional geographical scales. Intraspecific trait variability describes the amplitude of one trait value for individuals belonging to the same species and has two causes: phenotypic plasticity and genetic differentiation of populations. In Collembola, Rougerie et al., (2006) assumed that phenotypic plasticity based on morphological traits could reflect the ability of a species to acclimate to different regional climates at the European scale, which may lead to taxonomic revaluation (Wallace, 1973), and could also reflect an ongoing speciation process due to reproductive isolation. When morphological traits remain constant, genetic differentiation may occur (Porco et al., 2012), retracing the evolutionary history of disconnected populations. This could be related

to the low migration abilities of Collembola observed experimentally (Dunger et al., 2002; Ojala & Huhta, 2001). More generally, it has been suggested that the latitudinal gradient is involved in speciation rates, as higher temperatures favour biological rates and thus genetic divergence between populations (Mittelbach et al., 2007). However, such a conclusion seems premature, especially for insects and ectotherms (Evans & Gaston, 2005). Lastly, in both causes of ITV, the biogeographical distribution of the animal populations is involved.

In our study, results showed significantly greater body length values at species level in the two northern trait datasets (Scandinavia and UK) compared to the continental dataset, suggesting an effect of biogeography on ITV. Indeed, Bergmann's rule theorizes that within a genus, individuals are larger in colder environments, i.e. at higher latitudes (Bergmann, 1847). This has been shown for large animals (Freckleton et al., 2003) at species level and also inferred for individuals within species (Mayr, 1956), although this latter is under debate (Blackburn et al., 1999). However, the viability of Bergmann's rule for insects and more generally for arthropods (Mousseau, 1997) is subject of discussion. It appears that for these organisms, Bergmann's rule may depend on body size per se: that is, larger arthropods tend to conform to it more than smaller ones (Blanckenhorn & Demont, 2004).

At a European scale, patterns concerning collembolan body size are less clear regarding a strict application of Bergmann's rule. Ulrich & Fiera (2010) have shown that at country level, peak mean body size appears at intermediate latitudes (around 45°N), and to a lesser extent in extreme northern latitudes (around 80°N). These findings differ from those in our study, in which the body size in Scandinavia and UK trait datasets (an area with a latitude around 50–60°N) present higher values than in the continental dataset. Large body size in Collembola may play a protective role against desiccation, which can occur in cold (e.g. northern latitude) habitats (Kærsgaard et al., 2004). So this characteristic could be positively selected in these regions. Whatever the role of latitude and Bergmann's rule in Collembola, intra- and interspecific mechanisms may not be mutually exclusive: while the longest Collembola species occur at intermediate latitudes, within species, the longest populations occur in northern areas.

4.3 Sources of intraspecific trait variability: the importance of metadata

Apart from the biological mechanisms described above, the metadata of the trait information in the databases may contribute to ITV. The body length data was at some point obtained through observations and measurements of individual organisms in different European locations, and these processes could be experimenter-dependent. However, we believe that variability due to this factor is low, as collembolan body length has been measured for decades using a common method (Gisin, 1960) based on easy-to-use materials in the laboratory. Since the body length of Collembola ranges from ca. 0.2 to 8 mm, we might expect a higher variability in the measurements of small species. The independence of body length amplitude and body length per se demonstrates the robustness of the measurement method. Furthermore, this method has been

generalized and proposed as a standard for the most-investigated soil invertebrates, for which the need for a standard measurement method has recently been underlined (Moretti et al., 2016). This trend for soil fauna follows a more general trend in ecology, which started with plants (Cornelissen et al., 2003) and is still ongoing (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

We also analysed the definition of raw trait value data from different sources in the literature. Several authors did not provide the exact definition of the given body length value: it may correspond to a minimum–maximum range, a series of several values (illustrating sexual dimorphism, for example), or a mean value for which the associated variability is not given. In a recent study, Borgy et al. (2017) proposed that the number of individual trait values per species (NIV) used to calculate the species' mean trait value (MTV) should be equal to 35, which corresponds to an accurate estimate (5% estimation error). But even in the TRY global database of plant traits, which assembles a very large amount of data, this condition is mostly unfulfilled. In our case, we had to homogenize the collected data, choosing to standardize the quality of species-level trait information: we worked with one mean body length value for each species from each literature source. We are aware that, as in other studies, using one literature-based trait value per species might be a limit in estimating the actual CWM of traits (Violle et al., 2012). Notably, in Collembola and at the community level, two factors of importance can be mentioned: sex ratio, when species present an important sexual dimorphism, and the proportion of juveniles, being smaller than adults. Concerning male/female sizes, BETSI uses a fuzzy coding so we assume that the mean value we used partly balances this bias. In the community data that we used, the proportion of juveniles is unknown, thus they count as adults in the CWM calculations, that can consequently be overestimated. We finally observed that the Palearctic literature may cite the country-based literature. Consequently, the information in the continental trait dataset may be partly composed of raw information from regional datasets. However, the low number of dots on the 1:1 lines of Figure 1.4 allows us to conclude that this redundancy in body length values between datasets is a marginal phenomenon.

4.4 Consequences of trait variability on community-weighted mean values

In contrast to what we hypothesized, we found that in an experimental study different trait datasets may lead to different conclusions, based on the effects of treatments on the CWMs. In theoretical approaches, ITV has previously been shown to account for a significant proportion of total trait variation at species and community levels (Siefert et al., 2015). For plants, this is especially true in three cases: at local geographical scales, for whole-organism traits, and in species-poor communities. It has thus been proven that CWM is sensitive to ITV. In a more practical approach, we aimed to test several available trait datasets on observed field-sampled community data. Our results indicate the importance of the choice of the trait dataset to use when no trait measure is available for calculating CWM. Trait datasets benchmarking highlighted that almost one-third of cases led to differing conclusions depending on the use of matching regional,

non-matching regional or continental datasets. As we used a CWM metric, by construction, such a lack of congruence may be due to (i) variability in community composition between treatments, or (ii) variability in trait values between trait datasets. Concerning the latter, our results showed that the amplitude of variability in trait information was not significant. This is consistent with (Albert et al., 2011), who stated that in site-centred studies, such as those we selected for this study, it can be found that the effect of species turnover is larger than that of intraspecific variability on CWM. This is in line with the conclusions of de Bello et al. (2013), which showed that a mean trait value approach (such as CWM) is more effective in the case of environmental filtering effects, as in our study, while a trait amplitude approach is more effective for detecting interaction effects within communities.

Concerning the variability in community composition between treatments, if the dissimilarity is low, then the trait matrices (matching regional, non-matching regional and continental) provide similar information, as they are highly correlated. Our results showed that all cases that lacked congruence belonged to studies in which a high level of dissimilarity in community composition was observed. In this case, two possibilities may arise: if treatments share the same dominant species, CWM conclusions are not affected. Otherwise, even if the trait datasets are highly correlated and the species hierarchy is retained, slight differences in species mean trait values between datasets lead to different CWM values that affect the study's conclusions. This confirms the sensitivity of CWM to abundance variability. As in taxonomic studies, it seems important to complement CWM with functional indices in order to more comprehensively characterize the functional biodiversity of a community (Enquist et al., 2015; Pla et al., 2012), depending on the study goals (Albert et al. 2010) – notably to explore soil functioning (Heemsbergen, 2004). Indeed, it has been shown that commonly used functional indices are also sensitive to intraspecific variability in one trait value (de Bello et al., 2011; Albert et al., 2012), so we could conjecture that this sensitivity might be comparable when using several slightly different 'population' trait datasets based on mean trait values.

In contrast to our expectations, after benchmarking three regional 'population' trait datasets, we observed that every time a lack of congruence occurred, this was due to either the continental or the non-matching regional trait dataset. We inferred that the continental trait dataset was not involved in the lack of congruence versus the matching regional trait dataset, as the former is based on Palearctic literature and thus should present body length values valuable at continental scale. However, the results encourage the use of a local trait dataset as the priority choice in a trait-based analysis, if one is available. Otherwise, since missing trait data should be avoided (Májeková et al., 2016), a continental trait dataset (and thus Palearctic literature) should be used with caution, especially when calculating community-based metrics. We thus recommend ensuring that dominant species in a community (in terms of abundance) do not present an ITV

that is too high at the European scale, *a fortiori* when the community being studied has high variability in species composition.

Acknowledgements

JB received a PhD grant from Université Paul-Valéry Montpellier 3. CV received support from the European Research Council (ERC) Starting Grant Project 'Ecophysiological and biophysical constraints on domestication in crop plants' (Grant ERC-StG-2014-639706-CONSTRAINTS). We would like to thank Sandrine Salmon, Céline Pernin, Lucia Santorufo, Quentin Vincent, and all other BETSI database project managers and contributors. We also thank Henning Petersen for the VULCAN Collembola data. We are grateful to our colleagues from the TEBIS network for their constructive remarks. We are thankful to the anonymous reviewers for their enthusiastic answers and their relevant help in order to improve the manuscript.

Data accessibility

The dataset used in the present study, resulting from the BETSI data request on Collembola body size trait is freely accessible online (Bonfanti, 2018), http://doi.org/10.5281/zenodo.1292461

Authors' contribution

- JB, JC and MH conceived the ideas and designed the methodology;
- JN and SJ collected the data;
- JB and MH analysed the data;
- CV and PHK revised the methods and added important intellectual contents;
- JB and JC led the writing of the manuscript.

All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

References

Abgrall, C., Chauvat, M., Langlois, E., Hedde, M., Mouillot, D., Salmon, S., … Forey, E. (2016). Shifts and linkages of functional diversity between above- and below-ground compartments along a flooding gradient. Functional Ecology. doi:10.1111/1365-2435.12718

Albert, Cécile H., de Bello, F., Boulangeat, I., Pellet, G., Lavorel, S., & Thuiller, W. (2012). On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. Oikos, 121(1), 116–126. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19672.x

Albert, Cécile H., Grassein, F., Schurr, F. M., Vieilledent, G., & Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 13(3), 217–225. doi:10.1016/j.ppees.2011.04.003

Albert, Cécile Hélène, Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Douzet, R., Aubert, S., & Lavorel, S. (2010). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits: Intra- vs. interspecific variability in plant traits. Functional Ecology, 24(6), 1192–1201. doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01727.x

Albert, Cécile Hélène, Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., & Lavorel, S. (2010). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. Journal of Ecology, 98(3), 604–613. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01651.x

Berg, M., De Ruiter, P., Didden, W., Janssen, M., Schouten, T., & Verhoef, H. (2001). Community food web, decomposition and nitrogen mineralisation in a stratified Scots pine forest soil. Oikos, 94(1), 130–142.

Bergmann, C. von. (1847). Über die Verhältnisse der wärmeokönomie der Thiere zu ihrer Grösse. Göttinger Studien, 3, 595–708.

Blackburn, T. M., Gaston, K. J., & Loder, N. (1999). Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. Diversity and Distributions, 5(4), 165–174.

Blanckenhorn, W. U., & Demont, M. (2004). Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? Integrative and Comparative Biology, 44(6), 413–424.

Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., … Vasseur, D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. Trends in Ecology & Evolution, 26(4), 183–192. doi:10.1016/j.tree.2011.01.009

Bonfanti, J. (2018, June 20). Body length trait values from the BETSI database, on all Collembola species, all literature sources, requested on 01-06-2017 [Data set]. Zenodo. Retrieved from http://doi.org/10.5281/zenodo.1292461

Borgy, B., Violle, C., Choler, P., Garnier, E., Kattge, J., Loranger, J., … Viovy, N. (2017). Sensitivity of community-level trait-environment relationships to data representativeness: A test for functional biogeography. Global Ecology and Biogeography, 26(6), 729–739. doi:10.1111/geb.12573

Burkhardt, U., Russell, D. J., Decker, P., Döhler, M., Höfer, H., Lesch, S., … Xylander, W. E. R. (2014). The Edaphobase project of GBIF-Germany—A new online soil-zoological data warehouse. Applied Soil Ecology, 83, 3–12. doi:10.1016/j.apsoil.2014.03.021

Cébron, A., Cortet, J., Criquet, S., Biaz, A., Calvert, V., Caupert, C., … Leyval, C. (2011). Biological functioning of PAH-polluted and thermal desorption-treated soils assessed by fauna and microbial bioindicators. Research in Microbiology, 162(9), 896–907.

Cianciaruso, M. V., Batalha, M. A., Gaston, K. J., & Petchey, O. L. (2009). Including intraspecific variability in functional diversity. Ecology, 90(1), 81–89.

Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., … Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 51(4), 335. doi:10.1071/BT02124

Cortet, J., Griffiths, B. S., Bohanec, M., Demsar, D., Andersen, M. N., Caul, S., … Henning Krogh, P. (2007). Evaluation of effects of transgenic Bt maize on microarthropods in a European multi-site experiment. Pedobiologia, 51(3), 207–218. doi:10.1016/j.pedobi.2007.04.001

Cortet, J., Joffre, R., Elmholt, S., & Krogh, P. H. (2003). Increasing species and trophic diversity of mesofauna affects fungal biomass, mesofauna community structure and organic matter decomposition processes. Biology and Fertility of Soils, 37(5), 302–312.

de Bello, F., Carmona, C. P., Mason, N. W. H., Sebastià, M.-T., & Lepš, J. (2013). Which trait dissimilarity for functional diversity: trait means or trait overlap? Journal of Vegetation Science, 24(5), 807–819. doi:10.1111/jvs.12008

de Bello, F., Lavorel, S., Albert, C. H., Thuiller, W., Grigulis, K., Dolezal, J., … Lepš, J. (2011). Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity: Intraspecific variability in functional diversity. Methods in Ecology and Evolution, 2(2), 163–174. doi:10.1111/j.2041-210X.2010.00071.x

de Vries, F. T., Thebault, E., Liiri, M., Birkhofer, K., Tsiafouli, M. A., Bjornlund, L., … Bardgett, R. D. (2013). Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems. Proceedings of the National Academy of Sciences, 110(35), 14296–14301. doi:10.1073/pnas.1305198110

Dray, S., & Dufour, A.-B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. Journal of Statistical Software, 22(4), 1–20.

Dunger, W., Schulz, H.-J., & Zimdars, B. (2002). Colonization behaviour of Collembola under different conditions of dispersal: Proceedings of the Xth international Colloquium on Apterygota, České Budějovice 2000: Apterygota at the Beginning of the Third Millennium. Pedobiologia, 46(3–4), 316–327.

Eisenhauer, N., Antunes, P. M., Bennett, A. E., Birkhofer, K., Bissett, A., Bowker, M. A., … others. (2017). Priorities for research in soil ecology. Pedobiologia, 63, 1–7.

Enquist, B. J., Norberg, J., Bonser, S. P., Violle, C., Webb, C. T., Henderson, A., … Savage, V. M. (2015). Scaling from Traits to Ecosystems. In Advances in Ecological Research (Vol. 52, pp. 249–318). Elsevier. Retrieved from http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065250415000070

Evans, K. L., & Gaston, K. J. (2005). Can the evolutionary-rates hypothesis explain species-energy relationships? Functional Ecology, 19(6), 899–915. doi:10.1111/j.1365-2435.2005.01046.x

Freckleton, R. P., Harvey, P. H., & Pagel, M. (2003). Bergmann's Rule and Body Size in Mammals. The American Naturalist, 161(5), 821–825. doi:10.1086/374346

Frimpong, E. A., & Angermeier, P. L. (2009). Fish Traits: A Database of Ecological and Life-history Traits of Freshwater Fishes of the United States. Fisheries, 34(10), 487–495. doi:10.1577/1548-8446-34.10.487

Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelier, P., Ducout, B., … Navas, M.-L. (2001). Consistency of species ranking based on functional leaf traits. New Phytologist, 152(1), 69–83. doi:10.1046/j.0028-646x.2001.00239.x

Gisin, H. (1960). Collembolenfauna europas. Museum d'Histoire Naturelle. Genève, Switzerland: Imprimerie de "La Tribune de Genève".

Gravel, D., Poisot, T., Albouy, C., Velez, L., & Mouillot, D. (2013). Inferring food web structure from predator-prey body size relationships. Methods in Ecology and Evolution, 4(11), 1083–1090. doi:10.1111/2041-210X.12103

Hampton, S. E., Strasser, C. A., Tewksbury, J. J., Gram, W. K., Budden, A. E., Batcheller, A. L., … Porter, J. H. (2013). Big data and the future of ecology. Frontiers in Ecology and the Environment, 11(3), 156–162. doi:10.1890/120103

Hatton, I. A., McCann, K. S., Fryxell, J. M., Davies, T. J., Smerlak, M., Sinclair, A. R. E., & Loreau, M. (2015). The predator-prey power law: Biomass scaling across terrestrial and aquatic biomes. Science, 349(6252), aac6284–aac6284. doi:10.1126/science.aac6284

Heemsbergen, D. A. (2004). Biodiversity Effects on Soil Processes Explained by Interspecific Functional Dissimilarity. Science, 306(5698), 1019–1020. doi:10.1126/science.1101865

Hopkin, S. P. (1997). Biology of the Springtails : (Insecta: Collembola): (Insecta: Collembola). OUP Oxford.

Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. Biometrical Journal, 50(3), 346–363. doi:10.1002/bimj.200810425

Joimel, S., Schwartz, C., Hedde, M., Kiyota, S., Krogh, P. H., Nahmani, J., … Cortet, J. (2017). Urban and industrial land uses have a higher soil biological quality than expected from physicochemical quality. Science of The Total Environment, 584–585, 614–621. doi:10.1016/j.scitotenv.2017.01.086

Kærsgaard, 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(1), 5–15. doi:10.1016/j.jinsphys.2003.09.003

Kattge, J., DíAz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., BöNisch, G., … Wirth, C. (2011). TRY - a global database of plant traits. Global Change Biology, 17(9), 2905–2935. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x

Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kattge, J., & Garnier, E. (2014). Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? Journal of Vegetation Science, 25(1), 235–247. doi:10.1111/jvs.12066

Keddy, P. A. (1992). A Pragmatic Approach to Functional Ecology. Functional Ecology, 6(6), 621. doi:10.2307/2389954

Kriticos, D. J., Webber, B. L., Leriche, A., Ota, N., Macadam, I., Bathols, J., & Scott, J. K. (2012). CliMond: global high-resolution historical and future scenario climate surfaces for bioclimatic modelling: CliMond: climate surfaces for bioclimatic modelling. Methods in Ecology and Evolution, 3(1), 53–64. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00134.x

Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology, 91(1), 299–305. doi:10.1890/08-2244.1

Májeková, M., Paal, T., Plowman, N. S., Bryndová, M., Kasari, L., Norberg, A., … de Bello, F. (2016). Evaluating Functional Diversity: Missing Trait Data and the Importance of Species Abundance Structure and Data Transformation. PLOS ONE, 11(2), e0149270. doi:10.1371/journal.pone.0149270

Marliac, G., Mazzia, C., Pasquet, A., Cornic, J.-F., Hedde, M., & Capowiez, Y. (2016). Management diversity within organic production influences epigeal spider communities in apple orchards. Agriculture, Ecosystems & Environment, 216, 73–81. doi:10.1016/j.agee.2015.09.026

Mayr, E. (1956). Geographical character gradients and climatic adaptation. Evolution, 10(1), 105–108.

McGill, B., Enquist, B., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology & Evolution, 21(4), 178–185. doi:10.1016/j.tree.2006.02.002

Mittelbach, G. G., Schemske, D. W., Cornell, H. V., Allen, A. P., Brown, J. M., Bush, M. B., … Turelli, M. (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. Ecology Letters, 10(4), 315–331. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01020.x

Moretti, M., Dias, A. T. C., de Bello, F., Altermatt, F., Chown, S. L., Azcárate, F. M., … Berg, M. P. (2016). Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. Functional Ecology, 31(3), 558–567. doi:10.1111/1365-2435.12776

Mousseau, T. A. (1997). Ectotherms Follow the Converse to Bergmann's Rule. Evolution, 51(2), 630. doi:10.2307/2411138

Mulder, C., & Vonk, J. A. (2011). Nematode traits and environmental constraints in 200 soil systems: scaling within the 60–6000 μm body size range: Ecological Archives E092-171. Ecology, 92(10), 2004–2004. doi:10.1890/11-0546.1

Ojala, R., & Huhta, V. (2001). Dispersal of microarthropods in forest soil. Pedobiologia, 45(5), 443–450.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., … Wagner, H. (2017). vegan: Community Ecology Package, version 2.4-3, https://CRAN.R-project.org/package=vegan.

Ouvrard, S., Barnier, C., Bauda, P., Beguiristain, T., Biache, C., Bonnard, M., … Leyval, C. (2011). In Situ Assessment of Phytotechnologies for Multicontaminated Soil Management. International Journal of Phytoremediation, 13(sup1), 245–263. doi:10.1080/15226514.2011.568546

Pelosi, C., Pey, B., Caro, G., Cluzeau, D., Peigné, J., Bertrand, M., & Hedde, M. (2016). Dynamics of earthworm taxonomic and functional diversity in ploughed and no-tilled cropping systems. Soil and Tillage Research, 156, 25–32. doi:10.1016/j.still.2015.07.016

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., … Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 61(3), 167. doi:10.1071/BT12225

Petersen, H. (1975). Estimation of dry weight, fresh weight and calorific content of various Collembolan species. Pedobiologia, 15, 222–243.

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.

Pey, B., Laporte, M.-A., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Caro, G., … Hedde, M. (2014). A Thesaurus for Soil Invertebrate Trait-Based Approaches. PLoS ONE, 9(10), e108985. doi:10.1371/journal.pone.0108985

Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., … Hedde, M. (2014). Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. Basic and Applied Ecology, 15(3), 194–206. doi:10.1016/j.baae.2014.03.007

Phillips, H. R. P., Cameron, E. K., Ferlian, O., Türke, M., Winter, M., & Eisenhauer, N. (2017). Red list of a black box. Nature Ecology & Evolution, 1(4), 0103. doi:10.1038/s41559-017-0103

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & R Core Team. (2017). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models, version 3.1-131, URL: https://CRAN.R-project.org/package=nlme.

Pla, L., Casanoves, F., & Di Rienzo, J. (2012). Functional Diversity Indices. In L. Pla, F. Casanoves, & J. Di Rienzo, Quantifying Functional Biodiversity (pp. 27–51). Dordrecht: Springer Netherlands. Retrieved from http://link.springer.com/10.1007/978-94-007-2648-2_3

Porco, D., Potapov, M., Bedos, A., Busmachiu, G., Weiner, W. M., Hamra-Kroua, S., & Deharveng, L. (2012). Cryptic Diversity in the Ubiquist Species Parisotoma notabilis (Collembola, Isotomidae): A Long-Used Chimeric Species? PLoS ONE, 7(9), e46056. doi:10.1371/journal.pone.0046056

Rougerie, R., Deharveng, L., Porco, D., & Bedos, A. (2006). Geographical barriers and ecological gradients: Geographical distribution of the subspecies and morphotypes of Deutonura deficiens Deharveng, 1979 (Collembola: Neanuridae). Pedobiologia, 50(2), 83–93. doi:10.1016/j.pedobi.2005.09.003

Rusek, J. (1998). Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. Biodiversity & Conservation, 7(9), 1207–1219. doi:10.1023/A:1008887817883

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. doi:10.1016/j.soilbio.2014.04.002

Santorufo, L., Cortet, J., Nahmani, J., Pernin, C., Salmon, S., Pernot, A., … 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. doi:10.1016/j.ejsobi.2015.07.003

Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., … Wardle, D. A. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. Ecology Letters, 18(12), 1406–1419. doi:10.1111/ele.12508

Tsiafouli, M. A., Thébault, E., Sgardelis, S. P., de Ruiter, P. C., van der Putten, W. H., Birkhofer, K., … Hedlund, K. (2015). Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. Global Change Biology, 21(2), 973–985. doi:10.1111/gcb.12752

Ulrich, W., & Fiera, C. (2010). Environmental correlates of body size distributions of European springtails (Hexapoda: Collembola): Body size distributions of European springtails. Global Ecology and Biogeography, 19(6), 905–915. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00565.x

Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., … Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. Trends in Ecology & Evolution, 27(4), 244–252. doi:10.1016/j.tree.2011.11.014

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(5), 882–892. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x

Violle, C., Reich, P. B., Pacala, S. W., Enquist, B. J., & Kattge, J. (2014). The emergence and promise of functional biogeography. Proceedings of the National Academy of Sciences, 111(38), 13690–13696. doi:10.1073/pnas.1415442111

Wallace, M. M. H. (1973). The taxonomy and distribution of Sminthurus viridis and related species (Collembola: Sminthuridae) in Western Europe and Morocco. Rev. Écol. Biol. Sol, 10, 221–224.

Wickham, H. (2016). ggplot2: elegant graphics for data analysis (Second edition). Cham: Springer.

Annex 1.1

Part 1: Venn-Diagram illustrating the BETSI traits datasets and associated literature

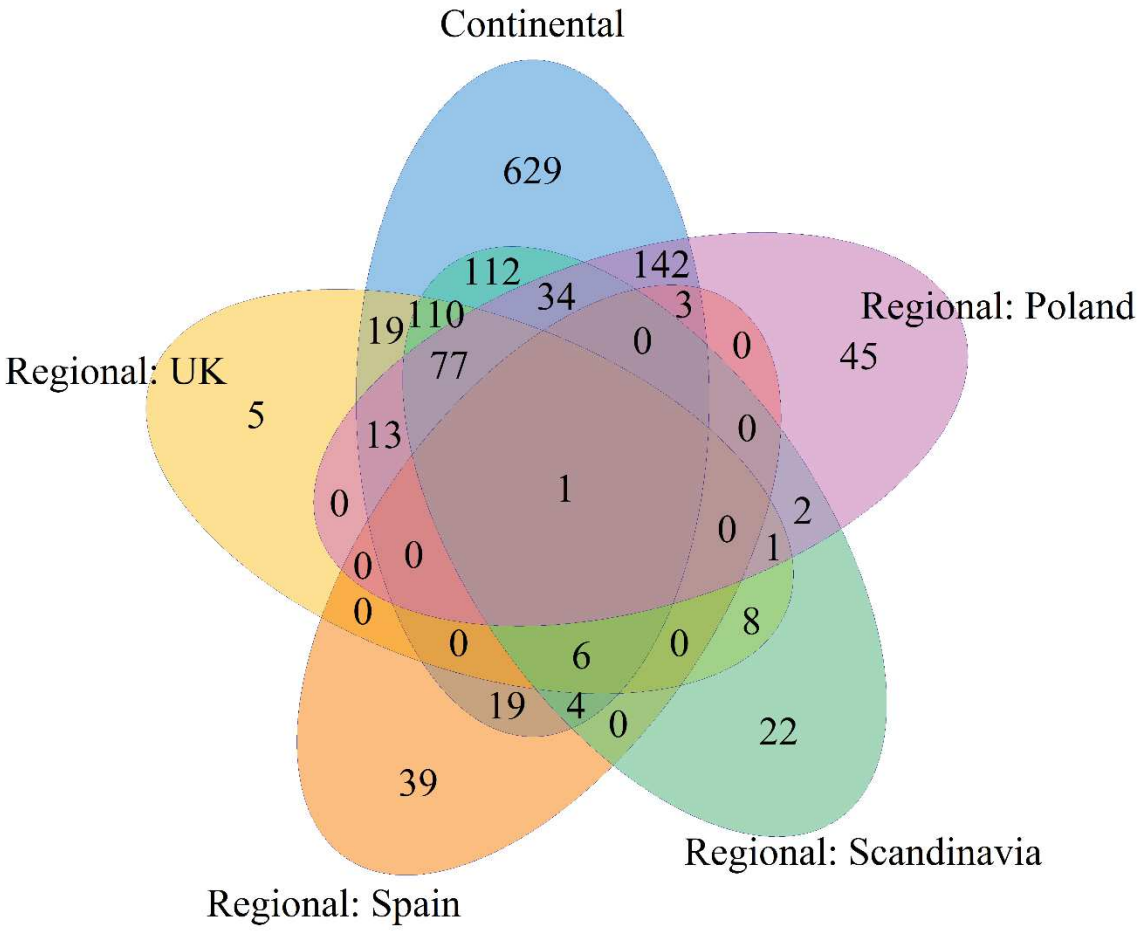


Figure Annex 1.1.1 - Venn diagram representing the number of Collembola species per trait dataset and their distribution in the BETSI database (data extracted in June 2017). Each number gives the number of species strictly shared by each overlapping ellipses. Trait datasets are based on the following literature sources: continental (Dunger, 1999; Dunger and Schlitt, 2011; Gisin, 1960; Jordana, 2012; Potapov, 2001; Thibaud et al., 2004; Zimdars, 1994), regional: Poland (Stach, 1963, 1960, 1957, 1956, 1954, 1951, 1947), regional: Scandinavia: (Fjellberg, 2007, 1998), regional: Spain (Arbea and Jordana, 1991; Jordana and Ariño, 1994), regional: UK (Hopkin, 2007).

The diagram was created under R software, using the following R package : Hanbo Chen (2016). VennDiagram: Generate High-Resolution Venn and Euler Plots. R package version 1.6.17. https://CRAN.R-project.org/package=VennDiagram

Part 2: Literature sources in the BETSI Collembola body length data, as requested on 01-06-2017 (data available on http://doi.org/10.5281/zenodo.1292461)

Arbea, J.I., Jordana, R., 1991. Colémbolos de Navarra (Norte de la Península Ibérica). I. Orden Poduromorpha (Collembola). Publicaciones de Biologia de la Universidad de Navarra, Pamplona.

Dunger, W., 1999. Synopses on Palaearctic Collembola. 2. Symphypleona. Staatliches Museum für Naturkunde.

Dunger, W., Schlitt, B., 2011. Synopses on Palaearctic Collembola, Volume 6, Part 1: Onychiuroidea: Tullbergiidae (2011): NHBS: Dunger and Bettina Schlitt, Staatliches Museum für Naturkunde. ed.

Fjellberg, A., 2007. Collembola of Fennoscandia and Denmark, Part II: Entomobryomorpha and Symphypleona. Taylor & Francis Group Ebsco Publishing [distributor, Philadelphia; Ipswich.

Fjellberg, A., 1998. The Collembola of Fennoscandia and Denmark, Part I: Poduromorpha, Fauna entomologica Scandinavica. Brill, Leiden ; Boston.

Gisin, H., 1960. Collembolenfauna Europas, Muséum d'Histoire Naturelle. ed. Genève.

Hopkin, S.P., 2007. A Key to the Collembola (springtails) of Britain and Ireland. FSC.

Jordana, R., 2012. Synopses on Palaearctic Collembola, Volume 7, Part 1: Capbryinae & Entomobryini. Staatliches Museum für Naturkunde.

Jordana, R., Ariño, A.H., 1994. Nuevas especies de colémbolos de la familia Onychiuridae de la Península Ibérica y de los Pirineos Occidentales. Publicaciones de Biologia de la Universidad de Navarra, Pamplona.

Potapov, M., 2001. Synopses on Palaearctic Collembola, Volume 3: Isotomidae. Staatliches Museum für Naturkunde.

Stach, J., 1963. The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects. Tribe Entomobryini. Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Krakow.

Stach, J., 1960. The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects. Tribe Orchesellini. Panstwowe Wydawnictwo Naukowe.

Stach, J., 1957. The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects. Families Neelidae and Dicyrtomidae. Panstwowe Wydawnictwo Naukowe.

Stach, J., 1956. The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects. Family Sminthuridae. Panstwowe Wydawnictwo Naukowe.

Stach, J., 1954. The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects. Family Onychiuridae. Panstwowe Wydawnictwo Naukowe.

Stach, J., 1951. The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects. Family Bilobidae. Nakladem Polskiej Akademii Umiejetnosci, Krakow.

Stach, J., 1947. The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects. Family Isotomidae. Nakladem Polskiej Akademii Umiejetnosci.

Thibaud, J.-M., Schulz, H.-J., Gama Assalino, M.M. da, 2004. Synopses on Palaearctic Collembola, Volume 4: Hypogastruridae. Staatliches Museum für Naturkunde, Görlitz, Germany.

Zimdars, B., 1994. Synopses on Palaearctic Collembola. 1. Introduction, Tullbergiinae Bagnall, 1935. Staatliches Museum für Naturkunde.

Chapitre 2

Écomorphoses chez les collemboles d'Europe : état de l'art, distribution et utilisation potentielle comme indicateur des changements climatiques

Résumé

Partie A – État de l'art

Les collemboles sont connus pour mettre en place plusieurs mécanismes de polymorphisme (capacité d'un organisme à se présenter sous différentes formes) au cours de leur cycle de vie. La plupart sont des étapes obligatoires dans l'histoire de vie des individus mais l'un d'eux appelé « écomorphose » est directement lié aux conditions environnementales. Nous résumons ici l'évolution de la compréhension de ce phénomène, les conséquences de l'écomorphose sur les traits des individus concernés, et ses implications conceptuelles en écologie fonctionnelle et en écologie des communautés.

Historiquement, il est probable que les premières mentions des écomorphoses chez les collemboles furent indirectes, entrainant notamment la description de nouveaux taxons via des individus présentant des caractères morphologiques suffisamment discriminants. Ainsi, Stach (1926) décrivait le nouveau genre *Spinisotoma* dont l'espèce-type *Spinisotoma pectinata* Stach 1926 devait selon lui être distinguée de *Isotoma propinqua* Axelson, 1902, s'opposant alors à d'autres auteurs contemporains (Stach, 1947). La description formelle des phénomènes d'écomorphose n'est intervenue que quelques décennies plus tard dans les travaux de Cassagnau (Cassagnau, 1955, 1956a, 1956b, 1956c) qui l'étudiera tout au long de sa carrière. Cet auteur ainsi que ses collaborateurs du même laboratoire représentent encore aujourd'hui les sources majeures d'informations sur les écomorphoses. Cassagnau (1974, 1986a, 1986b) décrivait notamment les écomorphoses comme des variations morphologiques et métaboliques se produisant par crise(s) au cours de la vie de certaines espèces, spectaculaires mais réversibles, liées aux facteurs éco-climatiques et accompagnées de comportements d'enfouissement dans des couches inférieures du substrat. Après plusieurs décennies de travaux décrivant les aspects morphologiques, physiologiques, phénologiques et comportementaux de ces phénomènes, les écomorphoses ont été à partir des années 1990 intégrées à la littérature de référence sur les collemboles : (i) comme éléments de détermination taxonomique à prendre en compte et (ii)

comme mécanisme prépondérant dans la description de l'histoire de vie des espèces concernées (Hopkin, 1997 ; Cortet & Lebeaux, 2015 ; Potapov, 2001 ; Thibaud & D'Haese, 2010 ; Thibaud et al., 2004). Sur le continent européen, à ce jour, nous connaissons 29 espèces capables de présenter des écomorphoses (Table 2.1 p. 89).

D'après les travaux précédemment mentionnés, nous pouvons élargir la définition des écomorphoses et rappeler ici les principaux aspects de ces phénomènes suivant deux questions : (i) comment les écomorphoses sont-elles déclenchées et quels individus y sont sensibles ? Et (ii) quelles sont les modifications subies par les individus écomorphiques ? Premièrement, l'initiation et la rupture de la crise écomorphique sont contrôlées par des facteurs environnementaux : la température, et une combinaison température/humidité, respectivement. En Europe, ce phénomène a été observé sur des populations du Sud de la France (régions méditerranéennes et pyrénéennes notamment) ; ainsi apparait-il au printemps ou début de l'été lorsque la température augmente et disparait à l'automne lorsque l'humidité augmente et que la température diminue. Une mue est nécessaire pour passer de la forme normale (A) à la forme écomorphique (B ou C), et inversement, tandis que pendant la phase écomorphique les individus continuent de muer. Mâles et femelles sont concernés, à tous les âges (à partir d'un âge minimum seuil), au sein de deux familles : Isotomidae et Hypogastruridae. Deuxièmement, nous avons listé l'ensemble des traits connus pour basculer entre les formes A et B/C (Table 2.2 p. 91). Pendant l'écomorphose on peut citer : une modification de traits morphologiques liés à la chétotaxie et aux appendices, une activité physiologique (respiratoire, digestive et liée à la reproduction) réduite, et des comportements inhabituels de migration verticale et/ou de regroupements grégaires. Nous avons également comparé les écomorphoses avec les différentes stratégies de polymorphisme connues chez les Collemboles : anhydrobiose, déshydratation cryoprotective, cyclomorphose et épitokie (Table 2.3 p. 96). Dans l'ensemble, on considère que la phase écomorphique représente une forme de vie alternative et réversible, conférant aux individus concernés une résistance accrue aux conditions environnementales de la période estivale.

Nous proposons ainsi d'étudier l'écomorphose comme une stratégie de survie, présente chez des populations appartenant à des lignées originellement cryophiles et confrontées à des conditions environnementales qui sont en-dehors de la niche climatique de leur forme A. Nous avons interpolé cette stratégie (Figure 2.1 p. 98) au sein des concepts de traits fonctionnels (Violle et al., 2007 ; Pey et al., 2014) comme le basculement synchronisé et réversible d'une série cohérente de traits « MPPB ». La phase écomorphique représente ainsi une extension de cette niche sous une forme de vie alternative B/C, permettant la survie d'individus à des conditions environnementales hostiles (Figure 2.2 p. 100). Enfin nous proposons d'aborder cette extension comme un cas extrême de variabilité intraspécifique de traits (ITV). Dans les approches basées sur les traits, même lorsque les mesures *in situ* ne sont pas réalisables, nous avons montré dans le Chapitre 1 qu'une prise en compte de l'ITV permet de préciser les réponses observées au niveau

des communautés. En effet, l'ITV est connue pour avoir des conséquences potentielles importantes sur les règles d'assemblages des communautés (Albert et al., 2011) en modifiant la largeur de la niche d'une espèce donnée (Bolnick et al., 2011) et donc la manière dont les filtres abiotiques s'appliquent sur les réservoirs d'espèces (Violle et al., 2012). Pour la suite de nos analyses, nous suggérons donc de considérer l'écomorphose comme la mise en œuvre d'une variabilité intraspécifique, et proposons l'hypothèse que c'est par ce biais qu'elle permet le recrutement d'individus particuliers dans des communautés subissant des conditions environnementales difficiles. Cela implique donc une composition de communauté différente de ce à quoi on pourrait s'attendre en ne prenant en compte que les formes normales (Figure 2.3 p. 101).

Partie B – Évaluation des changements climatiques basée sur les traits

Les collemboles représentent une classe très répandue d'arthropodes vivant dans les sols et à leur surface (Hopkin, 1997). Dans un sol, chaque espèce a tendance à occuper une niche préférentielle dans un gradient vertical, avec des traits MPPB (Pey et al., 2014) adaptés correspondants (Gisin, 1943). À des échelles biogéographiques, les conditions climatiques entrent en jeu dans les relations traits-environnement (Salmon et al., 2014). Le contexte actuel de changements climatiques représente une menace – entre autres – pour la biodiversité des sols, car ils sont susceptibles d'imposer aux espèces d'un milieu des conditions climatiques dépassant leur niche climatique originale (Deutsch et al., 2008). Les réponses des communautés de collemboles à différents gradients environnementaux en se basant sur les traits représentent une littérature croissante (Santorufo et al., 2015). Face à un stress thermique et/ou hydrique, les collemboles sont connus pour mettre en place différentes stratégies (Greenslade, 2007), cependant la stratégie d'écomorphose n'a jamais été utilisée comme un trait de réponse dans ces situations. De plus, les traits sélectionnés ne prennent généralement pas en compte le polymorphisme qu'implique notamment cette stratégie (Vandewalle et al., 2010). Nous proposons ainsi d'utiliser la stratégie d'écomorphose comme un trait de réponse capable de révéler un stress thermique et/ou hydrique dans des communautés observées sur le terrain. Nous étudions ici la présence d'écomorphoses dans des communautés face à des gradients climatiques impliquant la température (Cassagnau, 1974) à différentes échelles notamment spatiales avec les hypothèses suivantes :

- H 2.1 : alpha – localement sur un site expérimental dans un milieu semi-naturel manipulant les conditions climatiques, les espèces capables de présenter des écomorphoses devraient être sélectionnées dans les communautés par des évènements d'élévation de température et/ou de sécheresse.

- H 2.2 : beta – le long d'un gradient altitudinal de montagne, les espèces capables de présenter des écomorphoses devraient être sélectionnées dans les communautés par des altitudes élevées, du fait des fortes amplitudes thermiques qui s'y trouvent notamment après la fonte des neiges au printemps.
- H 2.3 : gamma – à l'échelle européenne, les espèces capables de présenter des écomorphoses devraient être plus présentes dans les environnements chauds et secs c'est-à-dire dans les régions méditerranéennes, que dans les régions continentales et scandinaves.

Matériel et méthodes

Pour étudier la distribution des espèces écomorphiques en Europe, nous avons requêté le portail du GBIF (https://www.gbif.org/) avec les espèces identifiées dans la Partie A pour créer un jeu de données géoréférencées. Nous avons visualisé la répartition de ces espèces en Europe notamment le long de gradients latitudinaux et longitudinaux.

Pour étudier les réponses des communautés de collemboles à des gradients climatiques, nous avons utilisé deux jeux de données : le premier provient de l'étude VULCAN (Petersen, 2011) (hypothèses H 2.1 et H 2.3) et le second provient de l'étude ANR ECOPICS (Cortet et al., projet en cours) (hypothèse H 2.2).

L'étude VULCAN rassemble six sites expérimentaux semi-naturels de végétation basse localisés au Royaume-Uni, au Danemark, aux Pays-Bas, en Hongrie, en Espagne et en Italie, représentant un gradient de température et d'humidité à l'échelle continentale. Dans chaque site une modification expérimentale des conditions climatiques a été mise en place, ainsi on y trouve 3 séries de points d'échantillonnage : augmentation de la température (W), réduction de l'humidité du sol (D) et des points témoins (C), chaque traitement étant répliqué 3 fois par site. Les communautés de collemboles ont été échantillonnées à la fin du printemps 2003, les dates étant adaptées à chaque site pour refléter une position relative similaire dans la saisonnalité. À chaque point d'échantillonnage, 3 strates ont été échantillonnées : la surface des plantes, la surface de la litière et du sol, et les 10 premiers cm du sol. On dispose ainsi de 27 communautés par site, pour un total de 162 communautés.

L'étude ECOPICS s'est tenue le long d'un gradient altitudinal dans le Massif de Belledonne (Chamrousse, Alpes françaises), entre 1400 m et 2400 m d'altitude. Les communautés de collemboles ont été échantillonnées par carottage de sol, à raison de 4 échantillons par type de couvert végétal soit 12 échantillons par étage d'altitude (tous les 200 m), en juin 2018. On dispose ainsi de 72 communautés.

En se basant sur la liste d'espèces de collemboles capables de présenter des écomorphoses (Table 2.1 p. 89), nous avons assigné une présence/absence du trait écomorphoses aux taxons retrouvés dans les communautés VULCAN et ECOPICS. Pour évaluer la réponse des communautés aux

gradients climatiques proposés, nous avons calculé la moyenne pondérée par la communauté (CWM, cf. Chapitre 1) de la présence d'espèces capables d'écomorphose. L'effet des paramètres environnementaux a été testé en utilisant une approche non-paramétrique (test de Kruskal-Wallis avec test post-hoc de Dunn, test de Wilcoxon « Mann-Whitney ») dans les communautés VULCAN et une approche corrélative (test de corrélation de Spearman avec correction par le type de couvert végétal et le numéro d'échantillon) dans les communautés ECOPICS.

Résultats

À l'échelle européenne, les données géoréférencées obtenues pour 19 espèces écomorphiques sont projetées sur la carte présentée en Figure 2.4 (p. 108). Individuellement, les aires de répartition des espèces concernées varient considérablement, certaines ayant été peu observées et de manière très localisée, d'autres étant largement réparties sur le continent et fréquemment échantillonnées. Ni les gradients latitudinaux (Figure 2.5 p. 108) et longitudinaux, ni les aires climatiques principales du continent n'ont permis de dégager des aires de répartition préférentielles : les espèces écomorphiques se retrouvent sur tout le continent européen.

Dans les communautés VULCAN, un effet significatif du site est constaté (Figure 2.6 p. 109). Ainsi l'on retrouve 3 espèces écomorphiques dans le site Pays-Bas et une seule dans le site Danemark. En isolant ces deux sites du reste des données, on observe dans le site Danemark un effet significatif des traitements climatiques, la présence d'écomorphoses étant supérieure dans les points « sécheresse » D par rapport aux points « réchauffement » W, tandis que les traitements climatiques n'affectent pas la présence d'écomorphoses dans les communautés du site Pays-Bas (Figure 2.7 p. 110).

Dans les communautés ECOPICS, on observe une corrélation positive significative entre la présence d'écomorphoses et l'altitude (Figure 2.8 p. 111).

Discussion

Dans un premier temps, nous discutons de la fiabilité de la liste d'espèces écomorphiques constituée précédemment. Il nous apparait peu probable que cette liste comporte de fausses présences au regard de la littérature. Cependant, il est fort probable que la liste comporte des manques dans le sens où toutes les espèces capables d'écomorphoses n'ont peut-être pas été encore identifiées comme telles. Seulement deux espèces l'ont été depuis la fin des travaux de Cassagnau dans les années 1990 à ce jour, mais des cas où les modifications de traits seraient moins spectaculaires que les cas déjà connus sont possibles. Il serait ainsi pertinent de s'intéresser à la recherche d'écomorphes *in situ* dans d'autres zones biogéographiques que celles initialement explorées par la littérature jusqu'à présent.

Les aires de répartition des espèces écomorphiques obtenues à partir des données du GBIF n'ont révélé aucun patron biogéographique en lien avec des paramètres climatiques. En revanche, on a remarqué que les données d'occurrences d'espèces semblent coïncider avec la présence de laboratoires et/ou de programmes de recherches. Les programmes de recherches qui téléversent leurs données dans le GBIF ne sont pas équitablement répartis sur le continent européen et cela se traduit dans nos observations, sans lien avec le climat. Il nous est donc impossible de conclure sur une présence préférentielle d'espèces écomorphiques dans certaines zones biogéographiques d'Europe.

En revanche, à l'échelle des communautés, il semblerait que la capacité d'une espèce à entrer en écomorphose puisse influencer son recrutement localement face à différents gradients climatiques. Dans les communautés VULCAN, le traitement « sécheresse » a entrainé une présence plus importante d'écomorphoses dans le site Danemark, alors qu'on s'attendrait à ce que la température joue un rôle plus important dans le déclenchement de cette stratégie ce qui infirme notre hypothèse H 2.1, mais nous remarquons que les forçages climatiques proposés dans cette expérimentation sont d'une intensité plutôt faible. Dans ces communautés, nous avons été surpris de ne constater aucune présence d'écomorphoses dans les sites Italie et Espagne, contrairement à notre hypothèse biogéographique H 2.3, en se basant sur les valeurs du trait issues de la littérature. Cependant, en observant les individus collectés *in situ*, nous avons démontré la présence d'écomorphes dans ces deux sites, sans pouvoir les identifier au niveau de l'espèce (Picture 2.1 – 2.2 p. 114-116), ce qui n'infirme pas notre hypothèse précédente. Dans les communautés ECOPICS, l'effet positif de l'altitude sur la présence d'écomorphoses est plus net et correspond à notre hypothèse H 2.2 basée sur les observations de Cassagnau (1961). On remarque en effet une démarcation à partir de 1800 m d'altitude où la présence d'écomorphoses augmente plus fortement, ce qui correspond à une fonte des neiges récente à cet étage subalpin (par rapport à la date d'échantillonnage) générant une amplitude thermique forte dans les couches supérieures du sol, favorisant la présence d'écomorphes.

Nos résultats nous encouragent à considérer la stratégie d'écomorphoses des collemboles comme un trait de réponse à des facteurs climatiques, notamment la température et l'humidité. Par ailleurs, nous avons identifié plusieurs voies d'améliorations possibles. Premièrement nous proposons d'intégrer cette stratégie à d'autres traits dans des analyses futures afin de capter une dimension supplémentaire de la diversité fonctionnelle d'un milieu, reflétant des adaptations à différents niveaux « MPPB » au travers d'une stratégie de survie. Deuxièmement, nous proposons d'explorer les autres stratégies de survie ou de résistance déclenchées par des stress de température ou d'humidité connues chez les collemboles. Envisager d'utiliser et/ou de rassembler ces stratégies comme traits de réponses paraît ambitieux au regard de la littérature mais nourrirait probablement avec intérêt les futures évaluations des réponses fonctionnelles des communautés de collemboles aux gradients climatiques. Enfin troisièmement, nos résultats

nous encouragent à évaluer la faisabilité de la mesure *in situ* de la réponse individuelle des collemboles quant à la présence d'écomorphoses, ce qui affinerait la détection d'un stress environnemental subi par ces animaux au moment de l'échantillonnage et inclurait la variabilité intraspécifique dans le seuil du déclenchement de la stratégie au niveau le plus précis possible. Nous voyons cette opportunité comme une stratégie d'analyse complémentaire des analyses basées sur les traits avec des valeurs recueillies dans la littérature au niveau de l'espèce, car observer des écomorphes sur le terrain n'est pas évident : les caractères modifiés sur les espèces déjà connues ne sont pas identiques dans tous les cas, et d'autres types de modifications restent sans doute à décrire.

Ecomorphosis in European Collembola: review, distribution and potential use as an indicator of climate change

Part A – Review

Springtails are known to display several polymorphic mechanisms. While most of them are obligatory phenological steps in the life-history of the individuals, one of them - namely ecomorphosis - is directly linked to their environmental conditions. Indeed, it has been primarily observed in Mediterranean regions, occurring by crisis in late spring or early summer in natural populations. In this part, we will (i) present the evolution of the ecomorphosis concept and knowledge of the phenomenon for Collembola over the years, (ii) present a list of species displaying these mechanisms, (iii) summarize the main individual modifications when ecomorphosis occurs and (iv) discuss the implications of ecomorphosis in current concepts of functional ecology and community ecology.

A-1. Epistemology of the ecomorphosis phenomenon in the literature: historical account

Even though we tried to gather as much information as possible, in this part it is not possible to present an exhaustive account of the published observations of ecomorphosis (i) because all the publications on that topic are not accessible nowadays and (ii) because we would rather present the main evolution of the ecomorphosis concept through the authors and publications that appeared to us as the most noteworthy.

A-1.1 *Spinisotoma*: “patient zero” and wrong diagnosis

The first literature source of what will later be named ecomorphosis seems to have misidentified a new genus by joining three species into *Spinisotoma* n. g. described by Stach (1926). Concerning the type species within this genus, *Spinisotoma pectinata* Stach 1926, the author observed individuals several times during his career, notably between 1918 and 1939, as he mentioned it later in his monographic identification keys on the *Apterygotan fauna of Poland* (Stach, 1947). He thus stated from personal observations in several Polish sites varying from pasture to forest in lowlands up to highland meadows at 1600m a.s.l.. Similarly he was also involved in confirming identifications of animals coming from West and East Ukraine and Hungary. In all cases, Stach noticed that this species seems to be cold-loving and living on very damp places. Interestingly, he was at the time so convinced about the veracity of this new species (and genus) description and

its numerous observations that, in his monography, he reported a conflict with Agrell that published an article on Isotomidae Schäffer, 1896 systematics in 1936. Indeed, the latter mentioned individuals from Sweden belonging to *Isotoma propinqua* Axelson, 1902, what Stach considered as an "erroneous" determination, since their description relates – according to him – to his former *Spinisotoma pectinata* description.

As we know, this first (and not only) example of misidentification of ecomorphic stages enlightens us on the potential spectacular morphological modifications that can occur, presumably leading even recognized experts on Collembola to errors. For example, other genera were created by the same mistake: *Proxenyllodes*, *Ancistracanthella* and *Tetracanthura*. It took around three decades to unveil the mystery on the "appearance" of individuals from the *Spinisotoma* genus within other Isotomidae species populations. Indeed, in a 1952 study on annual succession within Collembola communities in leaf litter, G. Gisin discussed the brutal abundance dynamics of *Isotoma olivacea* Tullberg, 1871 disappearing in spring or early summer, and the collection of individuals presenting morphological modifications (G. Gisin, 1952). Instead of attributing these individuals to the *Spinisotoma* genus, the author discussed its relevance – citing observatins by other contemporary researchers – and mentioned them as a particular form of *I. olivacea*. This was obviously the first record of such intraspecific morphological variation between two forms of the same animals, although the author did not formalize it that way. Shortly after G. Gisin's considerations, one of the first publications of Cassagnau on that topic also discussed the relevance of *Spinisotoma* genus (Cassagnau, 1956a) and attributed the observed morphological changes to an "ecomorphosis" phenomenon he had already observed on individuals belonging to Hypogastruridae Börner, 1906 family (Cassagnau, 1955, 1956b, 1956c). Thanks to these works, G. Gisin's findings were later attributed to the ecomorphosis phenomenon as well (Christiansen, 1964). Later these works allowed taxonomists to reconsider the *Spinisotoma* systematics. Currently this genus is not considered as valid and its three species, as described by Stach in 1947, have been renamed (Bellinger et al., 1996; M. Potapov, 2001): *Spinisotoma dimorpha* Womersley 1934 and *Spinisotoma stachi* (Denis 1929) are both now considered as *Desoria tigrina* Nicolet, 1842, while *Spinisotoma pectinata* (as well as *Isotoma propinqua*) is now considered as *Desoria propinqua* (Axelson, 1902).

A-1.2 Studies dedicated to ecomorphosis

To our knowledge, and concerning Collembola, these body transformations were named ecomorphosis in Cassagnau (1955). Here we here use the terminology of Cassagnau (1955), as it has been translated into English-written literature: originally in French "écomorphose(s)" for *ecomorphosis* (sing.) and *ecomorphoses* (plur.), "formes écomorphiques" for *ecomorphic forms*, and "écomorph" for *ecomorph* or *ecomorphic individual*. Further quotations of Cassagnau's literature are our own present English translations where we have tried to retain the meaning as far as possible to the original sentences.

The four previously mentioned publications written by Cassagnau (1955, 1956a, 1956b, 1956c) are the first publications fully dedicated to the description of ecomorphosis. In these studies, the author gathers the morphological modifications that occur in these species and attributes such critical changes to environmental factors focussing mainly on ambient temperature. Indeed, concerning *Hypogastrura purpurescens* (Lubbock, 1867), the author states:

> ***"[…] the existence of two forms: a form A that corresponds exactly to the species' diagnosis as it is given in the literature; a form B defined by the appearance of aberrant characteristics under the effect of a temperature elevation which is incompatible with the regular development of the individuals." Cassagnau (1955)***

Its conclusions relied on field observations and laboratory experiments. Thus, evidence are in favour of the trigger of ecomorphosis by environmental conditions, which cannot be confounded with cyclomorphosis, another polymorphism phenomenon in Collembola.

Christiansen (1964) summarized collembolan ecological knowledge in the middle of the 60's and considered ecomorphosis as one of the "most striking" effects of environmental factors (here the temperature) on these animals. Although the effect is not universal, American researchers joined the European ones and thus considered that this phenomenon could be common in the Holarctic, thus opening wide perspectives in biology and systematics of springtails.

A-1.3 The golden age of ecomorphosis research

Cassagnau dedicated a significant part of his research to the ecomorphosis of Collembola. After a decade of exploring his work created in the 1950's he published an opinion paper on the significance of the ecomorphosis and the possible origin of holometabolism (Cassagnau, 1965), springtails being considered as ametabolic insects at the time. Briefly, Cassagnau (1965) made a parallel between the ecomorphosis and the nymphosis. He highlighted the resemblance of such events on the morphology, biochemistry and endocrinology of the animals. Thus, following a paleoclimatology-based hypothesis (Jeannel, 1949), he presented arguments in order to consider nymphosis as having an ecological origin, putting it apart from any finalistic aspect on which he disagreed. We cite here one of his conclusions: "Nymphosis could thus be envisaged as a re-adjustment of the cycle to variable external conditions through the development and presenting an unfavourable phase for the organisms […]" which precedes his second definition of ecomorphosis from this environmental and phenological point of view,

> ***"[…] as the ecomorphosis are the re-adjustment of the cycle of an organism going from a temperate microclimate biotope, stable and homogenous all along the year, to a biotope that does not escape the seasonal hygrometric fluctuations." Cassagnau (1965)***

The author introduces here a notion of phenological advantage granted by the ecomorphosis in species that carry this potential. One of his hypotheses states that ecomorphosis is mainly observable in surface-living species (thus gathering atmobiontic and hemiedaphic species, *sensu* Gisin, 1943) that are hygrophilous or meso-hygrophilous in their normal form (named form A), originally living in cold regions. Ecomorphosis would be triggered in individuals living in regions (or micro-habitats such as vole burrows in upland meadows (Cassagnau, 1961)) with a higher climatic amplitude, that cannot escape from desiccation and warming of the top soil layers, that are lethal conditions for their form A. Hence their form B (under ecomorphosis) induces changes in their morpho-physiological traits and allows the animal to persist in deeper soil layers after downwards migration, in an anoxic-hygrophilous environment and with a reduced biological activity. Thus, the ability for a species to assume an ecomorphic stage is an ecological adaptation, where ecomorphosis provides a form of resistance to individuals being triggered by a temperature rise and/or a soil moisture decrease, when such environmental conditions would not allow a populations of species to maintain themselves during summer in temperate regions. This hypothesis is firstly detailed in Cassagnau (1974), and could explain the author's numerous observations of ecomorphic individuals in Southern European regions; it has later been endorsed by Najt (1982) on Isotomidae, especially on *Isotoma* which is a cryophilic lineage, that would have been "trapped" in Mediterranean regions after a glacial retreat. Moreover, this publication is the first state-of-the-art account of ecomorphosis and on the author's personal works on that subject. A great number of morphological details are provided, notably for Hypogastruridae species that he studied extensively, and for some isotomid species. Ecomorphosis completion is now seen as three theoretical cases: Hypogastruridae with 3 stages each separated by an ecdysis (form A normal → form B ecomorphic → form C ecomorphic), Hypogastruridae with 2 stages (form A → form B ecomorphic) and Isotomidae (form A → form B ecomorphic). The histology and the internal anatomy of B/C forms of the animals are now described for Hypogastruridae. Finally, we notice that Cassagnau's (1955) definition of ecomorphosis was developed by Cassagnau (1974) :

> ***"We designated under the name of ecomorphosis the morphological variations, very spectacular, that occur by crisis through the life of certain species and that are, from a distance or a close up, linked to the seasonal rhythm of eco-climatic factors; they are always accompanied by a migration to the deep soil layers of the affected individuals. They are temporary, the ascent to the surface being completed after the comeback to the normal form". Cassagnau (1974)***

Indeed, a sufficient number of observations *in natura* and in breeding allowed Cassagnau to discuss the behaviour of the animals affected by ecomorphosis. Moreover, the author also discuss the semantics around the concept he described, notably to distinguish it from diapause phenomena. After underlining the fact that several ecomorphic changes in morphology remain

stable structures that are used to characterize some diversification in genus and species, he notably wonders if ecomorphosis could be considered as "transitional phenocopies", i.e. an environmentally-induced and non-hereditary phenotype that mimics a genetically determined phenotype of another individual (see e.g. a recent statement in Baum et al. (2010)).

In the research lab of Cassagnau by the end of the 1970's and during the following decade, the extensive works on ecomorphosis of Hypogastruridae were notably completed by Lauga-Reyrel (1980, 1984a, 1984b). Najt (1981, 1982) brought Isotomidae to a comparable level of knowledge. In both families, knowledge is now available on changes in morphology, anatomy, integument, chaetotaxy, histology, endocrinology, digestive organs and on the hormones involved in the ecomorphosis. External changes (morphology, chaetotaxy) are now considered as the final expressions of a genetic potential, activated by environmental factors, that firstly displays physiological and metabolic changes. Dalens & Vannier (1979, 1983) also described the respiration of the *H. tullbergi* ecomorph, a mesophilous species in its A form that can even behave as an atmobiontic one if the air humidity is not too low, climbing at 2-3 m alt. on walls or trees. They notably showed the progressive loss of its ability to regulate body water content by transpiration under B/C forms of the animals thus becoming transitorily hygrophilous, feeding previous hypotheses advanced by Cassagnau. The greatest achievements within the theory of ecomorphosis were published by Cassagnau (1986a, 1986b), with an evolved definition:

> ***"[…] we may define ecomorphosis as the intercalation in the species' postembryonic development of a metabolic crisis, generalised but transient, revealed by a novel morphology that is exteriorised thanks to the persistence of the ecdysis process, the pre-ecomorphic morphology being restored at the break of the ecomorphosis."***
>
> ***"In the simplest cases, the normal form A pre- and post-ecomorphic, corresponding to the diagnosis of adult individuals in the reproductive phase, is substituted by one moult with a temporary ecomorphic form B, very usually immature, but sometimes adult although not reproductive." Cassagnau (1986)***

Although they are a central element in the trigger of ecomorphosis, we notice that the environmental factors are not present in these definitions. We nevertheless find the other elements that will help us to adapt the definition for our purpose: the implication for physiology and morphology, the dramatic changes at the whole individual level and the complete reversibility of the phenomenon.

A-1.4 Current literature

To our knowledge, little information on ecomorphosis has been acquired and only two new cases of species displaying ecomorphosis have been reported since the 1990's (Arbea, 2007; Luciáñez

& Simón, 2000). However, several internationally recognised experts on Collembola have included the knowledge on this phenomenon in their standard works, being a part of a broader context such as resistance mechanisms to drought (e.g. Poinsot-Balaguer 1990; Stamou, 2012) or in complete descriptions of the springtails (Cassagnau, 1990; Hopkin, 1997; Cortet & Lebeaux, 2015; Thibaud & D'Haese, 2010).

A-2. European Collembola with ecomorphosis

A-2.1 Species list

In Table 2.1 we provide the list of European species reported to possess the ability to display ecomorphic stages. Using current taxonomy, the list includes a total of 29 species, 2 more if we account for two cases of *nomina nuda*. To ease the reading, only one literature source is included for each species, most likely the oldest state-of-the-art publication declaring ecomorphosis.

We aim to publish this species list as a free access online dataset open for future improvements. As this dataset is designed to be part of the BETSI database project (https://portail.betsi.cnrs.fr/), we used the corresponding species taxonomy, notably according to the Fauna Europaea project (https://fauna-eu.org/). This lead us to several synonymy cases, for which we sometimes chose to attribute another species name, according to author's later consideration (this happened notably for Cassagnau's works) or to current information available in Synopses collection (notably Potapov (2001), Thibaud et al. (2004)). We both provide the species name as it was firstly described as an ecomorphic one, and the current species name according to the following choices:

- *Hypogastrura* Bourlet, 1839 genus: In the corresponding Synopse (Thibaud et al., 2004) we can find *H. affinis* (Lucas, 1846), *H. boldorii* Denis, 1931 and *H. tullbergii* (Schäffer, 1900) ; however, the first observation Cassagnau in 50's about *affinis* was probably *tullbergii*, since *affinis* was properly re-described in 1997; moreover we notice that *boldorii* identification is still doubtful and should be, by the author's opinion, re-examined. Consequently, in the list, we chose to use *tullbergii* instead of *affinis* from Cassagnau's observation, and chose to keep *boldorii*, that could be useful for further analysis.
- *Gnathisotoma* Cassagnau, 1957 genus: Following the later works of Cassagnau and Najt, we chose to keep *Gnathisotoma bicolor* Cassagnau, 1957 instead of *Isotoma bicolor*.
- *Desoria* Nicolet in Desor, 1841 genus: Following the corresponding Synopse (Potapov, 2001), we chose to use *Desoria propinqua* (Axelson, 1902) instead of *Isotoma propinqua*, *Isotoma (Desoria) graeca* and *Spinisotoma pectinata*; we used *Desoria ruseki* (Fjellberg, 1979) instead of *Isotoma gersi* and *Isotoma ruseki*; we used *Desoria tigrina* Nicolet, 1842 instead of *Isotoma trigrina*.

A-2.2 Generating the ecomorphosis literature database

We combined three bibliographic research strategies to gather available knowledge on ecomorphosis in springtail species:

- We performed a systematic scan of three online literature databases and inventories: Google Scholar, Web of Science and BibCNRS. We used “ecomorph*” and “ecomorphos*” keywords by 10-years periods, covering 1980 to 2020 to obtain articles published in scientific journals and PhD theses.
- We searched the generalist standard literature on Collembola (Hopkin, 1997, 2007) and on *a priori* concerned families (Potapov, 2001; Thibaud et al., 2004). Using the different citations as rebounds, we reached specific literature on ecomorphosis (Cassagnau, 1986a, 1986b) and kept going back through the history of the publications on ecomorphosis.
- We manually scanned the patrimonial literature of N. Poinsot-Balaguer, preserved in CEFE lab (Montpellier, France) under J. Cortet’s responsibility. It represents a total amount of ca. 1200 documents covering the late 1950’s to the early 1990’s: scientific articles, but also personal communications, works and data reports, conference proceedings, of which a substantial part are not reachable with the two previously mentioned methods.

Table 2.1 – European species of Collembola known to exhibit ecomorphosis. Bold letters ease the reading of current taxonomy.

Species name (original/other mentions)	***Species name (current)***	***Source***
Hypogastrura (Ceratophysella) armata (Nicolet)	***Ceratophysella armata* (Nicolet, 1841)**	Cassagnau (1974)
Ceratophysella bengtssoni	***Ceratophysella bengtssoni* (Agren, 1904)**	Cassagnau (1974)
Ceratophysella denticulata (Bagnall, 1941)	***Ceratophysella denticulata* (Bagnall, 1941)**	Cassagnau (1974)
Ceratophysella engadinensis	***Ceratophysella engadinensis* (Gisin, 1949)**	Luciáñez & Simón (2000)
Hypogastrura (Ceratophysella) succinea (Gisin)	***Ceratophysella succinea* (Gisin, 1949)**	Cassagnau (1974)
Isotoma olivacea (Tullberg)	***Desoria olivacea* (Tullberg, 1871)**	Cassagnau (1974)
Isotoma (Desoria) graeca	***Desoria propinqua* (Axelson, 1902)**	Najt (1982)
Isotoma propinqua (Axelson)	*Desoria propinqua* (Axelson, 1902)	Cassagnau (1974)
Spinisotoma pectinata	*Desoria propinqua* (Axelson, 1902)	Cassagnau (1974)
Isotoma ruseki	***Desoria ruseki* (Fjellberg, 1979)**	Najt (1982)
Isotoma gersi	*Desoria ruseki* (Fjellberg, 1979)	Najt (1982)
Desoria tigrina (Nicolet)	***Desoria tigrina* Nicolet, 1842**	Najt (1982)
Isotoma tigrina	*Desoria tigrina* Nicolet, 1842	Najt (1982)
Folsomia nigromaculata	***Folsomia nigromaculata* Najt, 1981**	Najt (1982)
Folsomia quadrioculata (Tullberg)	***Folsomia quadrioculata* (Tullberg, 1871)**	Cassagnau (1974)
Isotoma montigena	***Folsomia spinosa* Kseneman, 1936**	Najt (1982)
Gnathisotoma bicolor (Cassagnau)	***Gnathisotoma bicolor* Cassagnau, 1957**	Cassagnau (1974)
Isotoma bicolor	*Gnathisotoma bicolor* Cassagnau, 1957	Cassagnau (1974)
Gnathisotoma deharvengi	***Gnathisotoma deharvengi* Najt, 1981**	Najt (1981)
Hypogastrura boldorii	***Hypogastrura boldorii* Denis, 1931**	Cassagnau (1986)
Hypogastrura conflictiva	***Hypogastrura conflictiva* Jordana & Arbea, 1990**	Arbea (2007)
Hypogastrura manubrialis (Tullberg)	***Hypogastrura manubrialis* (Tullberg, 1869)**	Cassagnau (1974)
Hypogastrura purpurescens	***Hypogastrura purpurescens* (Lubbock, 1967)**	Cassagnau (1974)
Hypogastrura succinea	***Hypogastrura succinea* Gisin, 1949**	Cassagnau (1974)
Hypogastrura affinis (Lucas)	***Hypogastrura tullbergi* (Schaeffer, 1900)**	Cassagnau (1974)
Hypogastrura tullbergi	*Hypogastrura tullbergi* (Schaeffer, 1900)	Cassagnau (1974)
Isotoma viridis (Bourlet)	***Isotoma viridis* Bourlet, 1839**	Cassagnau (1974)
Isotomurus balteatus	***Isotomurus balteatus* (Reuter, 1876)**	Cassagnau (1986)
Isotomurus palustris (Müler)	***Isotomurus palustris* (Muller, 1776)**	Cassagnau (1974)
Hypogastrura acuminata (Cassagnau)	***Mucrella acuminata* (Cassagnau, 1952)**	Cassagnau (1974)
Ballistura crassicauda (Tullberg)	***Pachyotoma crassicauda* (Tullberg, 1871)**	Cassagnau (1974)
Ceratophysella bidentata	***Schaefferia bidentata* (Cassagnau, 1953)**	Cassagnau (1974)
Hypogastrura (Ceratophysella) 12-oculata (Steiner)	***Schaefferia duodecimoculata* (Steiner, 1953)**	Cassagnau (1974)
Folsomides corsicus	***Subisotoma corsica* (Poinsot & Barra, 1982)**	Balaguer-Poinsot (1982)
Triacanthella biroi Stach	***Triacanthella biroi* Stach, 1924**	Cassagnau (1986)
Isotoma cantabrica	nomen nudum	Najt (1982)
Isotoma cassagnaui	nomen nudum	Najt (1982)

A-3. Main aspects of ecomorphosis in European species

According to *golden age* publications (Cassagnau, 1986a, 1986b, 1974; Najt, 1982) and later works (Cassagnau, 1990; Hopkin, 1997; Potapov, 2001; Thibaud et al., 2004; Thibaud & D'Haese, 2010), we here report the essential information about the ecomorphosis phenomenon answering two questions: (i) how is it triggered and which individuals are sensitive? And (ii), what are the displays of ecomorphic B/C forms of the animals?

How is ecomorphosis triggered and which individuals are sensitive? Entering into and breaking out from ecomorphosis are doubtlessly controlled by environmental factors: temperature and moisture. It seems that a temperature elevation and/or a high thermic amplitude plays a major role in the trigger of ecomorphic stages, while a diminution of the temperature and an elevation of the substrate moisture seem to cause the break of the ecomorphosis. Until then, individuals maintain the ecomorphic state and pass through several moults; one moult is required to fully initiate an ecomorphic stage and one moult is required to complete it and return to the form A. All ages of the animal may be affected by ecomorphosis (before and after reproduction), but juveniles seem to be more sensitive although there is a minimum body size to be reached, before which ecomorphosis cannot occur. Ecomorphosis occurs in both males and females. Within a species, it appears that some populations are more sensitive than others in the relative number of affected individuals, suggesting (i) an intra-specific variability of the trigger thresholds (i.e. in terms of temperature) of the phenomenon that can be inherited and (ii) that other mechanisms of adaptation to climatic condition may occur *in natura*, thus balancing ecomorphosis that is not the only one. The origin of ecomorphosis is genetic traits not present in all species of Collembola.

What are the displays of ecomorphic B/C forms of the animals? We summarized the main trait modifications observed under B/C forms of the animals in Table 2.2. Following the standard literature, we grouped these displays by family, since general tendencies can differ in Isotomidae and Hypogastruridae notably on their morphology. Some of these observations have been made for one or few species only within a family, and an exhaustive study of all the displays was not performed for all the species; therefore some characteristics remain to be described. We also replaced these modifications into the MPPB ("Morphological, Physiological, Phenological or Behavioural") traits classification suggested by Pey et al. (2014) concerning soil fauna. To sum up, animals under ecomorphosis present a modified morphology (notably on their chaetotaxy and on their appendages), a reduced physiological activity and a possible switch in their life-form, an interrupted reproduction activity and a migration behaviour to deeper soil layers. The use of ecomorphosis provides the concerned individuals with an increased resistance against adverse conditions of temperature and moisture.

Table 2.2 – Main displays of ecomorphic forms of European species of Collembola.

	TRAITS	FAMILY: HYPOGASTRURIDAE	FAMILY: ISOTOMIDAE	
MORPHOLOGICAL	Mouthparts	Regressed, degenerated (excepted for *C. armata*). Labrum strongly shortened.	Sparsely impacted. Regressed in *G. bicolor*.	
	Legs and furca	Empodium and claw shortened. Dens thickened; mucro shortened to completely degenerated; hypertrophy of the cuticular granules.	Sparsely impacted. Furca shortened in *G. bicolor*; scythe-like mucro in *I. viridis*.	
	Ocelli and PAO	Reduced diameter due to the cuticular granules' hypertrophy.		
	Cuticle and chaetotaxy	Cuticle thickened. Anal spine(s): (i) hypertrophied, with few modifications of the cuticular granules, setae slightly shortened or thickened (*H. purpurescens, C. armata)*, or (ii) regressed or deleted, with shortened setae and hypertrophied cuticular granules on the whole body (*H. boldorii, H. manubrialis, M. acuminata*).	Cuticle thickened. Primary granules tend to bond into irregular polygons, separated by narrow corridors crossed by more or less developed bridges. On the last abdominal tergites, cuticle is thickened, setae are hypertrophied or transformed into spines.	*Isotomurus*: Primary granules become squamous. Setae generally shortened, long macrochetae become smooth. Involution of the abdominal trich. Anal setae on Abd VI hypertrophied and thickened, without becoming spines.
	Pigmentation	Stronger and darker, due to an overload of pigments in the hypodermis.		
	Body size	Body length reduced up to 50% after several moults without feeding.		
PHYSIOLOGICAL	Digestive system	Mesenteron: reduced size, lumen reduced or closed. Reduced number and size of epithelium cells. Intestinal villi reduced or absent.		
	Fat body	In adipocytes: loss of the cytoplasmic volume for the benefit of proteinaceous and lipidic stocks, highlighting remarkable anabolic abilities. Through ecomorphosis, these stocks will be consumed and replaced by glycogen and urate accumulations in urate cells.	Idem, except for *F. nigromaculata* with a fat body less developed.	
	Hemolymph	Reduced volume resulting from lowered content in water. Hemocytes type-III: Become very abundant, forming a pseudo-tissue between the fat body elements.		
	Gonads	Germ cells: mitosis, differentiation and growth are interrupted.		
	Corpora allata	Inhibition, drastic decline in the juvenile hormone secretion.		
	Transpiration	Progressive deterioration (in B then C) of the power of hydric regulation: *H. tullbergi* is mesophilous in A form, meso-hygrophilous in B, hygrophilous in C.		
PHENOLOGICAL	Reproduction	No reproduction occurs.		
BEHAVIOURAL	Feeding	Often, fasting behaviour.		
	Habitat	Migration to deeper substrate layers.		
	Sociality	Gregarious, herd behaviours with motionlessness may occur.		

A-4. Conceptual implications of the ecomorphosis phenomenon

A-4.1 Ecomorphosis in other organisms

In a wider context, it appears that the word "ecomorphosis" (plur. "ecomorphoses") has been somewhat used in ecomorphology for a century. This research field studies the phenotypical differences, through morphology and ecology, caused by the environment on organisms. We found examples of uses of "ecomorphosis" in itself on terrestrial and on marine plants, when local adaptations of their morphology are compared. Such adaptations, that are not hereditary, are called ecomorphoses in a broad meaning. The concept can be detailed, in botany for example, an unidirectional wind is thus responsible for anamorphoses (a particular case of thigmomorphogenesis (Jaffe, 1973)) such as the inclined shape of trees growing on the seashore, which is a direct response to an environmental constraint. The word ecomorphosis can also be used to describe variations of the habitat: for example in benthic ecology, different patterns of *Posidonia* seagrass where this species' meadows are considered as a habitat (Dauvin et al., 2008). The word might have also been used in microbiology to describe morphological patterns of the thallus in Cyanobacteria at a sub-species level, that account for an "ecological value" (LeCampion-Alsumard & Golubic, 1985). To our knowledge, the use of the "ecomorphosis" semantics in other animals than springtails is scarce. We found an example on aquatic Oligochaeta in which it was used, again, for designating a within-species polymorphism (Brinkhurst & Cook, 1980).

Among these examples, all the three dimensions of the eco- have such been used separately (from ancient Greek "oikos" *οἶκος* see e.g. p.1646 (Bailly & Gréco, 2020)): the habitat, the way organisms undergo it and the way organisms administrate it. But what about the -morphosis? That is to say, not only a notion of body shape that is underwent, but also the notion of shaping through transformation. Indeed both were found at the etymological root of the ancient Greek "morphosis" *μόρφωσις* , a word primarily used by Theophrastus - a Greek philosopher and naturalist - in its *De causis plantarum* written in the third century before Christ (see p. 1578 (Bailly & Gréco, 2020)). Are there other examples of "ecomorphoses" that would thus result in the shaping of the whole *oikos*?

We hence found evidences for its use in ichthyology. Some tropical characids species are known to present three types of ecomorphoses: morphological modifications on their body shape, on their barbels, and reversible changes on their lower jaw that have an hydrodynamic function during a phase of aquatic surface respiration, which is displayed when the rest of the water column is poor in dissolved oxygen (Saint-Paul & Soares, 1988). This use seems to relate closely to Cassagnau's one and to the etymology of the word. Focusing on springtails afresh, we then

discuss what the approaches of other soil ecologists and biologists are during the 20th and 21st centuries on the ecomorphosis.

A-4.2 Ecomorphosis between other polymorphism and resistance mechanisms

In the A.3 part, we mentioned the implications of the ecomorphosis phenomenon in several dimensions driving the morphology, the physiology or the phenology of springtails. Its main authors recognized that this phenomenon was difficult to restrict at first sight and involves a large mosaic of modifications of the animals. Moreover, we noticed that its definitions by Cassagnau evolved through time, from mainly a link between morphology and environment, to an ecophysiological adaptation by a phenological elaborate group of reactions to environment through the expression of a genetic potential. The definition, or rather the interpretation of this phenomenon, also evolved according to several authors outside the "Cassagnau's circle" that extensively studied it.

From a morphological point of view, ecomorphosis is comparable to cyclomorphosis and epitoky, which is for example the descriptive approach of Hopkin (Hopkin, 1997). Indeed, these three phenomena share similarities and involve morphological modifications of the individual undergoing it. Epitoky differs from phenology as these stages take part in the reproduction cycle of the individual, while cyclomorphosis differs from ecophysiology since the triggering mechanisms are not so direct, the individual *in natura* alternating between a winter form and a summer form thanks to an "internal clock" that counts the days. **From an evolutionary perspective**, Cassagnau would rather accept a proximity between cyclomorphosis and ecomorphosis since both can be considered as "mixed adaptations", i.e. not only morphological (their life-form), or not only behavioural, or not only physiological as he mentions it for anhydrobiosis[1] (Cassagnau, 1990). We present in Table 2.3 the known strategies responsible for intra-individual polymorphism in Collembola and their main characteristics.

From another ecophysiological point of view, focused on resistance mechanisms, it is thus possible to bring closer ecomorphosis and anhydrobiosis. This approach is notably shared by Poinsot-Balaguer and Stamou. The first author used mainly the morphological displays of ecomorphosis and distinguished them from the other expressions such at cellular, metabolic, physiological and behavioural. This allowed her to make a parallel between the resistance mechanisms to drought – namely anhydrobiosis (Balaguer-Poinsot, 1982) and ecomorphosis – and those to cold stresses in Collembola (Poinsot-Balaguer, 1990). The second author would later follow this idea and thus qualify both phenomena as Mediterranean cases of a general term:

[1] Anhydrobiosis in springtails was notably studied by N. Poinsot-Balaguer (see e.g. Poinsot (1974)). It refers to the ability of some individuals to tolerate a dramatic loss of body water notably by its substitution with trehalose. Anhydrobiosis is induced by the desiccation of the substrate. The animals may survive, inactive, for several weeks/months and present a characteristic habitus involving a severe contraction, a folding of the cuticle and the extrusion of wax to reduce transpiration. Re-imbibition of the substrate causes a direct return to active life. To our knowledge, the phenomenon was stated for only few species of Collembola, while it concerns several other soil invertebrates such as nematodes, tardigrades, chironomids and rotifers.

cryptobiosis, that refers to the reduction of the metabolism to a negligible amount (Stamou, 2012), yet we know that some breeding populations retain their mobility (walking, springing) under ecomorphosis, especially when the proposed substrate does not allow them to burrow and regroup themselves (Najt, 1982). Hopkin would even qualify anhydrobiosis as an "extreme case of ecomorphosis", apart from other authors and although only two species are known to display both phenomena: *Isotomurus balteatus* (Reuter, 1876) and *Isotomurus palustris* (Müller, 1776). We still mention that these species are in any case quite remarkable, since their anhydrobiotic stages admittedly follows an ecomorphic form, but also follows a building behaviour, rare in Collembola: the animal uses any material of the substrate added to its faeces as a plaster, and builds up a smooth and nicely laid out dome in which it remains inactive (Balaguer-Poinsot, 1982). We notice that this closeness between ecomorphosis and anhydrobiosis is not shared by all authors, such as Sømme (1995) that considers only the latter as a physiological state showing a true adaptation to aridity of organisms. We also mention another form of dehydration known to cause a characteristic habitus in Collembola that occurs in northern regions of Europe known as "cryoprotective dehydration" (Holmstrup & Sømme, 1998), triggered by a temperature drop, that allows animal to avoid freezing by lowering their supercooling point.

Finally, from a phenological point of view, the previously mentioned reduced activity that can be observed under ecomorphosis lead several authors to mention this phenomenon as a life-history strategy comparable to a dormancy process. This point of view is partly shared notably by Greenslade who worked on Collembola from arid environments on other continents (Australia, Africa). She considers ecomorphosis - and anhydrobiosis - as inactive and desiccation resistant post-egg stages that are rapidly reactivated by moisture (Greenslade, 1981), being one of the four mentioned strategies related to life-history, on a total of six types of adaptations to arid environments observed in Collembola. We yet previously saw that her definition *stricto sensu* does not fit that good with ecomorphosis, which is not "rapidly" terminated since that requires a moult, although it seems perfect for anhydrobiosis. In that perspective, anhydrobiosis is confirmed to be related to a cryptobiosis (ametabolism), while ecomorphosis would rather be related to a diapause (hypometabolism) (Watanabe, 2006).

Real diapause — an adaptation of arthropods against an unfavourable environment — is rare in microarthropods. Siepel (1994) considered ecomorphosis as a diapause, i.e. as a life-history trait contributing to synchronisation, which is one of the four components of microarthropods' life history (along with reproduction, development and dispersal). Thus, ecomorphosis would allow individual to synchronise their life cycle with an environmental factor. Nowadays, diapause is commonly defined as genetically regulated, representing an alternative developmental pathway resulting in the suppression of metabolism, sequestration of nutrient reserves, a slowed development and an acquired increased tolerance to environmental stresses (Nation, 2016). However, the limits of diapause might be blurred, e.g. animals may remain active and keep feeding

during diapause. Diapause is thus a "survival strategy", commonly observed at different ages and stages in arthropods. Whether ecomorphosis should be encompassed within diapause processes is subject to debate, and more generally, discussions around dormancy concepts have been frequent in the arthropod ecophysiology literature over the last decades (Agrell, 1951; Belozerov, 2009). Undoubtedly, ecomorphosis and diapause share common properties (Koštál, 2006): a genetically based adaptation to adverse environmental conditions, the management of nutrients and energy reserves, the influence of the juvenile hormone, the phasing of the process including specific behavioural and physiological activities that take place during initiation, the reduction of metabolism, the inhibition of reproduction. However, discrepancies still remain. Firstly, diapause, in the case of insects, seem to be endogenously induced in its initiation and termination. Notably, its maintenance phase may remain while environmental conditions have become favourable again, since the termination phase might be followed by a pupa form, while ecomorphosis (unlike cyclomorphosis) concerns Collembola that are ametabolic, and responds to environmental factors in its initiation and termination. Secondly, the question of inactivity of the individuals remains. Even the late publications on ecomorphosis did not clearly describe all the physiological and behavioural displays of the phenomenon: motionlessness and fasting can occur but some Isodomitae populations keep their mobility and a (reduced) feeding, transpiration profiles and energy reserves are modified but the *in vivo* consequences on their activities were hard to investigate. Thirdly, the critical point that made Cassagnau distinguish ecomorphosis from diapause resides in the fact that even if their growth is interrupted, springtails keep moulting (Cassagnau, 1965).

Table 2.3 – Comparative table of the characteristics of all known species-specific strategies causing intra-individual polymorphism in post-egg stages in Collembola.

	ANHYDROBIOSIS	**CRYOPROTECTIVE DEHYDRATION**	**ECOMORPHOSIS**	**CYCLOMORPHOSIS**	**EPITOKY**
PRESENCE	Facultative	Facultative	Facultative	Obligatory	Obligatory
SHIFT FROM AN HABITUS TO ANOTHER	Without moulting	Without moulting	With moulting	With moulting	With moulting
TRIGGERED/STOPPED BY	External factor: level of soil relative humidity	External factors: ambient temperature in dry conditions	External factors: ambient temperature and soil relative humidity	Internal factor: "internal clock"	Internal factor: reproductive cycle
ROLE	Latent life resistant to ambient desiccation, increased resistance to summer season	Latent life resistant to ambient freeze through lowering its supercooling point, overwintering	Alternative life form, increased resistance to summer season	Winter / summer forms alternate	Completion of the reproductive cycle
GEOGRAPHICAL AREA	In EU: Mediterranean regions; probably worldwide in deserts	In EU: northern, Scandinavian and arctic regions	In EU: Mediterranean regions, Pyrénées mountains; Holarctic	Probably Holarctic	Probably Holarctic
METABOLIC ACTIVITY (*sensu* Watanabe 2006)	Cryptobiosis (ametabolism)	Cryptobiosis (ametabolism)	Particular dormancy (hypometabolism), animal keeps moulting	Normal	Normal
TRAITS IMPLICATED (*sensu* Pey et al. 2014)	M-P-P-B	M-P-P-B	M-P-P-B	M- - -	M- -P-
REFERENCES	Poinsot (1974) ; Barra & Poinsot-Balaguer (1977)	Holmstrup & Sømme (1998) ; Holmstrup (2014)	Cassagnau (1974, 1986a, 1986b) ; Najt (1982)	Fjellberg (1976) ; Hopkin (1997)	Bourgeois & Cassagnau (1973) ; Bourgeois (1982)

A-4.3 Ecomorphosis: a survival strategy?

Based only on literature information and without observing living ecomorphic Collembola, it appears hard for us to add new material to that precise inclusion of both phenomena. However, the understanding of ecomorphosis as a life-history trait previously underlined helps us to build up an approach of this phenomenon related to current functional ecology concepts for our purpose. We can reject the direct conception of ecomorphosis as a "trait" according to current definition of trait concepts and semantics concerning soil fauna (Pey et al., 2014). In this framework, functional traits are "any morphological, physiological, phenological or behavioural (MPPB) feature measurable at the individual level, from the cell to the whole-organism level, without reference to any other level of organization". They can be seen as primary components of the performance traits: biomass, reproduction and survival, being directly linked to the fitness of organisms (Violle et al., 2007). In that case, ecomorphosis appears as the transient modification of a coherent set of functional traits (see Table 2.2) resulting in a transitory alternative phenotype for the concerned individual. As we mentioned it in section 3, ecomorphosis therefore impacts the three compartments of individual performance: (i) by reducing the metabolism and the ecdysis continuation, the longer the ecomorphic stages last the more the body size is likely to be reduced; (ii) since activity of the gonads is suspended, no reproduction occurs even for mature individuals, and (iii) the animal survives local climatic conditions that would not allow it to persist in its normal form and behaviour. This third aspect appears as the most critical providing an crucial advantage (survive vs. die), especially since the two others, although negatively affecting the performance, are transitory and fully reversible at the return to the normal form. Hence, we suggest a diagram summarizing the interpolation of ecomorphosis as a strategy within the functional traits concept as defined by the previously mentioned authors (Figure 2.1). Finally, considering the behavioural and the morpho-/physiological traits involved respectively, Ecomorphosis appears as a survival strategy that can be placed astride "move" and "change" tactics in Collembola (Ponge, 2020).

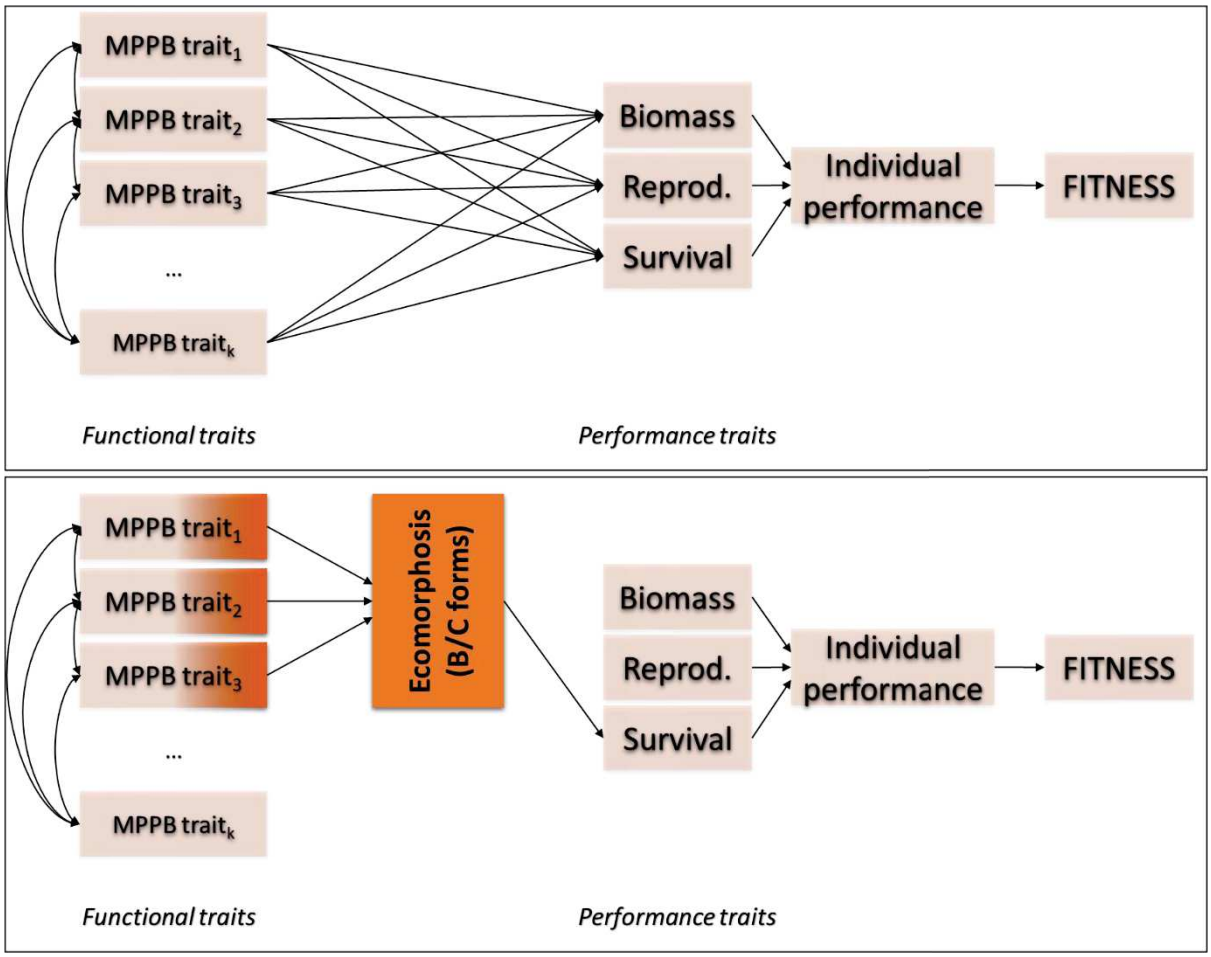


Figure 2.1 – Conceptual approach replacing ecomorphosis as a strategy (bottom box) in Violle et al. (2007) "functional traits" framework, completed by Pey et al. (2014) and originally derived from Arnold (1983) (top box). This strategy represents a coherent and limited set of MPPB traits, being modified from form A (normal) to B/C (ecomorphic), symbolized by the coloration gradient in orange on the graph. We emphasize the proposed positive consequences of ecomorphosis on survival, and hide links between ecomorphosis and biomass and reproduction although they are discussed in plain text. To highlight the intermediate position of ecomorphosis, the direct links between MPPB traits modulating performance traits are hidden; interrelations between MPPB are shown with simplified arrows, and feedbacks between performance traits and MPPB traits are hidden for clarity.

A-4.4 Ecological niche of the ecomorph: a heart-shape box

Since so many functional traits are modified under ecomorphosis, could we use a broader expression such as *functional strategy* or *ecological strategy*? While the first one seems to be used as a trait-based synonym of the second one (Baraloto et al., 2010), recent literature showed how trait variability at the individual level may have long-term consequences on the organisms ecological strategies (Larson et al., 2020). However both terms imply a notion of trajectory followed by the individuals during their whole life. The transitivity in the animal life and the reversibility of the ecomorphic stages may firstly invite us not to open that much our semantics. Still, this question appears particularly important in the implications of the phenomenon in the persistence of populations and the recruitment of individuals in local communities. Functional strategy implies environmental filtering while ecological strategy involves biotic interactions and competition. To our knowledge, Collembola are not great competitors among microarthropods, according to (Siepel, 1994) replacing them into the CSR strategies framework (Grime, 1974). We

can yet imagine a modification of their trophic interactions if the animals fast and change their micro-habitat and life-form for a long period. Thus the niche theory appears appropriate to discuss the ecomorphosis strategy under the abiotic filtering angle, as it was firstly mentioned by Cassagnau in the biogeographical limits that were overcome for some species able to display it. We could use the extension of such thermal limits provided by ecomorphosis in *a priori* unfavourable areas as modification of the species' Hutchinson fundamental niche (Hutchinson, 1957). This approach leads to an extensive literature on the thermal niche of animals, that can be expressed as a thermal curve, i.e. the individual performance versus temperature (see e.g. Angilletta (2009)). Several theoretical curves exist such as generalists, specialists, etc., varying in breadth (the total temperature range tolerated) and intensity (the maximum performance value reached). This thermal niche also allows to take into account the intraspecific variability of the animals, between populations, between individuals and more importantly for our purpose, within the same individual's life history. Between populations (as between species), we expect that phenotypical differences lead some taxa to a thermal niche partitioning (Paterson & Blouin-Demers, 2016). Between individuals, intraspecific variability may be observed for example through acclimation which is a common phenomenon extending niche breadth (Jensen et al., 2019). However ecomorphosis does not correspond to phenotypical differences between populations nor to an acclimation (but maybe its trigger thresholds respond to it, see e.g. Dalens & Cugny (1986), Najt (1982)) but to a reversible phenotypical switch, thus adding an intra-individual level to the definition of trait polymorphism (Bolnick et al., 2003). We can thus imagine a brutal extension of the thermal niche with the appearance of a suboptimal peak under ecomorphosis period, due to a reduced activity, beyond the ancestral thermal niche of the species. Between the optimal and the suboptimal peaks, a critical low point represents the initiation/termination moults resulting in the change of the animal's form. We represented this theoretical case in the Figure 2.2, leading the ecomorph to present a heart-shape pattern while an individual belonging to a species unable to display ecomorphosis presents a classical smooth curve. Moreover, the alternative life-form (B/C) is not limited in duration during the summer period, which is crucial since exposure duration to heat stress is of major importance when establishing the *in situ* thermal niche of species predicted by their upper critical thermal limit (CTmax) (Rezende et al., 2014).

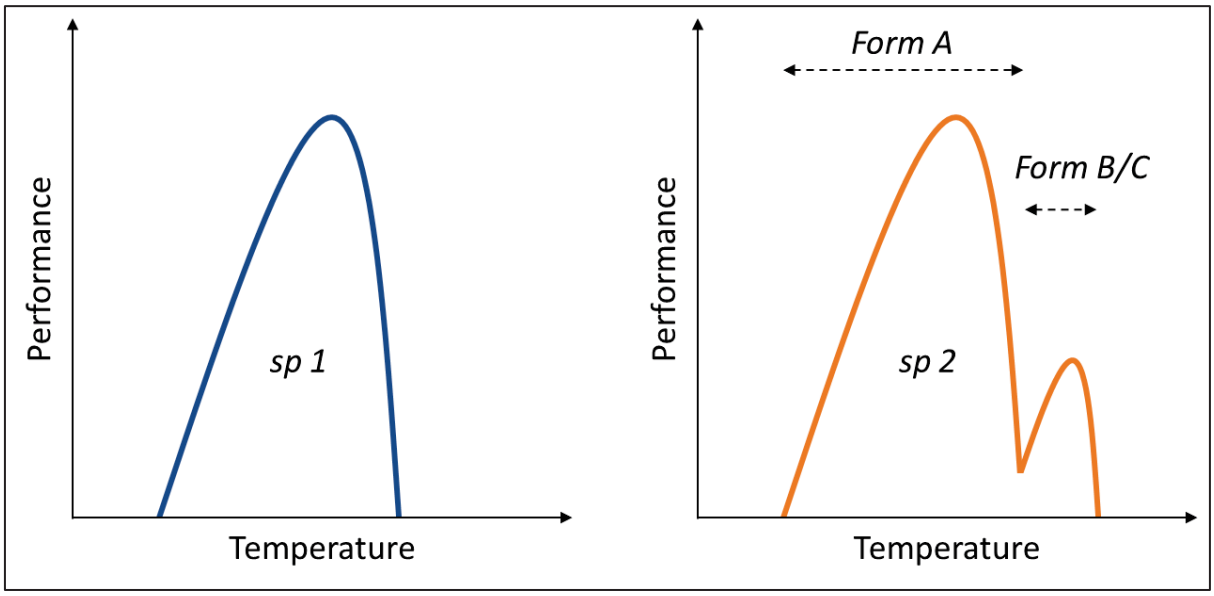


Figure 2.2 – Representation of two theoretical cases of thermal niche: species 1 (blue, left panel) presents a classical smooth curve and species 2 (orange, right panel) presents a heart-shaped pattern due to the alternance of its form A (normal) and form B/C (ecomorphic).

Since a set of traits is modified under ecomorphic stages, representing a transient alternative phenotype (i.e. an intra-individual polymorphism), the concerned individuals are facing an extreme case of intraspecific trait variability (ITV). In trait-based approaches, taking into account the ITV was demonstrated to be important (Albert et al., 2011), notably through its consequences on community assembly processes, by modifying the niche breath of a species (Bolnick et al., 2011) and thus the way abiotic filters apply to species pools (Violle et al., 2012). In such approaches yet, when mean trait values are obtained at a species level through literature, ITV is blurred. We previously demonstrated that literature-based trait databased may account for a certain ITV between populations (Bonfanti et al., 2018), we now advocate for testing the use of ecomorphosis as a trait-like information due to its potential to reveal a certain ITV between and within individuals. We can include the niche extension due to ecomorphosis previously suggested in Violle et al. (2012) framework, and we represent it in Figure 2.3.

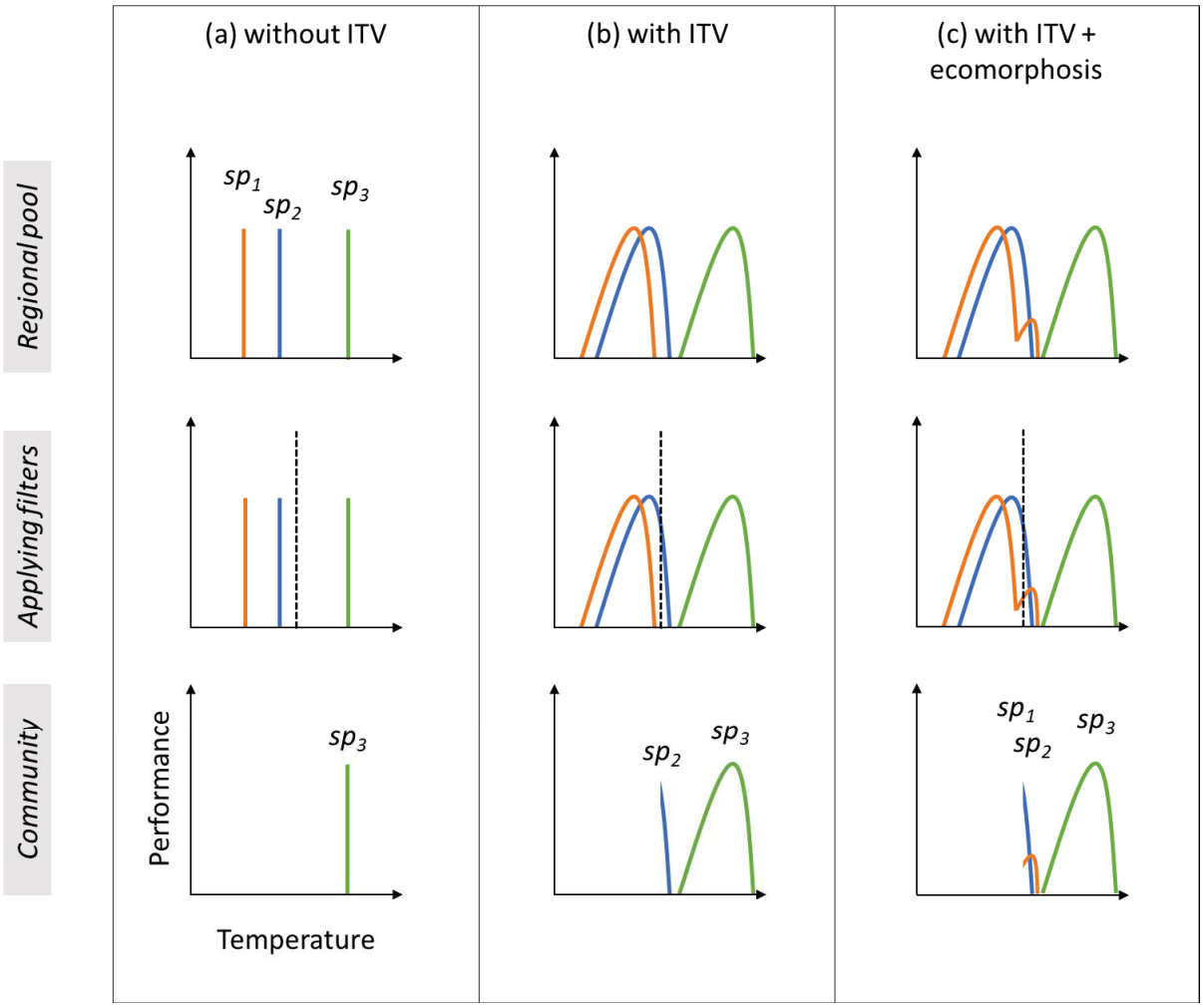


Figure 2.3 – Illustration of intraspecific trait variability (ITV) and ecomorphosis strategy in community assembly theory transcription of Violle et al. (2012) framework, under the light of three species' thermal niches.

Part B – Trait-based assessment of climate change

B-1. Introduction

Collembola are a widespread class of arthropods living mostly in soils and on the soil surface (Hopkin, 1997). They are involved in several ecological functions in soil ecosystems, notably organic matter decomposition and nutrient cycling. They represent a very abundant pool of prey for higher trophic levels taxa, and as consumers they can both feed on organic matter directly (leaves, pollens) or on microorganisms (fungi, bacteria), thus regulating their activity (Rusek, 1998). Collembola occupy different soil niches along a vertical gradient from the mineral soil horizons, the litter and humus layers and the surface, some are even atmobiontic. Species tend to live preferably in a specific vertical niche, with corresponding adapted morphological, physiological and behavioural traits (Gisin, 1943). In Europe these animals are found in all soils, covering a large range of environments and climates. At larger scales, climate are likely to drive the ecological optima and the morphological traits held by species or populations of Collembola (Salmon et al., 2014).

Collembola are known to be able to live in different harsh environments notably facing hydric and temperature stresses. In Europe these stressors can be found in extreme North, and Mediterranean areas, following a latitudinal gradient, as well as in high altitudes following altitudinal gradients. The literature mentions several links between the distribution of species and their thermic and hydric preferences, from locally distributed stenotopic species to widely distributed eurytopic ones (Raschmanová et al., 2018). Outside the climatic ranges (notably in terms of temperature and moisture) that fit to most species, the animals are thus likely to present resistance mechanisms that can be morphological, physiological, phenotypical or behavioural (Sømme, 1995; Stamou, 2012). Springtails may display different strategies such as for example synchronisation of oviposition and hatching with the summer in Mediterranean areas (Poinsot-Balaguer, 1984) or cryoprotective mechanisms in winter in northern latitudes (Holmstrup et al., 2002). We here focus on another resistance strategy called ecomorphosis, which is integrating several traits *stricto sensu*, implies polymorphism, and is displayed notably by collembolans in Mediterranean areas.

According to Potapov (2001) and Hopkin (1997), several types of polymorphism phenomena inducing conspicuous stages are observed in Collembola throughout their life. Three strategies are recognized: ecomorphosis, cyclomorphosis and epitoky (Fjellberg, 1998). For some species, they are not mutually exclusive. Cyclomorphosis is the less spectacular (in terms of morphological modifications) of the three phenomena, and the cyclomorphic stages are developed as part of a regular seasonal cycle. Species differ in winter and summer forms, notably at the apical part of the furca and/or legs. When the characteristic stages are developed as a part of a reproductive cycle, the phenomenon is called epitoky. A variable portion of each sex can be found under epitoky

stages. For example, adult males from genera *Jestella* Najt 1978 or *Archisotoma* Linnaniemi, 1912, exhibit modified antennae, granulated integuments and shorter body setae. While cyclomorphosis and epitoky are obligatory in the life-history of the individuals, ecomorphosis appears under unfavourable environmental conditions. In southern Europe, this strategy provides individuals an increased resistance to warm and dry conditions of the summer season. The main morphological modifications observable under ecomorphic stages are a thickened cuticle, a modification of the chaetotaxy and of the appendages along with physiological and behavioural reduced activities.

In a context of global change, soil ecosystems are threatened by climatic changes (Hoegh-Guldberg et al., 2018). Global warming is indeed susceptible to rapidly move the species beyond their abiotic preferences, notably beyond their thermal niche (Deutsch et al., 2008), thus impacting the soil functioning (Wall, 2012). By studying the trait-environment relationships, we expect to monitor those changes (Lavorel & Garnier, 2002). Collembola communities are known to be sensitive to several environmental factors (Cortet et al., 1999; Santorufo et al., 2015), however a resistance mechanism such as ecomorphosis has not yet been used as an indicator of thermic/hydric stress (Greenslade, 2007) though we know the importance of selecting relevant traits in functional ecology (Funk et al., 2017). Indeed in soil fauna and springtails in particular, studies using traits as responses to their environment currently put emphasis on morphological traits (Salmon et al., 2014; Vandewalle et al., 2010), which unfortunately does not include polymorphism, and functional effect traits are barely available. Moreover, facing critical heat or drought events, it appears important to be aware of the presence *in situ* of potential resistance mechanisms *per se*. Indeed the attempts to shed light on these mechanisms may be biased by the sampling methods allowing a characterization of the abundance and diversity at a specific time, but leading us to an underestimation of the overall community diversity throughout a year (Greenslade, 1981; Poinsot-Balaguer, 1984). This annual community may thus act as a reservoir of functional diversity, which is important in the assessment of ecosystem resilience (Yachi & Loreau, 1999).

We thus advocate for new traits to tackle the responses of soil fauna to climate change, and suggest here to study the case of ecomorphosis in Collembola, for its defined response to temperature and its potential effects on the life-form of the animals. We previously linked it to current concepts in functional and community ecology and we now aim to support an exploration of its use as a response trait. Thus we suggest to confront the presence of ecomorphosis in communities against climatic gradients involving temperature at different spatio-temporal scales discussing the following hypotheses:

- H 2: The use of a trait specifically responding to temperature and moisture – the ability to present ecomorphosis – allows to reveal the effect of climatic gradients on Collembola communities at several scales:

- H 2.1: alpha, in a field climatic experiment on a semi-natural shrubland site, where ecomorphosis should be selected by warming treatments;
- H 2.2: beta, along an altitudinal gradient in the French Alps, where ecomorphosis should be selected by higher altitudes due to high thermic variations especially after thaw;
- H 3.3: gamma, between different semi-natural shrubland sites located in different European regions: Mediterranean, continental and Scandinavian; ecomorphosis should be selected in hot and/or dry environments i.e. in Mediterranean sites.

B-2. Material & Methods

B-2.2 Distribution of European ecomorphic species

We used the list of species with described ecomorphosis as a query to the Global Biodiversity Information Facility (GBIF - https://www.gbif.org/) to create a georeferenced dataset (GBIF Occurrence Download, 2020). This dataset includes data coming from field human observations, preserved specimen, material sample and unknown origin, through an access to different online databases. We used the provided automatic GBIF tool for a visualisation of these occurrence data on a European map.

B-2.3 Assessment of ecomorphosis in VULCAN communities

B-2.3.1 Experimental sites, the European transect

The EU-funded VULCAN (for "Vulnerability assessment of shrubland ecosystems in Europe under climatic changes") experiment (Beier et al., 2009) was conducted since 1999, in different European shrubland sites. The six experimental sites cover a large-scale climatic gradient, from wet and cold climate sites located in Wales (UK), Denmark (DK), the Netherlands (NL), to cold and drier climate site located in Hungary (HU), to warm and dry climates sites located in Spain (SP), and Italy (IT). Topsoil properties also vary from high content of soil organic matter and low pH in the three northernmost sites, to low content of soil organic matter and high pH in the two southernmost sites. A summary of the characteristics of each site is presented in Table 2.4.

B-2.3.2 Experimental climatic manipulation

Each experimental site was divided into 3 series of plots: warming (W), drought (D) and control (C) plots. Each of these three climatic treatments was replicated three times per site. Experimental plots were covered with automatically working curtains, allowing to reduce heat radiation during night (W) and precipitation during growing season (D). Experimental climatic manipulation devices were set up in 1999 except for Italian site in which it was in 2002.

Table 2.4 – Summary of the VULCAN sites environmental characteristics. Retrieved from Petersen (2011).

Tab. 1 Selected site characteristics based on measurements from the control plots of the six VULCAN-sites (Beier et al. 2009). Data in bold print are from 2003, the year of fauna sampling calculated from original data provided by researchers from the individual sites. Soil temperatures and soil moisture are mean values of data measured in the month where fauna sampling was accomplished. Other data are unaltered from Beier et al (2009).

	Clocaenog, Wales U.K.	Mols Denmark	Oldebroek Netherlands	Kiskun Sag Hungary	Garraf, Catalonia Spain	Capo Caccia, Sardinia, Italy
Location	53° 03' N 3° 28' W	56° 23' N 10° 57' E	2° 24' N 5° 55' E	46° 53' N 19° 23' E	41° 18' N 1° 49' E	40° 36' N 8° 9' E
Altitude	490	58	25	130	210	35
Air temperature: Control (°C) Year (mean of 3–5 years, 1999–2004) April–June 2003 Month of fauna sampling	8.2 **9.5** **13.9 (July)**	9.0 **12.3** **16.8 (June)**	10.1 **10.9** **15.4 (July)**	10.8 **17.8** **19.7 (May)**	15.6 **19,1** **18.2 (May)**	15.6 **19,4** **14.2 (Apr)**
Precipitation. Control (mm) Year (mean of 3–5 years, 1999–2004) April–June 2003 Month of fauna sampling	1741 **593** **312**	644 **171** **40**	940 **151** **64**	509 **45** **20**	580 **85** **68**	511 **38** **11**
Soil temperature: Control (°C) Organic soil layer Mineral soil layer	**13.3** **10.8**	**15.8** **14.9**	**15.4** -	- **20.3**	- **25.7**	- **14.9**
Soil moisture. Control (% of wet soil) Organic soil layer Mineral soil layer	**48.0** -	- **9.4**	**17.5** -	- **3.5**	- **21.1**	- **6.14**
Potential evapotranspiration ($mm\ a^{-1}$)	302	590	595	1016	1034	1026
Nitrogen deposition ($g\ N\ m^{-2}\ a^{-1}$)	2.1	1.6	4.1	1.2	0.5	1.0
Main growing season(s) (>5°C more than 5 days)	April–Sept	April–Sept	April–Oct	April–Sept	Jan–May Oct–Dec	Jan–May Oct–Dec
Dominant Plant species in fauna sample plots	***Calluna vulgaris, Vaccinium myrtillus***	***Calluna vulgaris, Deschampsia flexuosa, Holcus mollis***	***Calluna vulgaris***	***Populus alba, Festuca vaginata, Cynodon dactylon***	***Erica multiflora, Globularia alypum, Dorychnium pentaphyllum***	***Helichrysum microphyllum, Cistus monspeliensis, Dorychnium pentaphyllum***

B-2.3.3 Collembola abundance data

We here used the data originally published by Petersen (2011). Collembola were sampled in 2003, and sampling dates for each site were chosen in order to represent similar relative seasonal position between sites: IT: Apr. 29–May 4, SP: May 13–17, DK: June 23–27, NL: July 9–13 and UK: July 19–23. Five sampling plots (surface: 1.25 m^2) were chosen within each experimental plot of 20 m^2, and the resulting 5 observations were treated as sub-samples.

In each plot, Collembola were sampled in three different strata: 1, plant surface; 2, soil and litter surface; 3, soil cores. Strata 1 was sampled by systematic suction of the plants parts using a vacuum cleaner. Strata 2 was sampled using the same method, by suction of the soil surface (with reduced surface, i.e. 78.6 cm^2 in all sites except in IT where it was 1.25 m^2). Strata 2 of the UK site was sampled by collecting 76.6 cm^2 sampling units of the surface litter-/moss- layer, since the soil was too moist to allow a proper suction. Strata 3 was sampled using soil cores (depth: 10cm, area: 25 cm^2). Animals were extracted from soil cores using a Macfadyen-type high-gradient device (Macfadyen, 1961), during a 10-days extraction cycle of temperature rising between 25 °C to 60 °C. Animals from all samples were isolated and then identified using the reference literature. We thus gathered a dataset containing 27 Collembola communities per site (3 strata x 3 climatic treatments x 3 replication blocks), i.e. a total of 162 observed communities, including a total of 71 species of Collembola.

B-2.3.4 Collembola trait data

Based on the list of species known to be able to display ecomorphosis strategy (see Table 2.1), we assigned a binary presence/absence ecomorphosis trait to the 71 species of Collembola recorded in the Vulcan study sites. Among all of them, 3 species are known to display this ability: *Ceratophysella denticulata* (Bagnall, 1941), *Folsomia quadrioculata* (Tullberg, 1871) and *Isotoma viridis* Bourlet, 1839.

B-2.4 Assessment of ecomorphosis in ECOPICS communities

B-2.4.1 The altitudinal gradient and Collembola communities

The ECOPICS study was conducted in Massif de Belledonne (Chamrousse, France) in the French Alps in june 2018, along an altitudinal gradient ranging from 1400 to 2400 m above sea level (a.s.l.). Experimental plots were chosen within six altitude levels (1400, 1600, 1800, 2000, 2200 and 2400 m a.s.l.) thus covering montane, subalpine and alpine habitats.

The soil samples were collected using soil corers (diam. 6 cm, depth 5 cm). Microarthropods were then extracted with a high-temperature gradient device (Macfadyen, 1961). Collembola individuals were isolated were then identified at a genus level and whenever possible at a species level using the standard literature (Hopkin, 2007; Zimdars, 1994). This represents a total of 72 communities and 47 Collembola taxa (Boegly 2020).

B-2.4.2 Collembola trait data

Based on the list of species known to be able to display ecomorphosis strategy (see Table 2.1), we assigned a binary presence/absence ecomorphosis trait to the 47 Collembola taxa recorded in the ECOPICS study sites. Among all of them, 4 species are known to display this ability: *Ceratophysella denticulata* (Bagnall, 1941), *Desoria olivacea* (Tullberg, 1871), *Folsomia quadrioculata* (Tullberg, 1871) and *Isotoma viridis* Bourlet, 1839.

B-2.5 Statistical analysis

We analysed the latitudinal and longitudinal distributions of occurrence data in the GBIF dataset through an histogram and a normal Q-Q plot on the decimal latitude data.

To evaluate the proportion of individuals with the ability for ecomorphosis in each VULCAN and ECOPICS community we used the Community-Weighted Mean (CWM) metric (Garnier et al., 2004), calculated as follows: $CWM_{j,y} = \sum_{k=1}^{n_j} A_{k,j} \cdot z_k$, where n_j is the number of species sampled in plot j, $A_{k,j}$ is the relative abundance of species k in plot j, and z_k is the mean trait value of species k.

To describe the ecomorphosis trait at the European scale in VULCAN dataset, all communities (i.e. all strata, all climatic treatments) were used. To test for the effect of country on CWM presence of ecomorphosis, we performed a Kruskal-Wallis (K-W) test followed by a post-hoc Dunn test with Bonferroni correction for pairwise comparisons. To test for the effect of climatic treatment on CWM ecomorphosis Petersen (2011) used a mixed-effect linear model, with the block and

treatment interaction as a random effect taking into account the nested experimental design. However, our data on CWM ecomorphosis did not meet assumptions for parametric statistical tests, even after a logit transformation (Warton & Hui, 2011). Moreover, to investigate the effect of climatic treatments on ecomorphosis, we had to restrict the whole European communities dataset. Indeed, considering the very high number of communities without any ecomorphic species leading to as many 0% of CWM ecomorphosis, we firstly retained only DK and NL sites. Within those sites, ecomorphosis was almost constantly absent in the strata 1 (plants parts surface), that was consequently excluded from further analyses. We thus retained a dataset aggregating DK and NL sites, strata 2 and 3, and the three climatic treatments. Therefore, we used non-parametric approaches. We performed a Kruskal-Wallis (K-W) test followed by a post-hoc Dunn's test with Bonferroni correction for pairwise comparisons (when the factor had 3 levels) or a Wilcoxon 'Mann-Whitney' (M-W) test (when the factor had 2 levels) on untransformed CWM ecomorphosis (in %).

In ECOPICS communities, to test for the effect of altitude on CWM presence of ecomorphosis we used a Spearman correlation test, corrected for the sample and the vegetation cover thus taking into account the sampling design.

The statistical analysis and associated figures were performed in R software, version 3.4.0 (R Core Team, 2017), using its core "stats" functions and the following packages: "FD" (functcomp) (Laliberté & Legendre, 2010), "ggplot2" (Wickham, 2016), "car" (qqPlot) (Fox & Weisberg, 2011), "RVAideMemoire" (pcor.test) (Hervé, 2018), "dunn.test" (dunn.test) (Dinno, 2017).

B-3. Results

B-3.4 Distribution of the species occurrences carrying ecomorphosis at the European scale (Palearctic)

We obtained georeferenced data for 19 species for a total of 16031 occurrences, and there was no occurrence data for the other 10 species (either no occurrence at all in GBIF or no georeferenced occurrence), these raw data are given in Annex 2.1. For information, GBIF uses as a first choice a different name than we do concerning 4 species: *Cosberella acuminata* is used instead of *Hypogastrura acuminata, Isotoma fennica* instead of *Desoria ruseki*, *I. propinqua and I. tigrina* instead of respectively *D. propinqua* and *D. tigrina*. In our results and figures, we thus renamed GBIF raw data to fit with our species list taxonomy. A map showing a projection of these data is given in Figure 2.4. An illustration of the latitudinal distribution of these data is given in Figure 2.5. Neither latitudinal or longitudinal distributions met normality. Species-level maps and latitudinal or longitudinal distributions data are given in Annex 2.2. We highlighted climatic limits

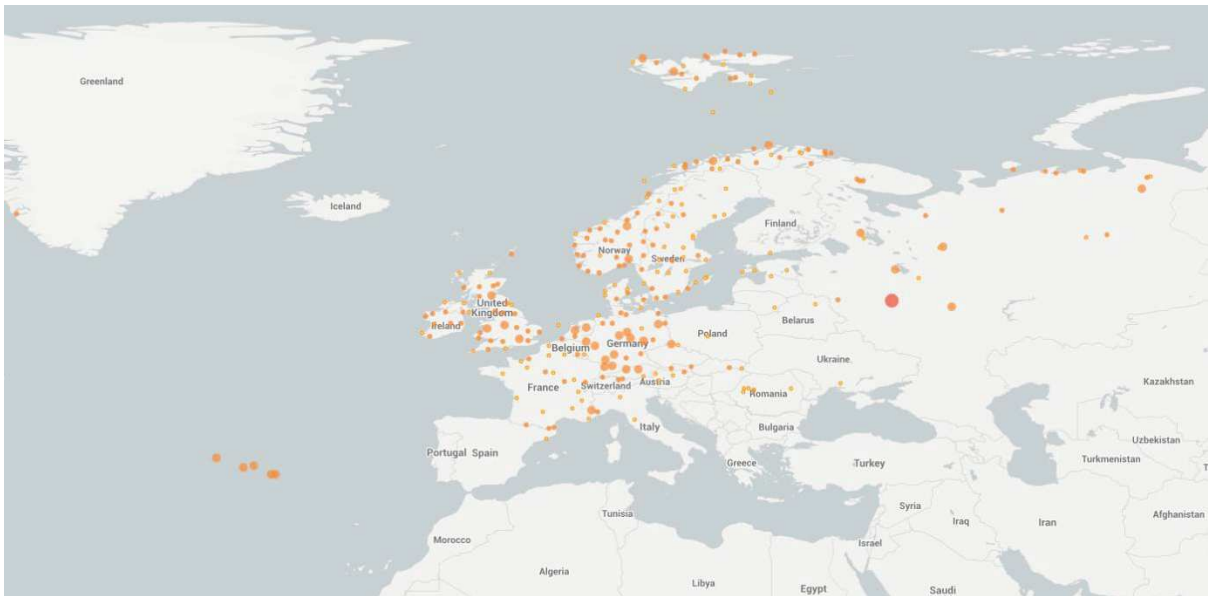


Figure 2.4 – Geographical position of GBIF occurrence data for 19 ecomorphic European species of Collembola. Map provided by GBIF tool, centred on Europe with a plate carrée projection. All types of georeferenced data were gathered (human observation, preserved specimen, material sample and unknown) representing 16031 occurrences. Size and intensity of colour of each point vary with the local number of data.

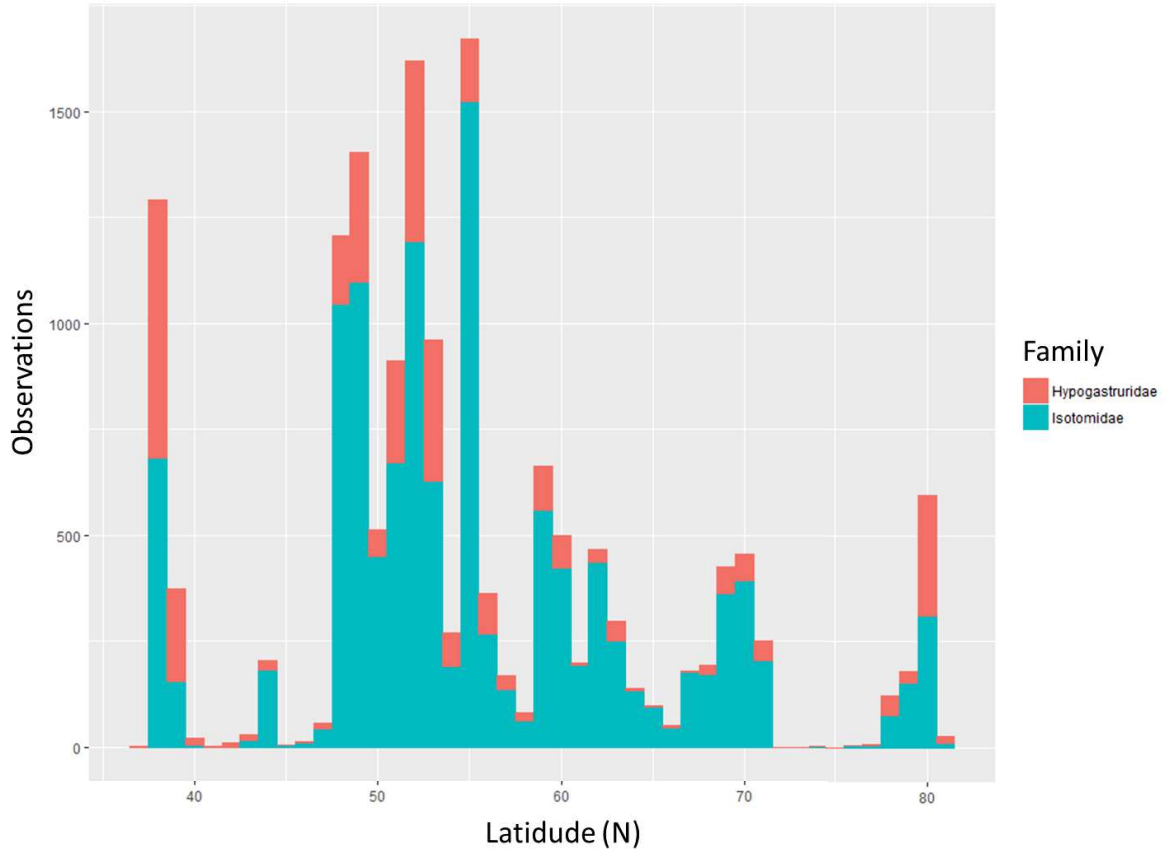


Figure 2.5 – Histogram illustrating the latitudinal distribution of georeferenced GBIF occurrences for 19 ecomorphic European species of Collembola. All types of georeferenced data were gathered (human observation, preserved specimen, material sample and unknown) representing 16031 occurrences. Occurrences of each species were grouped by the family they belong to. Families were piled up on this figure (ex: at 80° N ca. 50% of observations belong to each family). For information, 1° of latitude at 60°N represents ca. 110 km.

according to Peel et al. (2007), resulting in the following general climates pattern (at low altitude): temperate Mediterranean < 45°N < temperate with warm summer < 10°E < cold with warm summer < 60°N < cold with cold summer. The area of distribution of each species varied

considerably: from sparsely recorded species in a small area to widely recorded ones thus covering a large area. However, overall the presence of ecomorphic species did not reveal any biogeographical pattern at the European scale.

B-3.5 Ecomorphosis in the VULCAN experiment

B-3.5.1 Distribution of the ecomorphosis at the European scale in VULCAN communities

Except the Hungarian site, the species pool of each site varied from 18 to 25 without clear biogeographical pattern. HU site hosted only 6 species, this site being known to host very few animals beforehand. No species carrying the ability to display ecomorphosis was found in UK, HU and IT (Figure 2.6). Site effect on CWM presence of ecomorphosis was significant (K-W χ^2=62.1278, df=5, p<0.001), DK and NL being different from all other sites (Dunn p<0.001 for each comparison) but not different one from each other. There was one species in DK (*I. viridis*) and three species in NL (*C. denticulata*, *F. quadrioculata*, *I. viridis*) that are able to display ecomorphosis. This led to an average proportion of 0.8% and 4.4%, in DK and NL respectively. The effect of strata (K-W χ^2=4.2053, df=2, p=0.1221) and climatic treatments (K-W χ^2=0.3037, df=2, p=0.8591) on CWM ecomorphosis were not significant.

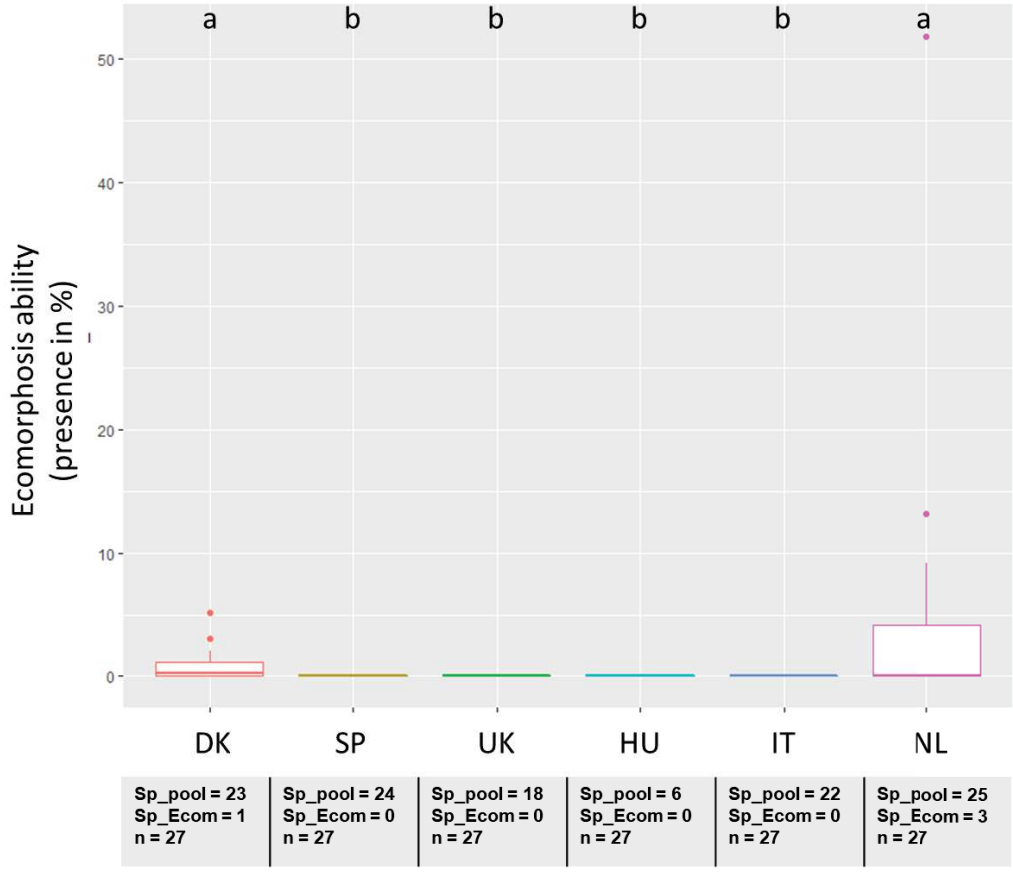


Figure 2.6 - Community-Weighted Mean presence of ecomorphosis (in %) in VULCAN European sites' Collembola communities, showed in boxplots. The country location of each site on x-axis are abbreviated (DK: Denmark, SP: Spain, UK: Great-Britain, HU: Hungary, IT: Italy, NL: the Netherlands). In addition, for each site: Sp_pool indicates the local species richness i.e. the total number of species found at the site scale ; Sp_Ecom indicates the number of species carrying ecomorphosis at the site scale ; n indicates the total number of observed communities. Significant differences were attested by Kruskal-Wallis and post-hoc Dunn tests.

B-3.5.2 Responses of the ecomorphosis to climatic manipulations

The effect of site on the presence of ecomorphosis was significant (M-W W=91, p=0.02), while the effect of strata (M-W W=126, p=0.25) and climatic treatments (K-W χ^2=1,35, df=2, p=0.51) were not significant (Figure 2.7). Within DK site, the effect of climatic treatments was significant (K-W χ^2=6.1757, df=2, p-value=0.046), with a higher CWM ecomorphosis in drought treatment than in warming treatment (Dunn *z*=2.461310, p=0.0208). Within NL site, the effect of climatic treatments was not significant (K-W χ^2=0.22691, df=2, p=0.8927).

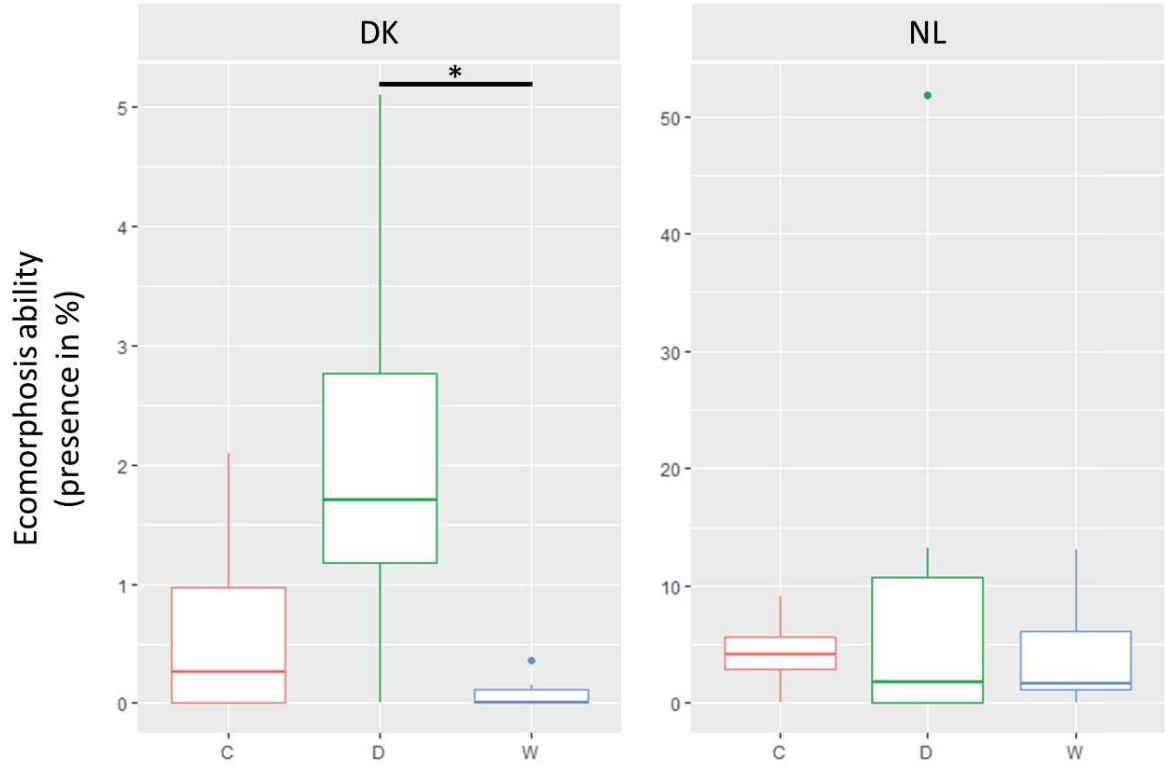


Figure 2.7 – Community-Weighted Mean (CWM) presence of ecomorphosis (in %), versus climatic treatments in two VULCAN experimental sites communities, showed in boxplots. Left panel gathers data from Denmark site and right panel from Netherlands site, y-axis scales differ. In both cases, the results gather sampling data from strata 2 (litter) and 3 (soil). Letters on x-axis indicate the climatic treatment: controls (C), drought (D) and warming (W). Significant differences were attested by Kruskal-Wallis and post-hoc Dunn tests. In each site, data gathered n=18 observations (3 per strata per climatic treatment).

B-3.6 Responses of ecomorphosis to the ECOPICS altitudinal gradient

The community-weighted mean presence of ecomorphosis along the ECOPICS altitudinal gradient is presented in Figure 2.8. The CWM ecomorphosis varied from 2.4% at 1400 m a.s.l. up to 12.1% at 2400 m a.s.l. We found a moderated but significant correlation between the presence of ecomorphosis and the altitude (S=32355, p<0.001, ρ=0.46).

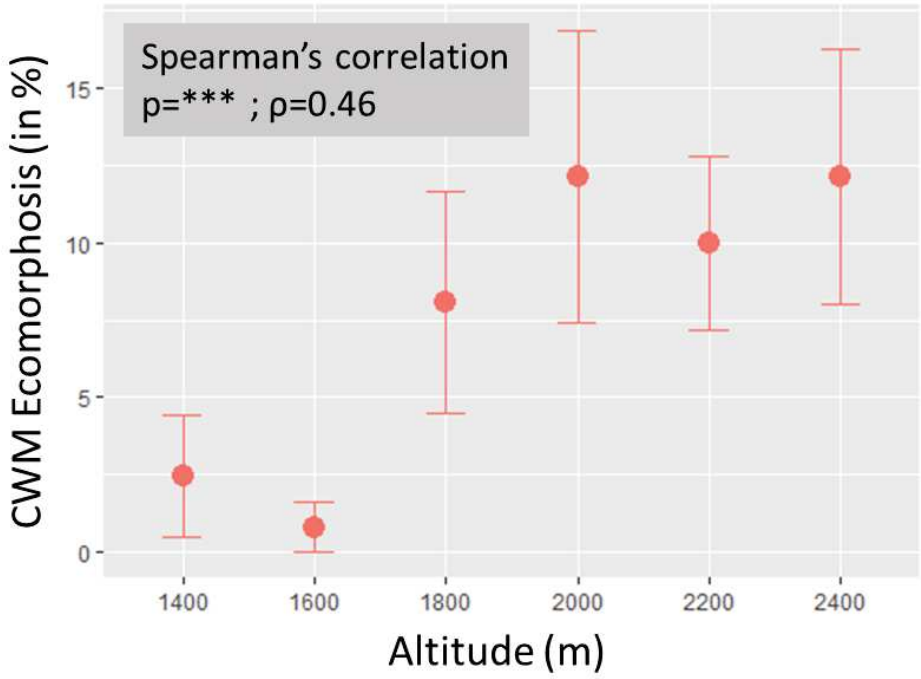


Figure 2.8 – Community-Weighted Mean (CWM) ± se presence of ecomorphosis (in %) in communities of Collembola in an altitudinal gradient in the French Alps (ECOPICS project).

B-4. Discussion

B-4.1 Species list: subject to change?

We chose to retain species for which we found a statement of ecomorphic stages in the literature to build a species list. This will be a rather crude and simple type of information to feed into a trait database when using two attributes: "Presence"/"Absence" of ecomorphosis. However, we believe that using this trait-like information as a proxy for ecomophosis in trait-based analyses would help us notably to study the community functional response to their environment, as suggested by Pey et al. (2014).

Are there false absences? From the words of its main descriptor (Cassagnau, 1974), ecomorphosis is likely to be observed in other species than those we know. We are thus aware that our ecomorphosis database is probably limited by the scarcity of information in the literature and/or observations *in situ*. Concerning false absences due to our literature scan methodology, we cannot guarantee for an exhaustive extraction of information, but we combined several strategies in order to retrieve as much as possible concerning European species. While the second type of false absence is probably very low, the first one cannot be estimated (Rusek, 2002).

Are there false presences? To our knowledge, there is only one case of false attribution of another phenomenon to ecomorphosis: neutralised forms of *Bourletiella radula* Gisin, 1946 (Raynal, 1974, 1976). The author observed a phenotypical neutralisation and the appearance of large immature stages in this Sminthuridae species and mentioned several similarities with

ecomorphosis described by Cassagnau. The latter will then refute this hypothesis, and put these morphological changes in touch with a reproduction cycle (Cassagnau, 1990). We thus chose not to include *B. radula* in the ecomorphic species list.

B-4.2 Species distribution in GBIF data

All species are not equivalent in their number of occurrences (from 1 for *Hypogastrura boldorii* to thousands for *Folsomia quadrioculata* for example), and the databases accessed and gathered by GBIF are not covering homogeneously the European continent, so we need to interpret these results with caution. Indeed, species with the highest number of observations reveal a high number of observations in central and Northern Europe. This could reveal (i) a bias in the geographical range focused by the datasets aggregated in GBIF or (ii) the hypothesis formerly written by Cassagnau (1974) in the cryophilic / meso-hygrophilous original habitat preferences of ecomorphic species. As a general tendency illustrating the latter, we count that 6 species were absent from southern latitudes and Mediterranean area while 4 species were absent from Northern Europe and 9 species were widely present in Europe at different latitudes. However, the latitudinal distribution of the occurrences in the compiled GBIF dataset seems multimodal, showing several peaks at ca. 38°, 47-55°, 60°, 70° and 80° N. This pattern may also be observed at a species level, for those holding a large number of occurrences (ex: *F. quadrioculata*). The large number of occurrences between 47 and 55° N - basically between e.g. Zürich (CH) and Moscow (RU) - probably matches with the most populated areas, thus being likely to hold the most of research. Other peaks could reveal local research programs that were secondly accessed by GBIF and gathered in our dataset, as for example the "Azorean Biodiversity Portal" (http://azoresbioportal.uac.pt/) contributing for ca. 1600 occurrences thus showing the peak at 38° N. The longitudinal distribution of the data seem to confirm this interpretation. These peaks of presence, and thus probably of absence, not due to a lack of environmentally suitable habitats but rather from the bias in survey information, are called methodological absences (Lobo et al., 2010). Heterogeneity of data in such databases is a known limitation to their use (Violle et al., 2015). However, predicting species distribution and local abundances at large scales is now reachable in soil organisms e.g. for earthworms (Phillips et al., 2019) or nematodes (van den Hoogen et al., 2020). Similar ongoing works on Collembola (ex: #GlobalCollembola lead by A. Potapov) may thus help us to deepen the analysis between the ecomorphosis-environment relationships at the European scale in the future. In our present dataset created though GBIF request, we lacked metadata on climatic and habitat conditions (ex: temperature, moisture, altitude, vegetation cover, soil characteristics) to study more precisely the links between ecomorphosis and environment.

In the meantime, and since ecomorphic European species of Collembola seem able to persist in several biomes and climates all over the continent and its islands, we cannot conclude on a clear pattern obtained from hot to cold regions from this analysis. The results encourage us to use a

single dataset coming from an homogenous sampling process, covering a large enough latitudinal gradient, to discuss on our hypotheses.

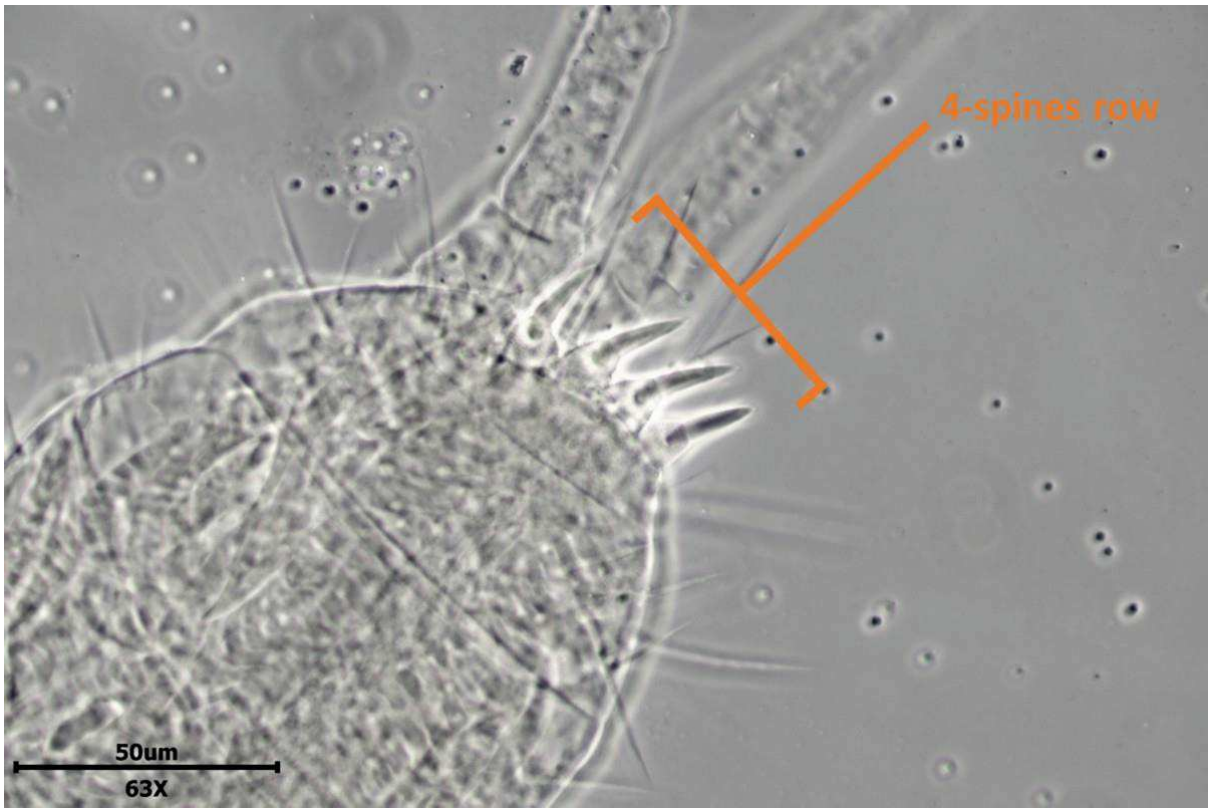
B-4.4 Ecomorphosis in Europe along climatic gradients: influence of drought and temperature at different spatio-temporal scales

B-4.1 Effect of the biogeographical gradient

Species carrying the ability to display ecomorphosis strategy were mostly observed only in Northern Europe sites (DK and NL). However, considering the 3 species involved in the whole biogeographical gradient (*C. dentidulata*, *F. quadrioculata*, *I. viridis*), this results fits with their geographical preferences as they are described as preferring northern latitudes, even if being widely distributed (Zimdars, 1994 and following books). The proximity between the Danish and the Dutch sites in terms of taxonomic community composition has previously been observed (Petersen, 2011) and is only partly confirmed here. Although both sites are the only ones holding ecomorphic species on the whole biogeographical gradient, the ecomorphosis is in average more present in the Dutch site than in the Danish one.

The absence of ecomorphosis in Mediterranean experimental sites (IT and SP) is surprising and is against our hypotheses. Furthermore, this result also differs from the *in situ* observations originally described by Petersen (2011) on the same communities dataset. Indeed, the author mentioned in the publication's Annexes the observation of sporadic ecomorphic individuals in Spanish and Italian sites, which would support our hypothesis 2.3. One individual belonging to *Tetracanthella hygropetrica* Cassagnau, 1954 was reported in the Spanish site and two individuals belonging to the genus *Isotoma* were reported in both sites. A kind re-examination concluded that this first individual actually appear closer to *Tetrachanthella tuberculata* Cassagnau, 1954 and does not present ecomorphic features (Petersen pers. comm.). After a re-examination of the two other suspected individuals, the author confirmed us his opinion on the presence of true ecomorphic features, and expressed some difficulties of identification within the genus. However identifying them at a species level would have been desirable (i) regarding the present metric (CWM) so we could infer ecomorphosis to a previously unsuspected species and (ii) in order to complete our ecomorphosis dataset for further analyses. The author thus kindly made available to us the two remarkable individuals on microscope slides for a second re-examination in CEFE lab (Montpellier), from which photos can be found in Pictures 1 and 2. Due to the young age of the individuals (complicating their identification) and the specificity of their ecomorphic features, additionally to Pr. emer. Henning Petersen (Natural History Museum, Denmark), Pr. Jérôme Cortet (Univ. Paul-Valéry Montpellier 3, France) and Paul Henning Krogh (Aarhus Univ., Denmark), we asked for the expertise of Mikhail Potapov (Moscow State Pedagogical Univ., Russia), recognized specialist on Isotomidae family. We here present the conclusions of our discussions (pers. comm.):

- Individual 1 (#Vul-03ES-S-D2-1a) belongs to *Isotoma* genus and *Desoria* can be set aside due to the mucro form. Several morphological features let us think that it is under ecomorphosis, the most remarkable being a 4-spines row on Abd VI (sixth abdominal segment), see Picture 2.1. Thus it seems morphologically close to *I. viridis* or *Isotoma anglicana* Lubbock (1873). The first might be considered as the most likely, since the 4-spines row were described as its typical ecomorphic feature, while the latter would then represent an interesting case of a new (to date) species carrying ecomorphosis. Less likely, the individual might also wear such anal spines in its normal form and be close to *Isotoma vaillanti* (Murphy, 1958); this author citing Cassagnau's works on *Spinisotoma* genus, we might expect from him to properly describe this new species (i.e. not another species under ecomorphosis). However later literature have considered *I. vaillanti* as a sub-group of *I. viridis* and Cassagnau considered *I. vaillanti* as a misidentification of *I. viridis* under ecomorphosis. Recent literature also mentions identification mistakes around *I. vaillanti* individuals in Japan, described under *Tetracanthura* "genus" (Tanaka, 1982), that now belongs to *I. viridis* related species.

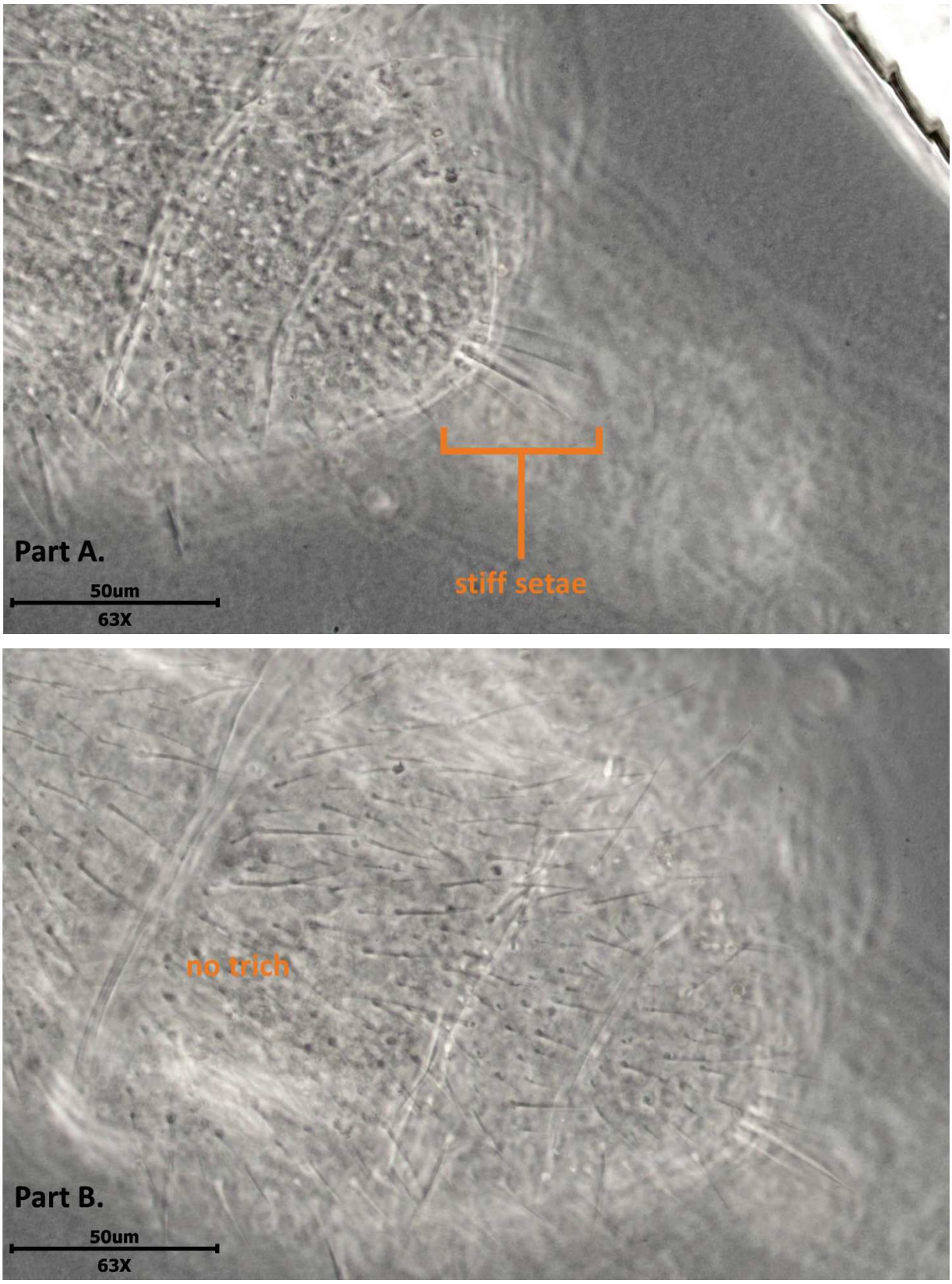


Picture 2.1 – Photo of the last abdominal segments of an ecomorph highlighting the 4-spines row typical attribute in dorsal view. The individual (#Vul-03ES-S-D2-1a) is likely to belong to Isotoma viridis or to a closely-related species. It originates from VULCAN Spanish site communities in drought treatment plots. The photo was taken under microscope (Axio Scope.A1, Zeiss, Germany) equipped with a digital camera (C-P6, OPTIKA, Italy) and using its associated controlling software (PROView, OPTIKA, Italy).

- Individual 2 (#Vul-03SA-S-D2-2b) suits better to *Isotomurus* genus but the classical morphological characteristics does not allow to identify it at a species level. However, three remarkable features correspond to Cassagnau's observations (Cassagnau, 1986a)

on *I. palustris* under ecomorphosis: trichobotries involution, global reduction of dorsal setae and a row of 5 stiff setae on Abd VI, as shown on Picture 2.2. Nevertheless, we report that several features, in a young individual as we examine here, might also lead to identify it as an *Isotomurus antennalis* (Bagnall, 1940). The difficulty in discriminating *I. palustris* and *I. antennalis*, especially through the prism of ecomorphosis, were notably discussed in Najt (1982) (the latter being named *Isotoma antennalis* at the time).

To conclude, these two remarkable individuals are not identifiable at a species-level with a high-enough level of confidence. Thus we were not able to infer the ecomorphosis in their species and so in concerned experimental sites communities. We generally agreed on two genus, *Isotoma* and *Isotomurus*, that are already known to gather species carrying ecomorphosis. Whatever the species they belong to (being already known to carry ecomorphosis, or not), their remarkable morphological features supports with a good reliance their identification as animals under ecomorphic stages, thus supporting our hypothesis 2.3. As a matter of fact and even if only two sporadic individuals observation does not represent a precision's degree sufficient to support our hypothesis 2.1, we can still mention an inspiring coincidence: these individuals were in both cases sampled in a plot under Drought treatment.



Picture 2.2 – Photos of the last abdominal segments of an ecomorph highlighting the bundle of stiff setae (Part A) and the absence of trichobotria (Part B) in dorsal view. The individual (#Vul-03SA-S-D2-2b) is likely to belong to Isotomurus palustris or to a closely-related species. It originates from VULCAN Italian site communities in drought treatment plots. The photo were taken under microscope (Axio Scope.A1, Zeiss, Germany) equipped with a digital camera (C-P6, OPTIKA, Italy) and using its associated controlling software (PROView, OPTIKA, Italy).

B-4.2 Effect of climatic treatments

Within the Danish and Dutch sites, the effect of climatic treatments was significant for the drought treatment but non-significant for the warming treatment. In the Danish site, the effect of drought is to be put into perspective since both drought and warming are not different from the untreated control. However, we notice that drought and warming display opposite response patterns which is unexpected regarding our hypotheses.

In the presented cases, warming plots present either similar or slightly lower values than controls, illustrating the lack of ecomorphosis induction in presence of warmer temperature. However, both sites being located in Northern Europe, it is likely that soil invertebrate activity is here more constrained by low annual temperatures. Thus, the experimental temperature elevation appears moderate (ca. +1.0 °C annually) and is unlikely to be able to act as a threat in these systems (Blankinship et al., 2011).

Overall, the scarcity of communities holding ecomorphic species in the VULCAN dataset led us to test our hypotheses on a restricted dataset that complicated the analysis and reduced the power of the statistical tests, notably by excluding any parametric approach (that would have allowed us notably to use random effect variables).

More generally, the absence of ecomorphic species in strata 1 (on aboveground plant parts) is surprising concerning one of the three ecomorphic species: *I. viridis*, which is described as an abundant epigeic species in Northern Europe and comparable regions of the Palearctic (Potapov, 2001). We know that ecomorphosis is known to involve a down directed migration, however at least in Control plots, this species is not expected to be threatened by temperature or drought in these regions, leading to a low probability of ecomorphosis *in situ* in these plots. Concerning the two other ecomorphic species, *C. denticulata* and *F. quadrioculata*, both are known to be litter-dwelling (Potapov, 2001; Thibaud et al., 2004) which is consistent with their presence in strata 2 and 3.

B-4.3 Effect of altitudinal gradient

We found a significant correlation between CWM presence of ecomorphosis and increasing altitude. In particular, there seem to be a threshold around 1800 m a.s.l. which is consistent with our hypothesis 2.2 (Figure 2.8). Indeed, Cassagnau (1961) considered that sub-alpine and alpine stages were favouriting the presence of ecomorphs especially after the thaw. In ECOPICS the communities were sampled in June thus we can consider that the community composition in these stages reflects the spring conditions return that is more marked than at lower altitudes, temporally closer to summer. Facing these adverse and brutal changes, ecomorphic species seems to be favoured thus resulting in a higher presence of the ecomorphosis strategy within communities of high altitude.

B-4.5 Conclusions and perspectives

After a literature review we managed to build a list of European ecomorphic species of Collembola. We are confident in the attribution of the ecomorphosis to these species, meaning that they hold the genetic potential to display this strategy when it ends up triggered by adverse climatic conditions. Hence, the ecomorphosis strategy provides these species an increased resistance to an elevated temperature and reduced moisture in top soil layers that help them to persist outside their original biogeographic range. Following its main describer (Cassagnau, 1974), we believe that continuing the assessment of ecomorphosis *in situ* may feed our species list with new taxa.

We here provided arguments in order to use the ability to display an ecomorphosis strategy as a trait-like information. We thus applied a widely used trait-based metric (Community-Weighted Mean, CWM) to a dataset of collembolan communities obtained from the VULCAN study, gathering Collembola data over six semi-natural European shrublands sites. We faced a very low number of ecomorphic species in the whole dataset, 3 out to 71. Hence, ecomorphosis was only found in Northern Europe. In these sites, the effect of an experimental drought on its CWM presence was slight, while there was no effect of an experimental warming. The absence of ecomorphosis in Mediterranean areas is to be put into perspective. The CWM ecomorphosis certainly scored 0 in all these communities, but this result might be imputed (i) to a lack of known ecomorphic species as previously mentioned, or (ii) to individuals that were not taken into account in the analysis since they could not have been identified at a species level. Indeed, at the same time we observed three remarkable individuals presenting typical ecomorphic attributes coming from the Spanish and Italian sites. However, they are juveniles and their young age did not allow us to identify them at a species level. The part of juveniles (when not identifiable) in Collembola community analyses is a well-known limit (Salmon & Ponge, 2012), and applying the CWM metric using literature-based trait (or trait-like) information, as in our present case, does not allow to account for this part of the communities. The part of juveniles might be a signal of primary importance in Mediterranean areas in which springtails populations display several phenotypical adjustments, such as different offspring optima or over-summering resistant eggs (Poinsot-Balaguer, 1984). Our last series of results on ECOPICS communities allowed us to detect CWM ecomorphosis changes along a climatic-related gradient. Following our hypothesis 2.2, CWM ecomorphosis was higher in high altitudes. We thus also confirmed Cassagnau (1961) expectations, ecomorphic species being favoured in subalpine/alpine stages because of: (i) lower mean annual temperature than in lowlands leading individuals to present a lower thermal niche (through acclimation) making them even more sensitive to spring/summer conditions and (ii) temperature changes that are more brutal notably after thaw than in lowlands.

At local scale and inquiring the functional diversity, CWM might be limited (Muscarella & Uriarte, 2016) in reflecting the optimal strategies of organisms. A solution would be for example to

complete it with a dispersion measure such as community-weighted variance (Bernard-Verdier et al., 2012), however this is feasible with *in situ* trait measurements but not with literature-based information (even if we demonstrated that we can adjust this literature-based information in certain cases in Chapter 1, yet this ITV is for now limited to a "between-populations" level). As a first step we thus suggest, in further trait-based studies, to include the ecomorphosis strategy as a trait-like information and to do it within broader metrics such as functional diversity indices calculations (Villéger et al., 2008). Hence we add a supplementary dimension encompassing for MPPB changes in the organisms through a consistent resistance strategy.

As a second step, following our present methods, we might create a broader dataset gathering other resistance mechanisms to adverse temperature or drought, in order to theoretically bring a calculated optimum (e.g. CWM) closer to its *in situ* meaning. For each of these mechanisms, a state-of-the art would be required in order to list all the species able to display it, and could be qualified as a resistance strategy or a physiological trait. Ideally, their presence in organisms must be attestable with specific feature(s) and be dependant to an environmentally-induced stress. Moreover they would not result from a simple tolerance broadening through acclimation or thanks to an intrinsic eurytopy for example. Such mechanisms could be for example, for Collembola: anhydrobiosis (Poinsot, 1974), cryoprotective desiccation (Holmstrup, 2014), lowering of the supercooling point (Holmstrup et al., 2002; Sømme, 1978) through different cryoprotectants (Zettel, 1989), while in other soil organisms we can cite intracellular freezing survivance in nematodes (Wharton, 2003) or vitrification in beetles (Sformo et al., 2010). Considering the parallel made in previously cited literature between cold-hardiness and heat resistance mechanisms, we might have to redefine what are acceptable ranges in temperature and moisture for Collembola beyond which these factors induce a stress in the organisms. Then, several perspective questions arise, notably: following the climatic variability hypothesis (Raschmanová et al., 2018), species showing a wide thermal/hydric niche are expected to be widely distributed across biomes. Given that fact, we can then wonder if, at a community level, the resistance mechanisms are widely distributed as well, or if their cost make the species that hold them less performant than local climate specialists. Unifying a long history of profuse literature around resistance mechanisms against temperature and moisture stresses in Collembola through the prism of functional biogeography, regarding the amount of required community data, is to say the least ambition, but promising in the future.

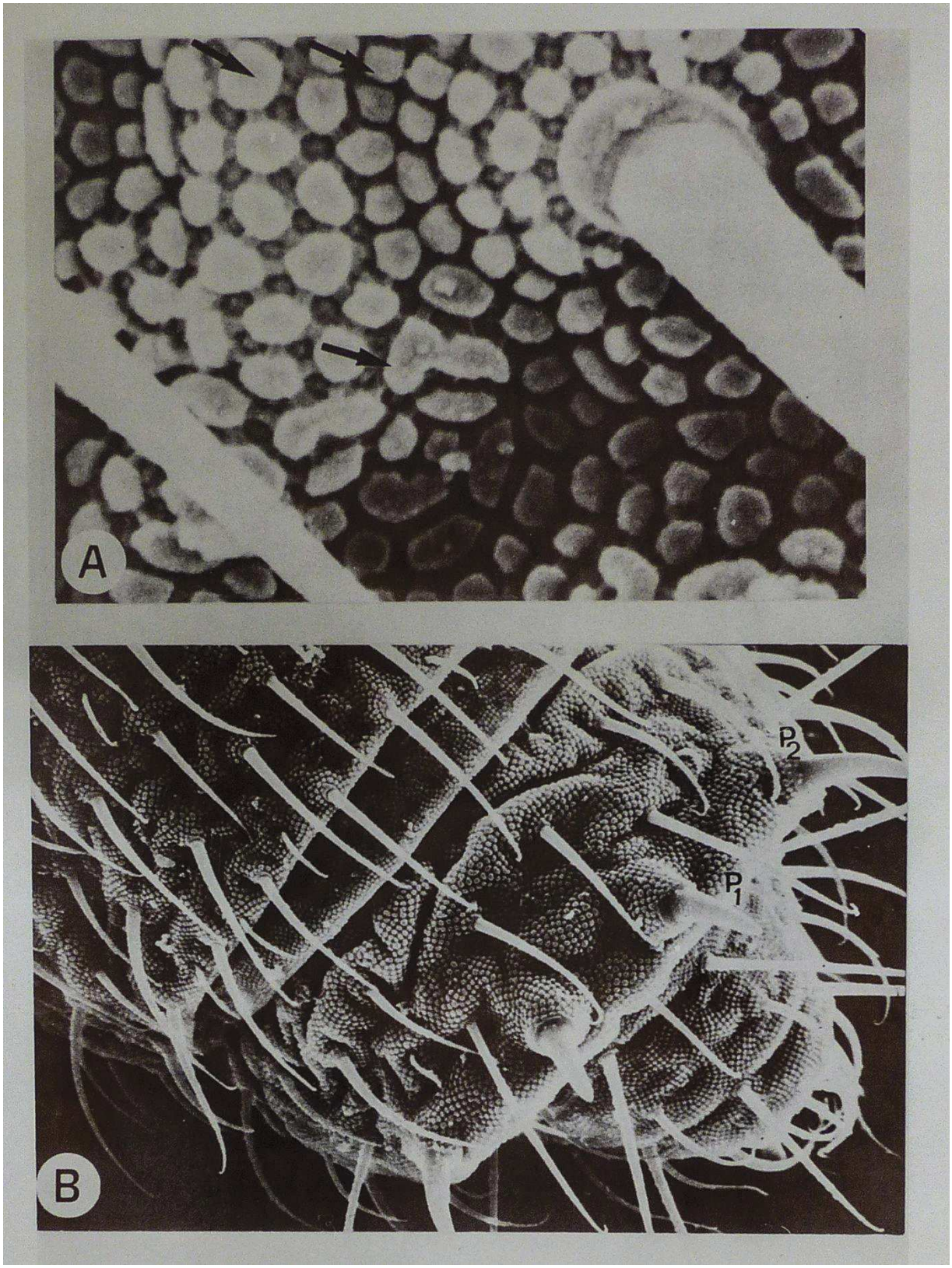
As a third step, we might investigate for the feasibility of measuring *in situ* the presence of ecomorphic individuals, thus accounting for an actual detection of an environmental stress of the organisms that they are currently overcoming that includes the intra-specific variability in the trigger of the phenomenon. In our present results, with the same metric, we would thus be able to measure an ecomorphosis presence at the level of the individual instead of an ecomorphosis in communities. The importance of such traits measurements is on the rise in soil ecology and

there is a need for a standardisation and homogenisation of these techniques (Moretti et al., 2016). The ecomorphosis strategy relates in that framework as an impact on all the compartments of the 29 species possessing the traits of interest: morphology, feeding, life history, physiology and behaviour. However fitting ecomorphosis within this handbook is difficult due to the need for any described trait measure (here a strategy) to be convenient and operational. Thus, our main concern is focused on the protocol's section *What and how to measure*, considering the amount of modifications occurring in ecomorphs. However, trying to build an answer, the observation of collected animals appears as a strong limit. Indeed, extracting Collembola then fixing the animals on microscope slides reduces our range of reachable traits: only morphological ones are thus measurable. Even if ecomorphosis induces remarkable morphological features (see Cassagnau (1986a, 1986b), see our own photos in Picture 2.1-2.2 and in tribute to Najt's fascinating work (1982) see Picture 2.3), it occurs non-homogeneously among all ecomorphic species we know. For some of them, the morphological implications are discreet and might not be detectable under a regular microscope. If we managed to attest to ecomorphosis through morphological traits only for a consistent number of species, and considering the implications of this strategy in the organisms functioning, a remarkable advance would be made in the "functional morphology" topic, considered as necessary in Collembola for decades (Fjellberg, 1985). Such *in situ* detection might thus be difficult, and even if Cassagnau cannot advise us nowadays on his observations techniques for such individuals he mastered at the time, current experts keep considering that it remains possible.

"The investigation of ecomorphosis during life cycle in nature is realistic."

M. Potapov 03/03/2020 (pers. comm.) – Confirming Cassagnau experiments

This conclusion may encourage us to pay attention to ecomorphic stages observed *in situ*, and use this *in situ* data in complement to the literature-based information. It is now up to us to push forward both levels of knowledge on this phenomenon, in order to improve its use in community ecology and functional ecology. As previously written by (Cassagnau, 1974), originally in French: "[…] ongoing studies on Hypogastruridae and Isotomidae from Mediterranean regions will surely allow us to complete this species list in the future". From a functional ecology point of view, especially when using trait-based metrics and literature data, we can regret that further ecomorphosis studies did not meet Cassagnau's wishes. Nevertheless we tried to provide here promising results encouraging new efforts in this domain.



Picture 2.3 – Photos of Desoria ruseki individuals (originally mentioned as Isotoma (Desoria) gersi). A: tegumental grains of a normal individual (x10,000); B: last abdominal segments of an ecomorphic individual (x1,500) highlighting the setae transformed into a 4-spines row in [p_2, p_1 + p_1, p_2] position. From Najt (1982), modified.

Acknowledgements

JB received a PhD grant from Université Paul-Valéry Montpellier 3. JB is grateful to Benjamin Andreu and Laurent Berlioz who worked on gathering information on ecomorphosis during their internships in CEFE lab, and also to Lucie Boegly who worked on ECOPICS communities during her internship in CEFE lab. JB would like to thank Pr. Henning Petersen for kindly offering the opportunity to work with VULCAN original data, for having a second look at and sending us important microscope slides material, and for contributing to discussion elements on ecomorphosis. JB is thankful to Mikhail Potapov for his expertise and interesting discussion on ecomorphosis in *Isotoma* genus. JB is grateful to Anne Gorgeon from CEFE lab library for her help in obtaining rare publications.

Annexes

Annex 2.1 provides raw data obtained from GBIF: ecomorphic species observations with latitudinal and longitudinal coordinates, observation type.

Annex 2.2 provides visualisations of the GBIF observations data: latitudinal and longitudinal distributions, projections on maps.

Annex 2.3 provides the CWM ecomorphosis values in all VULCAN communities.

References

Agrell, I. (1951). The diapause problem. L'Année Biologique, T. 27(Fasc. 4), 286–295.

Albert, C. H., Grassein, F., Schurr, F. M., Vieilledent, G., & Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 13(3), 217–225. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.04.003

Angilletta, M. J. (2009). Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis. Oxford University Press.

Arbea, J. I. (2007). Descripción de un nuevo caso de ecomorfosis en Hypogastrura conflictiva Jordana & Arbea, 1992 y claves para la identificación de las especies iberobaleares del género Hypogastrura Bourlet, 1839 (Collembola, Hypogastruridae). Boln. Asoc. Esp. Ent., 31, 115–125.

Arnold, S. J. (1983). Morphology, Performance and Fitness. American Zoologist, 23(2), 347–361. https://doi.org/10.1093/icb/23.2.347

Bailly, A., & Gréco, G. (2020). Dictionnaire Grec-Français. Bailly 2020. (Gérard Gréco).

Balaguer-Poinsot, N. (1982). Étude écophysiologique de quelques espèces d'Isotomiade (pp. 16–21). Université de Provence - GRECO.

Baraloto, C., Timothy Paine, C. E., Poorter, L., Beauchene, J., Bonal, D., Domenach, A.-M., Hérault, B., Patiño, S., Roggy, J.-C., & Chave, J. (2010). Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees: Decoupled leaf and stem economics spectra. Ecology Letters, 13(11), 1338–1347. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01517.x

Barra, J. A., & Poinsot-Balaguer, N. (1977). Modifications ultrastructurales accompagnant l'anhydrobiose chez un Collembole: Folsomides variabilis. Rev. Écol. Biol. Sol, 14(1), 189–197.

Baum, P., Schmid, R., Ittrich, C., Rust, W., Fundel-Clemens, K., Siewert, S., Baur, M., Mara, L., Gruenbaum, L., Heckel, A., Eils, R., Kontermann, R. E., Roth, G. J., Gantner, F., Schnapp, A., Park, J. E., Weith, A., Quast, K., & Mennerich, D. (2010). Phenocopy – A Strategy to Qualify Chemical Compounds during Hit-to-Lead and/or Lead Optimization. PLoS ONE, 5(12), e14272. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014272

Beier, C., Emmett, B. A., Tietema, A., Schmidt, I. K., Peñuelas, J., Láng, E. K., Duce, P., De Angelis, P., Gorissen, A., Estiarte, M., de Dato, G. D., Sowerby, A., Kröel-Dulay, G., Lellei-Kovács, E., Kull, O., Mand, P., Petersen, H., Gjelstrup, P., & Spano, D. (2009). Carbon and nitrogen balances for six shrublands across Europe: C AND N BALANCES IN SHRUBLANDS. Global Biogeochemical Cycles, 23(4), n/a-n/a. https://doi.org/10.1029/2008GB003381

Bellinger, P. F., Christiansen, K. A., & Janssens, F. (1996, 2020). Checklist of the Collembola of the World. Http://www.collembola.org.

Belozerov, V. N. (2009). New aspects in investigations of diapause and non-diapause dormancy types in insects and other arthropods. Entomological Review, 89(2), 127–136. https://doi.org/10.1134/S0013873809020018

Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A., & Garnier, E. (2012). Community assembly along a soil depth gradient: Contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. Journal of Ecology, 100(6), 1422–1433. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12003

Blankinship, J. C., Niklaus, P. A., & Hungate, B. A. (2011). A meta-analysis of responses of soil biota to global change. Oecologia, 165(3), 553–565. https://doi.org/10.1007/s00442-011-1909-0

Boegly, L. (2020). Effets d'un gradient altitudinal sur les communautés de collemboles en utilisant des approches basées sur la taxonomie et les traits [Mémoire Master 2]. Université de Montpellier.

Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., Rudolf, V. H. W., Schreiber, S. J., Urban, M. C., & Vasseur, D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. Trends in Ecology & Evolution, 26(4), 183–192. https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009

Bolnick, D. I., Svanback, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D., & Forister, M. L. (2003). The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. The American Naturalist, 161(1).

Bonfanti, J., Hedde, M., Joimel, S., Krogh, P. H., Violle, C., Nahmani, J., & Cortet, J. (2018). Intraspecific body size variability in soil organisms at a European scale: Implications for functional biogeography. Functional Ecology, 32(11), 2562–2570. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13194

Bourgeois, A. (1982). L'épitoquie chez les collemboles Hypogastruridae: Ceratophysella bengtssoni. Bulletin de La Société d'Histoire Naturelle de Toulouse, 117, 196–202.

Bourgeois, A., & Cassagnau, P. (1973). Les perturbations morphogénétiques de type épitoque chez les Collemboles Hypogastruridae. C. R. Acad. Sc. Paris, 277, 1197–1200.

Brinkhurst, R. O., & Cook, D. G. (Eds.). (1980). Aquatic Oligochaete Biology. Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-3048-6

Cassagnau, P. (1961). Écologie du sol dans les Pyrénées centrales. Les biocénoses des Collemboles. Hermann.

Cassagnau, Paul. (1955). L'influence de la température sur la morphologie d'Hypogastrura purpurescens (Lubbock), Collembole Poduromorphe. C. R. Acad. Sc. Paris, 242, 1483–1485.

Cassagnau, Paul. (1956a). L'influence de la température sur l'apparition du « genre » Spinisotoma (Collembole, Isotomidae). C. R. Acad. Sc. Paris, 242, 1531–1534.

Cassagnau, Paul. (1956b). Modifications morphologiques expérimentales chez Hypogastrura Boldorii Denis (Collembole). C. R. Acad. Sc. Paris, 243, 603–605.

Cassagnau, Paul. (1956c). Modifications morphologiques expérimentales chez Hypogastrura manubrialis Tullberg (Collembole). C. R. Acad. Sc. Paris, 243, 1361–1363.

Cassagnau, Paul. (1965). Sur la signification des écomorphoses et sur l'origine possible de l'holométabolie. L'Année Biologique, T. IV(Fasc. 7-8), 403–417.

Cassagnau, Paul. (1986a). Les écomorphoses des Collemboles. I. Déviations de la morphogenèse et perturbations histophysiologiques. Annls Soc. ent. Fr. (N.S.), 22(1), 7–33.

Cassagnau, Paul. (1986b). Les écomorphoses des Collemboles. II. Aspects phénologiques et analyse expérimentale des déterminismes. Annls Soc. ent. Fr. (N.S.), 22(3), 313–338.

Cassagnau, Paul. (1990). Des hexapodes vieux de 400 millions d'années: Les Collemboles. 1. - Biologie et Évolution. 2. - Biogéographie et Écologie. L'Année Biologique, 29, 1–37, 39–69.

Cassagnau, Paul. (1974). Adaptation écologique et morphogenèse: Les écomorphoses. 227–244.

Christiansen, K. (1964). Bionomics of Collembola. Annual Review of Entomology, 9(1), 147–178. https://doi.org/10.1146/annurev.en.09.010164.001051

Cortet, J., & Lebeaux, P. (2015). Planète collemboles: La vie secrète des sols. Biotope Editions.

Cortet, J., Vauflery, A. G.-D., Poinsot-Balaguer, N., Gomot, L., Texier, C., & Cluzeau, D. (1999). The use of invertebrate soil fauna in monitoring pollutant effects. European Journal of Soil Biology, 35(3), 115–134. https://doi.org/10.1016/S1164-5563(00)00116-3

Dalens, H., & Cugny, P. (1986). Analyse biométrique de représentants de huit populations d'Hypogastrura du sous-groupe tullbergi. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 122, 75–78.

Dalens, H., & Vannier, G. (1979). Écomorphose et rétention hydrique chez le collembole Hypogastrura tullbergi (Schäffer). C. R. Acad. Sc. Paris, 289, 931–933.

Dalens, H., & Vannier, G. (1983). Comparaisons biométriques et écophysiologiques entre individus normaux et écomorphiques de deux populations du Collembole Hypogastrura tullbergi (Schäffer). Pedobiologia, 25(4), 199–206.

Dauvin, J.-C., Bellan, G., & Bellan-Santini, D. (2008). The need for clear and comparable terminology in benthic ecology. Part I. Ecological concepts. Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst., 18, 432–445.

Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105(18), 6668–6672. https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105

Dinno, A. (2017). dunn.test: Dunn's Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums. R Package. https://CRAN.R-project.org/package=dunn.test

Fjellberg, A. (1976). Cyclomorphosis in Isotoma hiemalis Schött, 1893 (mucronata Axelson, 1900) syn. Nov. (Collembola, Isotomidae). Rev. Ecol. Biol. Sol, 13, 381–384.

Fjellberg, A. (1985). Recent advances and future needs in the study of Collembola biology and systematics. Quaestiones Entomologicae, 21, 559–570.

Fjellberg, A. (1998). The Collembola of Fennoscandia and Denmark, Part I: Poduromorpha. Brill.

Fox, J., & Weisberg, S. (2011). An {R} Companion to Applied Regression (Second Edition). Sage. http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion

Funk, J. L., Larson, J. E., Ames, G. M., Butterfield, B. J., Cavender-Bares, J., Firn, J., Laughlin, D. C., Sutton-Grier, A. E., Williams, L., & Wright, J. (2017). Revisiting the Holy Grail: Using plant functional traits to understand ecological processes. Biological Reviews, 92(2), 1156–1173. https://doi.org/10.1111/brv.12275

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., & Bellmann, A. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. Ecology, 85(9), 2630–2637.

GBIF Occurrence Download. (2020). GBIF.org (06 April 2020) https://doi.org/10.15468/dl.sxsq7t (p. 716117) [Darwin Core Archive]. The Global Biodiversity Information Facility. https://doi.org/10.15468/DL.SXSQ7T

Gisin, G. (1952). Oekologische Studien über die Collembolen des Blattkomposts. Revue Suisse de Zoologie, 59(28), 543–578.

Gisin, H. (1943). Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. Revue Suisse de Zoologie, 50(4), 131–224.

Greenslade, Penelope. (2007). The potential of Collembola to act as indicators of landscape stress in Australia. Australian Journal of Experimental Agriculture, 47(4), 424. https://doi.org/10.1071/EA05264

Greenslade, Penenlope. (1981). Survival of Collembola in arid environments: Boservations in South Australia and the Sudan. Journal of Arid Environments, 4, 219–228.

Grime, J. P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. Nature, 250(5461), 26–31. https://doi.org/10.1038/250026a0

Hervé, M. (2018). RVAideMemoire: Testing and Plotting Procedures for Biostatistics. R Package. https://CRAN.R-project.org/package=RVAideMemoire

Hoegh-Guldberg, O., Jacob, D., Taylor, M., Bindi, M., Brown, S., Camilloni, I., Diedhiou, A., Djalante, R., Ebi, K. L., Engelbrecht, F., Hijioka, Y., Mehrotra, S., Payne, A., Seneviratne, S. I., Thomas, A., Warren, R., Zhou, G., Halim, S. A., Achlatis, M., … Sherstyukov, B. (2018). Impacts of 1.5°C of Global Warming on Natural and Human Systems. In Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty (pp. 175–311). [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield (eds.)].

Holmstrup, M., & Sømme, L. (1998). Dehydration and cold hardiness in the Arctic collembolan Onychiurus arcticus Tullberg 1876. Journal of Comparative Physiology B, 168(3), 197–203.

Holmstrup, Martin. (2014). The ins and outs of water dynamics in cold tolerant soil invertebrates. Journal of Thermal Biology, 45, 117–123. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.09.001

Holmstrup, Martin, Bayley, M., & Ramløv, H. (2002). Supercool or dehydrate? An experimental analysis of overwintering strategies in small permeable arctic invertebrates. Proceedings of the National Academy of Sciences, 99(8), 5716–5720.

Hopkin, Stephen P. (1997). Biology of the Springtails: (Insecta: Collembola): (Insecta: Collembola). OUP Oxford.

Hopkin, Steve P. (2007). A Key to the Collembola (springtails) of Britain and Ireland. FSC.

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22, 415–427. https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039

Jaffe, M. J. (1973). Thigmomorphogenesis: The response of plant growth and development to mechanical stimulation: With special reference to Bryonia dioica. Planta, 114(2), 143–157. https://doi.org/10.1007/BF00387472

Jeannel, R. (1949). Tome IX: Insectes (Paléontologie, Géonémie, Insectes inférieurs et Coléoptères). In Traité de Zoologie (Anatomie, Systématique, Biologie), publié sous la direction de P. Grassé, Professeur à la Sorbonne. (pp. 1–110). Masson et Cie éditeurs.

Jensen, A., Alemu, T., Alemneh, T., Pertoldi, C., & Bahrndorff, S. (2019). Thermal acclimation and adaptation across populations in a broadly distributed soil arthropod. Functional Ecology, 33(5), 833–845. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13291

Koštál, V. (2006). Eco-physiological phases of insect diapause. Journal of Insect Physiology, 52(2), 113–127. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.09.008

Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology, 91(1), 299–305. https://doi.org/10.1890/08-2244.1

Larson, J. E., Anacker, B. L., Wanous, S., & Funk, J. L. (2020). Ecological strategies begin at germination: Traits, plasticity and survival in the first 4 days of plant life. Functional Ecology, 1365-2435.13543. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13543

Lauga-Reyrel, F. (1980). Aspect histophysiologique de l'écomorphose: I-Etude ultrastructurale du mésentéron chez Hypogastruga tullbergi. Travaux Du Laboratoire d'écobiologie Des Arthropodes Édaphiques, Toulouse, 2(1), 1–11.

Lauga-Reyrel, F. (1984a). Instauration et ruptures expérimentales de l'Ecomorphose d'Hypogastrura Tullbergi (Collemboles) par l'apport exogène de précocène ou d'hormone juvénile. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 120, 61–74.

Lauga-Reyrel, F. (1984b). Modifications ultrastructurales des corps allates au cours du developpement et de l'ecomorphose chez Hypogastrura tullbergi (Tullberg) (Collembola: Hypogastruridae). International Journal of Insect Morphology and Embryology, 13(5–6), 411–424. https://doi.org/10.1016/0020-7322(84)90015-1

Lavorel, S., & Garnier, É. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. Functional Ecology, 16(5), 545–556.

LeCampion-Alsumard, T., & Golubic, S. (1985). Hyella caespitosa Bornet et Flahault and Hyella balani Lehman (Pleurocapsales, Cyanophyta): A comparative study. Arch. Hydrobiol. Supp., 71(1), 119–148.

Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A., & Hortal, J. (2010). The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. Ecography, 33(1), 103–114. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06039.x

Luciáñez, M. J., & Simón, J. C. (2000). Estudio de la ecomorfosis en Ceratophysella engadinensis (Gisin, 1949) (Collembola, Hypogastruridae) de la Sierra de Gredos. Boln. Asoc. Esp. Ent., 24(3–4), 39–49.

Macfadyen, A. (1961). Improved Funnel-Type Extractors for Soil Arthropods. The Journal of Animal Ecology, 30(1), 171. https://doi.org/10.2307/2120

Moretti, M., Dias, A. T. C., de Bello, F., Altermatt, F., Chown, S. L., Azcárate, F. M., Bell, J. R., Fournier, B., Hedde, M., Hortal, J., Ibanez, S., Öckinger, E., Sousa, J. P., Ellers, J., & Berg, M. P. (2016). Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. Functional Ecology, 31(3), 558–567. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12776

Murphy, D. H. (1958). Isotoma vaillanti sp. Nov., a new species of Collembola from Algeria. Annals and Magazine of Natural History, 1(8), 524–526. https://doi.org/10.1080/00222935808650977

Muscarella, R., & Uriarte, M. (2016). Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies? Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 283(1827), 20152434. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2434

Najt, J. (1981). Contribution à l'étude de la phylogenèse et de l'écomorphose chez les Isotoma: Le sous-genre Gnathisotoma (Collemboles, Isotomidae) et l'espèce-souche I. (Desoria) fjellbergi n. Sp. Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., 4ème série, 3(Section A, numéro 2), 415–430.

Najt, J. (1982). Contribution à l'étude du phénomène d'écomorphose chez les Collemboles Isotomidae. Université Paul Sabatier.

Nation, J. L. (2016). Insect physiology and biochemistry (Third edition). CRC Press, Taylor & Francis Group.

Paterson, J. E., & Blouin-Demers, G. (2016). Do ectotherms partition thermal resources? We still do not know. Oecologia, 183, 337–345. https://doi.org/10.1007/s00442-016-3762-7

Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. Hydrol. Earth Syst. Sci., 11(5), 1633–1644. https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007

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.

Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., Decaëns, T., Deharveng, L., Dubs, F., Joimel, S., Briard, C., Grumiaux, F., Laporte, M.-A., Pasquet, A., Pelosi, C., Pernin, C., Ponge, J.-F., Salmon, S., Santorufo, L., & Hedde, M. (2014). Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. Basic and Applied Ecology, 15(3), 194–206. https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.03.007

Phillips, H. R. P., Guerra, C. A., Bartz, M. L. C., Briones, M. J. I., Brown, G., Crowther, T. W., Ferlian, O., Gongalsky, K. B., Krebs, J., Orgiazzi, A., Routh, D., Schwarz, B., Bach, E. M., Bennett, J., Brose, U., Decaëns, T., König-Ries, B., Loreau, M., Mathieu, J., … Nuzzo, V. (2019). Global distribution of earthworm diversity. 8.

Poinsot, N. (1974). Comportement de certains Collemboles dans les biotopes xériques méditerranéens: Un nouveau cas d'anhydrobiose. Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences. Paris. Série D, Sciences naturelles, 278, 2213–2215.

Poinsot-Balaguer, N. (1984). Comportement des microarthropodes du sol en climat méditerranéen français. Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques, 131(2–4), 307–318. https://doi.org/10.1080/01811789.1984.10826671

Poinsot-Balaguer, Nicole. (1990). Des insectes résistants à la sécheresse. Sécheresse, 1(4), 265–271.

Ponge, J.-F. (2020). Move or change, an eco-evolutionary dilemma: The case of Collembola. Pedobiologia, 79, 150625. https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2020.150625

Potapov, M. (2001). Synopses on Palaearctic Collembola, Volume 3: Isotomidae. Staatliches Museum für Naturkunde. http://www.nhbs.com/synopses_on_palaearctic_collembola_volume_3_isotomidae_tefno_124673.html

Raschmanová, N., Šustr, V., Kováč, Ľ., Parimuchová, A., & Devetter, M. (2018). Testing the climatic variability hypothesis in edaphic and subterranean Collembola (Hexapoda). Journal of Thermal Biology, 78, 391–400. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.11.004

Raynal, G. (1974). Influence de l'humidité du substrat sur l'apparition de la neutralisation phénotypique chez Bourtletiella radula (Collembola, Sminthuridae). Pedobiologia, 14, 182–190.

Raynal, G. (1976). Les populations de Bourletiella radula G. (Coll. Sminthuridae) du Plateau d'Aumar (Hautes Pyrénées). Conditions d'apparition des formes neutralisées. Bulletin de La Société d'Histoire Naturelle de Toulouse, 112, 23–35.

Rezende, E. L., Castañeda, L. E., & Santos, M. (2014). Tolerance landscapes in thermal ecology. Functional Ecology, 28(4), 799–809. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12268

Rusek, J. (1998). Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. Biodiversity & Conservation, 7(9), 1207–1219. https://doi.org/10.1023/A:1008887817883

Rusek, J. (2002). Taxonomy of Collembola at the beginning of the new millennium. Pedobiologia, 46(3–4), 215–224. https://doi.org/10.1078/0031-4056-00128

Saint-Paul, U., & Soares, G. M. (1988). Ecomorphological adaptation to oxygen deficiency in Amazon floodplains by serrasalmid fish of the genus Mylossoma. J. Fish Biol., 32, 231–236.

Salmon, S., & Ponge, J. F. (2012). Species traits and habitats in springtail communities: A regional scale study. Pedobiologia, 55(6), 295–301. https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2012.05.003

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. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.04.002

Santorufo, 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. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2015.07.003

Sformo, T., Walters, K., Jeannet, K., Wowk, B., Fahy, G. M., Barnes, B. M., & Duman, J. G. (2010). Deep supercooling, vitrification and limited survival to -100 C in the Alaskan beetle Cucujus clavipes puniceus (Coleoptera: Cucujidae) larvae. Journal of Experimental Biology, 213(3), 502–509. https://doi.org/10.1242/jeb.035758

Siepel, H. (1994). Life-history tactics of soil microarthropods. Biology and Fertility of Soils, 18(4), 263–278. https://doi.org/10.1007/BF00570628

Sømme, L. (1978). Cold-Hardiness of Cryptopygus antarcticus (Collembola) from Bouvetøya. Oikos, 31(1), 94. https://doi.org/10.2307/3543388

Sømme, L. (1995). Invertebrates in Hot and Cold Arid Environments. Springer Berlin Heidelberg. http://public.eblib.com/choice/publicfullrecord.aspx?p=3095998

Stach, J. (1926). Spinisotoma pectinata n. G., n. Sp. Eine neue, interessante Gattung der Familie Isotomidae (Schffr., C. B.) (Ordo Collembola). Bull. d. l. Acad. Pol. Scienc. e. d. Lettr., Cl. Math.-Nat., Ser. B, 579–588.

Stach, J. (1947). The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects. Family Isotomidae. Nakladem Polskiej Akademii Umiejetnosci.

Stamou, G. P. (2012). Arthropods of mediterranean-type ecosystems. Springer.

Tanaka, M. (1982). Two New Species of the Genus Tetracanthura Mrtynova (Collembola: Isotomidae) from Japan. Edaphologia, 25, 21–32.

Thibaud, Jean-Marc, Schulz, H.-J., & Gama Assalino, M. M. da. (2004). Synopses on Palaearctic Collembola, Volume 4: Hypogastruridae (W. Dunger, Ed.). Staatliches Museum für Naturkunde.

Thibaud, J.-M., & D'Haese, C. A. (2010). Le petit Collembole illustré. Arvernsis : Bulletin de l'Association Entomologique d'Auvergne, 51–52, 1–56.

van den Hoogen, J., Geisen, S., Wall, D. H., Wardle, D. A., Traunspurger, W., de Goede, R. G. M., Adams, B. J., Ahmad, W., Ferris, H., Bardgett, R. D., Bonkowski, M., Campos-Herrera, R., Cares, J. E., Caruso, T., de Brito Caixeta, L., Chen, X., Costa, S. R., Creamer, R., da Cunha e Castro, J. M., … Crowther, T. W. (2020). A global database of soil nematode abundance and functional group composition. Scientific Data, 7(1), 103. https://doi.org/10.1038/s41597-020-0437-3

Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M. P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C. K., Harrington, R., Harrison, P. A., Lavorel, S., da Silva, P. M., Moretti, M., Niemelä, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J. P., Sykes, M. T., Vanbergen, A. J., & Woodcock, B. A. (2010). Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. Biodiversity and Conservation, 19(10), 2921–2947. https://doi.org/10.1007/s10531-010-9798-9

Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. Ecology, 89(8), 2290–2301.

Violle, C., Borgy, B., & Choler, P. (2015). Trait databases: Misuses and precautions. Journal of Vegetation Science, 26(5), 826–827. https://doi.org/10.1111/jvs.12325

Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., Jung, V., & Messier, J. (2012). The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. Trends in Ecology & Evolution, 27(4), 244–252. https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014

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(5), 882–892. https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x

Wall, D. H. (Ed.). (2012). Soil ecology and ecosystem services. Oxford University Press.
Warton, D. I., & Hui, F. K. C. (2011). The arcsine is asinine: The analysis of proportions in ecology. Ecology, 92(1), 3–10. https://doi.org/10.1890/10-0340.1
Watanabe, M. (2006). Anhydrobiosis in invertebrates. Appl. Entomol. Zool., 41(1), 15–31.
Wharton, D. A. (2003). Freezing survival and cryoprotective dehydration as cold tolerance mechanisms in the Antarctic nematode Panagrolaimus davidi. Journal of Experimental Biology, 206(2), 215–221. https://doi.org/10.1242/jeb.00083
Wickham, H. (2016). ggplot2: Elegant graphics for data analysis (Second edition). Springer.
Yachi, S., & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. Proceedings of the National Academy of Sciences, 96(4), 1463–1468. https://doi.org/10.1073/pnas.96.4.1463
Zettel, J. (1989). Difference in the cold hardness strategie and the presence of cryoprotectants in two subalpine sprintails: Isotoma hiemalis and Entomobrya nivalis. 3rd International seminar on aptérygota.
Zimdars, B. (1994). Synopses on Palaearctic Collembola. 1. Introduction, Tullbergiinae Bagnall, 1935. Staatliches Museum für Naturkunde.

Annex 2.1

Annex 2.1 provides raw data obtained from GBIF: ecomorphic species observations with latitudinal and longitudinal coordinates, observation type.

It consists in an Excel spreadsheet file containing after cleaning 16032 rows and 7 columns. We give hereafter an overview, and may share the file on demand:

family	genus	species_gbif	species	latitude	longitude	basis_record
Hypogastruridae	Ceratophysella	Ceratophysella_denticulata	Ceratophysella_denticulata	36.98339	-25.08146	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotomurus	Isotomurus_palustris	Isotomurus_palustris	37.68911	-25.41782	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotoma	Isotoma_viridis	Isotoma_viridis	37.68911	-25.41782	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Ceratophysella	Ceratophysella_denticulata	Ceratophysella_denticulata	37.68911	-25.41782	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Ceratophysella	Ceratophysella_denticulata	Ceratophysella_denticulata	37.68911	-25.41782	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Hypogastrura	Hypogastrura_manubrialis	Hypogastrura_manubrialis	37.68911	-25.41782	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotoma	Isotoma_viridis	Isotoma_viridis	37.68986	-25.47451	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotomurus	Isotomurus_palustris	Isotomurus_palustris	37.68986	-25.47451	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Hypogastrura	Hypogastrura_manubrialis	Hypogastrura_manubrialis	37.68986	-25.47451	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Ceratophysella	Ceratophysella_denticulata	Ceratophysella_denticulata	37.68986	-25.47451	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Ceratophysella	Ceratophysella_denticulata	Ceratophysella_denticulata	37.68986	-25.47451	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotoma	Isotoma_viridis	Isotoma_viridis	37.69058	-25.5312	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotomurus	Isotomurus_palustris	Isotomurus_palustris	37.69058	-25.5312	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Ceratophysella	Ceratophysella_denticulata	Ceratophysella_denticulata	37.69058	-25.5312	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Hypogastrura	Hypogastrura_manubrialis	Hypogastrura_manubrialis	37.69058	-25.5312	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Ceratophysella	Ceratophysella_denticulata	Ceratophysella_denticulata	37.69058	-25.5312	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotomurus	Isotomurus_palustris	Isotomurus_palustris	37.71453	-25.4655	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotomurus	Isotomurus_palustris	Isotomurus_palustris	37.71467	-25.47684	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Hypogastrura	Hypogastrura_manubrialis	Hypogastrura_manubrialis	37.71467	-25.47684	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotomurus	Isotomurus_palustris	Isotomurus_palustris	37.71903	-25.4654	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotomurus	Isotomurus_palustris	Isotomurus_palustris	37.71918	-25.47675	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Hypogastrura	Hypogastrura_manubrialis	Hypogastrura_manubrialis	37.71918	-25.47675	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotomurus	Isotomurus_palustris	Isotomurus_palustris	37.72354	-25.46531	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotomurus	Isotomurus_palustris	Isotomurus_palustris	37.72368	-25.47665	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Hypogastrura	Hypogastrura_manubrialis	Hypogastrura_manubrialis	37.72368	-25.47665	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotomurus	Isotomurus_palustris	Isotomurus_palustris	37.72804	-25.46522	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotomurus	Isotomurus_palustris	Isotomurus_palustris	37.72819	-25.47656	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Hypogastrura	Hypogastrura_manubrialis	Hypogastrura_manubrialis	37.72819	-25.47656	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotoma	Isotoma_viridis	Isotoma_viridis	37.73001	-25.13327	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotomurus	Isotomurus_palustris	Isotomurus_palustris	37.73001	-25.13327	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Hypogastrura	Hypogastrura_manubrialis	Hypogastrura_manubrialis	37.73001	-25.13327	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Ceratophysella	Ceratophysella_denticulata	Ceratophysella_denticulata	37.73001	-25.13327	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Ceratophysella	Ceratophysella_denticulata	Ceratophysella_denticulata	37.73001	-25.13327	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotomurus	Isotomurus_palustris	Isotomurus_palustris	37.73071	-25.68644	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Hypogastrura	Hypogastrura_manubrialis	Hypogastrura_manubrialis	37.73071	-25.68644	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotomurus	Isotomurus_palustris	Isotomurus_palustris	37.73071	-25.68644	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Ceratophysella	Ceratophysella_denticulata	Ceratophysella_denticulata	37.73071	-25.68644	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotomurus	Isotomurus_palustris	Isotomurus_palustris	37.73089	-25.18999	HUMAN_OBSERVATION
Isotomidae	Isotoma	Isotoma_viridis	Isotoma_viridis	37.73089	-25.18999	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Ceratophysella	Ceratophysella_denticulata	Ceratophysella_denticulata	37.73089	-25.18999	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Hypogastrura	Hypogastrura_manubrialis	Hypogastrura_manubrialis	37.73089	-25.18999	HUMAN_OBSERVATION
Hypogastruridae	Ceratophysella	Ceratophysella_denticulata	Ceratophysella_denticulata	37.73089	-25.18999	HUMAN_OBSERVATION

Annex 2.2

Annex 2.2 provides visualisations of the GBIF observations data: latitudinal and longitudinal distributions, projections on maps.

It consists in 1 additional figure on ecomorphic species vs latitude, 2 figures on ecomorphic species vs longitude, 20 maps obtained from GBIF on each species projection on a European map. For the latter, we here present one example. These maps can be retrieved from the GBIF website anytime, and we may share them on demand.

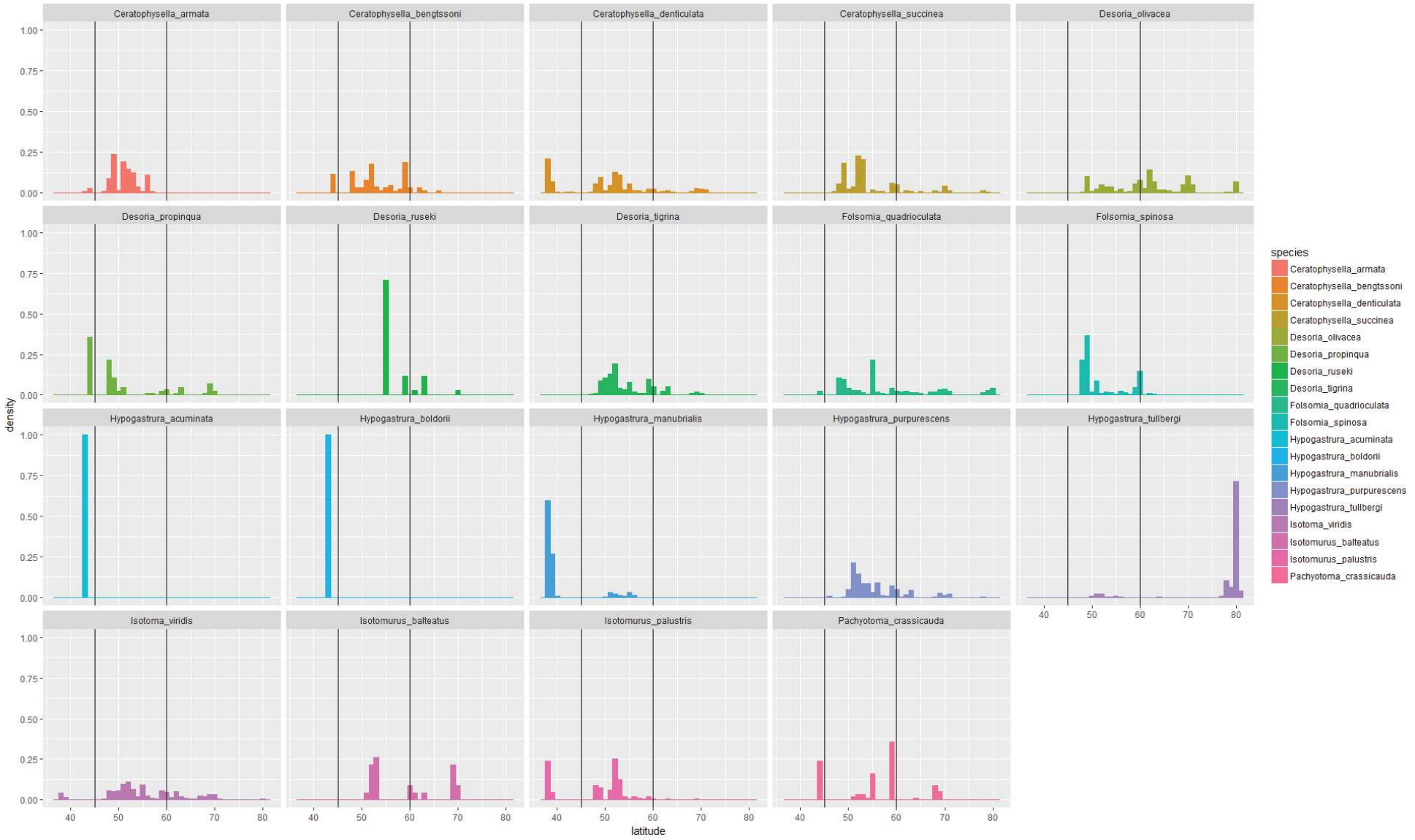


Figure Annex 2.2.1 – Latitudinal distribution of 19 European ecomorphic species of Collembola. Vertical bars highlight 45°N and 60°N as climatic thresholds.

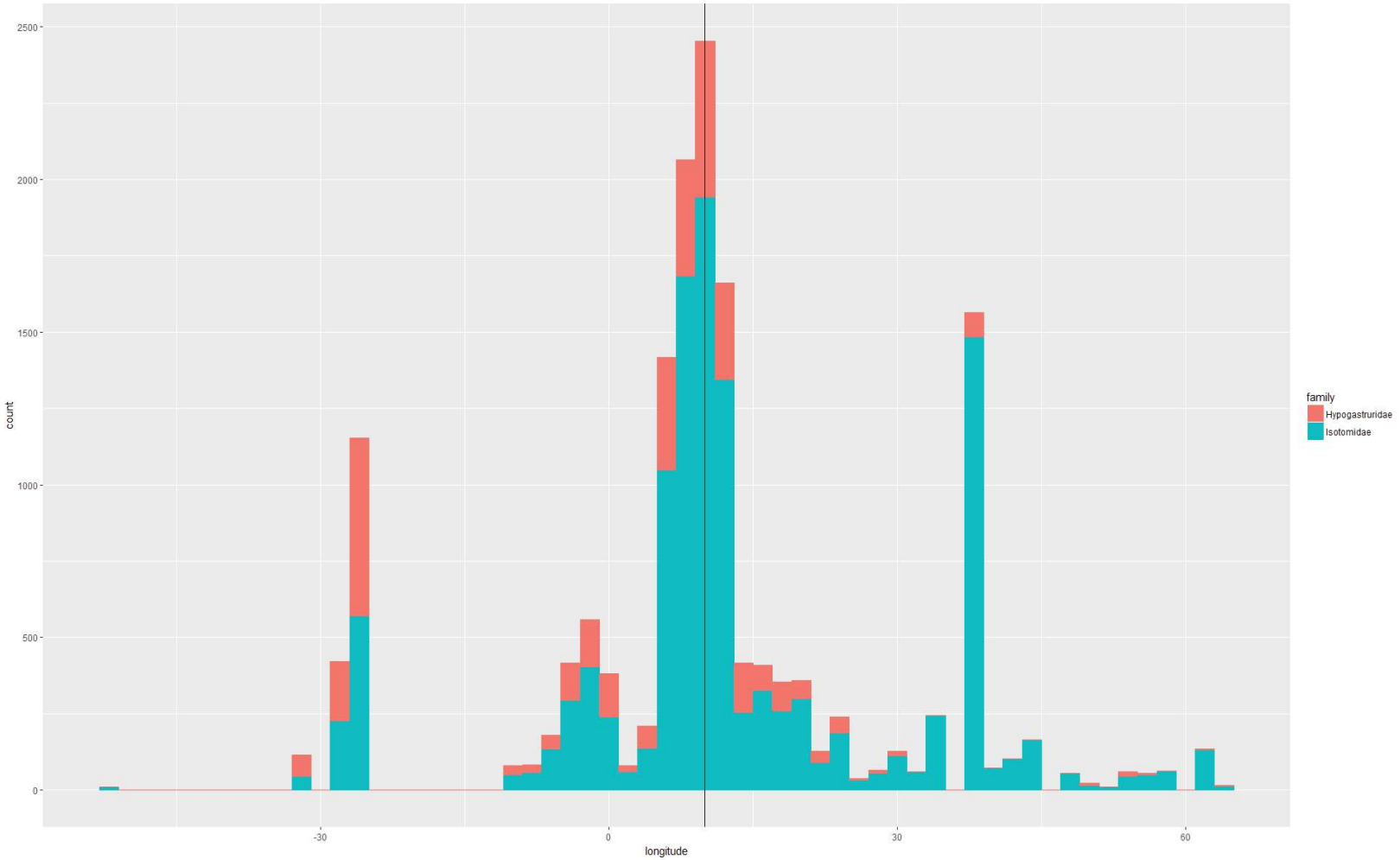


Figure Annex 2.2.2 – Histogram illustrating the longitudinal distribution of georeferenced GBIF occurrences for 19 ecomorphic European species of Collembola.

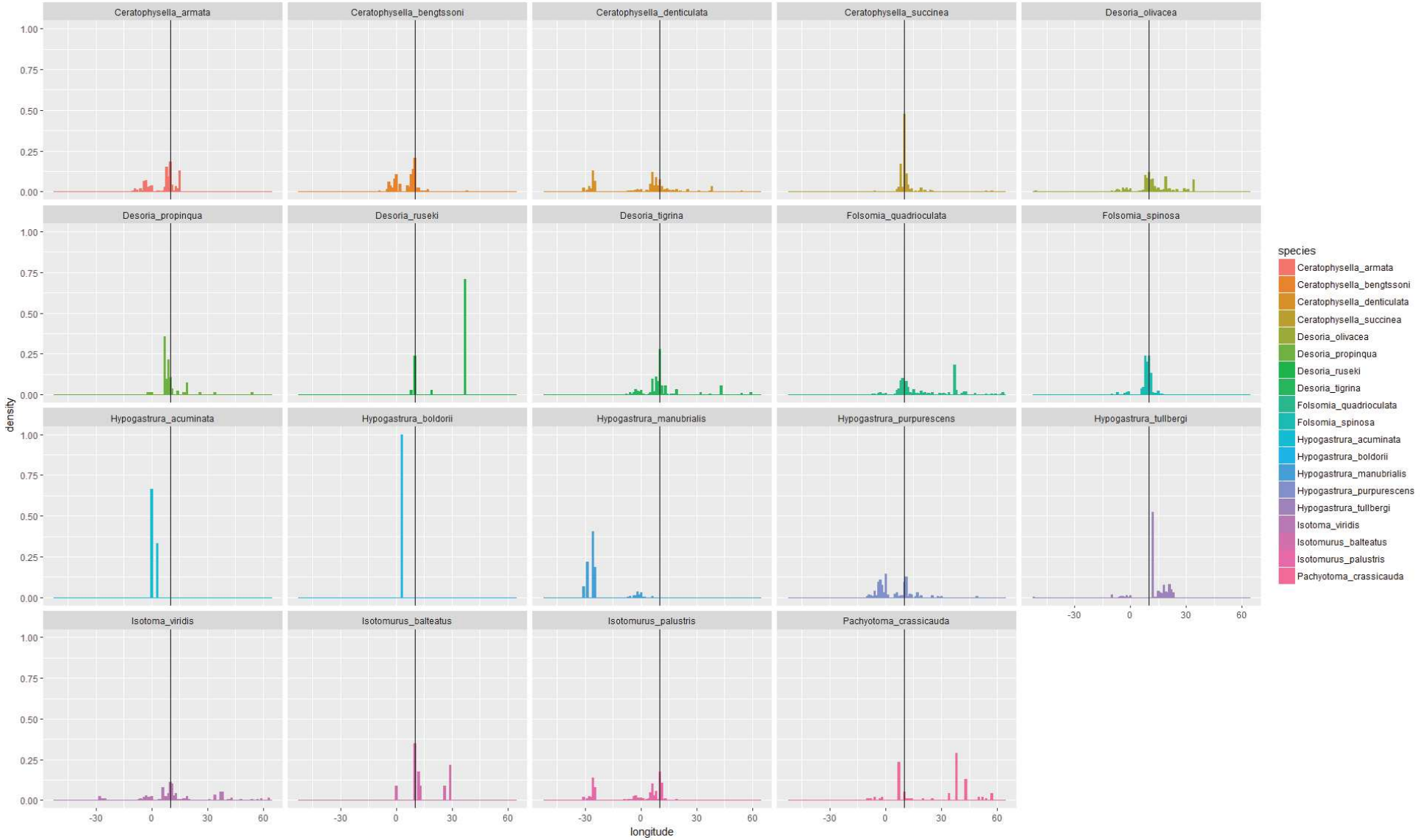


Figure Annex 2.2.3 – Longitudinal distribution of 19 European ecomorphic species of Collembola. Vertical bars highlight 10°E as climatic threshold.

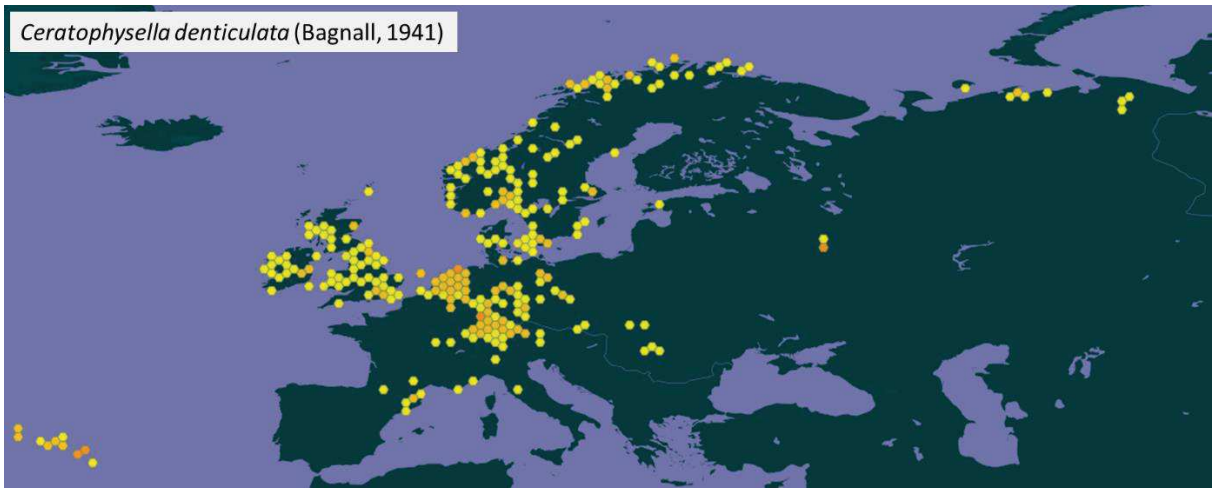


Figure Annex 2.2.4 – Geographical position of GBIF occurrence data in Europe for the ecomorphic species of Collembola Ceratophysella denticulata. Map provided by GBIF tool, centred on Europe with a plate carrée projection.

Annex 2.3

Table Annex 2.3.1 – Community-Weighted Mean values (CWM) of presence of ecomorphosis (in %) in VULCAN communities of Collembola. Countries : DK, Denmark ; ES, Spain ; GB, United Kingdom ; HU, Hungary ; IT, Italy ; NL, the Netherlands. Treatments : C, control plots ; D, drought ; W ; warming.

CWM_ecomorphosis	Country	Strata	Treatment	Block
0.0000000	DK	Above	C	1
0.1992032	DK	Above	C	2
1.5544041	DK	Above	C	3
0.0000000	DK	Above	D	1
0.1949318	DK	Above	D	2
0.6097561	DK	Above	D	3
0.0000000	DK	Above	W	1
0.0000000	DK	Above	W	2
1.0238908	DK	Above	W	3
0.0000000	ES	Above	C	1
0.0000000	ES	Above	C	2
0.0000000	ES	Above	C	3
0.0000000	ES	Above	D	1
0.0000000	ES	Above	D	2
0.0000000	ES	Above	D	3
0.0000000	ES	Above	W	1
0.0000000	ES	Above	W	2
0.0000000	ES	Above	W	3
0.0000000	GB	Above	C	1
0.0000000	GB	Above	C	2
0.0000000	GB	Above	C	3
0.0000000	GB	Above	D	1
0.0000000	GB	Above	D	2
0.0000000	GB	Above	D	3
0.0000000	GB	Above	W	1
0.0000000	GB	Above	W	2
0.0000000	GB	Above	W	3
0.0000000	HU	Above	C	1
0.0000000	HU	Above	C	2
0.0000000	HU	Above	C	3
NA	HU	Above	D	1
0.0000000	HU	Above	D	2
0.0000000	HU	Above	D	3
NA	HU	Above	W	1
NA	HU	Above	W	2
NA	HU	Above	W	3
0.0000000	IT	Above	C	1
0.0000000	IT	Above	C	2
0.0000000	IT	Above	C	3
0.0000000	IT	Above	D	1
0.0000000	IT	Above	D	2
0.0000000	IT	Above	D	3
0.0000000	IT	Above	W	1
0.0000000	IT	Above	W	2
0.0000000	IT	Above	W	3
0.0000000	NL	Above	C	1
0.0000000	NL	Above	C	2
0.0000000	NL	Above	C	3
0.0000000	NL	Above	D	1
0.0000000	NL	Above	D	2
0.0000000	NL	Above	D	3
0.0000000	NL	Above	W	1
0.0000000	NL	Above	W	2
0.0000000	NL	Above	W	3
2.0912548	DK	Litter	C	1
0.5305040	DK	Litter	C	2
1.1194030	DK	Litter	C	3
1.4134276	DK	Litter	D	1
5.1063830	DK	Litter	D	2
1.1013216	DK	Litter	D	3
0.0000000	DK	Litter	W	1
0.1470588	DK	Litter	W	2
0.3600360	DK	Litter	W	3
0.0000000	ES	Litter	C	1
0.0000000	ES	Litter	C	2
0.0000000	ES	Litter	C	3
0.0000000	ES	Litter	D	1
0.0000000	ES	Litter	D	2
0.0000000	ES	Litter	D	3
0.0000000	ES	Litter	W	1
0.0000000	ES	Litter	W	2
0.0000000	ES	Litter	W	3
0.0000000	GB	Litter	C	1
0.0000000	GB	Litter	C	2
0.0000000	GB	Litter	C	3
0.0000000	GB	Litter	D	1
0.0000000	GB	Litter	D	2
0.0000000	GB	Litter	D	3
0.0000000	GB	Litter	W	1
0.0000000	GB	Litter	W	2
0.0000000	GB	Litter	W	3

CWM_ecomorphosis	Country	Strata	Treatment	Block
0.0000000	HU	Litter	C	1
0.0000000	HU	Litter	C	2
0.0000000	HU	Litter	C	3
NA	HU	Litter	D	1
0.0000000	HU	Litter	D	2
NA	HU	Litter	D	3
NA	HU	Litter	W	1
0.0000000	HU	Litter	W	2
NA	HU	Litter	W	3
0.0000000	IT	Litter	C	1
0.0000000	IT	Litter	C	2
0.0000000	IT	Litter	C	3
0.0000000	IT	Litter	D	1
0.0000000	IT	Litter	D	2
0.0000000	IT	Litter	D	3
0.0000000	IT	Litter	W	1
0.0000000	IT	Litter	W	2
0.0000000	IT	Litter	W	3
3.5087719	NL	Litter	C	1
4.7619048	NL	Litter	C	2
0.0000000	NL	Litter	C	3
0.0000000	NL	Litter	D	1
0.0000000	NL	Litter	D	2
0.0000000	NL	Litter	D	3
1.3157895	NL	Litter	W	1
1.9230769	NL	Litter	W	2
0.0000000	NL	Litter	W	3
0.0000000	DK	Soil	C	1
0.0000000	DK	Soil	C	2
0.0000000	DK	Soil	C	3
3.0303030	DK	Soil	D	1
0.0000000	DK	Soil	D	2
2.0000000	DK	Soil	D	3
0.0000000	DK	Soil	W	1
0.0000000	DK	Soil	W	2
0.0000000	DK	Soil	W	3
0.0000000	ES	Soil	C	1
0.0000000	ES	Soil	C	2
0.0000000	ES	Soil	C	3
0.0000000	ES	Soil	D	1
0.0000000	ES	Soil	D	2
0.0000000	ES	Soil	D	3
0.0000000	ES	Soil	W	1
0.0000000	ES	Soil	W	2
0.0000000	ES	Soil	W	3
0.0000000	GB	Soil	C	1
0.0000000	GB	Soil	C	2
0.0000000	GB	Soil	C	3
0.0000000	GB	Soil	D	1
0.0000000	GB	Soil	D	2
0.0000000	GB	Soil	D	3
0.0000000	GB	Soil	W	1
0.0000000	GB	Soil	W	2
0.0000000	GB	Soil	W	3
0.0000000	HU	Soil	C	1
0.0000000	HU	Soil	C	2
0.0000000	HU	Soil	C	3
0.0000000	HU	Soil	D	1
0.0000000	HU	Soil	D	2
0.0000000	HU	Soil	D	3
0.0000000	HU	Soil	W	1
0.0000000	HU	Soil	W	2
0.0000000	HU	Soil	W	3
0.0000000	IT	Soil	C	1
0.0000000	IT	Soil	C	2
0.0000000	IT	Soil	C	3
0.0000000	IT	Soil	D	1
0.0000000	IT	Soil	D	2
0.0000000	IT	Soil	D	3
0.0000000	IT	Soil	W	1
0.0000000	IT	Soil	W	2
0.0000000	IT	Soil	W	3
9.1666667	NL	Soil	C	1
5.9210526	NL	Soil	C	2
2.6595745	NL	Soil	C	3
13.1868132	NL	Soil	D	1
51.8518519	NL	Soil	D	2
3.5714286	NL	Soil	D	3
13.1147541	NL	Soil	W	1
1.0752688	NL	Soil	W	2
7.5000000	NL	Soil	W	3

Chapitre 3

Résilience fonctionnelle des communautés de collemboles dans une simulation expérimentale de scénarios climatiques sur le terrain

Résumé

Introduction

Les changements climatiques qui se profilent pour le XXIème siècle devraient résulter notamment en une élévation de la température moyenne et de la concentration en dioxyde de carbone dans l'atmosphère ainsi qu'en des modifications des régimes de précipitations (IPCC, 2018). Ces facteurs sont susceptibles d'avoir des effets importants sur le fonctionnement des écosystèmes, en particulier des sols (Wall et al., 2008). Ceux-ci abritent une biodiversité dont dépendent les fonctions écologiques des sols (Lavelle et al., 2006), ces derniers rendant *in fine* un grand nombre de services écosystémiques. Dès lors il apparait important de surveiller et si possible d'anticiper les effets des changements climatiques à venir. Ceci suppose de mieux comprendre les effets des facteurs climatiques et de leurs interactions sur la faune du sol, ce qui peut s'avérer complexe. Une élévation de température peut avoir des effets positifs directs, en rapprochant les organismes de leur optimum thermique (Deutsch et al., 2008), et indirects, en augmentant la croissance végétale et donc la disponibilité en ressource pour les décomposeurs par exemple (Rustad et al., 2001). Une élévation de la concentration en CO_2 peut également avoir des effets positifs indirects sur les décomposeurs du sol, via une augmentation de la production primaire végétale ou du ratio C:N des plantes (Pendall et al., 2004). Une augmentation de la durée, de la fréquence ou de l'intensité des périodes de sécheresse aurait au contraire des effets négatifs directs sur la faune des sols (Blankinship et al., 2011). Ces effets, lorsque non-léthaux, sont à même de déclencher des mécanismes de résistance ou d'évitement chez les organismes des sols (Holmstrup et al., 2013 ; Tsiafouli et al., 2005).

Les liens entre les organismes et le fonctionnement des écosystèmes ont notamment été décrits via l'utilisation des concepts de traits (Violle et al., 2007 ; Pey et al., 2014). Au niveau des communautés végétales les relations entre les traits et les paramètres climatiques ont été particulièrement étudiées (Wieczynski et al., 2019) tandis que pour les communautés de la faune du sol, ces études sont en progression (Bardgett & van der Putten, 2014), en complément d'études

basées sur des indices taxonomiques (Heemsbergen, 2004). En particulier la caractérisation des communautés de collemboles s'est avérée pertinente dans l'étude de plusieurs gradients écologiques. De plus les collemboles sont capables de présenter des formes de résistance induites par un stress climatique (Chapitre 2). Nous questionnons donc ici les conséquences d'une simulation expérimentale de scénarios climatiques sur les communautés de collemboles, en termes de structure et de composition fonctionnelles.

Nous utiliserons les données issues de l'expérimentation CLIMAITE (Mikkelsen et al., 2018), dans laquelle toutes les combinaisons de trois facteurs climatiques modifiés (élévation de température, élévation de la concentration en CO_2, prolongation de la sécheresse estivale) ont été testées au cours d'un suivi sur une période de huit ans sur un site semi-naturel. Bâtir des hypothèses sur les relations traits-environnement dans un système complexe et dynamique est une tâche ardue. Par exemple, le trait « longueur du corps » a révélé des liens avec notamment la température, au niveau des espèces (Ulrich & Fiera, 2010) et au niveau des populations (Chapitre 1 ; Bonfanti et al., 2018), des températures froides semblant favoriser des individus plus grands au sein de la même espèce. Cependant la théorie prévoit que la durée d'exposition aux conditions climatiques entre également en jeu (Rezende et al., 2014) et l'on pourrait alors envisager que : (i) après un temps d'exposition court, la variabilité intraspécifique des traits pourrait être prépondérante et expliquerait une réduction de la longueur du corps, tandis qu'après (ii) un temps d'exposition long, les espèces hors de leur niche thermique seraient remplacées par des espèces plus grandes. Bien que plusieurs niveaux d'hypothèses soient possibles, nous avons choisi de nous concentrer sur les hypothèses suivantes :

- H 3.1 – Élévation de température et de CO_2 : On s'attend ici à une stimulation générale de l'activité des collemboles, directe ou indirecte, menant à une longueur du corps plus importante dans la communauté. Ces conditions environnementales stimulantes devraient conduire également à des phénomènes de filtrage et de niche moins forts et donc une augmentation de la diversité fonctionnelle.
- H 3.2 – Sécheresse prolongée : on s'attend à une diminution des espèces vivant en surface (épiédaphiques) et une augmentation des espèces vivant plus profondément dans le sol (euédaphiques) ou des espèces présentant des capacités de résistance comme par exemple les écomorphoses (Chapitre 2 ; Cassagnau, 1974) ou des écailles (Cortet & Poinsot-Balaguer, 1998). De plus on s'attend à ce que ces conditions stressantes conduisent à un filtrage environnemental plus important, réduisant la diversité fonctionnelle (Cornwell et al., 2006).

Matériel et méthodes

Le site expérimental CLIMAITE a été décrit en détail par Mikkelsen et al. (2008). Il est situé à Brandbjerg (Danemark) et constitue un milieu ouvert à végétation basse dominé par une pelouse

(*Deschampsia flexuosa* L.) et un petit buisson (*Calluna vulgaris* Hull, 1808). Le climat est tempéré/froid, sans saison sèche et avec un été chaud (Peel et al., 2007). Un design expérimental équipé de structures automatisées permet de contrôler trois paramètres climatiques : élévation de température (visant une moyenne de +2 °C), une élévation de la concentration en CO_2 (visant une teneur de 510 ppm) et une réduction de l'humidité du sol par augmentation de la durée de la période estivale la plus sèche. Ces modifications simulent une prédiction du climat en 2075 au Danemark, avec les projections disponibles lors de l'élaboration du projet expérimental (IPCC, 2001). Un plan factoriel complet a été utilisé, permettant de tester chaque paramètre climatique modifié seul (T : élévation de température, D : sécheresse estivale étendue, CO_2 : élévation de CO_2) et chaque combinaison (TD, DCO_2, TCO_2, $TDCO_2$) en plus des parcelles témoin (A). Chacun de ces 7 traitements climatiques et les témoins ont été répliqués 6 fois, pour un total de 48 parcelles.

Les communautés de collemboles ont été échantillonnées à différentes phases temporelles après le début de l'expérimentation en octobre 2005 : à court terme (octobre 2006), à moyen terme (octobre 2007), et à long terme (2012-2013). Pour cette dernière phase on dispose de trois dates d'échantillonnage : août 2012 (en été, après le traitement D « sécheresse »), avril 2013 (milieu du printemps, avant le traitement D « sécheresse »), juin 2013 (début de l'été, à la fin du traitement D « sécheresse »). Les échantillons ont été prélevés par carottage du sol, puis les individus ont été extraits et identifiés à l'espèce.

Les données de traits des collemboles ont été extraites de la base de données BESTI (https://portail.betsi.cnrs.fr). Nous avons retenu cinq traits morphologiques (Table 3.1 p. 148) : (i) l'absence de pigmentation et (ii) l'absence de furca, révélant le degré d'affinité de l'espèce pour la vie dans le sol, (iii) la forme du corps, idem et reflétant également une certaine sensibilité à la dessication, (iv) la présence d'écailles, considérée comme une protection contre le stress hydrique, et (v) la longueur du corps comme un trait de performance générale. Ces données tiennent compte des recommandations effectuées au Chapitre 1. De plus, nous avons intégré la capacité d'une espèce à présenter des écomorphoses comme une caractéristique d'intérêt révélant un mécanisme de résistance à une température et une sécheresse estivales trop importantes (Chapitre 2).

En se basant sur les 6 traits *sensu lato* mentionnés, nous avons calculé : (i) la structure fonctionnelle des communautés grâce aux indices de richesse fonctionnelle, d'équitabilité fonctionnelle et de divergence fonctionnelle (Villéger et al., 2008), et (ii) la composition fonctionnelle des communautés grâce à la valeur moyenne de chaque trait pondérée par la communauté (CWM, cf. Chapitre 1) (Garnier et al., 2004). L'effet des traitements climatiques sur la structure et la composition fonctionnelle a été évalué grâce à des modèles mixtes à effets aléatoires (significativité par Anova type-II et tests post-hoc par comparaisons multiples de moyennes par contrastes de Tukey) permettant de prendre en compte la position de chaque

parcelle dans le design expérimental comme mentionné par (Vestergård et al., 2015) sur le même site expérimental.

Résultats

De manière générale, les traitements climatiques n'ont pas montré d'effet significatif sur la structure fonctionnelle des communautés (Table 3.2), et les indices calculés présentent une grande amplitude de valeur pour chaque phase temporelle et à l'intérieur de chaque traitement : par exemple, après une exposition de court terme et tous traitements confondus, la richesse fonctionnelle varie de 0,06 à 0,83. Marginalement, nous rapportons une différence significative dans la divergence fonctionnelle au printemps 2013, le traitement D présentant des valeurs plus élevées que le te traitement TCO_2.

Concernant la composition fonctionnelle des communautés, les traitements climatiques n'ont généralement montré que peu d'effet significatif, quelle que soit la phase temporelle. Marginalement, nous rapportons deux différences significatives (Figure 3.1 p. 151) : après une exposition de court terme, la présence d'écomorphoses est plus importante dans le traitement T que dans les traitement D et TD ; à long terme, au printemps 2013, l'absence de furca est plus importante dans le traitement D que dans le traitement TCO_2.

Discussion

Les résultats observés vont à l'encontre de nos hypothèses H 3.1 et H 3.2. La première nous conduisait à attendre des valeurs plus élevées des indices de diversité fonctionnelle en réponse à une élévation de la température et/ou du CO_2, reflétant une gamme de valeurs plus large autour de l'optimum environnemental des espèces présentes ou plusieurs optimums présents dans les communautés. Au contraire la seconde hypothèse envisageait des contraintes physiologiques induites par le traitement « sécheresse » résultant en des valeurs de diversité fonctionnelle plus faibles. Dans les deux cas de tels résultats n'ont pas été observés.

Quand elles sont présentes, les différences significatives entre les traitements climatiques en terme de composition fonctionnelle vont à l'encontre de nos hypothèses, particulièrement la seconde. En effet, la présence plus importante d'écomorphoses en 2006 dans le traitement T que dans les traitements D et TD semble être principalement due aux variations d'abondances relatives d'une des deux seules espèces portant cette caractéristique, *Folsomia quadrioculata* (Tullberg, 1871), valant respectivement 7% dans les parcelles T contre 1,1% et 0,7% dans les parcelles D et TD. Il en va de même pour l'absence de furca en 2013, dont la valeur est principalement dépendante de l'abondance relative de *Isotomiella minor* Schäffer, 1896 qui porte une furca et qui est particulièrement abondante dans les parcelles TCO_2 notamment. Nous révélons ici peut-être un effet de fondation (Schöb et al., 2012) plutôt qu'un réel effet climatique.

Concernant les indices de structure fonctionnelle, il est possible que la forte amplitude de valeurs intra-traitement observée soit due à une faible richesse spécifique dans les communautés (Schleuter et al., 2010) et qu'elle brouille le signal d'une différence due à un éventuel effet climatique.

Dans des études comparables, nous remarquons que des effets sur la diversité taxonomique (Kardol et al., 2011) ou fonctionnelle (Holmstrup et al., 2018) des communautés de collemboles ont pu être observés. Cependant, l'intensité des forçages climatiques dans ces études était bien supérieure à celle observée ici qui est faible à modérée (Blankinship et al., 2011), ce que nous identifions comme une limite à l'apparition de tout patron net de réponse dans les communautés CLIMAITE. En effet, concernant la température, les espèces présentes ici se trouvent probablement en-dessous de leur optimum thermique et l'intensité du réchauffement proposé semble trop faible pour constituer un stress pour la majorité des espèces des communautés.

Finalement, afin de détecter des changements dans la diversité fonctionnelle, nous identifions deux voies d'améliorations futures. Premièrement nous pouvons envisager l'étude de nouveaux traits ou caractéristiques d'intérêt, tels que la résistance aux basses et hautes températures, la dessication, le taux de perte en eau, le réservoir d'eau (Bahrndorff et al., 2006), ou encore des marqueurs de stress climatiques subléthaux comme des teneurs en acide gras membranaires corporels et membranaires (van Dooremalen & Ellers, 2010), qui ont pu démontrer leur sensibilité à des gradients climatiques. Deuxièmement et en complément, la mesure de valeurs *in situ* de certains traits pourrait permettre de capter la réponse intraspécifique des individus et donc d'affiner la réponse des communautés, notamment parce que la variabilité intraspécifique des traits peut altérer notre perception de la tolérance thermique chez les ectothermes (Herrando-Pérez et al., 2019).

Functional resilience of Collembola communities in a field experiment simulating future climate change

Authors & affiliations (by alphabetical order):

Jonathan Bonfanti (a)
+ Jérôme Cortet (a)
+ Mickaël Hedde (b)
+ Martin Holmstrup (c)
+ Paul Henning Krogh (c)
+ Klaus S. Larsen (d)

(a) CEFE – Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Univ. Paul Valéry Montpellier 3, Univ. Montpellier, EPHE, CNRS, IRD, Montpellier, France
(b) Eco&Sols, INRA, Université Montpellier, CIRAD, IRD, Montpellier SupAgro, Montpellier, France
(c) Department of Bioscience, Aarhus University, Vejlsøvej 25, DK-8600 Silkeborg, Denmark
(d) Section for Forest, Nature and Biomass, Department of Geosciences and Natural Resource Management, University of Copenhagen, Rolighedsvej 23, 1958 Frederiksberg, Denmark

Corresponding author: Jonathan Bonfanti
E-mail: jonathan.bonfanti@univ-montp3.fr / Phone: +33 4 67 14 24 24
Postal address: CEFE UMR 5175, Bâtiment J, Université Paul-Valéry Montpellier 3, Route de Mende, 34199 Montpellier (France)

Abstract

Soil ecosystems and the fauna they host, are known to provide many services. Collembola communities can therefore be used as bioindicators of soils functionality. In a global and climate change context, they are expected to be threatened. Thus, previous studies showed that European Collembola communities structure can be shaped by long-term adaptations to climate. Then, temperature plays a major role in the variation of species traits, especially in open habitats. We aim here to evaluate how trait patterns, at a community level, are impacted by an experimental climate manipulation design. The present study allows us to qualify the impacts of the upcoming climate changes during 21st century on functional structure and composition of collembola communities. The CLIMAITE study was carried out in Denmark and aimed to simulate the predicted climate for year 2075. The study site consisted in an unmanaged heath/grassland ecosystem. The climate manipulation experiment included the following treatments: elevated temperature, elevated CO_2 concentration, induced drought and control plots. The treatments were combined in all combinations for a total of 48 plots (Mikkelsen et al. 2008). Collembola were sampled in 10 cm depth soil cores, after 1, 2 and 8 years of climate manipulation, respectively. We expected stimulating factors (temperature, CO_2) to increase mean body length and functional structure indices. We expected inhibiting factor (drought) to favour traits indicating a euedaphic life or an ability to present resistance mechanisms such as scales or ecomorphosis, and to reduce functional structure indices by environmental filtering. Our results go against our hypotheses. Even if some sporadic effects of climatic treatments on functional structure and composition indices were reported, we were not able to highlight any general response pattern of the communities. We thus discussed the limits of the study in terms of climatic treatments' intensity and community assembly, and open perspectives concerning traits choice and measurements in upcoming works.

Keywords: resilience, traits, climate change, soil fauna, community-weighted mean, Collembola.

1. Introduction

The world is currently facing a series of global changes due to human activities. In particular, climate changes are expected to happen at rapid rates during the 21st century. They will result notably in an elevated carbon dioxide concentration in the atmosphere causing temperature rises, and in precipitation regime variations, through for example extended summer drought periods (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2018). These environmental factors will have an impact on soil organisms and the soil physico-chemical properties. Soil ecosystem functioning might thus be threatened, and because of the numerous ecosystem services they provide, soil ecosystems need to be monitored in a climate change context (Wall & Six, 2015).

Soil invertebrates contribute to several ecological functions in soils, such as soil organic matter decomposition, microbial activity regulation, soil structure etc. (Lavelle et al., 2006). Since their contribution to ecological functions is climate dependent (Wall et al., 2008), such processes are expected to be impacted by upcoming climate change, notably in grasslands of continental Europe (Walter et al., 2013). However, facing three commonly projected climatic scenarios, expectations on soil biota may differ. Elevated temperature may have i) direct positive effects, by bringing species closer to their performance optimum, especially at high latitudes (Deutsch et al., 2008), as well as ii) indirect positive effects, notably on food supply for decomposers through increased plant growth (Rustad et al., 2001) and for grazers through changes in fungi:bacteria ratio (Haugwitz et al., 2014). Elevated CO_2 might have indirect positive effects, through contribution to an elevation of plant litter C:N ratios, of net primary production (Pendall et al., 2004), of plant biomass (Wang et al., 2012) and thus of food supply available for decomposers. We notice that both temperature and CO_2 elevation might potentially reinforce one another (Bradford et al., 2016). Finally, extended summer drought are expected to have negative effects on soil fauna since precipitation regime is considered to be generally more impacting to soil biota than temperature and CO_2 (Blankinship et al., 2011). These effects might be lethal or non-lethal, such as triggering resistance mechanisms in these animals (Holmstrup & Bayley, 2013), or behavioural avoidance responses (Tsiafouli et al., 2005).

The links between organisms and ecosystem functioning has been increasingly assessed by the study of functional traits (Violle et al., 2007). Such trait-based studies have been widely used in plants notably to explore trait-climate relationships in a changing world (Wieczynski et al., 2019). A growing body of evidence shows that the functional part of biodiversity helps to understand how terrestrial ecosystems, and soil fauna, respond to climate change at a community level (Bardgett & van der Putten, 2014). The complexity of the links between soil fauna and soil ecosystem functioning has been only little studied in a climate change context (Wolters et al., 2000). However, trait-based approaches are on the rise in soil fauna studies (Pey et al., 2014) despite the current needs for relevant descriptive data especially concerning soil invertebrates (Phillips et al., 2017), and the ability of species traits to explain soil functioning, complementary

to species taxonomic indicators (Heemsbergen, 2004). Collembola communities are known to respond along several gradients, such as land use (Joimel et al., 2017) or their vertical position in the soil profile (Cortet & Poinsot-Balaguer, 1998). Furthermore, facing a temperature and/or moisture stress, some collembolans are able to form climatic-specific resistance stages by so called ecomorphosis (Cassagnau, 1974). Collembola trait-environment relationships have been studied from local (Santorufo et al., 2015) to large scales (Salmon et al., 2014). In a climate change context, we here questioned the impacts of a future climate simulation on Collembola communities in soils, in terms of functional structure and composition.

To test for the effects of different climatic parameters on the functional composition and structure of Collembola communities, we are exploring the CLIMAITE experiment data, which represent realistic climate change modifications of a semi-natural site (Mikkelsen et al., 2008). In this experiment, all combinations of three climatic factors (elevated temperature, elevated CO_2, extended summer drought) have been tested. Their consequences on soil biodiversity have been measured several times over a period of 8 years, in order to track temporal dynamics of soil biodiversity responses. Hypothesizing the trait-environment relationships in such a dynamic and complex system might represent a challenge. For example, the links between body size and temperature are complex. Assuming a correlation between temperature and latitude, (Bonfanti et al., 2018) showed that Collembola populations' body size (intraspecific trait variability) peaked in northern Europe but the observed geographical gradient was limited to 55-60°N, while Ulrich & Fiera (2010) showed that the species' body size (between species trait variability) peaked around 45°N with an observed gradient going up to 80°N. Then the exposure duration of the system to elevated temperature would come into play (Rezende et al., 2014): (i) after a short-time we might expect intraspecific trait variability to account more, the system dealing with species already present at the experimental start, resulting in a reduced body size ; while (ii) after a long-term exposure, species out of their thermal niche could be replaced, making between species trait variability account more which would result in an elevated body size. Since many levels of hypothesis would be hardly intelligible and testable within CLIMATE data, we thus retained the following coherent hypotheses on the relationships between traits and environment:

- H 3.1: Elevated temperature and CO_2 – we expect a general stimulation of collembolan biological activity, being direct or indirect, leading to larger body size. These enhanced environmental conditions through reduced niche filtering may lead to increased functional diversity.
- H 3.2: Extended drought – we expect a threat to species living at the soil surface (epiedaphic) favouring soil-inhabiting species (euedaphic) and/or species with resistance abilities, e.g. ecomorphosis (Cassagnau, 1974), scales (Cortet & Poinsot-Balaguer, 1998). In addition, we expect this stressful environmental factor to reduce

functional diversity through environmental filtering processes (Cornwell et al., 2006) conversely to stimulating factors.

2. Materials & Methods

2.1 Experimental site and climatic treatments

The CLIMAITE experiment was extensively described by Mikkelsen et al., (2008). The experimental site was located in Brandbjerg, Denmark (55°53′ N, 11°58′ E) on a hilly nutrient-poor sandy deposit. It consisted of a heathland/grassland dominated by a grass (*Deschampsia flexuosa* L.) and a dwarf shrub (*Calluna vulgaris* Hull, 1808). Annual mean precipitation was 613 mm and annual mean temperature was 8.0°C, and the locality belongs to a temperate/cold, without dry season, warm summer climate area (Peel et al., 2007). An experimental design using automatized curtains allowed to control three climatic parameters: elevated temperature (aiming for ca. + 2°C), elevated CO_2 air concentration (aiming for 510 ppm) and reduced soil moisture (aiming for an more intense summer drought). Effect of temperature and drought treatments have been discussed in Holmstrup et al. (2018) and are shown in their supplementary materials. The aims of such climatic modifications were consistent with expected climate in 2075 in Denmark, at the time the experiment was designed (IPCC, 2001). The experimentation started in October 2005. A full factorial design was used, allowing to test for each parameter alone (T: elevated temperature, D: extended drought period, CO_2: elevated CO_2) and every combination (TD, DCO_2, TCO_2, $TDCO_2$) resulting in 7 climatic treatments in addition to control plots (A: ambient controls), replicated 6 times each, for a total of 48 plots.

2.2 Collembola abundances data

Collembola were sampled at different phases, after the setting up of the experiment: **short-term** exposure (October 2006), **mid-term** (October 2007), and **long-term** (2012-2013)**.** For the latter we have 3 sampling dates: August 2012 (summer, after 'Drought' treatment) ; April 2013 (mid spring, before 'Drought' treatment) ; June 2013 (early summer, at the end of 'Drought' treatment). Soil mesofauna was sampled using one cylindrical soil corer (diameter 5.5 cm ; depth 10 cm, except for June 2013 where it was 5 cm depth) per plot, and extracted with a high thermal gradient Macfadyen-type device (Macfadyen, 1961). Collembola were then isolated and identified at a species level (Fjellberg, 1998, 2007; Zimdars, 1994 and the following 'Synopses' collection). For our present study, individuals that could be identified only at a genus level were counted as being part of their local morphologically closest species as proxy, and these attribution choices are detailed in Annex 3.1. Individuals that could not be identified at least at a genus level were removed from our analysis. It represented low proportions of the total individuals, all belonging to *Symphypleona* order, *i.e.* in 2006 no individuals were removed, 4.3% in 2007. 3.0% in 2012, 6.3% in April 2013 and 8.4% in June 2013. These proportions are much lower than the ones held

by dominant species in CLIMAITE communities and are thus unlikely to hardly impact conclusions based on community-weighted metrics.

2.3 Collembola trait data

Trait data were extracted at a species level from the open access BETSI database (https://portail.betsi.cnrs.fr). We firstly preferred trait values from Scandinavian sources, then we completed the dataset with Gisin (1960) and Zimdars (1994 and following 'Synopses') values, as recommended by Bonfanti et al. (2018). Computation of possible several literature sources - thus trait values - per trait per species, were made possible by using a fuzzy coding procedure: splitting traits into binary attributes coded in percentage (except for body length, continuous value in mm) as described in Hedde et al. (2012). Five morphological traits were used from this dataset (pigmentation, furca, body shape, scales, body size). **Absence of pigmentation** and **absence of furca** are both susceptible to reveal a preference for depth in the vertical position of a species, in two different facets: pigmentation, when present, is a protection against sunlight, and furca when present and developed, confers a high immediate motility by springing (e.g. to avoid danger). **Body shape** might be partly linked to the vertical position of species, and we also consider that it reflects the sensitivity of a species to desiccation. Indeed, cylindrical individuals have a lower surface-to-volume ratio, relatively lowering their contact surface with the ambient environment, thus the pressure on liquids exchanges by osmosis in a dry environment (Kaersgaard et al., 2004). The **presence of scales** is expected to strengthen the cuticular impermeability of a species in a dry context, and can generally be considered as a protection to avoid drought stress. We selected **body size** as a general performance trait. We consider that body size is notably linked to energy transfers in soil ecosystems, Collembola being both a very abundant group of microbes consumers, and a very abundant pool of prey for higher trophic levels taxa. Additionally, we also considered the ability of a species to display **ecomorphosis** as a feature of interest. Ecomorphosis strategy allows an individual to switch into specific resistance stages triggered by stressful environmental conditions, notably temperature rises and drought during summer season. Ecomorphosis ability data was obtained from the present PhD thesis Chapter 2 which gathers species that have already been reported in the literature to present ecomorphic stages. A summary of these species traits and their links to our hypotheses is given in Table 3.1. Species trait values used in the analysis are listed in Annex 3.2.

2.4 Statistical analysis

We based further investigations on these 6 traits, notably to calculate: i) the different facets of communities' functional structure and ii) the communities' functional composition. We thus calculated three complementary distance-based functional diversity indices: functional richness (FRic), functional evenness (FEve), and functional divergence (FDiv) (Villéger et al., 2008). And then we calculated Community-Weighted Mean (CWM) values metric (Garnier et al., 2004), as

follows: $CWM_{j,y} = \sum_{k=1}^{n_j} A_{k,j} \cdot z_k$, where n_j is the number of species sampled in plot j, $A_{k,j}$ is the relative abundance of species k in plot j, and z_k is the mean value of species k.

To test for the effect of climatic treatments on functional diversity indices and every trait CWM values in each community, we used mixed effect linear models, with the position of each plot in Blocks then in Octagons as random variables as in Vestergård et al. (2015). For CWM trait values expressed in percentages, a logit transformation was applied beforehand, as suggested by Warton & Hui (2011). Models significance was tested with type-II Anova, and models post-hoc pairwise comparisons significance was tested with multiple comparisons of means by Tukey contrasts.

The analyses and figures were performed in R software, version 3.4.0 (R Core Team, 2017), using the following R packages: "FD" (Laliberté & Legendre, 2010), "lme4" (Bates et al., 2015), "car" (Fox & Weisberg, 2011), "multcomp" (Hothorn et al., 2008).

Table 3.1 – Summary of the 6 species features used in our present analysis. We also give their 'trait' related status according to literature. We provide a catchphrase to link each feature to the tested hypothesis on the influence of elevated temperature, CO_2 and drought on VULCAN experiment Collembola at a community level.

Species features	Status	Links to the hypotheses
Pigmentation	MPPB traits (Pey et al., 2014) ; Euedaphic life habits indicators (Martins da Silva et al., 2016)	"Absence" favoured by Drought
Furca		"Absence" favoured by Drought
Body shape		"Cylindrical" confers resistance to Drought
Scales		"Presence" confers resistance to Drought
Body size	Performance trait (Pey et al., 2014)	Promoted by elevated temperature & CO_2
Ecomorphosis	Resistance strategy / Composed of MPPB traits (Cassagnau, 1974; Pey et al., 2014)	"Presence" confers resistance to Temperature and Drought

3. Results

3.1 Effects on community functional structure

We generally observed no effect of climatic treatments on functional diversity indices, either after short-term, mid-term or long-term exposure (Table 3.2). After short-term exposure and for all treatments, functional richness varied from 0.06 to 0.83, functional evenness from 0.15 to 0.85 and functional divergence from 0.52 to 0.99. After mid-term exposure and for all treatments, functional richness varied from 0.02 to 0.95, functional evenness from 0.08 to 0.97 and functional divergence from 0.34 to 0.96. After long-term exposure and for all treatments, functional richness varied from 0.00 to 0.85, functional evenness from 0.10 to 0.97 and functional divergence from 0.42 to 0.99. We here report a significant difference in functional divergence, in Spring 2013, D treatment exhibiting higher values than TCO_2 treatment (Anova χ^2=1148.6 ; df=8 ; p<0.001). A high intra-treatments variability scores' is observed.

3.2 Effects on community functional composition

We present mean CWM trait values per climatic treatment for every temporal phase in Table 3.2, and the detailed CWM trait values are given in Annex 3.3. After **short-term** exposure, we mostly observed no effect of treatments on mean trait values (Figure 3.1). In this period, in average: the absence of pigmentation varied from 30 to 55%, cylindrical body shape from 54 to 72%, the presence of ecomorphosis from 1 to 7%, the presence of scales from 13 to 20%, the absence of furca from 33 to 47% and the body length from 0.83 to 0.99 mm. We here report a significant difference in presence of ecomorphosis, T treatment exhibiting higher values than D and TD treatments (Anova χ^2=21.6 ; df=8 ; p<0.01).

After **mid-term** exposure, we observed no effect of treatments on trait values. In this period, in average: the absence of pigmentation varied from 40 to 62%, cylindrical body shape from 72 to 91%, the presence of ecomorphosis from 4 to 18%, the presence of scales from 0 to 7%, the absence of furca from 32 to 55% and the body length from 0.96 to 1.39 mm.

After **long-term** exposure, we mostly observed no effect of treatments on trait values. In this period, covering 3 samplings, in average: the absence of pigmentation varied from 38 to 79%, cylindrical body shape from 63 to 94%, the presence of ecomorphosis from 0 to 6%, the presence of scales from 0 to 10%, the absence of furca from 13 to 55% and the body length from 0.85 to 1.50 mm. We here report a significant difference in the absence of furca, in Spring 2013, D treatment exhibiting higher values than TCO_2 treatment (Anova χ^2=85.9 ; df=8 ; p<0.001).

Table 3.2 – Effects of climatic treatments on CLIMAITE Collembola communities functional composition and functional structure after short-term, mid-term and long-term exposure. Mean and standard deviation values were estimated on raw indices values. Effects of climatic treatments were tested with type-II Anova on mixed-effect linear models, and post-hoc pairwise comparisons with multiple comparisons of means by Tukey contrasts. Bold values indicate that Anova and pairwise comparisons between treatments were significant (with a threshold of p<0.05). Treatments: (A) control plots, (CO_2) elevated CO_2, (T) elevated temperature, (D) extended summer drought, and combined letters for the combinations of factors. Functional composition presents in brackets Community-Weighted Mean minimum and maximum trait values across all treatments. Traits/characteristics: Pig_0 abs. of pigmentation, BS_cyl body shape cylindrical, Ecom_1 pres. of ecomorphosis, Scales_1 pres. of scales, Furca_0 abs. of furca (all these attributes are in %), Body length for body length (in mm). Functional structure present in brackets mean minimum and maximum functional diversity indices values across all treatments. Functional diversity indices: FRic functional richness, FEve functional evenness, FDiv functional divergence.

	Short-term	**Mid-term**	**Long-term**		
	Fall 2006	Fall 2007	Summer 2012	Spring 2013	Early summer 2013
			Functional composition (mean ± sd)		
Pig_0	41 ± 19	50 ± 25	53 ± 21	68 ± 19	46 ± 21
BS_cyl	63 ± 17	81 ± 20	87 ± 10	89 ± 10	77 ± 17
Ecom_1	**2 ± 4** **T (a), D (b), TD (b), all other (ab)**	8 ± 11	0 ± 1	0 ± 1	1 ± 5
Scales_1	17 ± 12	3 ± 6	5 ± 9	1 ± 2	5 ± 7
Furca_0	39 ± 20	46 ± 23	23 ± 16	**35 ± 24** **D (a), TCO_2 (b), all other (ab)**	39 ± 23
Body length	0.90 ± 0.16	1.08 ± 0.31	1.21 ± 0.36	0.99 ± 0.16	0.98 ± 0.25
			Functional structure (mean ± sd)		
FRic	0.42 ± 0.19	0.53 ± 0.24	0.21 ± 0.12	0.13 ± 0.11	0.31 ± 0.14
FEve	0.49 ± 0.16	0.59 ± 0.16	0.61 ± 0.11	0.49 ± 0.13	0.64 ± 0.15
FDiv	0.80 ± 0.12	0.76 ± 0.14	0.80 ± 0.12	**0.74 ± 0.12** **D (a), TCO_2 (b), all other (ab)**	0.75 ± 0.11

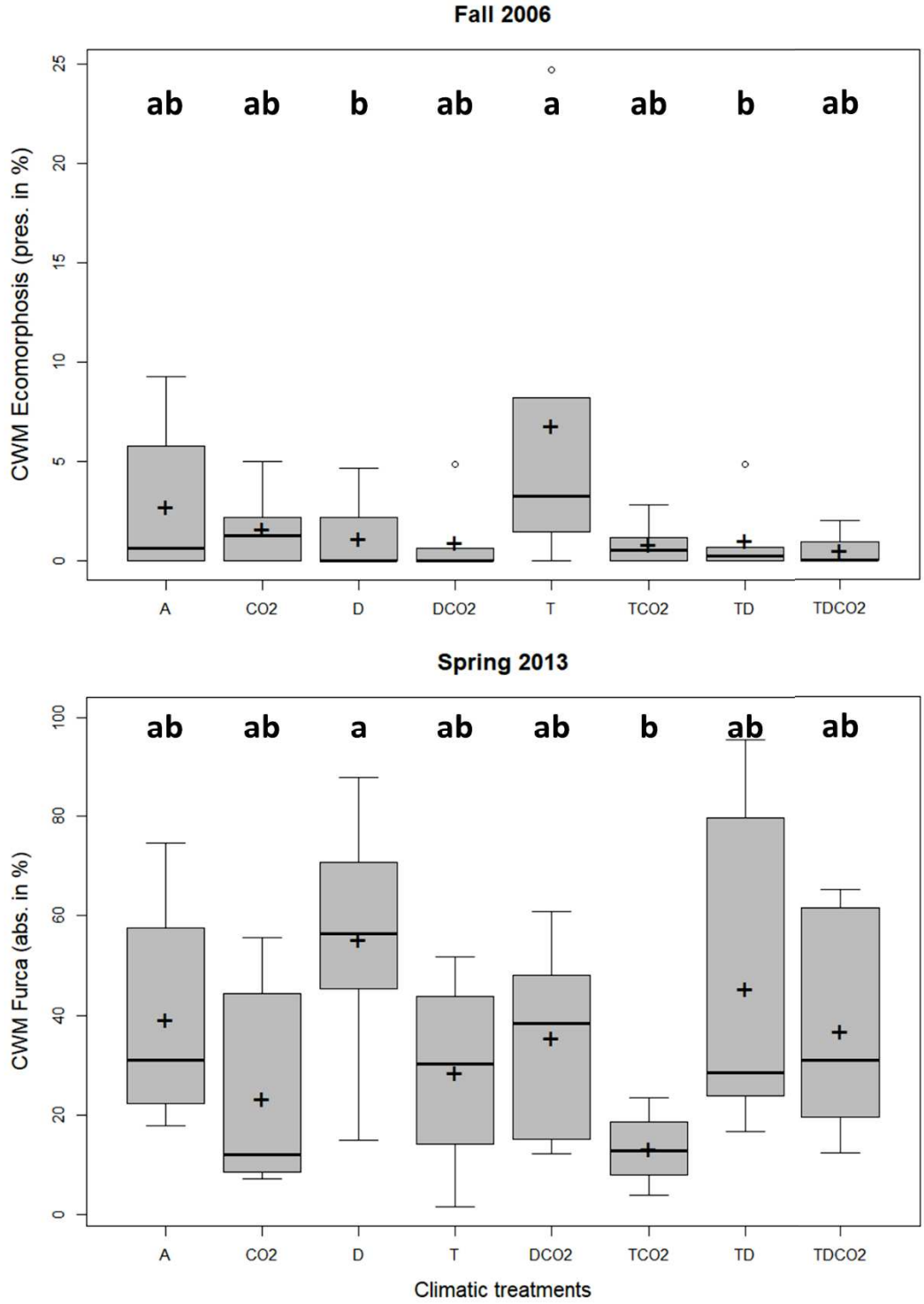


Figure 3.1 – Effect of climatic treatments on Community-Weighted Mean trait values: presence of ecomorphosis (Fall 2006) and absence of furca (Spring 2013), respectively, in CLIMAITE Collembola communities. CWM trait values are presented in boxplots, with the bold line as the median and the plus sign as the mean. Lower case letters indicate significant differences between treatments, with a threshold of $p<0.05$. Effects of treatments were tested with type-II Anova on mixed-effect linear models, and post-hoc pairwise comparisons with multiple comparisons of means by Tukey contrasts. Treatments: (A) control plots, (CO_2) elevated CO_2, (T) elevated temperature, (D) extended summer drought, and combined letters for the combinations of factors

4. Discussion

To summarize, we generally did not observe any marked effect of climatic treatments on the chosen community metrics in the present study, and reported only few effects on communities. While we had hypotheses on independent climatic factors, climatic treatments resulting from combinations of factors were more complex to hypothesize on. However, we could have expected an elevated temperature and extended drought combination to be even more stressful, elevated temperature increasing the evaporation phenomenon and thus the moisture reduction in soils. However such an additive effect was not observed. Finally the treatment combining all modified climatic parameters ($TDCO_2$) allowed us to wonder to what extent the stressful and stimulating factors combination would result in a more or less balanced situation. Nevertheless, this treatment, simulating a future climate scenario, never showed any effect on community functional structure nor composition.

4.1 Almost no effect on functional structure and composition and community assemblage

We conclude that these results were against our hypotheses. Following our first hypothesis, higher FD values would have been induced by a temperature and/or CO_2 stimulation, reflecting a wider range around species optimum environmental values, or several optimum occupied by species in the communities. On the contrary the hypothesis 3.2 allowed us to expect physiological constraints induced by drought treatment, resulting in lower FD values, and was not observed.

When present, significant differences between climatic treatments in CWM trait values go against our hypotheses, especially hypothesis 3.2. Indeed, we observed that the presence of ecomorphosis was the highest in 'temperature' (T) plots and the lowest in 'drought' (D) and 'temperature x drought' (TD) plots, in fall 2006. At the time, two species were able to carry ecomorphosis: *Folsomia quadrioculata* (Tullberg, 1871) and *Isotomurus palustris* (Müller, 1776) (Annex 3.2). By looking at the species' relative abundances (Annex 3.4), we notice that the second one was only present in control plots (moreover, in a very low density), while *F. quadrioculata* was present in all treatments. Thus, the ecomorphosis was mainly explained by the fluctuations in *F. quadrioculata* density, which was the highest in T plots - ca. 7% - while it was only 1.1% in D plots and 0.7% in TD plots. We here report a slight doubt on the ecomorphosis proportion due to *I. palustris* abundances: we inferred this species to the dataset as a proxy for collected *Isotomurus* individuals (Annex 3.1), but the literature mentions a *palustris*-complex (Potapov, 2001), with an unclear status of different forms ; however, the neotype was described from individuals collected in Denmark which reduces the misidentification risk in our study about this Holarctic species (Carapelli et al., 2001). Additionally, in spring 2013, the absence of furca was the highest in D plots and the lowest in TCO_2 plots. By looking at the species' relative abundances (Annex 3.4), we notice that *Isotomiella minor* Schäffer, 1896 was particularly abundant in 'temperature x CO_2'

(TCO_2) plots and this species is holding a furca. At the time its relative abundance reached an average ca. 70% in TCO_2 plots. Conversely, its relative abundance was lowered in D plots, where the communities were rather dominated by *Mesaphorura macrochaeta* Rusek, 1976 ; this species doesn't hold a furca and reached in average ca. 51% of relative abundance in these plots. We thus infer, each time, the marginal effects of treatments on ecomorphosis and on absence of furca to the variation of one species' relative abundance, being *F. quadrioculata*, *I. minor* or *M. macrochaeta*, thus strongly driving the CWM values in the concerned communities. Since the presence of *I. minor* and to a lesser extent *M. macrochaeta*, in such high abundances, has been stated in the same plots over years, we might here suspect a "foundation effect" (Schöb et al., 2012) *i.e.* a dependency on high abundances of a species locally present at the setup of the experiment, more than a true climatic effect.

Following the same trend, community functional structure, through functional diversity indices calculations, mostly did not allow us to detect any effect of climatic treatments in this study. The effect reported on functional divergence (FDiv) in spring 2013 followed the previously described pattern (D vs TCO_2 plots). This can be explained again by looking at the species dominances, FDiv being sensitive to relative abundances. In the spring 2013 functional space (see Annex 3.5) based on our 6 traits, we can see that *I. minor*, dominating in TCO_2 plots that exhibit low FDiv value, is located quite in the centre. Thus, switching communities dominance to *M. macrochaeta* (in D plots) results in a wider FDiv volume since this second species is located more externally in the functional space (see e.g. Mouillot et al., (2013)). Furthermore, we mentioned that in CLIMAITE communities, at any sampling date, the most abundant species were in most cases alternatively *I. minor*, *M. macrochaeta* or *Parisotoma notabilis* (Schäffer, 1896). We notice that they may represent a slight gradient of euedaphic life habits, observed on axis 1 in Annex 3.5, since they differ in terms of pigmentation, furca and body length (Annex 3.2).

Additionally to this slight discrepancies in traits of dominant species, considering the relatively low number of species present in plots, and the species richness ranges present within treatments, it can be mathematically expected to observe a wide range of FRic values which is directly linked to species richness. Likewise, a wide range could be expected in FEve and FDiv values, that exhibit high variability when a low number of species is involved in a community (Schleuter et al., 2010). These amplitude of FD indices responses might be actually blurring discrepancies that could be caused by any climatic effect in the experiment, and let us wonder to what extent the community assembly occurred here under neutral processes, more than under environmental (climatic) filtering processes, which would remain to be tested (Mouchet et al., 2010).

4.2 Comparison to similar studies

In a field experiment on an old-field grassland, with a design close to the present one, effects of climatic parameters on Collembola after long-term exposure were contrasted (Kardol et al.,

2011). Even though functional traits were not studied there, taxonomic responses revealed low impacts of climatic treatments even if their magnitude was higher (e.g. warming ca. +3 °C) than in CLIMAITE experiment. Collembola abundances tended to be reduced against precipitation reduction treatment, while the low effects of elevated temperature and CO_2 were probably indirect, meaning mediated through soil water availability. However the authors mention shifts in community composition, that we did not observe in our experiment, and that might have driven changes in CWM traits values, which remains to be tested. They also mentioned a high within-treatments variation in microarthropods responses, possibly blurring the discrepancies of communities responses across treatments. On another field experiment, Collembola communities functional diversity has been shown to be sensitive to elevated temperature (Holmstrup et al., 2018). However the magnitude of the maximum temperature elevation was more important (ca. +10 °C) than in our present study and was due to a geothermal activity. Moreover, this effect was observed after long-term exposed communities (6 years), but not detected after very long-term exposed communities (50 years), suggesting a high functional resilience of Collembola in a very long-term perspective. Finally, the authors mention a negative correlation between temperature and body size, thus illustrating metabolic scaling rules having as a consequence that smaller species are favourited at warmer temperatures due to their higher individual and population growth rates (Brown et al., 2004). In a plant-soil mesocosm experiment, soil fauna was impacted by a +3.5 °C warming after mid-term exposure (2 years), resulting in a decrease of the epigeic soil fauna and increased diversity of fungivorous species (Briones et al., 2009). Again, we did not observe such changes in our results. Traits that could reveal facets of a euedaphic life-forms, such as small body size, absence of pigmentation, absence of scales, were not sensitive to elevated temperature treatment. Finally, we consider that CLIMAITE communities abundances were consistent with literature. The Collembola mean densities (number of individuals per m^2) per plot ranged mostly from ca. 2.10^3 to 9.10^3 (Annex 3.4), which is slightly lower than the mean 10 to 12.10^3 ind./m^2 found in French grasslands (Joimel et al., 2017), while the maximum densities values were close (ca. 40.10^3 ind./m^2 in both cases).

4.3 Why do we observe so few effects in our study ?

We can thus wonder why our results show so few effects of climatic treatments. The comparison with related literature previously mentioned allowed us to identify two notable causes: a high community composition stochasticity, and a possible too low climatic treatment intensity regarding to the tolerance of the organisms.

4.3.1 Because of a too high communities stochasticity

We observed in our results high amplitude in FD indices values, that could notably be due to a high within-treatment variability in community structure and composition, and that may lead to almost no difference in the inter-treatments comparisons. The local scale stochasticity in community composition mentioned by Kardol et al. (2011) should be considered regarding the

relative body size of our biological model compared to the experimental design scale. Hence, theory has predicted how sampling scale can influence the relative importance of environmental factors, as those on which we hypothesized, versus neutral factors (Chase, 2014). We here hypothesized on the effect of environmental (i.e. niche) factors on communities while in fact, the Collembola communities might be assembled mostly under neutral (i.e. stochastic) factors, thus blurring inter-treatments responses. This assumption of high stochasticity has been observed for Collembola species at small scale (Van Der Wurff et al., 2003), and more generally for mesofauna species in soils on a 12-ha experimental site (Zinger et al., 2018), and was consistent with the fine scale and meso scale horizontal distribution of soil mesofauna description by Berg, (2012). In other words, while we are trying – in this experiment – to intentionally move species on their macro-scale ecological preferences, by modifying the ambient climatic conditions, we observe them at an experimental scale on which communities are too stochastically assembled to detect significant discrepancies.

4.3.2 Because of a too low climatic treatment intensity regarding to thermal tolerance of organisms, via plasticity or acclimation

Furthermore, considering that the intensity of climatic changes we input here is moderated (Blankinship et al., 2011), the individuals probably reacted within their tolerance range, while the ecological preferences of species are not threatened. A similar subtility in the effects of temperature elevation on collembolan traits were observed even following an “extreme” event of +4 °C during 17 days (Krab et al., 2013).

Indeed, if we look at the thermal tolerance of soil animals, it has been observed that terrestrial ectotherms warmer range boundaries do not match with maximum heat tolerance (Sunday et al., 2012), and that northern European latitudes - CLIMAITE being located at ca. 55°N - exhibit the broadest thermal tolerance of soil ectotherms (Deutsch et al., 2008). These species are thus currently living in climates that are cooler than their optimum, and are consequently not threatened by a moderate warming. We might have the same assumption on other climatic parameters, if the relative changes are too small to trigger a threat on local species and/or populations. Indeed the three species dominating CLIMAITE communities (*I. minor*, *M. macrochaeta* and *P. notabilis*) are known to be eurytopic, meaning they are commonly found across several European regions and especially in northern Europe (Dunger & Schlitt, 2011; Potapov, 2001), in different biomes and climates, thus having a wide climatic tolerance range and likely to exhibit a wide phenotypic plasticity.

However, the magnitude of plasticity *per se* might be depending on the environment (Liefting & Ellers, 2008). Overall in this study, elevated temperature positively increased growth rate of the animals, which is consistent with the theory behind the performance–temperature relationships, expected to be positively correlated, not necessarily in terms of maximum reachable adult body length (that is species specific, within the species’ plasticity), but also in terms of growth rate

(Angilletta, 2009). However, this effect was higher in forest populations than in heathland populations of *Orchesella cincta* (Linnaeus, 1758), a broadly distributed epiedaphic Collembola species. This discrepancy was unexpected here, heathlands being more climatically variable than forests, thus susceptible to select populations with higher plasticity. Authors conclude that fitness traits (i.e. functional traits *stricto sensu*) and morphological traits can follow opposite directions in this case, illustrating a trade-off between the energy involved in 'remaining plastic' versus 'remaining performant' strategies. Habitat-specific relationships were shown, but the general costs of thermal plasticity are mentioned to be still poorly understood in these animals.

4.4 Perspectives : in this context, how to track changes in soil biodiversity?

4.4.1 Specific trait failed here (ecomorphosis) ; other traits of interest proposed?

We previously mentioned that the proposed warming treatment might not be sufficient to move species out of their tolerance range, but probably moved them closer to their performance optimum. We also observed no responses against 'drought' treatment, although this factor was expected to induce physiological constraints on the animals. Even in a stressful temperature condition, desiccation has been shown to be even more threatening, such as in termites, other soil ectotherms (Woon et al., 2019). While ecomorphosis trait did not reveal any response to drought treatments (excepted for those we inferred to a 'foundation effect'), we can wonder which traits could be tested in such a climate change context. Bahrndorff et al. (2006) showed that in an eurytopic species (*O. cincta*) ITV is observable in climatic stress related traits, mentioning genetical adaptation of populations. Over a ca. 2000 km North to South European gradient, latitudinal cline were shown in resistance to high and low temperature, desiccation, water loss rate, water pool and body size traits between populations. Individuals from the most northern and southern populations had the highest desiccation resistance. This pattern was previously discussed (Poinsot-Balaguer, 1990), suggesting that hydric stress induces convergent long-term physiological adaptations, being in low or high temperature climates. It also suggests that northern Europe populations, as the ones in CLIMAITE, might be adapted to cold conditions and thus have a high drought tolerance. This argument, again, supports our discussion around a too moderated climatic modification in CLIMAITE's treatments to induce an effective stress on animals, these ones remaining in the core of their climatic tolerance range and/or ecological preference. On the other hand, facing moderated changes in temperature, other examples of sublethal reactions might be found in Collembola individuals, such as the measurement in composition of body and membrane fatty acids (van Dooremalen & Ellers, 2010). In that study, during a warm acclimation, storage lipids became more saturated over time, while they became more unsaturated during cold acclimation. These reaction to cold (more unsaturation), here again, matched with reactions to drought acclimation (Holmstrup et al., 2002). Another perspective given by the authors is that Collembola can significantly acclimate to a moderate drought stress and thus consistently elevate their survival rate to an acute drought stress.

Acclimation is thus susceptible to higher the climatic tolerance of populations, and thus the resilience of the communities, in a climate change context in which drought periods are expected to increase in length and intensity.

4.4.2 Precision of the response to be enhanced: measurements, ITV ?

While we worked here with literature trait values, such previously mentioned trait measurements in sublethal reactions invite us to think about a local intraspecific trait variability (ITV). Indeed, other evidences showed that ITV may alter our perception of climate impacts on thermal tolerance in ectotherms (Herrando-Pérez et al., 2019). More generally, ITV has been recently observed in Collembola at biogeographical scales (Bonfanti et al., 2018) in a performance trait, namely body size. In other organisms, it has also been observed at regional/local scales, and it can be accounting for a non-neglectable part of the total trait variation in communities along ecological gradients (Siefert et al., 2015). We wonder to what extent, in the CLIMAITE experiment, ITV may help to detect fine scale changes in Collembola morphology, physiology and performance, since growing literature consider ITV as an important facet to be taken into account in communities ecological dynamics (Raffard et al., 2019). This consideration opens questions on the interest of individual - within the local population - trait measurements in these communities, as it has recently been standardized in soils by Moretti et al. (2016), although the precision's degree might be discussed (Griffiths et al., 2016). On such abundant animals as Collembola, acquiring individual and thus ITV data would represent an extensive effort in a large sampling experiment as CLIMAITE, and the feasibility of these practices is being currently evaluated for several morphological traits (Raymond-Léonard et al., 2019).

Acknowledgements

The CLIMAITE experiment was supported by the Villum Foundation. JB received a PhD grant from Université Paul-Valéry Montpellier 3. Authors would like to thank all other BETSI database project managers and contributors. JB is grateful to the colleagues from the TEBIS network annual meeting and from the SFE^2 2018 International Conference on Ecological Sciences, for their constructive remarks on preliminary results. Authors are thankful to Zdenek Gavor for his help and expertise on Collembola identification.

Data accessibility

Trait data were obtained from the BETSI database (https://portail.betsi.cnrs.fr) in open access. Collembola ecomorphosis data came from the present PhD thesis Chapter 2.

Annexes

Annex 3.1 presents the choices of species used as proxies for individuals that couldn't be identified at a species level.

Annex 3.2 presents the species that are present in the analysis, and their trait values.

Annex 3.3 presents the detailed CWM trait values per plot for every temporal phase.

Annex 3.4 presents a summary of the taxonomic composition of communities for every temporal phase, in mean and standard deviation of species relative abundances.

Annex 3.5 presents the functional space filled by all species present in the spring 2013 temporal phase.

References

Angilletta, M. J. (2009). Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis. Oxford University Press.

Bahrndorff, S., Holmstrup, M., Petersen, H., & Loeschcke, V. (2006). Geographic variation for climatic stress resistance traits in the springtail Orchesella cincta. Journal of Insect Physiology, 52(9), 951–959. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2006.06.005

Bardgett, R. D., & van der Putten, W. H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. Nature, 515(7528), 505–511. https://doi.org/10.1038/nature13855

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. Journal of Statistical Software, 67(1). https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01

Berg, M. P. (2012). Patterns of Biodiversity at Fine and Small Spatial Scales. In Diana H. Wall, R. D. Bardgett, V. Behan-Pelletier, J. E. Herrick, T. H. Jones, K. Ritz, J. Six, D. R. Strong, & W. H. van der Putten (Eds.), Soil Ecology and Ecosystem Services (pp. 136–152). Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199575923.003.0014

Blankinship, J. C., Niklaus, P. A., & Hungate, B. A. (2011). A meta-analysis of responses of soil biota to global change. Oecologia, 165(3), 553–565. https://doi.org/10.1007/s00442-011-1909-0

Bonfanti, J., Hedde, M., Joimel, S., Krogh, P. H., Violle, C., Nahmani, J., & Cortet, J. (2018). Intraspecific body size variability in soil organisms at a European scale: Implications for functional biogeography. Functional Ecology, 32(11), 2562–2570. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13194

Bradford, M. A., Wieder, W. R., Bonan, G. B., Fierer, N., Raymond, P. A., & Crowther, T. W. (2016). Managing uncertainty in soil carbon feedbacks to climate change. Nature Climate Change, 6(8), 751–758. https://doi.org/10.1038/nclimate3071

Briones, M. J. I., Ostle, N. J., McNamara, N. P., & Poskitt, J. (2009). Functional shifts of grassland soil communities in response to soil warming. Soil Biology and Biochemistry, 41(2), 315–322. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.11.003

Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. Ecology, 85(7), 1771–1789. https://doi.org/10.1890/03-9000

Carapelli, A., Frati, F., Fanciulli, P. P., & Dallai, R. (2001). Taxonomic revision of 14 south-western European species of Isotomurus (Collembola, Isotomidae), with description of four new species and the designation of the neotype for I. palustris. Zoologica Scripta, 30(2), 115–143. https://doi.org/10.1046/j.1463-6409.2001.00055.x

Cassagnau, P. (1974). Adaptation écologique et morphogenèse: Les écomorphoses. 227–244.

Chase, J. M. (2014). Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. Journal of Vegetation Science, 25(2), 319–322. https://doi.org/10.1111/jvs.12159

Cornwell, W. K., Schwilk, D. W., & Ackerly, D. D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. Ecology, 87(6), 1465–1471. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2

Cortet, J., & Poinsot-Balaguer, N. (1998). Collembola populations under sclerophyllous coppices in Provence (France): Comparison between two types of vegetation, Quercus ilex L. and Quercus coccifera L. Acta Oecologica, 19(5), 413–424. https://doi.org/10.1016/S1146-609X(98)80047-7

Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105(18), 6668–6672. https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105

Dunger, W., & Schlitt, B. (2011). Synopses on Palaearctic Collembola, Volume 6, Part 1: Onychiuroidea: Tullbergiidae (2011): NHBS: Dunger and Bettina Schlitt (Staatliches Museum für Naturkunde). http://www.nhbs.com/synopses_on_palaearctic_collembola_volume_6_part_1_tefno_157118.html

Fjellberg, A. (1998). The Collembola of Fennoscandia and Denmark, Part I: Poduromorpha. Brill.

Fjellberg, A. (2007). Collembola of Fennoscandia and Denmark, Part II: Entomobryomorpha and Symphypleona. Taylor & Francis Group Ebsco Publishing [distributor. http://site.ebrary.com/id/10271127

Fox, J., & Weisberg, S. (2011). An {R} Companion to Applied Regression (Second Edition). Sage. http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., & Bellmann, A. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. Ecology, 85(9), 2630–2637.

Gisin, H. (1960). Collembolenfauna Europas (Muséum d'Histoire Naturelle).

Griffiths, H. M., Louzada, J., Bardgett, R. D., & Barlow, J. (2016). Assessing the Importance of Intraspecific Variability in Dung Beetle Functional Traits. PLOS ONE, 11(3), e0145598. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145598

Haugwitz, M. S., Bergmark, L., Priemé, A., Christensen, S., Beier, C., & Michelsen, A. (2014). Soil microorganisms respond to five years of climate change manipulations and elevated atmospheric CO2 in a temperate heath ecosystem. Plant and Soil, 374(1–2), 211–222. https://doi.org/10.1007/s11104-013-1855-1

Hedde, M., van Oort, F., & Lamy, I. (2012). Functional traits of soil invertebrates as indicators for exposure to soil disturbance. Environmental Pollution, 164, 59–65. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2012.01.017

Heemsbergen, D. A. (2004). Biodiversity Effects on Soil Processes Explained by Interspecific Functional Dissimilarity. Science, 306(5698), 1019–1020. https://doi.org/10.1126/science.1101865

Herrando-Pérez, S., Ferri-Yáñez, F., Monasterio, C., Beukema, W., Gomes, V., Belliure, J., Chown, S. L., Vieites, D. R., & Araújo, M. B. (2019). Intraspecific variation in lizard heat tolerance alters estimates of climate impact. Journal of Animal Ecology, 88(2), 247–257. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12914

Holmstrup, M., Hedlund, K., & Boriss, H. (2002). Drought acclimation and lipid composition in Folsomia candida: Implications for cold shock, heat shock and acute desiccation stress. Journal of Insect Physiology, 48(10), 961–970. https://doi.org/10.1016/S0022-1910(02)00175-0

Holmstrup, Martin, & Bayley, M. (2013). Protaphorura tricampata, a euedaphic and highly permeable springtail that can sustain activity by osmoregulation during extreme drought. Journal of Insect Physiology, 59(11), 1104–1110. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2013.08.015

Holmstrup, Martin, Ehlers, B. K., Slotsbo, S., Ilieva-Makulec, K., Sigurdsson, B. D., Leblans, N. I. W., Ellers, J., & Berg, M. P. (2018). Functional diversity of Collembola is reduced in soils subjected to short-term, but not long-term, geothermal warming. Functional Ecology, 32(5), 1304–1316. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13058

Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. Biometrical Journal, 50(3), 346–363. https://doi.org/10.1002/bimj.200810425

Intergovernmental Panel on Climate Change. (2018). Global warming of 1.5°C. http://www.ipcc.ch/report/sr15/

IPCC. (2001). Climate Change 2001: Synthesis Report. A Contribution of Working Groups I, II, and III to the Third Assessment Report of the Integovernmental Panel on Climate Change. Watson, R.T. and the Core Writing Team (Eds.)., 398 pp.

Joimel, S., Schwartz, C., Hedde, M., Kiyota, S., Krogh, P. H., Nahmani, J., Pérès, G., Vergnes, A., & Cortet, J. (2017). Urban and industrial land uses have a higher soil biological quality than expected from physicochemical quality. Science of The Total Environment, 584–585, 614–621. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.01.086

Kaersgaard, C., 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.

Kardol, P., Reynolds, W. N., Norby, R. J., & Classen, A. T. (2011). Climate change effects on soil microarthropod abundance and community structure. Applied Soil Ecology, 47(1), 37–44. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.11.001

Krab, E. J., Van Schrojenstein Lantman, I. M., Cornelissen, J. H. C., & Berg, M. P. (2013). How extreme is an extreme climatic event to a subarctic peatland springtail community? Soil Biology and Biochemistry, 59, 16–24. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.12.012

Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology, 91(1), 299–305. https://doi.org/10.1890/08-2244.1

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, S3–S15. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.10.002

Liefting, M., & Ellers, J. (2008). Habitat-specific differences in thermal plasticity in natural populations of a soil arthropod: Habitat-specific differences in thermal plasticity. Biological Journal of the Linnean Society, 94(2), 265–271. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.00969.x

Macfadyen, A. (1961). Improved Funnel-Type Extractors for Soil Arthropods. The Journal of Animal Ecology, 30(1), 171. https://doi.org/10.2307/2120

Martins da Silva, P., Carvalho, F., Dirilgen, T., Stone, D., Creamer, R., Bolger, T., & Sousa, J. P. (2016). Traits of collembolan life-form indicate land use types and soil properties across an European transect. Applied Soil Ecology, 97, 69–77. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.07.018

Mikkelsen, T. N., Beier, C., Jonasson, S., Holmstrup, M., Schmidt, I. K., Ambus, P., Pilegaard, K., Michelsen, A., Albert, K., Andresen, L. C., Arndal, M. F., Bruun, N., Christensen, S., Danbæk, S., Gundersen, P., Jørgensen, P., Linden, L. G., Kongstad, J., Maraldo, K., … Sverdrup, H. (2008). Experimental design of multifactor climate change experiments with elevated CO2, warming and drought: The CLIMAITE

project. Functional Ecology, 0(0), 071116233740002-??? https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01362.x

Moretti, M., Dias, A. T. C., de Bello, F., Altermatt, F., Chown, S. L., Azcárate, F. M., Bell, J. R., Fournier, B., Hedde, M., Hortal, J., Ibanez, S., Öckinger, E., Sousa, J. P., Ellers, J., & Berg, M. P. (2016). Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. Functional Ecology, 31(3), 558–567. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12776

Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules: Functional diversity measures. Functional Ecology, 24(4), 867–876. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x

Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. Trends in Ecology & Evolution, 28(3), 167–177. https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004

Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. Hydrol. Earth Syst. Sci., 11(5), 1633–1644. https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007

Pendall, E., Bridgham, S., Hanson, P. J., Hungate, B., Kicklighter, D. W., Johnson, D. W., Law, B. E., Luo, Y., Megonigal, J. P., Olsrud, M., Ryan, M. G., & Wan, S. (2004). Below-ground process responses to elevated CO2 and temperature: A discussion of observations, measurement methods, and models. New Phytologist, 162(2), 311–322. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01053.x

Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., Decaëns, T., Deharveng, L., Dubs, F., Joimel, S., Briard, C., Grumiaux, F., Laporte, M.-A., Pasquet, A., Pelosi, C., Pernin, C., Ponge, J.-F., Salmon, S., Santorufo, L., & Hedde, M. (2014). Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. Basic and Applied Ecology, 15(3), 194–206. https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.03.007

Phillips, H. R. P., Cameron, E. K., Ferlian, O., Türke, M., Winter, M., & Eisenhauer, N. (2017). Red list of a black box. Nature Ecology & Evolution, 1(4), 0103. https://doi.org/10.1038/s41559-017-0103

Poinsot-Balaguer, Nicole. (1990). Des insectes résistants à la sécheresse. Sécheresse, 1(4), 265–271.

Potapov, M. (2001). Synopses on Palaearctic Collembola, Volume 3: Isotomidae. Staatliches Museum für Naturkunde. http://www.nhbs.com/synopses_on_palaearctic_collembola_volume_3_isotomidae_tefno_124673.html

Raffard, A., Santoul, F., Cucherousset, J., & Blanchet, S. (2019). The community and ecosystem consequences of intraspecific diversity: A meta-analysis: The ecological effects of intraspecific diversity. Biological Reviews, 94(2), 648–661. https://doi.org/10.1111/brv.12472

Raymond-Léonard, L. J., Gravel, D., & Handa, I. T. (2019). A novel set of traits to describe Collembola mouthparts: Taking a bite out of the broad chewing mandible classification. Soil Biology and Biochemistry, 138, 107608. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107608

Rezende, E. L., Castañeda, L. E., & Santos, M. (2014). Tolerance landscapes in thermal ecology. Functional Ecology, 28(4), 799–809. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12268

Rustad, L., Campbell, J., Marion, G., Norby, R., Mitchell, M., Hartley, A., Cornelissen, J., & Gurevitch, J. (2001). A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. Oecologia, 126(4), 543–562. https://doi.org/10.1007/s004420000544

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. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.04.002

Santorufo, 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. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2015.07.003

Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., & Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. Ecological Monographs, 80(3), 469–484.

Schöb, C., Butterfield, B. J., & Pugnaire, F. I. (2012). Foundation species influence trait-based community assembly. New Phytologist, 196(3), 824–834. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04306.x

Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L. W., Baraloto, C., Carlucci, M. B., Cianciaruso, M. V., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L. D. S., Fonseca, C. R., Freschet, G. T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., … Wardle, D. A. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. Ecology Letters, 18(12), 1406–1419. https://doi.org/10.1111/ele.12508

Sunday, J. M., Bates, A. E., & Dulvy, N. K. (2012). Thermal tolerance and the global redistribution of animals. Nature Climate Change, 2(9), 686–690. https://doi.org/10.1038/nclimate1539

Tsiafouli, M. A., Kallimanis, A. S., Katana, E., Stamou, G. P., & Sgardelis, S. P. (2005). Responses of soil microarthropods to experimental short-term manipulations of soil moisture. Applied Soil Ecology, 29(1), 17–26. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2004.10.002

Ulrich, W., & Fiera, C. (2010). Environmental correlates of body size distributions of European springtails (Hexapoda: Collembola): Body size distributions of European springtails. Global Ecology and Biogeography, 19(6), 905–915. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00565.x

Van Der Wurff, A. W. G., Isaaks, J. A., Ernsting, G., & Van Straalen, N. M. (2003). Population substructures in the soil invertebrate Orchesella cincta, as revealed by microsatellite and TE-AFLP markers. Molecular Ecology, 12(6), 1349–1359. https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01811.x

van Dooremalen, C., & Ellers, J. (2010). A moderate change in temperature induces changes in fatty acid composition of storage and membrane lipids in a soil arthropod. Journal of Insect Physiology, 56(2), 178–184. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2009.10.002

Vestergård, M., Dyrnum, K., Michelsen, A., Damgaard, C., & Holmstrup, M. (2015). Long-term multifactorial climate change impacts on mesofaunal biomass and nitrogen content. Applied Soil Ecology, 92, 54–63. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.03.002

Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. Ecology, 89(8), 2290–2301.

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(5), 882–892. https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x

Wall, D. H., & Six, J. (2015). Give soils their due. Science, 347(6223), 695–695. https://doi.org/10.1126/science.aaa8493

Wall, Diana H., Bradford, M. A., St. John, M. G., Trofymow, J. A., Behan-Pelletier, V., Bignell, D. E., Dangerfield, J. M., Parton, W. J., Rusek, J., Voigt, W., Wolters, V., Gardel, H. Z., Ayuke, F. O., Bashford, R., Beljakova, O. I., Bohlen, P. J., Brauman, A., Flemming, S., Henschel, J. R., … Zou, X. (2008). Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. Global Change Biology, ???-??? https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01672.x

Walter, J., Hein, R., Beierkuhnlein, C., Hammerl, V., Jentsch, A., Schädler, M., Schuerings, J., & Kreyling, J. (2013). Combined effects of multifactor climate change and land-use on decomposition in temperate grassland. Soil Biology and Biochemistry, 60, 10–18. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.01.018

Wang, D., Heckathorn, S. A., Wang, X., & Philpott, S. M. (2012). A meta-analysis of plant physiological and growth responses to temperature and elevated CO2. Oecologia, 169(1), 1–13. https://doi.org/10.1007/s00442-011-2172-0

Warton, D. I., & Hui, F. K. C. (2011). The arcsine is asinine: The analysis of proportions in ecology. Ecology, 92(1), 3–10. https://doi.org/10.1890/10-0340.1

Wieczynski, D. J., Boyle, B., Buzzard, V., Duran, S. M., Henderson, A. N., Hulshof, C. M., Kerkhoff, A. J., McCarthy, M. C., Michaletz, S. T., Swenson, N. G., Asner, G. P., Bentley, L. P., Enquist, B. J., & Savage, V. M. (2019). Climate shapes and shifts functional biodiversity in forests worldwide. Proceedings of the National Academy of Sciences, 116(2), 587–592. https://doi.org/10.1073/pnas.1813723116

Wolters, V., Silver, W. L., Bignell, D. E., Coleman, D. C., Lavelle, P., Van Der Putten, W. H., De Ruiter, P., Rusek, J., Wall, D. H., Wardle, D. A., Brussard, L., Dangerfield, J. M., Brown, V. K., Giller, K. E., Hooper, D. U., Sala, O., Tiedje, J., & Van Veen, J. A. (2000). Effects of Global Changes on Above- and Belowground Biodiversity in Terrestrial Ecosystems: Implications for Ecosystem Functioning. BioScience, 50(12), 1089. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[1089:EOGCOA]2.0.CO;2

Woon, J. S., Boyle, M. J. W., Ewers, R. M., Chung, A., & Eggleton, P. (2019). Termite environmental tolerances are more linked to desiccation than temperature in modified tropical forests. Insectes Sociaux, 66(1), 57–64. https://doi.org/10.1007/s00040-018-0664-1

Zimdars, B. (1994). Synopses on Palaearctic Collembola. 1. Introduction, Tullbergiinae Bagnall, 1935. Staatliches Museum für Naturkunde.

Zinger, L., Taberlet, P., Schimann, H., Bonin, A., Boyer, F., De Barba, M., Gaucher, P., Gielly, L., Giguet-Covex, C., Iribar, A., Réjou-Méchain, M., Rayé, G., Rioux, D., Schilling, V., Tymen, B., Viers, J., Zouiten, C., Thuiller, W., Coissac, E., & Chave, J. (2018). Body size determines soil community assembly in a tropical forest. Molecular Ecology. https://doi.org/10.1111/mec.14919

Annex 3.1

Individuals indentified as	**Positive identification on slides**	**Species used as proxies**
Entomobrya sp.	Entomobrya nivalis	Entomobrya nivalis
Isotoma sp.	Isotoma viridis	Isotoma viridis
Isotomurus sp.	not identified	Isotomurus palustris
Mesaphorura sp.	Mesaphorura macrocheata	Mesaphorura macrocheata
Orchesella sp.	O. cinta & some O. flavescens	Orchesella cincta
Protaphorura sp.	Protaphorura tricampata	Protaphorura tricampata
Sphaeridia sp.	not identified	Sphaeridia pumilis
Tomocerus sp.	Pogonognathellus flavescens	Pogonognathellus flavescens
Willemia sp.	not identified	Willemia anophtalma

Annex 3.2

10/2006	10/2007	08/2012	04/2013	06/2013	all_dates_sp	sp_name
BRA_PAR	BRA_PAR	BAR_PAR	BRA_PAR	BRA_PAR	BRA_PAR	Brachystomella parvula
CYP_ALB	CYP_ALB	CYP_ALB	CYP_ALB	CYP_ALB	CYP_ALB	Cyphoderus albinus
ENT_NIV	DES_TIG	ENT_NIV	ENT_NIV	ENT_NIV	DES_TIG	Desoria tigrina
FOL_FIM	ENT_NIV	FOL_MAN	FOL_MAN	FOL_MAN	ENT_NIV	Entomobrya nivalis
FOL_QUA	FOL_FIM	ISO_MIN	ISO_MIN	ISO_MIN	FOL_FIM	Folsomia fimetaria
ISO_ANG	FOL_QUA	ISO_VIR	ISO_VIR	ISO_VIR	FOL_MAN	Folsomia manolachei
ISO_MIN	HET_NIT	LEP_LIG	LEP_LIG	LEP_LIG	FOL_QUA	Folsomia quadrioculata
ISO_PAL	ISO_MIN	LEP_VIO	MEG_MIN	LEP_VIO	HET_NIT	Heretomurus nitidus
LEP_CYA	ISO_PAL	MEG_MIN	MES_MAC	MEG_MIN	ISO_ANG	Isotoma anglicana
LEP_LAN	ISO_VIR	MES_MAC	MIC_MUS	MES_MAC	ISO_MIN	Isotomiella minor
LEP_PAL	LEP_LAN	MIC_MUS	MIC_PYG	MIC_MUS	ISO_PAL	Isotomurus palustris
MES_MAC	MEG_MIN	MIC_PYG	NEA_MUS	MIC_PYG	ISO_VIR	Isotoma viridis
MIC_PYG	MES_MAC	NEA_MUS	ORC_CIN	NEA_MUS	LEP_CYA	Lepidocyrtus cyaneus
NEA_MUS	MIC_MUS	ORC_CIN	PAR_NOT	ORC_CIN	LEP_LAN	Lepidocyrtus lanuginosus
NEE_MUR	MIC_PIG	PAR_NOT	POG_FLA	PAR_NOT	LEP_LIG	Lepidocyrtus lignorum
ORC_CIN	NEA_MUS	POG_FLA	PRO_TRI	POG_FLA	LEP_PAL	Lepidocyrtus pallidus
PAR_NOT	ORC_CIN	PRO_TRI	SPH_PUM	PRO_TRI	LEP_VIO	Lepidocyrtus violaceus
POG_FLA	PAR_NOT	PSE_ALB	WIL_ANO	SPH_PUM	MEG_MIN	Megalothorax minimus
PRO_TRI	POG_FLA	SPH_PUM			MES_MAC	Mesaphorura macrochaeta
PSE_ALB	PRO_TRI	WIL_ANO			MIC_MUS	Micranophorus musci
SMI_VIR	SPH_PUM				MIC_PYG	Micranurida pygmaea
SPH_PUM	WIL_ANO				NEA_MUS	Neanura muscorum
WIL_ANO					NEE_MUR	Neelus murinus
					ORC_CIN	Orchesella cincta
					PAR_NOT	Parisotoma notabilis
					POG_FLA	Pogonognathellus flavescens
					PRO_TRI	Protaphorura tricampata
					PSE_ALB	Pseudosinella alba
					SMI_VIR	Sminthurus viridis
					SPH_PUM	Sphaeridia pumilis
					WIL_ANO	Willemia anophtalma

all_dates_sp	Pig_1	Pig_0	BS_cyl	BS_sph	Ecom_0	Ecom_1	Scales_1	Scales_0	Furca_1	Furca_0	BL_mean
BRA_PAR	100	0	100	0	100	0	0	100	100	0	1
CYP_ALB	0	100	100	0	100	0	100	0	100	0	1.6
DES_TIG	100	0	100	0	0	100	0	100	100	0	2.05
ENT_NIV	100	0	100	0	100	0	0	100	100	0	2
FOL_FIM	0	100	100	0	100	0	0	100	100	0	1.4
FOL_MAN	100	0	100	0	100	0	0	100	100	0	1
FOL_QUA	100	0	100	0	0	100	0	100	100	0	2
HET_NIT	0	100	100	0	100	0	100	0	100	0	2
ISO_ANG	100	0	100	0	100	0	0	100	100	0	3.5
ISO_MIN	0	100	100	0	100	0	0	100	100	0	1.1
ISO_PAL	100	0	100	0	0	100	0	100	100	0	2.5
ISO_VIR	100	0	100	0	0	100	0	100	100	0	3.5
LEP_CYA	100	0	100	0	100	0	100	0	100	0	1.5
LEP_LAN	0	100	100	0	100	0	100	0	100	0	2
LEP_LIG	100	0	100	0	100	0	100	0	100	0	1.6
LEP_PAL	100	0	100	0	100	0	100	0	100	0	1.2
LEP_VIO	100	0	100	0	100	0	100	0	100	0	1.5
MEG_MIN	100	0	0	100	100	0	0	100	100	0	0.4
MES_MAC	0	100	100	0	100	0	0	100	0	100	0.65
MIC_MUS	0	100	100	0	100	0	0	100	0	100	0.4
MIC_PYG	66.7	33.3	0	100	100	0	0	100	0	100	0.5
NEA_MUS	100	0	100	0	100	0	0	100	0	100	3.5
NEE_MUR	100	0	0	100	100	0	0	100	100	0	0.7
ORC_CIN	100	0	100	0	100	0	0	100	100	0	3
PAR_NOT	100	0	100	0	100	0	0	100	100	0	1
POG_FLA	100	0	50	50	100	0	0	100	100	0	5.25
PRO_TRI	0	100	100	0	100	0	0	100	0	100	1.875
PSE_ALB	0	100	100	0	100	0	100	0	100	0	1.1
SMI_VIR	100	0	0	100	100	0	0	100	100	0	3
SPH_PUM	100	0	0	100	100	0	100	0	100	0	0.5
WIL_ANO	0	100	100	0	100	0	0	100	0	100	0.65

Annex 3.3

experimental design						CWM trait values (in %, except BL_mean in mm)					
date	Climatic treat	Block	octagon	plot	plot_id	Pig_0	BS_cyl	Ecom_1	Scales_1	Furca_0	BL_mean
2006	A	1	1	1	A_1	20.000000	28.57143	0.0000000	40.000000	20.000000	0.6357143
2006	A	2	3	4	A_2	37.454839	62.90323	0.5376344	12.365591	23.118280	0.9514785
2006	A	3	6	2	A_3	4.585185	41.79894	0.0000000	14.814815	6.349206	0.8787037
2006	A	4	7	1	A_4	39.760714	77.14286	9.2857143	20.000000	42.142857	0.9423214
2006	A	5	9	1	A_5	39.130435	62.31884	5.7971014	17.391304	34.782609	0.8992754
2006	A	6	11	4	A_6	36.496350	75.91241	0.7299270	12.408759	35.766423	0.8627737
2006	CO2	1	2	1	CO2_1	59.702198	77.47253	2.1978022	3.296703	51.648352	0.8934066
2006	CO2	2	4	4	CO2_2	43.819101	69.28839	0.7490637	10.112360	42.696629	0.8108614
2006	CO2	3	5	1	CO2_3	25.000000	31.25000	0.0000000	50.000000	25.000000	1.1937500
2006	CO2	4	8	1	CO2_4	14.912281	65.78947	1.7543860	24.561404	14.912281	0.9644737
2006	CO2	5	10	4	CO2_5	58.862876	92.97659	5.0167224	5.351171	58.862876	1.0733278
2006	CO2	6	12	1	CO2_6	53.227225	67.53927	0.0000000	14.136126	56.020942	0.7154450
2006	D	1	1	2	D_1	29.347826	46.73913	2.1739130	3.260870	29.347826	0.8089674
2006	D	2	3	1	D_2	76.553672	78.24859	0.0000000	20.621469	74.293785	0.7323446
2006	D	3	6	1	D_3	20.638094	71.98992	0.0000000	9.336695	11.301400	1.0708772
2006	D	4	7	2	D_4	51.839465	72.57525	4.6822742	28.093645	50.501672	0.8108696
2006	D	5	9	4	D_5	46.343504	69.54714	0.0000000	21.992385	44.384435	0.7807479
2006	D	6	11	1	D_6	70.588235	77.64706	0.0000000	15.294118	69.411765	0.8321569
2006	DCO2	1	2	2	DCO2_1	32.061069	60.30534	0.0000000	31.297710	23.664122	0.8007634
2006	DCO2	2	4	1	DCO2_2	14.457831	57.22892	0.0000000	26.506024	8.433735	0.8963855
2006	DCO2	3	5	4	DCO2_3	39.775806	43.54839	4.8387097	14.516129	56.451613	0.8858871
2006	DCO2	4	8	4	DCO2_4	24.844099	32.29814	0.6211180	45.962733	21.739130	0.7229814
2006	DCO2	5	10	1	DCO2_5	90.611709	93.98734	0.0000000	22.468354	73.101266	0.8346519
2006	DCO2	6	12	2	DCO2_6	55.756173	69.13580	0.0000000	7.407407	70.370370	0.8231481
2006	T	1	1	4	T_1	24.967897	34.31734	2.9520295	9.963100	23.985240	0.7971402
2006	T	2	3	3	T_2	27.411168	78.17259	3.5532995	13.705584	27.411168	1.0889594
2006	T	3	6	3	T_3	27.975182	48.17518	1.4598540	5.109489	38.686131	0.8164234
2006	T	4	7	4	T_4	18.534284	92.67142	24.7123792	6.753336	21.623332	1.4295113
2006	T	5	9	2	T_5	30.593151	57.53425	8.2191781	28.767123	31.506849	1.0578767
2006	T	6	11	3	T_6	53.645313	67.96875	0.0000000	22.656250	54.687500	0.7656250
2006	TCO2	1	2	4	TCO2_1	37.498958	55.20833	1.0416667	8.333333	37.500000	0.8666667
2006	TCO2	2	4	3	TCO2_2	29.188701	61.58192	2.8248588	21.468927	23.163842	1.0819209
2006	TCO2	3	5	2	TCO2_3	38.150289	61.84971	1.1560694	9.248555	38.150289	1.0387283
2006	TCO2	4	8	2	TCO2_4	37.867471	75.82490	0.0000000	18.818742	39.287286	0.8606440
2006	TCO2	5	10	3	TCO2_5	28.387097	67.09677	0.0000000	20.645161	14.193548	0.8270968
2006	TCO2	6	12	4	TCO2_6	65.567760	61.74863	0.0000000	7.103825	77.595628	0.7810109
2006	TD	1	1	3	TD_1	38.530508	42.03390	0.6779661	6.779661	36.610169	0.7378814
2006	TD	2	3	2	TD_2	38.507125	48.60051	0.5089059	14.503817	29.770992	0.8204835
2006	TD	3	6	4	TD_3	60.710467	73.62878	0.0000000	9.414092	59.106704	0.9993151
2006	TD	4	7	3	TD_4	12.500000	25.00000	0.0000000	53.125000	12.500000	1.1281250
2006	TD	5	9	3	TD_5	55.125190	82.69022	4.8641304	4.864130	63.233696	1.2987704
2006	TD	6	11	2	TD_6	26.816406	53.12500	0.0000000	15.625000	35.156250	0.8105469
2006	TDCO2	1	2	3	TDCO2_1	55.396244	76.52582	0.9389671	10.798122	27.699531	0.8795775
2006	TDCO2	2	4	2	TDCO2_2	57.998000	82.66667	2.0000000	12.000000	60.666667	1.0338333
2006	TDCO2	3	5	3	TDCO2_3	81.528662	88.85350	0.0000000	3.821656	9.872611	1.0688694
2006	TDCO2	4	8	3	TDCO2_4	42.517399	67.67008	0.0000000	10.776641	56.893438	0.8862432
2006	TDCO2	5	10	2	TDCO2_5	68.015853	69.67563	0.0000000	22.859129	69.675626	0.6331302
2006	TDCO2	6	12	3	TDCO2_6	23.267925	45.28302	0.0000000	15.094340	30.188679	0.8801887
2007	A	1	1	1	A_1	49.01961	73.52941	5.8823529	15.6862745	31.372549	1.0406863
2007	A	2	3	4	A_2	26.08696	56.52174	0.0000000	8.6956522	0.000000	0.8521739
2007	A	3	6	2	A_3	10.22565	31.95516	7.6692374	0.0000000	12.782062	1.0729756
2007	A	4	7	1	A_4	50.90909	100.00000	12.7272727	0.0000000	50.909091	1.1429545
2007	A	5	9	1	A_5	50.55500	86.66667	6.6666667	0.0000000	35.833333	1.0333333
2007	A	6	11	4	A_6	64.00000	82.00000	0.0000000	6.0000000	64.000000	0.6940000
2007	CO2	1	2	1	CO2_1	0.00000	20.00000	0.0000000	0.0000000	20.000000	1.0200000
2007	CO2	2	4	4	CO2_2	37.95347	71.28713	6.9306931	0.9900990	34.653465	0.9725248
2007	CO2	3	5	1	CO2_3	78.78727	98.18182	18.1818182	0.0000000	80.000000	1.1331818
2007	CO2	4	8	1	CO2_4	53.99014	81.69014	4.2253521	1.4084507	54.929577	1.0088028
2007	CO2	5	10	4	CO2_5	84.86244	99.31650	3.6704145	0.0000000	85.318342	0.7820273
2007	CO2	6	12	1	CO2_6	52.04561	89.47368	1.7543860	0.0000000	50.877193	1.0179825
2007	D	1	1	2	D_1	24.24091	36.36364	0.0000000	0.0000000	22.727273	0.5636364
2007	D	2	3	1	D_2	81.03945	98.16514	1.8348624	3.6697248	78.899083	0.7756881
2007	D	3	6	1	D_3	30.23256	48.83721	6.9767442	0.0000000	32.558140	0.9726744
2007	D	4	7	2	D_4	50.92694	93.48140	38.7617990	0.0000000	55.274847	1.5873917
2007	D	5	9	4	D_5	66.10517	82.95421	0.5908419	0.0000000	66.499261	0.9711876
2007	D	6	11	1	D_6	65.77022	87.90314	2.7666151	0.0000000	65.770222	0.8895028
2007	DCO2	1	2	2	DCO2_1	0.00000	66.66667	0.0000000	0.0000000	33.333333	1.6333333
2007	DCO2	2	4	1	DCO2_2	55.15263	92.34046	11.9917547	7.1442068	50.397664	1.2948944
2007	DCO2	3	5	4	DCO2_3	40.46819	97.01511	10.8744077	3.7949050	36.268276	1.3682860
2007	DCO2	4	8	4	DCO2_4	74.06667	72.22222	0.0000000	33.3333333	55.555556	1.2666667
2007	DCO2	5	10	1	DCO2_5	68.42264	97.08574	19.6541312	0.0000000	67.773813	1.2395610
2007	DCO2	6	12	2	DCO2_6	0.00000	82.35294	0.0000000	0.0000000	5.882353	1.0411765
2007	T	1	1	4	T_1	12.27895	21.05263	0.0000000	0.0000000	14.035088	0.5671053
2007	T	2	3	3	T_2	47.69141	79.07656	31.3851549	0.0000000	47.691409	1.4346289
2007	T	3	6	3	T_3	31.85111	64.44444	0.0000000	2.2222222	33.333333	0.8288889
2007	T	4	7	4	T_4	73.94107	88.83189	3.7227036	0.0000000	73.941075	0.8228163
2007	T	5	9	2	T_5	91.09921	98.31345	0.0000000	0.0000000	93.363410	0.7831113
2007	T	6	11	3	T_6	64.73763	92.06845	11.5583297	0.0000000	70.027981	1.3283254
2007	TCO2	1	2	4	TCO2_1	72.58980	86.29490	3.4262745	0.0000000	55.458432	0.9849183
2007	TCO2	2	4	3	TCO2_2	50.49771	87.82770	13.3710383	22.4344609	29.811831	1.3653843
2007	TCO2	3	5	2	TCO2_3	79.61165	94.17476	7.7669903	0.0000000	78.640777	0.6155340
2007	TCO2	4	8	2	TCO2_4	33.31569	90.58597	14.1210501	4.5448569	31.910418	1.1656429
2007	TCO2	5	10	3	TCO2_5	40.17546	85.04387	7.4780671	0.0000000	32.697396	1.2650710
2007	TCO2	6	12	4	TCO2_6	92.85714	100.00000	7.1428571	0.0000000	92.857143	0.8339286

2007	TD	1	1	3	TD_1	62.51681	69.08080	0.0000000	0.0000000	46.944139	0.8667751
2007	TD	2	3	2	TD_2	64.92911	99.65502	12.9678822	3.5774658	39.938593	1.5072714
2007	TD	3	6	4	TD_3	33.33158	81.57895	13.1578947	0.0000000	32.894737	1.1486842
2007	TD	4	7	3	TD_4	12.65136	100.00000	58.2324236	0.0000000	12.651365	2.2828484
2007	TD	5	9	3	TD_5	31.49633	79.81651	18.3486239	0.9174312	29.357798	1.2165138
2007	TD	6	11	2	TD_6	52.89783	94.56522	4.3478261	13.0434783	41.304348	1.3304348
2007	TDCO2	1	2	3	TDCO2_1	48.88800	75.33333	9.3333333	0.0000000	41.333333	0.9716667
2007	TDCO2	2	4	2	TDCO2_2	61.08696	85.40761	9.7282609	0.0000000	61.086957	1.0719633
2007	TDCO2	3	5	3	TDCO2_3	86.67016	94.81617	0.0000000	1.4810933	17.058775	1.0442839
2007	TDCO2	4	8	3	TDCO2_4	33.08292	88.52850	7.6476662	2.1362196	30.946701	1.1186385
2007	TDCO2	5	10	2	TDCO2_5	69.47524	88.05605	0.0000000	5.4641163	70.647983	0.8581758
2007	TDCO2	6	12	3	TDCO2_6	22.66400	84.00000	0.0000000	8.0000000	20.000000	1.0650000
2012	A	1	1	1	A_1	57.963048	65.64503	0.000000	2.7377993	31.617166	0.9516960
2012	A	2	3	4	A_2	69.227564	86.21795	0.000000	0.0000000	25.000000	1.1407051
2012	A	3	6	2	A_3	23.014732	80.33345	0.000000	1.7864655	14.748857	1.5112299
2012	A	4	7	1	A_4	11.764706	76.47059	0.000000	5.8823529	5.882353	3.0735294
2012	A	5	9	1	A_5	69.129268	95.72566	0.000000	0.0000000	54.407005	1.1818440
2012	A	6	11	4	A_6	85.714286	100.00000	0.000000	0.0000000	28.571429	1.1160714
2012	CO2	1	2	1	CO2_1	49.901724	86.03467	0.000000	0.0000000	21.528173	0.9891579
2012	CO2	2	4	4	CO2_2	50.759956	79.48502	0.000000	8.2059902	54.867054	0.9987546
2012	CO2	3	5	1	CO2_3	52.612814	92.15371	0.000000	47.0777323	9.307423	1.2541935
2012	CO2	4	8	1	CO2_4	66.612394	92.56814	0.000000	0.1628187	13.989384	1.3000981
2012	CO2	5	10	4	CO2_5	81.816372	86.96043	0.000000	0.0000000	7.670333	1.0803271
2012	CO2	6	12	1	CO2_6	70.747329	86.38285	0.000000	0.0000000	4.539051	1.0682266
2012	D	1	1	2	D_1	67.919094	77.65794	0.000000	0.0000000	37.556807	0.8285933
2012	D	2	3	1	D_2	48.242698	93.21798	0.000000	16.2768376	27.446325	1.4668452
2012	D	3	6	1	D_3	67.137371	92.18657	0.000000	1.7363188	61.639318	0.8579363
2012	D	4	7	2	D_4	12.000000	96.00000	4.000000	12.0000000	4.000000	1.4980000
2012	D	5	9	4	D_5	62.080403	70.70542	0.000000	0.2920987	68.260552	0.9295677
2012	D	6	11	1	D_6	35.897723	94.09371	0.000000	5.9062912	33.930928	1.7424522
2012	DCO2	1	2	2	DCO2_1	40.151116	72.11906	0.000000	0.0000000	17.959931	0.9340572
2012	DCO2	2	4	1	DCO2_2	42.752174	86.95652	0.000000	4.3478261	21.739130	1.1652174
2012	DCO2	3	5	4	DCO2_3	43.467100	82.57252	0.000000	0.4401990	16.824405	1.3442928
2012	DCO2	4	8	4	DCO2_4	68.042223	90.93102	0.000000	1.2955680	13.196941	1.0885498
2012	DCO2	5	10	1	DCO2_5	13.689571	83.99881	0.000000	3.9928486	11.637230	1.5461778
2012	DCO2	6	12	2	DCO2_6	28.331090	91.73083	0.000000	8.2691715	20.672929	1.1485814
2012	T	1	1	4	T_1	75.630252	84.45378	0.000000	6.7226891	36.974790	0.9567227
2012	T	2	3	3	T_2	56.131764	86.74841	0.000000	1.9350227	26.270018	1.0771384
2012	T	3	6	3	T_3	13.246830	95.77927	0.000000	1.3246830	5.298732	1.1847526
2012	T	4	7	4	T_4	73.422713	91.84579	0.000000	3.6240931	5.773579	1.1257246
2012	T	5	9	2	T_5	46.750424	89.52502	0.000000	2.6187457	26.187457	1.2256998
2012	T	6	11	3	T_6	55.842857	84.41558	0.000000	1.2987013	6.493506	1.0029221
2012	TCO2	1	2	4	TCO2_1	65.064054	80.50013	0.000000	0.0000000	5.699124	1.2787337
2012	TCO2	2	4	3	TCO2_2	50.869167	100.00000	0.000000	12.2827081	40.153248	1.6213432
2012	TCO2	3	5	2	TCO2_3	67.008135	93.20769	0.000000	0.0000000	9.435871	1.1249931
2012	TCO2	4	8	2	TCO2_4	58.332500	81.25000	0.000000	2.5000000	22.500000	1.2087500
2012	TCO2	5	10	3	TCO2_5	92.095635	96.89471	0.000000	0.5645975	4.057322	1.1653025
2012	TCO2	6	12	4	TCO2_6	63.898329	91.99519	0.000000	2.8252254	12.242643	1.1072985
2012	TD	1	1	3	TD_1	61.514926	80.01737	0.000000	3.2360319	19.793820	0.9538383
2012	TD	2	3	2	TD_2	46.836207	82.32759	0.000000	1.7241379	25.862069	1.1196121
2012	TD	3	6	4	TD_3	37.628950	95.60341	0.000000	0.0000000	23.620436	1.0450426
2012	TD	4	7	3	TD_4	1.392564	100.00000	7.478067	44.8684027	1.392564	1.9264030
2012	TD	5	9	3	TD_5	64.336476	94.51672	0.000000	1.0966569	35.093022	1.2836089
2012	TD	6	11	2	TD_6	79.836864	90.26708	0.000000	1.3904173	38.821641	1.0070168
2012	TDCO2	1	2	3	TDCO2_1	40.242440	53.50275	0.000000	9.8077074	54.903854	0.7287904
2012	TDCO2	2	4	2	TDCO2_2	62.852788	80.39836	0.000000	1.3067760	17.474783	0.9606401
2012	TDCO2	3	5	3	TDCO2_3	81.053866	96.18276	0.000000	0.0000000	23.562759	1.0463538
2012	TDCO2	4	8	3	TDCO2_4	50.552661	72.57005	0.000000	0.2432380	25.060809	1.1692529
2012	TDCO2	5	10	2	TDCO2_5	59.080440	86.64602	0.000000	0.0000000	29.135959	1.0977269
2012	TDCO2	6	12	3	TDCO2_6	29.140276	95.93382	0.000000	6.0992693	16.264718	1.4236191
2013	A	1	1	1	A_1	83.16383	79.80064	0.000000	1.2538399	74.553320	0.7674127
2013	A	2	3	4	A_2	88.17123	93.24167	0.000000	0.0000000	22.279206	1.0280441
2013	A	3	6	2	A_3	40.09147	87.92897	0.000000	0.0000000	17.935461	0.8938858
2013	A	4	7	1	A_4	62.50000	97.50000	0.000000	0.0000000	57.500000	0.9887500
2013	A	5	9	1	A_5	43.50979	66.26600	0.000000	0.0000000	37.271481	1.2079205
2013	A	6	11	4	A_6	85.59663	89.57441	0.000000	0.0000000	24.811958	0.9916333
2013	CO2	1	2	1	CO2_1	53.61261	86.08448	0.000000	0.0000000	55.662089	0.7555908
2013	CO2	2	4	4	CO2_2	60.02190	85.37422	0.000000	2.9251552	44.422050	1.1158310
2013	CO2	3	5	1	CO2_3	7.09753	97.87053	0.000000	11.4352641	8.517888	1.2643101
2013	CO2	4	8	1	CO2_4	82.92516	98.08720	0.000000	0.0000000	13.745815	1.0397467
2013	CO2	5	10	4	CO2_5	45.78393	96.68752	0.000000	0.0000000	7.109273	1.0226526
2013	CO2	6	12	1	CO2_6	70.18067	85.76837	0.000000	0.0000000	10.165449	0.9495514
2013	D	1	1	2	D_1	84.90566	96.22642	0.000000	1.8867925	45.283019	0.8929245
2013	D	2	3	1	D_2	90.37000	96.11111	0.000000	0.0000000	87.777778	0.8541667
2013	D	3	6	1	D_3	57.50398	78.43547	0.000000	0.0000000	60.380692	0.6867199
2013	D	4	7	2	D_4	82.33494	93.25179	0.000000	0.0000000	52.343652	1.0145258
2013	D	5	9	4	D_5	73.23944	99.72598	0.000000	1.4714748	70.671891	0.9231593
2013	D	6	11	1	D_6	68.62401	72.63521	0.000000	0.0000000	14.885513	0.8793599
2013	DCO2	1	2	2	DCO2_1	56.86176	79.41176	0.000000	5.8823529	38.235294	0.8625000
2013	DCO2	2	4	1	DCO2_2	82.60870	100.00000	0.000000	0.0000000	60.869565	1.0217391
2013	DCO2	3	5	4	DCO2_3	89.93070	97.06251	0.000000	1.1676364	15.216072	1.0374027
2013	DCO2	4	8	4	DCO2_4	76.18485	96.61690	0.000000	0.6300006	47.993448	1.1512773
2013	DCO2	5	10	1	DCO2_5	41.03992	74.73139	0.000000	2.3527566	38.687162	1.0252039
2013	DCO2	6	12	2	DCO2_6	23.16714	58.34584	0.000000	1.4645041	12.162706	1.0081326
2013	T	1	1	4	T_1	74.49991	88.84371	0.000000	0.0000000	33.062266	1.1600018
2013	T	2	3	3	T_2	51.40385	99.68928	0.000000	0.0000000	1.553615	1.0441537

2013	T	3	6	3	T_3	42.29457	70.49094	0.000000	0.0000000	14.098189	0.9586407
2013	T	4	7	4	T_4	66.57764	88.04874	2.987815	0.0000000	51.638569	0.8744603
2013	T	5	9	2	T_5	63.63636	90.90909	0.000000	0.0000000	27.272727	0.8863636
2013	T	6	11	3	T_6	64.58125	92.18750	0.000000	3.1250000	43.750000	1.0765625
2013	TCO2	1	2	4	TCO2_1	84.49060	92.89153	0.000000	0.0000000	10.580279	1.0688675
2013	TCO2	2	4	3	TCO2_2	65.98538	93.16366	0.000000	4.5429119	23.453732	1.1318473
2013	TCO2	3	5	2	TCO2_3	77.08067	95.01754	0.000000	0.9964928	15.112546	0.9828388
2013	TCO2	4	8	2	TCO2_4	82.31146	92.41163	0.000000	1.4468154	3.971333	1.0978392
2013	TCO2	5	10	3	TCO2_5	92.95860	98.01967	0.000000	0.6601106	7.998771	1.0583946
2013	TCO2	6	12	4	TCO2_6	72.74917	90.51636	0.000000	0.0000000	18.562815	0.9460845
2013	TD	1	1	3	TD_1	53.93913	81.67652	0.000000	4.8862602	23.808007	1.0388285
2013	TD	2	3	2	TD_2	84.89531	98.43750	0.000000	0.0000000	79.687500	0.8363281
2013	TD	3	6	4	TD_3	36.43643	62.60966	0.000000	0.3481409	26.044423	0.7382320
2013	TD	4	7	3	TD_4	95.29412	99.41176	0.000000	0.0000000	95.294118	0.7426471
2013	TD	5	9	3	TD_5	59.97267	84.42971	0.000000	0.0000000	16.603569	1.4296519
2013	TD	6	11	2	TD_6	87.06128	97.84355	0.000000	0.0000000	30.993494	1.3228134
2013	TDCO2	1	2	3	TDCO2_1	63.24359	79.48718	0.000000	0.0000000	61.538462	0.7294872
2013	TDCO2	2	4	2	TDCO2_2	76.88027	90.09225	0.000000	0.0000000	27.707565	0.9486889
2013	TDCO2	3	5	3	TDCO2_3	71.55360	94.56661	0.000000	0.0000000	12.391231	1.1515447
2013	TDCO2	4	8	3	TDCO2_4	73.98218	84.02547	0.000000	0.2867959	34.168865	1.1230799
2013	TDCO2	5	10	2	TDCO2_5	76.08696	95.65217	0.000000	0.0000000	19.565217	1.0320652
2013	TDCO2	6	12	3	TDCO2_6	82.65879	82.65879	0.000000	0.0000000	65.317578	0.7999446
2013-06	A	1	1	1	A_1	43.129412	52.94118	0.000000	17.647059	41.176471	0.8750000
2013-06	A	2	3	4	A_2	62.584444	73.33333	0.000000	1.111111	66.666667	0.8419444
2013-06	A	3	6	2	A_3	30.769231	88.46154	0.000000	0.000000	7.692308	1.2048077
2013-06	A	4	7	1	A_4	22.574194	64.51613	0.000000	3.225806	35.483871	0.8846774
2013-06	A	5	9	1	A_5	52.442667	61.33333	0.000000	2.666667	48.000000	0.6793333
2013-06	A	6	11	4	A_6	35.768293	39.02439	0.000000	0.000000	29.268293	0.6310976
2013-06	CO2	1	2	1	CO2_1	33.333333	68.33333	0.000000	3.333333	6.666667	1.0183333
2013-06	CO2	2	4	4	CO2_2	56.909756	69.51220	0.000000	1.219512	54.878049	0.6951220
2013-06	CO2	3	5	1	CO2_3	65.909091	79.54545	0.000000	0.000000	15.909091	0.9170455
2013-06	CO2	4	8	1	CO2_4	50.979412	82.35294	0.000000	8.823529	17.647059	1.0352941
2013-06	CO2	5	10	4	CO2_5	46.660000	70.00000	0.000000	12.000000	32.000000	1.1690000
2013-06	CO2	6	12	1	CO2_6	62.692857	83.33333	0.000000	0.000000	73.809524	0.7404762
2013-06	D	1	1	2	D_1	73.562069	86.20690	0.000000	6.896552	37.931034	1.0060345
2013-06	D	2	3	1	D_2	63.808571	87.14286	0.000000	2.857143	31.428571	1.0357143
2013-06	D	3	6	1	D_3	42.850000	71.42857	0.000000	0.000000	46.428571	0.8964286
2013-06	D	4	7	2	D_4	36.363636	100.00000	0.000000	18.181818	36.363636	1.4363636
2013-06	D	5	9	4	D_5	51.850000	66.66667	0.000000	0.000000	55.555556	0.8347222
2013-06	D	6	11	1	D_6	49.204762	71.42857	4.761905	4.761905	42.857143	1.0107143
2013-06	DCO2	1	2	2	DCO2_1	80.000000	100.00000	0.000000	10.000000	80.000000	0.7800000
2013-06	DCO2	2	4	1	DCO2_2	33.332143	78.57143	0.000000	7.142857	28.571429	1.1232143
2013-06	DCO2	3	5	4	DCO2_3	45.945946	91.89189	0.000000	0.000000	8.108108	1.1229730
2013-06	DCO2	4	8	4	DCO2_4	27.081250	43.75000	0.000000	6.250000	12.500000	0.7031250
2013-06	DCO2	5	10	1	DCO2_5	18.511111	70.37037	0.000000	14.814815	33.333333	1.0425926
2013-06	DCO2	6	12	2	DCO2_6	40.535135	67.56757	0.000000	8.108108	48.648649	0.8135135
2013-06	T	1	1	4	T_1	88.886111	91.66667	0.000000	2.777778	77.777778	1.1909722
2013-06	T	2	3	3	T_2	43.998000	84.00000	0.000000	2.000000	6.000000	1.0020000
2013-06	T	3	6	3	T_3	5.126923	53.84615	0.000000	7.692308	7.692308	0.8750000
2013-06	T	4	7	4	T_4	11.108333	91.66667	0.000000	33.333333	16.666667	1.7812500
2013-06	T	5	9	2	T_5	53.059184	93.87755	0.000000	12.244898	38.775510	1.0821429
2013-06	T	6	11	3	T_6	24.987500	37.50000	0.000000	0.000000	50.000000	0.8687500
2013-06	TCO2	1	2	4	TCO2_1	43.330000	70.00000	0.000000	0.000000	45.000000	0.7737500
2013-06	TCO2	2	4	3	TCO2_2	37.252941	94.11765	0.000000	0.000000	41.176471	0.8830882
2013-06	TCO2	3	5	2	TCO2_3	84.722222	95.83333	0.000000	1.388889	18.055556	1.0177083
2013-06	TCO2	4	8	2	TCO2_4	21.052632	84.21053	0.000000	0.000000	15.789474	0.8552632
2013-06	TCO2	5	10	3	TCO2_5	48.144444	88.88889	33.333333	0.000000	55.555556	1.7333333
2013-06	TCO2	6	12	4	TCO2_6	19.146809	78.72340	0.000000	0.000000	23.404255	1.2324468
2013-06	TD	1	1	3	TD_1	69.838095	85.71429	0.000000	9.523810	66.666667	1.0238095
2013-06	TD	2	3	2	TD_2	55.155172	48.27586	0.000000	3.448276	79.310345	0.7603448
2013-06	TD	3	6	4	TD_3	73.333333	93.33333	0.000000	0.000000	40.000000	0.9183333
2013-06	TD	4	7	3	TD_4	6.660000	80.00000	0.000000	20.000000	20.000000	1.4200000
2013-06	TD	5	9	3	TD_5	30.769231	92.30769	0.000000	0.000000	30.769231	0.9403846
2013-06	TD	6	11	2	TD_6	56.246875	65.62500	0.000000	9.375000	59.375000	0.7187500
2013-06	TDCO2	1	2	3	TDCO2_1	40.738889	61.11111	0.000000	0.000000	16.666667	0.8291667
2013-06	TDCO2	2	4	2	TDCO2_2	100.000000	100.00000	0.000000	0.000000	100.000000	0.6500000
2013-06	TDCO2	3	5	3	TDCO2_3	40.000000	100.00000	0.000000	10.000000	30.000000	1.2100000
2013-06	TDCO2	4	8	3	TDCO2_4	20.000000	100.00000	0.000000	0.000000	20.000000	1.1300000
2013-06	TDCO2	5	10	2	TDCO2_5	50.780952	57.14286	0.000000	0.000000	76.190476	0.8488095
2013-06	TDCO2	6	12	3	TDCO2_6	NA	NA	NA	NA	NA	NA

Annex 3.3 (CWM values averaged by Date * Climatic treatment)

Date * Climatic treatment	Pig_0	BS_cyl	Ecom_1	Scales_1	Furca_0	BL_mean
2006						
A	30	58	3	19	27	0,86
CO2	43	67	2	18	42	0,94
D	49	69	1	16	47	0,84
DCO2	43	59	1	25	42	0,83
T	31	63	7	14	33	0,99
TCO2	39	64	1	14	38	0,91
TD	39	54	1	17	39	0,97
TDCO2	55	72	0	13	42	0,90
2007						
A	42	72	5	5	32	0,97
CO2	51	77	6	0	54	0,99
D	53	75	8	1	54	0,96
DCO2	40	85	7	7	42	1,31
T	54	74	8	0	55	0,96
TCO2	62	91	9	4	54	1,04
TD	43	87	18	3	34	1,39
TDCO2	54	86	4	3	40	1,02
2012						
A	53	84	0	2	27	1,50
CO2	62	87	0	9	19	1,12
D	49	87	1	6	39	1,22
DCO2	39	85	0	3	17	1,20
T	54	89	0	3	18	1,10
TCO2	66	91	0	3	16	1,25
TD	49	90	1	9	24	1,22
TDCO2	54	81	0	3	28	1,07
2013						
A	67	86	0	0	39	0,98
CO2	53	92	0	2	23	1,02
D	76	89	0	1	55	0,88
DCO2	62	84	0	2	36	1,02
T	60	88	0	1	29	1,00
TCO2	79	94	0	1	13	1,05
TD	70	87	0	1	45	1,02
TDCO2	74	88	0	0	37	0,96
2013-06						
A	41	63	0	4	38	0,85
CO2	53	76	0	4	33	0,93
D	53	80	1	5	42	1,04
DCO2	41	75	0	8	35	0,93
T	38	75	0	10	33	1,13
TCO2	42	85	6	0	33	1,08
TD	49	78	0	7	49	0,96
TDCO2	50	84	0	2	49	0,93

Annex 3.4

2006 - Abundance (ind/m²)	BRA_PAR	CYP_ALB	ENT_NIV	FOL_FIM	FOL_QUA	ISO_ANG	ISO_MIN	ISO_PAL	LEP_CYA	LEP_LAN	LEP_PAL	MES_MAC	MIC_PYG	NEA_MUS	NEE_MUR	ORC_CIN	PAR_NOT	POG_FLA	PRO_TRI	PSE_ALB	SMI_VIR	SPH_PUM	WIL_ANO
MEAN																							
A	1706	118	294	1706	1059	294	177	59	0	0	59	9178	530	235	9825	235	10531	0	1471	0	0	7001	0
CO2	530	59	59	0	1236	235	1412	0	0	0	235	20356	1765	0	5766	0	14297	59	5236	0	177	6119	0
D	2118	1883	492	0	941	59	750	0	316	0	316	41706	948	59	7792	0	10546	0	3846	0	765	14617	235
DCO2	1647	4354	118	0	235	177	706	0	0	59	177	22886	2706	530	6707	59	7060	0	883	0	177	10178	59
T	177	59	59	0	3881	750	588	0	0	0	59	10464	2118	375	12885	59	14168	0	4846	0	59	7104	0
TCO2	118	1000	0	0	471	177	1412	0	0	0	294	15301	2905	0	9553	845	13028	0	4060	0	647	7014	0
TD	471	530	0	0	551	375	3081	0	0	0	59	22369	2140	632	22581	0	8417	0	8097	0	588	8507	0
TDCO2	1536	412	0	0	294	316	17121	0	0	0	375	17721	3404	118	3889	59	6986	0	2530	59	412	6278	0
STANDARD DEVIATION																							
A	2500	182	721	4179	1814	469	432	144	0	0	144	6494	697	428	10537	288	7995	0	1033	0	0	2357	0
CO2	487	144	144	0	2019	182	2288	0	0	0	288	17570	2022	0	6202	0	11191	144	8149	0	432	4017	0
D	4381	2273	709	0	1980	144	1500	0	774	0	774	33532	2322	144	6639	0	11225	0	4428	0	1706	11341	428
DCO2	1589	7285	288	0	428	295	740	0	0	144	295	29640	3773	1133	5120	144	9055	0	622	0	432	7599	144
T	295	144	144	0	5634	1500	1441	0	0	0	144	6409	3134	758	18585	144	11540	0	4132	0	144	3170	0
TCO2	182	2281	0	0	694	295	3126	0	0	0	413	11007	4422	0	4757	991	8859	0	3325	0	1585	3758	0
TD	428	828	0	0	744	758	4674	0	0	0	144	17064	3384	1548	23858	0	7024	0	12414	0	1015	6521	0
TDCO2	2164	520	0	0	469	774	31790	0	0	0	758	17059	2968	288	2950	144	5981	0	4837	144	1009	4779	0

2007 - Abundance (ind/m²)	BRA_PAR	CYP_ALB	DES_TIG	ENT_NIV	FOL_FIM	FOL_QUA	HET_NIT	ISO_MIN	ISO_PAL	ISO_VIR	LEP_LAN	MEG_MIN	MES_MAC	MIC_MUS	MIC_PYG	NEA_MUS	ORC_CIN	PAR_NOT	POG_FLA	PRO_TRI	SPH_PUM	WIL_ANO	WIL_ANO
MEAN																							
A	59	294	0	118	353	883	0	1294	0	1536	59	10546	6376	1059	118	316	375	6655	375	2360	412	0	0
CO2	353	0	0	235	118	1103	0	412	0	765	0	2706	18527	1942	412	235	118	4896	0	2279	118	0	0
D	883	177	0	118	0	2704	0	59	632	1440	0	5079	17554	1589	867	59	316	4578	0	5783	59	316	235
DCO2	379	2936	0	379	0	2275	0	424	0	2654	0	1252	11403	0	1896	141	0	10087	0	7274	0	0	59
T	808	0	0	0	0	948	0	59	0	948	0	5110	21037	471	669	316	316	2756	0	3432	59	0	0
TCO2	375	4321	0	0	0	4637	0	1954	0	632	0	4460	9143	3707	1065	0	0	12674	0	7325	0	0	0
TD	1242	610	0	0	0	3565	353	5798	316	2109	0	4506	5175	412	706	59	0	8696	59	9862	59	0	0
TDCO2	0	588	294	316	59	2013	0	14886	0	0	316	5166	13352	1589	551	0	316	13080	375	4953	316	0	0
STANDARD DEVIATION																							
A	144	721	0	182	865	1667	0	2685	0	2232	144	19161	4958	2594	288	774	758	5101	758	2812	469	0	0
CO2	547	0	0	365	288	1553	0	1009	0	1366	0	3632	32137	4756	266	428	288	4417	0	1313	182	0	0
D	1994	432	0	182	0	6111	0	144	1548	2185	0	4288	15835	2484	1615	144	774	4832	0	6721	144	774	428
DCO2	758	4409	0	758	0	4549	0	684	0	3715	0	882	14155	0	2937	173	0	15029	0	6478	0	0	144
T	998	0	0	0	0	1586	0	144	0	1586	0	5221	28053	763	1032	774	774	1770	0	2460	144	0	0
TCO2	758	8911	0	0	0	5318	0	3759	0	979	0	3499	6815	9079	1693	0	0	14387	0	7064	0	0	0
TD	1437	1494	0	0	0	5419	865	8583	774	3695	0	6844	6410	1009	1023	144	0	7734	144	15046	144	0	0
TDCO2	0	825	721	774	144	3100	0	35436	0	0	774	3739	8864	3891	744	0	774	16064	758	5511	774	0	0

2012 - Abundance (ind/m²)	BAR_PAR	CYP_ALB	ENT_NIV	FOL_MAN	ISO_MIN	ISO_VIR	LEP_LIG	LEP_VIO	MEG_MIN	MES_MAC	MIC_MUS	MIC_PYG	NEA_MUS	ORC_CIN	PAR_NOT	POG_FLA	PRO_TRI	PSE_ALB	SPH_PUM	WIL_ANO
MEAN																				
A	632	316	4798	4423	41344	0	434	0	8589	19802	0	7127	0	2527	18817	6319	8766	0	434	316
CO2	1264	1954	3652	2843	71519	0	632	0	11690	12241	0	3159	1264	0	19331	2843	1580	0	0	0
D	1697	2212	7641	4107	20595	316	1264	316	19052	48876	0	3218	0	2270	14511	316	10125	0	59	0
DCO2	632	492	7898	5687	27560	0	948	316	12219	9648	0	2329	0	948	21168	2212	4107	0	316	0
T	948	669	2623	5371	42118	0	926	632	8840	14278	59	2843	0	1580	33783	2586	1499	316	177	0
TCO2	948	316	5687	4423	115273	0	1580	316	9221	8672	471	3475	316	1896	18008	3475	4225	0	0	0
TD	750	59	3277	1750	41059	316	316	1896	5467	25225	1353	4064	0	3571	16738	1756	4857	0	1381	0
TDCO2	59	691	8391	316	56245	0	2527	316	18008	22323	5301	10801	0	2527	24129	2212	2586	0	316	0
STANDARD DEVIATION																				
A	979	774	4592	6191	54379	0	900	0	11035	18889	0	10818	0	3320	18204	7160	10507	0	1062	774
CO2	1548	4617	3167	3115	68310	0	1548	0	8925	10126	0	2854	2296	0	18499	3546	3869	0	0	0
D	2360	4552	4263	3478	39425	774	1958	774	28514	55937	0	4403	0	2738	16278	774	8655	0	144	0
DCO2	979	743	8342	6456	29086	0	1038	774	14672	8336	0	1425	0	1038	9989	2520	3869	0	774	0
T	1586	1639	2612	6502	30857	0	1016	1548	7248	15103	144	2613	0	2216	33347	2221	2211	774	432	0
TCO2	1586	774	5362	4267	107184	0	2216	774	5899	5768	1153	3679	774	3791	24796	3478	2884	0	0	0
TD	929	144	2341	2600	46600	774	774	4643	7667	26882	3145	6615	0	3217	11881	1730	8442	0	1887	0
TDCO2	144	1525	5016	774	55092	0	4591	774	19800	13835	12986	15086	0	5317	7896	3037	2577	0	774	0

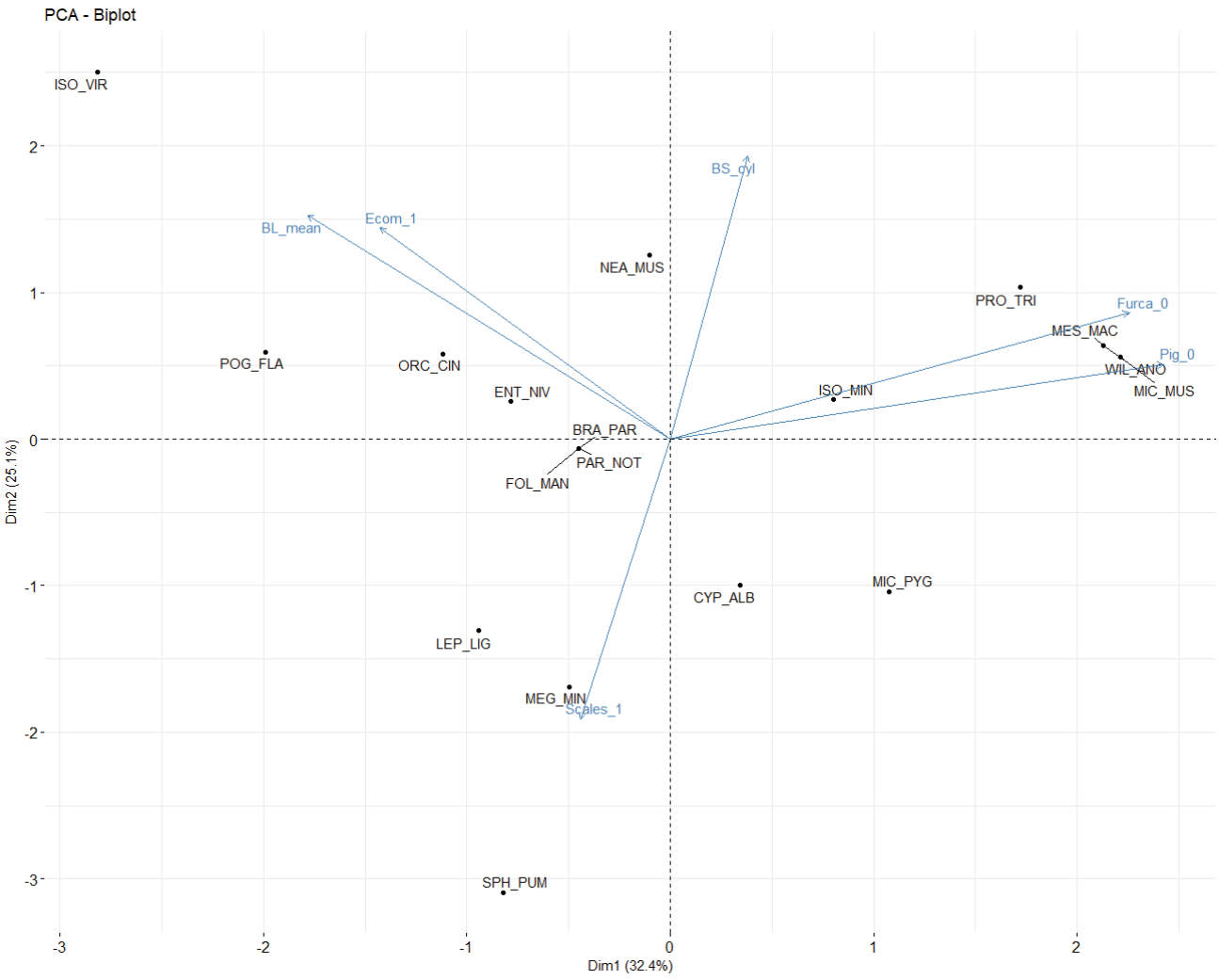
2013/04 - Abundance (ind/m²)	BRA_PAR	CYP_ALB	ENT_NIV	FOL_MAN	ISO_MIN	ISO_VIR	LEP_LIG	MEG_MIN	MES_MAC	MIC_MUS	MIC_PYG	NEA_MUS	ORC_CIN	PAR_NOT	POG_FLA	PRO_TRI	SPH_PUM	WIL_ANO
MEAN																		
A	633	118	3164	5379	33338	0	0	8440	26026	0	3539	0	0	11390	1266	2531	0	0
CO2	316	0	1957	3164	41542	0	633	4172	11169	0	1501	316	0	16768	0	1898	0	0
D	316	316	434	2847	19535	0	316	5872	51381	4772	1266	0	316	8226	1582	4113	0	0
DCO2	949	412	1582	2847	53072	0	1067	10500	19454	177	1582	0	0	11625	949	5695	316	0
T	316	0	633	1008	20248	316	316	3856	9330	1237	692	0	316	14870	633	1898	0	1898
TCO2	949	670	1898	1898	115259	0	633	6799	17270	295	1759	0	316	15186	633	633	316	0
TD	1266	59	1898	3480	20168	0	633	10500	48996	589	633	0	316	8918	2847	4746	0	0
TDCO2	949	0	692	1266	31499	0	59	4606	15003	766	4113	0	316	8542	316	4805	0	0
STANDARD DEVIATION																		
A	980	289	6082	9018	33232	0	0	6830	10220	0	2234	0	0	16462	3100	2299	0	0
CO2	775	0	3137	2299	52650	0	980	4364	8294	0	655	775	0	16480	0	2401	0	0
D	775	775	738	2325	19730	0	775	7214	52403	11690	980	0	775	9117	2523	6400	0	0
DCO2	1040	649	2219	1991	104872	0	1681	12711	16778	296	1429	0	0	7842	1588	5233	775	0
T	775	0	980	1716	19122	775	775	3678	8287	3031	1528	0	775	19997	980	2941	0	4650
TCO2	2325	1040	3797	3797	69396	0	980	3035	8689	722	1537	0	775	11640	980	980	775	0
TD	1961	144	1201	5425	19184	0	1550	14804	58247	1443	980	0	775	9073	4287	4611	0	0
TDCO2	1040	0	1528	1550	21384	0	144	3322	11818	1876	4398	0	775	4914	775	8862	0	0

2013/06 - Abundance (in	BRA_PAR	CYP_ALB	ENT_NIV	FOL_MAN	ISO_MIN	ISO_VIR	LEP_LIG	LEP_VIO	MEG_MIN	MES_MAC	MIC_MUS	MIC_PYG	NEA_MUS	ORC_CIN	PAR_NOT	POG_FLA	PRO_TRI	SPH_PUM
MEAN																		
A	589	0	2062	2651	9427	0	1473	589	17380	21210	0	12078	0	0	10605	0	4419	0
CO2	0	0	1178	1473	15613	0	1768	0	13551	23567	0	4419	295	589	11194	589	884	589
D	0	0	2062	0	8248	295	1768	0	5303	11489	0	2946	0	295	6481	295	2651	0
DCO2	0	0	5303	1178	5892	0	3240	0	7070	10016	0	4124	0	295	8543	0	0	0
T	0	589	884	3830	10016	0	1178	2357	5303	7365	0	4124	0	1768	10310	0	5597	0
TCO2	589	0	589	5008	14729	884	295	0	4419	12667	0	2357	0	0	15318	1178	1178	0
TD	0	0	884	0	3240	0	2062	0	3240	10900	295	6186	0	0	4713	0	2357	0
TDCO2	295	0	589	2062	1768	0	295	0	2062	4419	0	2651	0	295	1768	0	1178	0
STANDARD DEVIATION																		
A	1443	0	4244	2165	6486	0	2066	913	17654	25516	0	13619	0	0	9150	0	4145	0
CO2	0	0	913	1738	13434	0	1936	0	15067	28928	0	5092	722	913	4133	913	1479	1443
D	0	0	3430	0	9595	722	1581	0	3354	3665	0	3818	0	722	5773	722	2436	0
DCO2	0	0	4873	1443	9463	0	2602	0	5123	7216	0	5082	0	722	6365	0	0	0
T	0	913	968	6929	13857	0	1443	3651	7745	10087	0	1825	0	1936	10392	0	9179	0
TCO2	913	0	913	3608	34358	2165	722	0	3665	6462	0	2141	0	0	16070	2886	913	0
TD	0	0	1479	0	3430	0	2066	0	5409	9772	722	10169	0	0	4957	0	2661	0
TDCO2	722	0	913	3430	3535	0	722	0	4244	4968	0	5673	0	722	1936	0	1443	0

Annex 3.5

Functional space in Spring 2013

The Principal Component Analysis (PCA) results are summarized in the following biplot projection. It was input with trait values (see Annex 3.2) of all species present in Spring 2013 communities.



Conclusions générales et perspectives

« Ne t'attarde pas à l'ornière des résultats. »
René Char (Feuillets d'Hypnos, 1943-1944)

1. Amélioration des outils dans les analyses basées sur les traits des collemboles

Nous avons proposé d'améliorer les outils à notre disposition dans les analyses basées sur les traits des collemboles afin d'étudier les relations trait-environnement dans le cadre des changements climatiques actuels. Ces traits sont régulièrement utilisés pour évaluer les réponses des communautés face à une pression environnementale. Dans la littérature, deux méthodes coexistent pour attribuer une valeur de trait à un individu : (i) la mesure individuelle et (ii) l'attribution d'une valeur par approximaxion (ou *proxy*). Les deux méthodes présentent des implications différentes. Par exemple, mesurer l'ensemble des individus d'une communauté permettra de caractériser la niche réalisée tandis qu'en leur attribuant des valeurs proxy, selon comment celle-ci est calculée, on se rapprocherait plus de la niche potentielle de la communauté. Dans le cas de la faune du sol et en particulier des collemboles, une méthode basée exclusivement sur la mesure n'est pas toujours applicable, notamment pour des contraintes de faisabilité au laboratoire. Ainsi la méthode basée sur l'attribution de valeurs proxy a permis ces dernières années à un nombre croissant de publications scientifiques d'ouvrir les concepts d'écologie fonctionnelle basée sur les traits à ces organismes. Au cours de nos travaux, nous nous sommes placés du côté « valeurs proxy » de ce que nous croyons être un continuum dans la précision de la valeur du trait en tenant compte de sa variabilité, plutôt que deux méthodes parfaitement exclusives l'une de l'autre. Notamment, nous avons participé au projet de base de données BETSI *(Biological and Ecological Traits of Soil Invertebrates)*, en tant que contributeur (fournissant des valeurs de traits au niveau de l'espèce) et en tant qu'utilisateur (requêtant des valeurs de traits permettant des analyses qui ont été publiées dans un article scientifique). Les traits des collemboles dans BETSI sont renseignés au niveau de l'espèce et les valeurs proviennent de la littérature de référence sur ces organismes. Les traits présents dans cette base de données – au même titre que d'autres bases françaises ou européennes – ont été utilisés dans la littérature récente pour caractériser différentes réponses à l'environnement, notamment face à des gradients d'usage des sols ou de pollution. Nous avons proposé que la transposition de ces approches dans le cadre des réponses aux changements climatiques ouvre des pistes d'amélioration des outils méthodologiques utilisés : une proposition méthodologique, visant à

modifier l'usage qui est fait des valeurs d'un trait déjà couramment utilisé (Chapitre 1), et une proposition ontologique, visant à prendre désormais en compte un phénomène de polymorphisme connu chez les collemboles (Chapitre 2). Les deux propositions nous ont conduit à mettre en évidence et à prendre en compte la variabilité intraspécifique au niveau des populations et de l'individu, afin d'obtenir la réponse communautaire la plus adéquate possible.

1.1 Proposition méthodologique : la taille du corps

Ainsi dans le Chapitre 1 nous nous sommes intéressés à un trait de performance, la taille du corps, déjà très utilisé dans la littérature et considéré comme intégrateur de la *fitness* des organismes. Nous nous sommes ainsi interrogés sur l'attribution des valeurs proxy de longueur du corps à partir de données de la littérature couvrant le continent européen. L'étude de la longueur du corps des espèces de collemboles en Europe a premièrement confirmé que les valeurs recensées dans une base de données suffisamment vaste comme BETSI sont hétérogènes. En effet, dans la littérature, chaque espèce peut être caractérisée par une ou plusieurs valeurs à l'intérieur d'une même source bibliographique : moyenne connue de l'auteur (sans mention du nombre d'individus nécessaires au calcul ou de la variabilité associée), minimum-maximum, dimorphisme sexuel s'il y a lieu, individus remarquables (exceptionnellement grands par exemple). De plus, un grand nombre d'espèces apparaissent dans plusieurs sources bibliographiques et la longueur du corps a été conséquemment décrite par différents auteurs, avec des valeurs de traits différentes dans la majorité des cas. Ces différentes sources pouvant être inféodées à des aires biogéographiques délimitées, notre étude a premièrement mis en évidence l'existence d'un niveau significatif de variabilité intraspécifique de la longueur du corps chez les espèces européennes. En effet, les populations du nord de l'Europe (Royaume-Uni et de la Scandinavie) présentent des valeurs reportées en moyenne environ 14% et 8% plus importantes, respectivement, que les populations présentant une valeur dite continentale. Ce patron a pu être discuté au regard des relations entre la taille des animaux et les gradients latitudinaux, et semble révéler une possible adaptation à des climats plus froids par la résistance conférée par le ratio surface/volume à l'avantage des grands individus. En outre, la stabilité de la hiérarchie des espèces en se basant sur la longueur du corps n'est pas mise en cause, confirmant ainsi notre hypothèse H 1.1. Dans un second temps, nous avons questionné les conséquences d'une telle variabilité intraspécifique lors de l'évaluation de la réponse des communautés à plusieurs gradients écologiques. En effet, face au nombre de valeurs de traits disponibles pour chaque espèce dans une base de données telle BETSI, une méthode couramment employée dans la littérature est d'attribuer aux espèces présentes dans des communautés d'intérêt une valeur proxy égale à la moyenne des valeurs disponible dans la base. Nous avons ici procédé autrement : puisqu'il existe une variabilité intraspécifique liée à l'origine biogéographique des populations décrites dans la base, nous avons évalué les conséquences de sa prise en compte dans des cas d'études. Ainsi nous avons calculé la longueur moyenne des communautés de collemboles

(métrique CWM pour *Community-Weighted Mean*) dans différents jeux de données précédemment publiés, utilisant ces communautés comme indicateurs d'une réponse de la faune du sol à plusieurs contextes environnementaux. Infirmant notre hypothèse H 1.2, nous avons alors mis en évidence que le calcul de la CWM doit prendre en compte la variabilité intraspécifique précédemment décrite, sous peine de conduire à des différences significatives dans l'évaluation des réponses des communautés aux pressions étudiées. Cette variabilité s'est placée ici à l'échelle de populations « régionales » du continuum de variabilité des valeurs de traits précédemment mentionné. Nous recommandons dorénavant de filtrer au préalable les valeurs de longueur du corps collectées dans la littérature et d'attribuer des valeurs proxy qui prennent en compte l'expression de la variabilité intraspécifique, au moins à l'échelle « régionale » comme mise en évidence dans BETSI, lors d'études ultérieures concernant les collemboles et également les autres groupes taxonomiques de la faune du sol.

1.2 Proposition ontologique : l'écomorphose

Puis dans le Chapitre 2, nous avons dans un premier temps étudié l'épistémologie d'un phénomène de polymorphisme appelé écomorphose, une stratégie de résistance aux conditions estivales de température et d'humidité difficilement supportables. Cette stratégie est connue pour être mise en œuvre à la fin du printemps ou début de l'été par des individus appartenant à des espèces à l'origine plutôt cryophiles vivant en régions méditerranéennes. Elle permet aux individus concernés de présenter de manière temporaire et entièrement réversible une forme de vie alternative. Ainsi, un ensemble de traits fonctionnels sont modifiés de leur valeur normale à leur valeur écomorphique pendant la durée du phénomène. Les principaux traits concernés conduisent notamment à : une morphologie modifiée au niveau de la cuticule entraînant une modification de la capacité de rétention hydrique, une chétotaxie voyant apparaître des épines anales et disparaître les trichobotries, une activité physiologique réduite au niveau du tube digestif, un arrêt de la reproduction, un comportement de migration dans des couches plus profondes du sol ainsi qu'une agrégation inhabituelle avec d'autres congénères. La conséquence principale de la stratégie d'écomorphose est d'offrir une niche thermique plus étendue aux individus concernés, leur permettant de tolérer la saison estivale. Dans un second temps nous avons suggéré d'utiliser la capacité d'une espèce à déployer cette stratégie espèce-spécifique comme un nouveau « trait » susceptible de révéler directement la sensibilité des communautés aux conditions climatiques environnantes. Nous avons émis l'hypothèse que le recrutement de ces individus aptes se traduirait par une abondance moyenne dans les communautés accrue des écomorphoses dans des communautés soumises à un stress thermique. Nous avons vérifié cette hypothèse (H 2.2) sur un gradient altitudinal dans les Alpes : au-dessus de 1800 m d'altitude les communautés présentent plus d'espèces à capacité écomorphique que celles présentes à 1400 et 1600 m. Dans des cas d'étude de modifications expérimentales de climat sur le terrain (hypothèse H 2.1), cette hypothèse a été rejetée mais le trait répondait au paramètre d'assèchement, pourtant

décrit dans la littérature comme agissant sur la rupture de l'écomorphose plus que sur son initiation. Entre différentes régions européennes, l'hypothèse H 2.3 est également rejetée mais des perspectives s'ouvrent sur l'identification individuelle d'écomorphes. Les résultats sur l'utilisation de cette stratégie en tant que trait de réponse sont donc contrastés : encourageants mais nécessitant d'être complétés et étendus dans une perspective opérationnelle de bioindication des changements climatiques. Nous avons identifié deux verrous principaux qui peuvent être levés à court et moyen terme : (i) tester l'utilisation de ce « trait » dans des cas d'étude présentant des manipulations de paramètres climatiques plus tranchées – ceux que nous avons étudiés ici en présentant des altérations faibles – et (ii) mesurer la présence d'écomorphoses *in situ* plutôt qu'en utilisant une valeur proxy, notamment car les seuils d'initiation de la stratégie présentent une variabilité intraspécifique au niveau des populations et au niveau des individus.

1.3 Confrontation des améliorations proposées à une manipulation climatique expérimentale

Enfin dans le Chapitre 3, nous avons appliqué les propositions précédemment effectuées à un cas d'étude et les avons intégrées à une analyse plus large évaluant les réponses fonctionnelles des communautés de collemboles à une manipulation climatique expérimentale sur le terrain. La parcelle expérimentale se trouve au Danemark, présente une végétation basse et est équipée de manière à pouvoir agir sur trois paramètres climatiques ambiants : température, humidité et concentration atmosphérique en CO_2. Les *plots* sous contrainte climatique simulent des valeurs prévues pour ces paramètres en 2075 et toutes les combinaisons de facteurs ont été testées. Nous avons évalué si l'une des combinaisons de facteurs avait un effet sur la structure ou la composition fonctionnelle des communautés de collemboles, après plusieurs durées d'exposition (court terme, moyen terme, long terme). La réponse de cinq traits morphologiques a été étudiée : pigmentation, furca, forme du corps, écailles et taille du corps. Pour ce dernier, nous avons appliqué les recommandations du Chapitre 1 afin de révéler une taille moyenne des espèces présentes qui soit au plus près des valeurs locales. Nous avons également ajouté la réponse de la stratégie d'écomorphose conformément à notre proposition du Chapitre 2. Les résultats sur la composition fonctionnelle mettent en évidence un effet positif de l'augmentation de température seul sur la présence d'espèces à capacité écomorphique dans les communautés après une exposition à court terme. Quelques autres différences significatives apparaissent de manière sporadique dans les résultats mais, contrairement à nos hypothèses H 3.1 et H 3.2, ne permettent pas de révéler une tendance sur la réponse fonctionnelle des communautés de collemboles aux modifications climatiques proposées. Toutefois l'apparente résilience de ces communautés peut être mise en perspective : de nouveau, on identifie la faible intensité des forçages climatiques comme une limite de la présente étude. Il s'agira notamment à l'avenir de tester ce type de réponses sur, par exemple, des expérimentations présentant une amplitude thermique et/ou

hydrique plus importante (i) plus proche des nouveaux scénarii d'évolution du climat européen au XXIème siècle et (ii) susceptible d'avoir des conséquences marquées dans le recrutement local d'individus qui se retrouveraient plus probablement hors de leurs niches climatiques. Concernant l'écologie végétale, de telles intentions se formalisent actuellement dans la communauté scientifique (Korell et al. 2019), tant les contraintes climatiques proposées dans les expérimentations sont en décalage avec les scénarii de climats attendus, notamment dans les cas des simulations basées sur une poursuite des pratiques « business as usual » vers lesquelles les sociétés humaines semblent se diriger.

2. Perspectives pour des travaux futurs

Les conclusions de l'étude présentée au Chapitre 3, en lien avec les Chapitres 1 et 2, nous amènent néanmoins à nous questionner sur les opportunités d'autres améliorations pour la compréhension de la réponse fonctionnelle des communautés de collemboles dans le cadre de l'étude des changements climatiques.

2.1 Autres stratégies méthodologiques ?

2.1.1 Les échelles d'étude

Les échelles spatiales. Dans les parcelles expérimentales qui ont été étudiées, nous avons remarqué une stochasticité importante dans la composition fonctionnelle des communautés de collemboles, déjà évoquée au niveau taxonomique dans d'autres études de même échelle spatiale. Ceci nous amène à nous questionner sur la taille de la parcelle et la taille des plots servant à la caractérisation d'une communauté au regard du renouvellement spatial de ces organismes. La théorie prédit à des échelles plus locales un assemblage de communautés plus soumis à des dynamiques neutres qu'à des dynamiques de niches qui des échelles spatiales plus importantes (Chase 2014). Il apparaît ainsi dans des forêts de pins d'Europe de l'Est que la structuration spatiale des communautés de collemboles réponde à large échelle majoritairement à un « type-beta » (Kuznetsova & Saraeva 2018), c'est-à-dire peu soumise aux processus de dispersions régionales et plus influencées par les conditions environnementales locales. En revanche à des petites échelles et à l'intérieur d'un site homogène, l'inverse est constaté, confirmant des travaux antérieurs soulignant l'importance des interactions biotiques (Widenfalk et al. 2016). Le partitionnement du renouvellement des communautés de collemboles aux échelles alpha/beta/gamma a été peu quantifié dans la littérature, ainsi il nous paraît intéressant de le discuter au préalable d'études ultérieures, au moins à l'échelle de la parcelle étudiée et au regard de l'homogénéité de celle-ci pour ce qui concerne l'habitat. Enfin, si la composition locale des communautés peut fortement varier, il nous paraît intéressant de mentionner une dernière piste autour du brouillage de signal observé dans le Chapitre 3 dans le cadre de l'étude de la réponse fonctionnelle à des facteurs environnementaux. Nous avons constaté dans les parcelles expérimentales précédemment étudiées que seules quatre espèces présentes à l'échelle du site

sont susceptibles d'être dominantes (en abondances relatives) au sein des communautés : *Isotomiella minor*, *Megalothorax minimus*, *Mesaphorura macrochaeta* et *Parisotoma notabilis* (Illustration C.1).

Il est ainsi courant que chaque communauté présente un patron de dominance d'une à deux espèces dans la distribution des abondances relatives. Or nous avons remarqué que ces 4 espèces potentiellement dominantes possèdent des formes de vie différentes, et se positionnent différemment dans l'espace fonctionnel du réservoir d'espèces présentes sur site (Chapitre 3 - Annexe 3.5). De plus, la particularité fonctionnelle (D_i *sensu* Grenié et al. (2018)) de chacune de ces espèces s'échelonne entre les valeurs minimales et maximales présentes dans ce jeu de

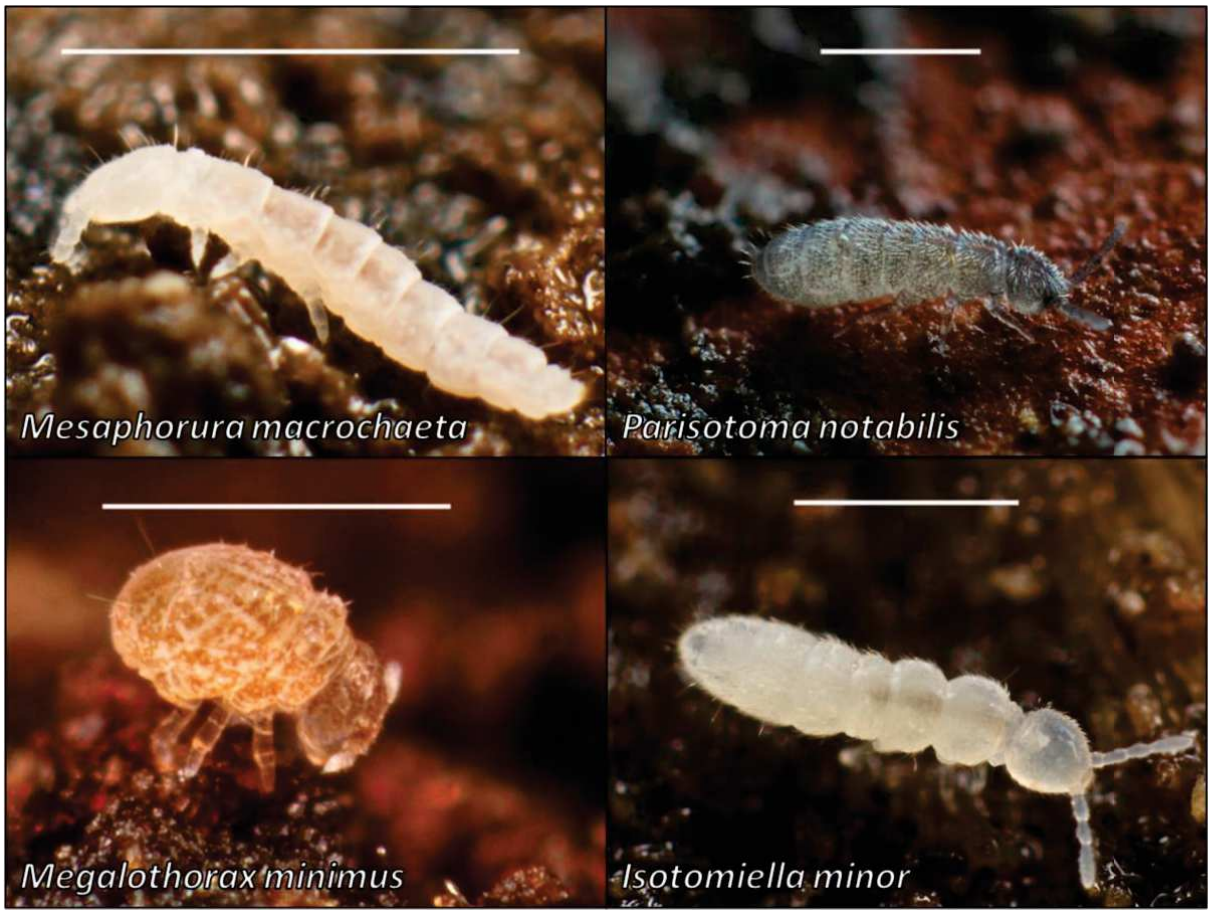


Illustration C.1 – Montage photo représentant quatre espèces de collemboles. À titre indicatif, chaque barre blanche horizontale représente une longueur d'ordre de grandeur 0,5 mm. Crédits photos : A. Murray (sous licence CC BY-SA 2.0).

données (Figure C.1) et le même patron est retrouvé en ne visualisant qu'uniquement les communautés témoin (données non figurées). Ainsi, on peut par exemple dire que *I. minor*, lorsque dominante, est associée à des espèces qui lui sont dissemblables au regard des traits, tandis que *P. notabilis*, lorsqu'elle domine, est associée à des espèces qui lui sont semblables. On peut se demander quels sont les effets de ces dominances sur les indices de structure fonctionnelle des communautés. De plus, une des implications possible serait que ces deux extrêmes présentent une assurance écologique différente dans leur état initial, le premier cas étant plus diversifié dans les fonctions écologiques possibles mais peu assuré à la perte de traits, le second cas étant plus redondant en terme de traits et donc en terme de fonctions, mais plus

assuré contre une perturbation extérieure entraînant une érosion de la biodiversité (Violle et al. 2017). Une question demeure : comparons-nous des communautés comparables, c'est-à-dire à l'intérieur d'une même série de réplication dans chacun des traitements climatiques ? S'il nous fallait prendre en compte les quatre espèces potentiellement dominantes dans un niveau de réplication supplémentaire, le nombre total d'échantillons requis s'en trouverait substantiellement augmenté. Il nous est donc impossible de conclure en l'état sur l'importance de l'identité fonctionnelle de l'espèce dominante dans la méthodologie de l'étude de la réponse à une pression climatique, mais nous garderons ces réflexions pour des travaux futurs.

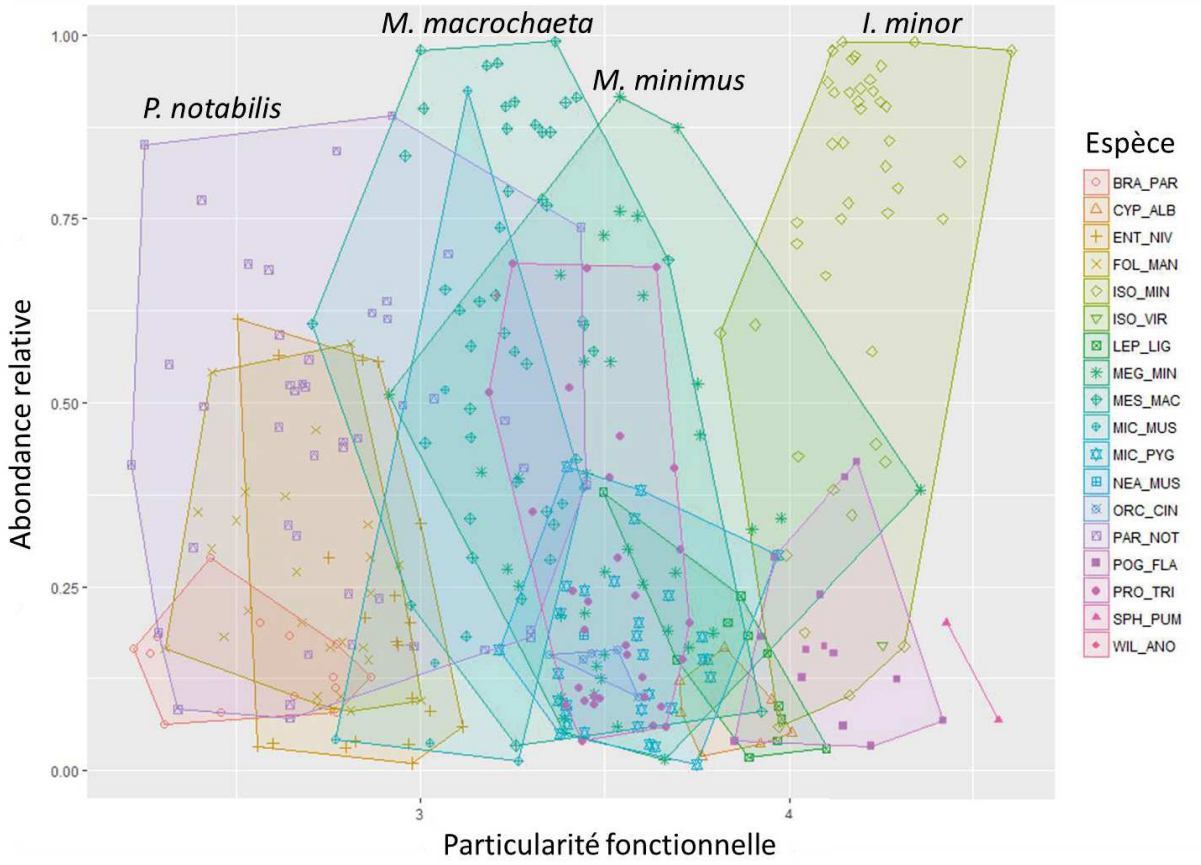


Figure C.1 – Relations entre l'abondance relative (normalisée 1-S_i sensu Grenier et al. (2018)) et la particularité fonctionnelle (D_i , mêmes auteurs) des espèces de collemboles présentes dans les communautés d'un site semi-naturel au Danemark. Les données incluent toutes les communautés (tous traitements climatiques) de l'expérimentation CLIMAITE, échantillonnées au printemps 2013. Un point représente une occurrence d'espèce dans une communauté. La particularité fonctionnelle mesure la distance fonctionnelle d'une espèce par rapport aux autres espèces au sein d'une communauté.

Les échelles temporelles. Dans la méthodologie des expérimentations étudiées, nous nous interrogeons également sur l'opportunité de considérer des communautés sur un pas de temps long, plutôt que de les caractériser par des relevés ponctuels comme dans les études précédemment présentées. En effet, un relevé ponctuel présente plusieurs limites : la phénologie des espèces d'un milieu au regard de leur cycle de vie annuel, ou les réactions des individus face à des facteurs climatiques, peuvent jouer fortement sur les abondances relatives des espèces présentes (et donc des traits présents quand on utilise des valeurs proxy) ou entraîner la mise en place de formes de résistance, possiblement non-détectables par les méthodes de prélèvement

qui nécessitent que les animaux soient actifs (par exemple : méthodes Berlèse, MacFadyen…). On sait que les communautés de collemboles présentent une saisonnalité évidente, et que cette sensibilité à la saisonnalité ne s'exprime pas dans tous les horizons de sol de manière équivalente, celui de surface semblant le plus variable dans le temps (Berg & Bengtsson 2007). De plus cette saisonnalité peut médier la réponse à des changements climatiques (Meehan et al. 2020). Dans le Chapitre 3 nous avons étudié un système grâce à un instantané par an sur plusieurs années, mais cette comparaison interannuelle est également limitée : il est difficile de s'assurer que la position temporelle relative de chaque prélèvement dans chaque cycle annuel (par exemple : la distance à la sortie de l'hiver, la distance à la dernière sécheresse estivale, etc.) rende ces prélèvements parfaitement comparables entre eux. Et même avec cela, des évènements climatiques majeurs ne se produisant pas tous les ans peuvent avoir un impact dramatique une année donnée s'ils sont proches de la date de prélèvement, affectant ainsi tout le système (par exemple : sécheresse exceptionnelle, épisode pluvieux décennal ou centennal…) et rendant ainsi les résultats difficilement interprétables. Nous retenons ainsi une proposition que l'on interprète notamment des réflexions de N. Poinsot-Balaguer (par exemple : Poinsot (1974); Poinsot-Balaguer & Kabakibi (1987)) : considérer une « communauté annuelle » des collemboles dans un milieu donné. Il s'agirait alors de la caractériser par un suivi fin tout au long de l'année, et pourquoi pas de sommer les individus et/ou traits présents, dans le but d'évaluer la capacité du système à remplir des fonctions écologiques à une échelle de temps jugée pertinente d'un an, avant la prochaine rotation saisonnière. Ainsi une comparaison interannuelle deviendrait moins sensible à la date du seul prélèvement servant d'ordinaire d'instantané représentatif, et révèlerait la sensibilité (réponse) et/ou le fonctionnement (effet) global du système nous permettant de dégager des tendances sur sa trajectoire à moyen ou long terme sur plusieurs années successives.

La portée d'une communauté : élargir à d'autres groupes taxonomiques ? Dans les études précédentes, nous avons considéré uniquement les communautés de collemboles pour les questions que nous avons posées. Après avoir travaillé sur les concepts de traits et l'opportunité qu'ils proposent de s'affranchir de la notion d'espèce, nous retenons cependant une possibilité d'évaluer la réponse de la faune du sol dans son ensemble, c'est-à-dire en combinant plusieurs groupes taxonomiques. En effet, dans le continuum traits – fonctionnement de l'écosystème, une telle ségrégation systématique n'a peut-être pas toujours de sens : on sait que les microarthropodes partagent des modes de vie communs (traits d'histoire de vie, alimentation), comme cela peut être le cas entre collemboles et acariens oribates (Siepel 1994). Franchissant l'arbitraire frontière de la mésofaune, on peut même se demander si un gros collembole et un petit carabique n'auraient finalement pas plus en commun qu'un gros collembole atmobionte et qu'un petit collembole euédaphique ? Dans le premier cas, on imagine le collembole hémiédaphique, pigmenté, doté d'écailles et d'organes sensoriels développés et de grandes pattes, appréciant parcourir la surface du sol à la recherche de déchets organiques, qui se

retrouve probablement dans une niche fonctionnelle proche de celui du carabique phytophage à comportement explorateur et opportuniste. Dans le second cas, le collembole atmobionte et le collembole euédaphique ne se rencontrent vraisemblablement jamais, n'ont pas la même position dans le réseau trophique, portent peu d'attributs morphologiques communs. Maintenant que des outils comme les bases de données de traits de la faune du sol atteignent une certaine maturité dans leur contenu sur plusieurs groupes taxonomiques, l'opportunité de développer des approches affranchies des taxons est à notre portée. Nous espérons contribuer ainsi aux réflexions actuellement en cours notamment dans le réseau TEBIS (Traits Écologiques et Biologiques des organIsmes du Sol, www.reseau-tebis.fr) sur ces approches.

2.1.2 La mesure individuelle de traits déjà utilisés

La taille du corps. Dans la littérature récente nous avons montré l'intérêt des valeurs proxy de la longueur du corps, mais aussi ses limites et comment envisager de les contourner. Il s'agissait alors d'amener de la précision à la valeur proxy, en tenant compte d'une variabilité intraspécifique à l'échelle d'une population régionale. Dans la littérature actuelle, il est reconnu que mesurer un grand nombre d'individus représente un défi du fait des moyens humains (en temps de travail essentiellement) qu'il représente, et des appareillages automatisés d'identification et/ou de mesure *in situ* commencent à voir le jour afin de contourner cette difficulté (par exemple : Dombos et al. (2017)). Pourtant, dans une littérature un peu plus ancienne, il était fréquent de constater que des suivis de populations étaient accompagnés d'une caractérisation par taille ou classes de tailles des animaux (par exemple : Joosse (1968)). Avec les avancées dans les domaines des études basées sur les traits et grâce aux nouvelles avancées techniques et logicielles (par exemple : analyse d'image par intelligence artificielle), peut-être devrions-nous à l'avenir envisager de revenir à de telles pratiques de mesures individuelles, notamment pour un trait présentant une variabilité intraspéficique à l'échelle de l'individu comme la taille du corps. Inversement, mesurer un trait comme par exemple la présence d'écailles sur un individu ne comporte pas d'intérêt si ce dernier est identifiable, ce trait se caractérisant à l'échelle de l'espèce dans certaines familles bien connues. En ce sens, nous avons mené une réflexion au laboratoire sur le gradient altitudinal alpin pendant le stage de recherche de Lucie Boegly qui nous autorise ici à utiliser les données de ses mesures de longueur du corps. Tous les individus (n = 446) appartenant à l'espèce *Isotomiella minor* ont été mesurés sur toutes les stations du gradient. Ce suivi de population lors d'un prélèvement à la fin du printemps révèle que (i) la longueur moyenne de tous les individus présents est nettement inférieure à la valeur proxy adaptée : environ 0,6 mm contre 0,9 mm ; et (ii) concernant la longueur du corps, deux sous-populations se distinguent nettement : la première mesurant 0,47 ± 0,07 mm et la seconde mesurant 0,75 ± 0,09 mm (Figure C.2). De plus, ces deux sous-populations ne se répartissent pas équitablement le long du gradient altitudinal, la première étant plus abondante en bas de la vallée, la seconde devenant plus abondante en se rapprochant des sommets. Une hypothèse

phénologique nous paraît intéressante à développer pour la suite : le retour des conditions environnementales favorables (fonte des neiges) occasionnerait une période de pontes nombreuses et simultanées entraînant la naissance de la première sous-population, la naissance de la seconde étant conditionnée par le rythme biologique de reproduction de l'espèce. Le patron d'abondances observé traduirait alors la distance temporelle au retour des conditions favorables : en bas vers les vallées, la sous-population 1 est plus âgée et présente donc une taille moyenne plus importante, tandis que vers les sommets, les neiges ont fondu plus récemment et l'on y trouve donc une grande part de juvéniles, présentant une taille plus petite. Comme discuté dans le Chapitre 1, la réponse fonctionnelle des communautés nécessite des valeurs de longueur du corps pertinentes, sans quoi nos compréhensions du système peuvent être brouillées. On voit ici que pour une seule espèce, plusieurs classes de taille et d'âge peuvent entrer en jeu ; on imagine alors une contribution fonctionnelle différente de ces individus (comportement, biomasse, position trophique etc.) qu'il serait intéressant de prendre en compte dans la caractérisation des communautés. Les individus des autres espèces sur ce jeu de données sont pour l'instant en attente de mesure afin de proposer une étude plus complète des relations trait-environnement au niveau des communautés de ce gradient altitudinal.

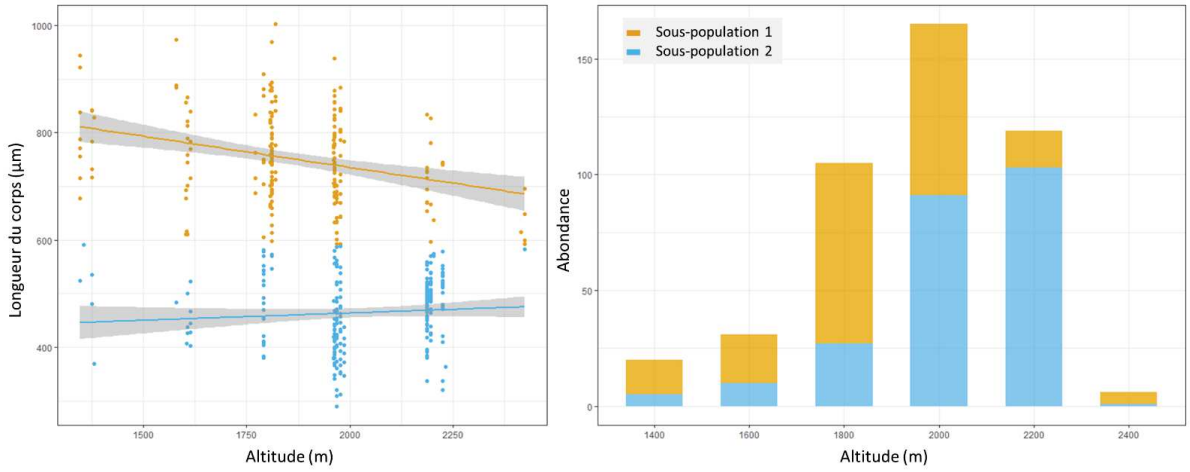


Figure C.2 – Longueur du corps (panneau de gauche) et abondances (panneau de droite) des individus appartenant à l'espèce Isotomiella minor (n = 446) dans un gradient altitudinal alpin. La distribution des données mesurées de longueur du corps a permis de mettre en évidence deux sous-populations. Les stations étudiées dans le gradient altitudinal proviennent du projet ANR ECOPICS.

2.2 Autres stratégies ontologiques ?

2.2.1 La mesure de nouveaux traits / caractéristiques individuelles

Rezende (2020) rappelle que dans la littérature, il est fréquent que l'écologie explique la physiologie des espèces, et que c'est le mouvement inverse qu'il convient désormais d'enclencher notamment en ce qui concerne l'étude des niches climatiques. Nous prétendons que le cadre de l'écologie fonctionnelle offre un terrain propice à l'écologie des communautés pour qu'elle se réapproprie la physiologie, au travers des traits physiologiques des organismes. La mesure de ces traits permettrait d'avoir accès à des effets subléthaux de facteurs extérieurs tels des stress qui ne se voient pas forcément sur la morphologie de l'animal, mais qui peuvent avoir des

conséquences fonctionnelles. On pourrait rechercher des marqueurs physiologiques d'intérêt indiquant un stress climatique (Bahrndorff et al. 2009) comme il en existe pour des stress chimiques par exemple (Bonada et al. 2006) même si ces derniers n'ont pas démontré toujours de potentiel prédictif sur le fonctionnement des organismes. On peut rechercher également d'autres marqueurs comme par exemple la saturation des lipides cellulaires, qui semblent eux relever d'un ajustement de la fitness des organismes face à des changements de températures mêmes modérés (van Dooremalen & Ellers 2010). La dernière étape étant de quantifier plus finement l'aspect mécanistique de ces nouveaux traits et leurs liens avec les fonctions écologiques auxquelles l'organisme participe.

2.2.1 La mesure de fonctions

En ce sens, nous ouvrons ici une dernière perspective sur la mesure de fonctions, qui se trouvent conceptuellement à mi-chemin entre les traits d'effet et le fonctionnement de l'écosystème dans le continuum « Saint Graal ». Il s'agit alors d'isoler une fonction précise dans laquelle les organismes sont *a priori* impliqués et de quantifier cette implication. Nous avons ainsi participé au sein du réseau TEBIS à une expérimentation collaborative visant à mesurer la vitesse de décomposition de litière en conditions contrôlées en présence de différents taxons de la faune du sol, et avons été responsable du taxon collemboles. Nous en présentons ici les idées majeures.

Les relations (traits)-fonctions-environnement chez les collemboles : effets de la température sur la décomposition de litière. On s'intéresse à l'activité de décomposition de litière en présence de collemboles, en fonction de l'essence d'arbre, de l'espèce de collemboles, des conditions de température et d'humidité, le climat médiant ce type de fonctions écologiques (García-Palacios et al. 2013). La litière de 4 essences d'arbres a été collectée sur le terrain : aulne (A), bouleau (B), érable (E) et hêtre (H). Au laboratoire, des microcosmes ont été installés, chacun contenant : une essence de litière (en gros morceaux peu fragmentés), une espèce de collemboles (n = 30 individus). Les microcosmes ont été placées en conditions contrôlées de température, d'humidité et d'éclairage (cycles jour/nuit 12h/12h). On exprime les résultats de taux de décomposition en « consommation animale », c'est-à-dire en taux de décomposition de litière imputée à la présence de collemboles (avec prise en compte de la décomposition témoin sans animaux dans le calcul). Aux 3 niveaux de températures testés (16 °C, 22,5 °C, 28 °C), la consommation animale présente des valeurs moyennes différentes et dépend significativement de l'essence de litière mais ne dépend pas de l'espèce de collembole (Figure C.3). Alors que la faune du sol est décrite dans la littérature comme importante dans la fonction de décomposition de litière (Hättenschwiler et al., 2005) et que l'action des microarthropodes dépend de la qualité de la litière (Gergócs & Hufnagel 2016) et de leur diversité (Cortet et al. 2003), nous avions ici pour objectif d'isoler une fonction écologique dans un système (microcosme) simplifié et d'analyser sa dépendance à l'espèce de collemboles. Deux espèces ont été ici testées, elles présentent des traits morphologiques et phénologiques différents, mais ne se distinguent pas par

leur action de décomposition de litière dans les conditions proposées. *In fine* c'est une relation traits-fonctions-environnement que nous souhaitons quantifier. Nous envisageons ainsi à l'avenir de tester ce type de protocoles expérimentaux sur une gamme d'espèces – et donc de combinaisons de traits – plus large.

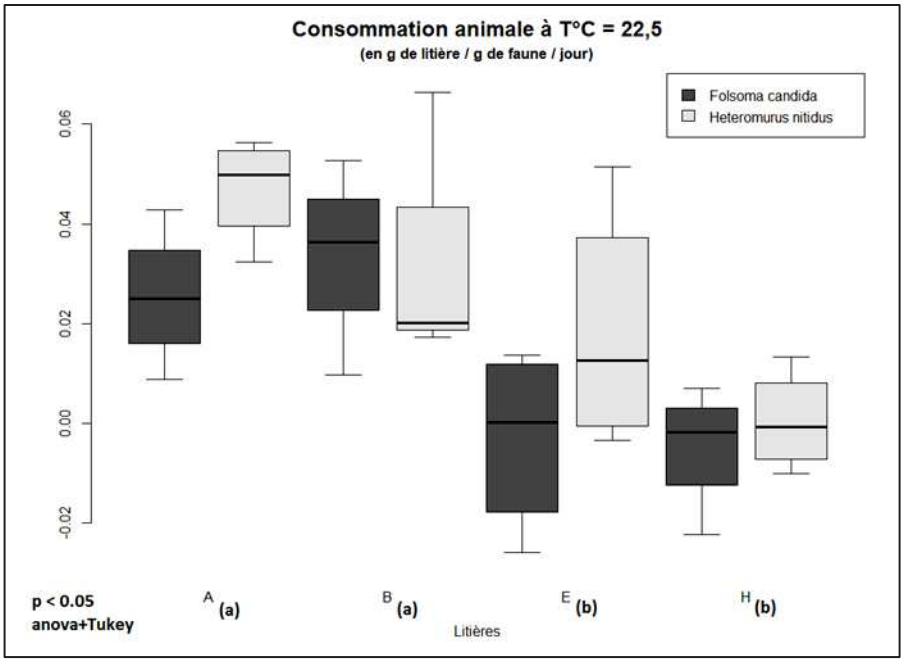


Figure C.3 – Consommation animale de quatre essences de litières différentes (A : aulne, B : bouleau, E : érable, H : hêtre) en présence d'une espèce de collembole (Folsomia candida ou Heteromurus nitidus) en conditions de température (22,5 °C) et d'humidité (substrat > 98%) optimales pour le développement des animaux, après 10 jours d'exposition.

Le mot de la fin

Pour conclure ce travail, nous souhaitons replacer les idées qui ont été développées dans la représentation schématique de notre plan initial de thèse (Figure C.4). Nous avons apporté des clés de compréhension grâce aux Chapitres 1 et 2 dans la conceptualisation et l'utilisation des traits des collemboles particulièrement autour de leur variabilité intraspécifique. Des progrès restent toutefois à faire dans la caractérisation fonctionnelle des communautés face à des gradients climatiques notamment modérés, ce que nous avons développé dans le Chapitre 3. Des perspectives s'ouvrent notamment dans la recherche de nouveaux traits d'intérêt et dans la mesure individuelle de traits, et nous pensons que les champs de recherches explorés au cours de ces travaux sont plus que jamais foisonnants.

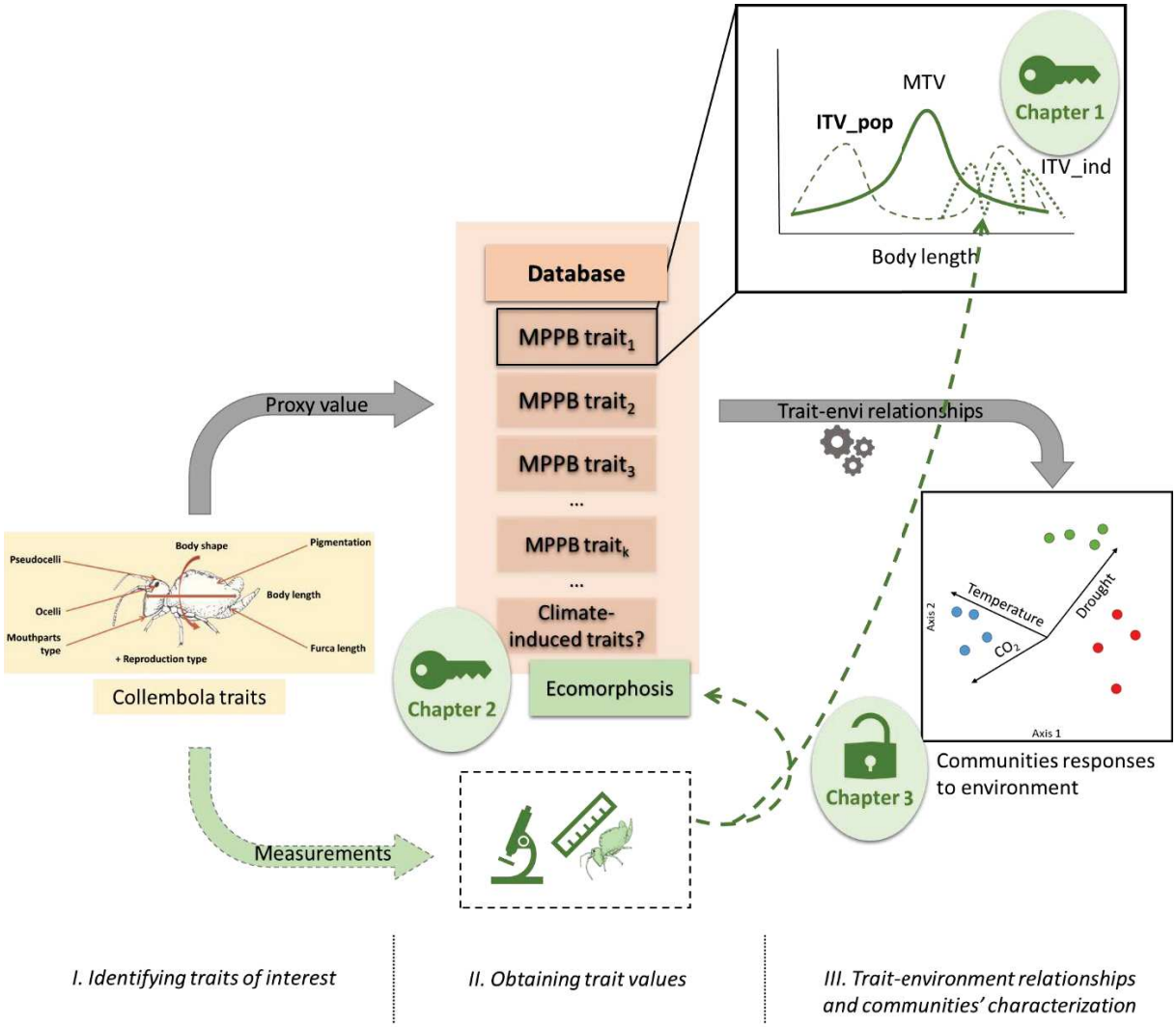


Figure C.4 – Représentation schématique du plan de thèse dans une démarche hypothético-déductive de caractérisation des réponses fonctionnelles des communautés de collemboles au travers des relations traits-environnement. Reprise du schéma disponible en Introduction générale, modifié grâce aux apports des Chapitres 1 et 2, aux questions soulevées au Chapitre 3 et aux perspectives identifiées.

Références

Bahrndorff, Simon, Janine Mariën, Volker Loeschcke, and Jacintha Ellers (2009). 'Dynamics of Heat-Induced Thermal Stress Resistance and Hsp70 Expression in the Springtail Orchesella Cincta'. Functional Ecology 23 (2): 233–39. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01541.x.

Berg, Matty P., and Janne Bengtsson (2007). 'Temporal and Spatial Variability in Soil Food Web Structure'. Oikos 116 (11): 1789–1804. https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15748.x.

Bonada, Núria, Narcís Prat, Vincent H. Resh, and Bernhard Statzner (2006). 'DEVELOPMENTS IN AQUATIC INSECT BIOMONITORING: A Comparative Analysis of Recent Approaches'. Annual Review of Entomology 51 (1): 495–523. https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151124.

Chase, Jonathan M. (2014). 'Spatial Scale Resolves the Niche versus Neutral Theory Debate'. Journal of Vegetation Science 25 (2): 319–22. https://doi.org/10.1111/jvs.12159.

Cortet, Jérôme, Richard Joffre, Susanne Elmholt, and Paul Henning Krogh (2003). 'Increasing Species and Trophic Diversity of Mesofauna Affects Fungal Biomass, Mesofauna Community Structure and Organic Matter Decomposition Processes'. Biology and Fertility of Soils 37 (5): 302–312.

Dombos, Miklós, András Kosztolányi, Katalin Szlávecz, Csongor Gedeon, Norbert Flórián, Zita Groó, Péter Dudás, and Oxána Bánszegi (2017). 'EDAPHOLOG Monitoring System: Automatic, Real-Time Detection of Soil Microarthropods'. Edited by Robert B. O'Hara. Methods in Ecology and Evolution 8 (3): 313–21. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12662.

García-Palacios, Pablo, Fernando T. Maestre, Jens Kattge, and Diana H. Wall (2013). 'Climate and Litter Quality Differently Modulate the Effects of Soil Fauna on Litter Decomposition across Biomes'. Edited by John Klironomos. Ecology Letters 16 (8): 1045–53. https://doi.org/10.1111/ele.12137.

Gergócs, Veronika, and Levente Hufnagel (2016). 'The Effect of Microarthropods on Litter Decomposition Depends on Litter Quality'. European Journal of Soil Biology 75 (July): 24–30. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2016.04.008.

Grenié, Matthias, David Mouillot, Sébastien Villéger, Pierre Denelle, Caroline M. Tucker, François Munoz, and Cyrille Violle (2018). 'Functional Rarity of Coral Reef Fishes at the Global Scale: Hotspots and Challenges for Conservation'. Biological Conservation 226 (October): 288–99. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.08.011.

Hättenschwiler, Stephan, Alexei V. Tiunov, and Stefan Scheu (2005). 'Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems'. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 36 (1): 191–218. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932.

Joosse, Els N.G. (1968). 'Population Structure of Some Surface Dwelling Collembola in a Coniferous Forest Soil'. Netherlands Journal of Zoology 19 (4): 621–34. https://doi.org/10.1163/002829669X00062.

Korell, Lotte, Harald Auge, Jonathan M. Chase, Stanley Harpole, and Tiffany M. Knight (2019). 'We Need More Realistic Climate Change Experiments for Understanding Ecosystems of the Future'. Global Change Biology, September, gcb.14797. https://doi.org/10.1111/gcb.14797.

Kuznetsova, N A, and A K Saraeva (2018). 'Beta-Diversity Partitioning Approach in Soil Zoology: A Case of Collembola in Pine Forests'. Geoderma 332: 142–52.

Meehan, Matthew L., Carlos Barreto, Matthew S. Turnbull, Robert L. Bradley, Jean-Philippe Bellenger, Romain Darnajoux, and Zoë Lindo (2020). 'Response of Soil Fauna to Simulated Global Change Factors Depends on Ambient Climate Conditions'. Pedobiologia 83 (November): 150672. https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2020.150672.

Poinsot, N. (1974). 'Comportement de certains Collemboles dans les biotopes xériques méditerranéens : un nouveau cas d'anhydrobiose.' Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences. Paris. Série D, Sciences naturelles 278: 2213–15.

Poinsot-Balaguer, Nicole, and Mhd. Maher Kabakibi (1987). 'Contribution à l'étude des Collemboles des Maures (Var-France)'. Ecologia mediterranea 13 (3): 115–20. https://doi.org/10.3406/ecmed.1987.1628.

Rezende, Enrico (2020). 'Temperature Effects in Organisms and Communities'. Presented at the Ecology Live (British Ecological Society), May 21. https://youtu.be/SIRb5bcNj5I.

Siepel, Henk (1994). 'Life-History Tactics of Soil Microarthropods'. Biology and Fertility of Soils 18 (4): 263–78. https://doi.org/10.1007/BF00570628.

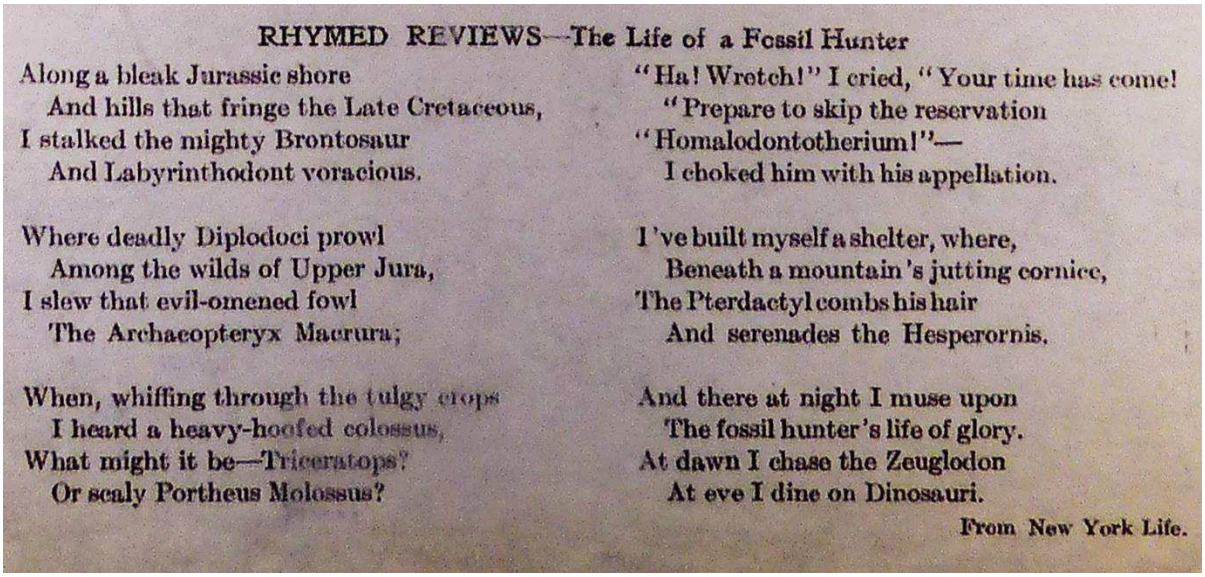
van Dooremalen, Coby, and Jacintha Ellers (2010). 'A Moderate Change in Temperature Induces Changes in Fatty Acid Composition of Storage and Membrane Lipids in a Soil Arthropod'. Journal of Insect Physiology 56 (2): 178–84. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2009.10.002.

Violle, Cyrille, Wilfried Thuiller, Nicolas Mouquet, François Munoz, Nathan J.B. Kraft, Marc W. Cadotte, Stuart W. Livingstone, and David Mouillot (2017). 'Functional Rarity: The Ecology of Outliers'. Trends in Ecology & Evolution 32 (5): 356–67. https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.02.002.

Widenfalk, Lina A., Anna Malmström, Matty P. Berg, and Jan Bengtsson (2016). 'Small-Scale Collembola Community Composition in a Pine Forest Soil - Overdispersion in Functional Traits Indicates the Importance of Species Interactions'. Soil Biology and Biochemistry 103: 52–62.

Après-propos

Lors d'une visite au Muséum national d'histoire naturelle à Paris à l'été 2018, je m'émerveillai notamment devant Trix, la magnifique T. rex, et d'autres fossiles incroyables. Je lus avec amusement la lettre du paléontologue Charles H. Sternberg du 20 octobre 1910, écrivant aux plus grands muséums du monde à l'époque afin de vendre les fruits de son travail. Il y racontait brièvement ses dernières années de fouilles, indiquait ensuite les tarifs de ses récentes trouvailles, des spécimens rares et précieux il va sans dire. Il y faisait même la publicité de son dernier ouvrage, « The Life of a Fossil Hunter », avec un poème ! Son humour m'a donné envie d'essayer d'imiter son style, comme un clin d'œil, espérant un jour avoir son talent, et pourquoi pas devenir un véritable chasseur de fossiles… vivants !



RHYMED REVIEWS—The Life of a Fossil Hunter

Along a bleak Jurassic shore
And hills that fringe the Late Cretaceous,
I stalked the mighty Brontosaur
And Labyrinthodont voracious.

Where deadly Diplodoci prowl
Among the wilds of Upper Jura,
I slew that evil-omened fowl
The Archaeopteryx Macrura;

When, whiffing through the tulgy crops
I heard a heavy-hoofed colossus,
What might it be—Triceratops?
Or scaly Portheus Molossus?

"Ha! Wretch!" I cried, "Your time has come!
"Prepare to skip the reservation
"Homalodontotherium!"—
I choked him with his appellation.

I've built myself a shelter, where,
Beneath a mountain's jutting cornice,
The Pterdactyl combs his hair
And serenades the Hesperornis.

And there at night I muse upon
The fossil hunter's life of glory.
At dawn I chase the Zeuglodon
At eve I dine on Dinosauri.

From New York Life.

Extrait de la lettre de Charles H. Sternberg du 20 octobre 1910, exemplaire conservé au MNHN. Photo personnelle.

The life of a living-fossils hunter

Someday on route de Mende campus
I stopped in the fancy grasses
I listened to sir *Sminthurus*
So proud to belong to spingtails:

"Hexapods rule, and sure insects have class
But we don't need to give thousands orders
To rout woods, plains, shores, lakes, sands, caves, ice,
Seven kingdoms for the kings of soil-ers

We lack wings and metamorphosis?
Beez, the winds are our diligences
No waste of time as a larva dwarf
Surviving drought in ecomorphosis!

Earthworms reputed soil engineer?
Only mud manipulator!
Kneel to *Rhyenella*, beetles,
To everyone here, it's your *praecursor*!"

After this quick intermission
I got back to work on communities
And functional composition
Checking their climatic responses.

In the morning I study their traits
And they have a farandola
Of different size, shapes, colours, scales, hairs...
At eve I dream of Collembola.

Résumé : Dans un monde qui change, la biodiversité des sols est menacée. Or le fonctionnement écologique des sols dépend de leur biodiversité. L'étude des traits fonctionnels permet de relier les organismes au fonctionnement de leur écosystème par une approche mécaniste. Cette thèse porte sur l'utilisation actuelle des traits chez les collemboles pour répondre aux questions relatives aux changements climatiques. Elle interroge particulièrement la variabilité des traits dans l'utilisation qui en est faite aujourd'hui à travers les bases de données existantes. Elle questionne aussi l'émergence de nouveaux traits d'intérêt permettant de répondre aux variations climatiques du milieu. Nous avons alors proposé une démarche en trois temps. Premièrement, il s'agit de (i) quantifier la variabilité intraspécifique de la longueur du corps des collemboles, un trait fréquemment utilisé, entre des populations issues d'aires biogéographiques différentes en Europe, et (ii) d'étudier les implications de cette variabilité dans l'évaluation des réponses communautaires. Deuxièmement, nous proposons un nouveau trait d'intérêt susceptible de répondre spécifiquement aux modifications climatiques du milieu : la stratégie d'écomorphose chez les collemboles d'Europe, qui confère à l'animal une niche climatique étendue par le basculement d'une série de traits de leur forme normale à leur forme écomorphique. Nous testons alors son potentiel à répondre à différents gradients climatiques à des échelles alpha, beta et gamma. Troisièmement, les savoirs acquis sur ces deux traits sont confrontés à un cas d'étude : les réponses fonctionnelles des communautés de collemboles à une manipulation climatique expérimentale sur le terrain, avec un suivi à court, moyen et long terme. Les résultats principaux montrent que : (i) la longueur du corps est un trait robuste avec une hiérarchie stable des espèces ; les populations semblent suivre un patron climatique les conduisant à être plus grandes dans le nord de l'Europe que sur le reste du continent ; la prise en compte de cette variabilité intraspécifique au niveau des populations est recommandée, sous peine de mésestimer les réponses moyennes des communautés ; (ii) en montagne, la présence d'écomorphoses dans les communautés est plus importante pour les altitudes élevées que pour les altitudes basses, reflétant des amplitudes thermiques stressantes ; (iii) des modifications climatiques modérées n'ont pas d'effet significatif sur la trajectoire temporelle fonctionnelle des communautés de collemboles. Les résultats de ce dernier cas d'étude ne remettent pas en question nos propositions méthodologiques et ontologiques effectuées précédemment et nous envisageons de poursuivre ces réflexions dans d'autres contextes. Nous discutons enfin des limites spatiales, temporelles, taxonomiques des communautés de collemboles répondant à des gradients climatiques et proposons d'autres pistes de travaux futurs.

Mots-clés : traits fonctionnels, communautés, collemboles, changements climatiques, variabilité intraspécifique, diversité fonctionnelle

***

Summary: In a changing world soil biodiversity is threatened. Yet the ecological functioning of soils depends on its biodiversity. The study of functional traits allows us to establish the mechanistic link between an organism an ecosystem function. This PhD thesis focuses on the current use of traits in Collembola to answer climate change related questions. It particularly addresses the variability of traits in their use in existing databases. It also examines the emergence of new traits of interest allowing an organism to respond to climatic variations of the environment. We then suggest an approach in three steps. Firstly, about (i) quantifying the intraspecific trait variability of the body length of Collembola, a widely used trait, between populations from different biogeographical areas in Europe, and (ii) to study the implications of this variability in the evaluation of the community response. Secondly, we propose a new trait of interest likely to respond specifically to climate change: the ecomorphosis strategy of European species of Collembola, that enable an extended climatic niche to the animal by the switch of a set of traits from their normal form to their ecomorphic form. We thus test its potential to respond to different climatic gradients at the alpha, beta and gamma scales. Thirdly, the acquired knowledge on the body size and the ecomorphic traits are applied in a case study: functional responses of collembolan communities to an experimental climatic manipulation on the field, with a short, mid and long-term monitoring. Our main PhD thesis results show that: (i) body length is a robust trait with a stable species hierarchy; populations tend to follow a climatic pattern that make them bigger in Northern Europe compared to the rest of the continent; it is recommended to take this intraspecific variability between populations into account, otherwise the mean responses of communities could be miscalculated; (ii) in the mountains, the presence of ecomorphosis is higher in communities located at higher altitude than those at lower altitude, reflecting the temperature stress at higher thermic amplitudes; (iii) moderate climatic modifications do not have any significant effect on the temporal functional trajectory of collembolan communities. The results of this last case study do not necessarily force us to re-evaluate our previous methodological and ontological propositions but we consider pursuing these considerations in other contexts. Finally, we discuss the spatial, temporal and taxonomic limits of collembolan communities responding to climatic gradients and suggest new directions for future works.

Keywords: functional traits, communities, Collembola, climate change, intraspecific variability, functional diversity