

## L'ETUDE DE LA STRUCTURE SPATIO-TEMPORELLE DES COMMUNAUTES D'ARAIGNEES: UNE CONTRIBUTION A L'ECOLOGIE EVOLUTIVE

PATRICK BLANDIN\*

### 1. INTRODUCTION

La distribution de la faune arachnologique dans l'espace et dans le temps constitue un vaste sujet, aussi limiterai-je mon propos à un domaine qui est au cœur des préoccupations actuelles de l'Ecologie fondamentale, celui de l'organisation spatio-temporelle des communautés.

Certes, il y a longtemps que l'on s'interroge sur les modalités de la coexistence en un même lieu d'espèces souvent nombreuses. Avant même la célèbre interrogation de HUTCHINSON (1959): "Why are there so many kinds of animals?", l'aracnologue TRETZEL suggérait que la ségrégation spatiale et temporelle, en évitant la compétition, permettrait la coexistence d'espèces similaires et étroitement apparentées (TRETZEL, 1955).

Les recherches ont été stimulées par cette idée que la répartition des animaux au sein d'un écosystème résulterait d'une évolution orientée par les phénomènes de compétition. On a sans doute trop souvent fait appel, sans preuves, à cette explication: cette attitude a été stigmatisée par SIMBERLOFF (1984) dans un texte intitulé de façon provocante "The Great God of Competition". Divers articles parus dans *The American Naturalist*, réunis par SALT (1984), montrent combien le débat est effectivement passionné et passionnant.

Les Araignées sont incontestablement les Arachnides les plus étudiés à l'échelle des communautés. En 1973 déjà, TURNBULL soulignait l'intérêt des connaissances acquises. Depuis, les travaux se sont multipliés, qu'il s'agisse d'études descriptives ou de recherches expérimentales visant à démêler les facteurs qui déterminent la distribution spatio-temporelle des Araignées. Ces recherches n'ont plus rien à envier à celles longtemps dominantes, qui ont porté sur des communautés de Vertébrés, et elles contribuent au renouvellement des idées. C'est en tout cas ce que j'essaierai de démontrer dans cet exposé. Auparavant, afin de fixer les idées, il me paraît utile de préciser ce qu'il faut entendre par structure spatio-temporelle et par communauté.

### 2. LES CONCEPTS ET LEURS IMPLICATIONS METHODOLOGIQUES

#### 2.1. Le concept de structure spatio-temporelle

Considérer qu'un ensemble d'espèces ayant une composition qualitative déterminée présente une structure spatio-temporelle, c'est supposer que les positions relatives des individus dans l'espace et dans le temps résultent: i) de facteurs du milieu qui se répètent

\*Ecole Normale Supérieure, Station Biologique de Foljuif, U.A. 258 C.N.R.S., 77140 Saint-Pierre-lès-Nemours, France.

périodiquement dans l'espace-temps; ii) des relations qui existent entre ces individus.

Pour approfondir cette notion, il est commode de suivre l'approche de MacMAHON *et al.* (1981): centrée sur l'organisme individuel, elle éclaire de façon nouvelle les concepts de niche écologique et de communauté.

Chaque individu dispose de potentialités qui lui sont propres et définissent ses relations possibles avec le système écologique où il se trouve. Ces potentialités, déterminées à la formation de l'individu par son patrimoine génétique, correspondent à sa *niche fondamentale*. Cependant, l'expression du génôme peut être orientée dans une voie particulière du fait des circonstances rencontrées par l'organisme au cours de son développement, ce qui conduit à définir une niche plus restreinte, la *niche effectivement réalisable*. Enfin, à chaque instant de son existence, l'individu présente avec les diverses composantes de son milieu des relations plus précises, dont l'ensemble constitue sa *niche réalisée* (fig. 1). Dans ces conditions, la présence d'un individu en un lieu donné, à un moment déterminé, doit être étudiée en termes probabilistes.

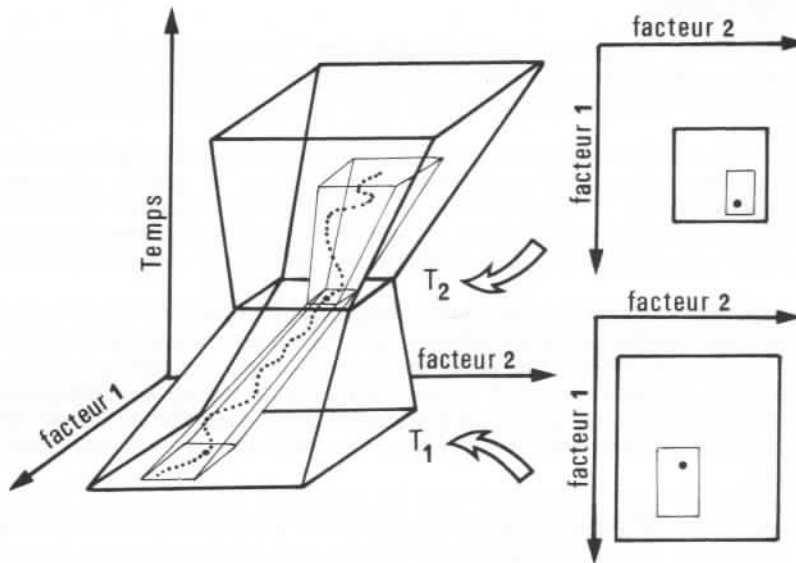


Fig. 1. Niche fondamentale (trait épais), niche effectivement réalisable (trait fin) et niche réalisée (pointillés) d'un individu. D'après MacMAHON *et al.* (1981), modifié.

Considérons un point  $(E_i, T_m)$  de l'espace-temps  $(E, T)$ , de coordonnées  $i$  et  $m$ , situé au centre d'un volume:

$$V_{i,m} = (E_{i+\delta i}, T_{m+\lambda m})$$

dont les dimensions sont déterminées par les valeurs de  $\delta$  et  $\lambda$ . La présence d'un individu  $X$  de l'espèce  $A$  dans ce volume est un événement dont la probabilité  $P_{AX}(V_{i,m})$  dépend des probabilités associées aux facteurs  $F$  — abiotiques et biotiques — auxquels l'individu est sensible. Ces probabilités sont chacune une fonction  $f_{FAX}$  dont la nature est définie par le patrimoine génétique de  $X$  (niche fondamentale), éventuellement modifiée par l'histoire de l'individu (niche effectivement réalisable). Cette fonction prend une valeur particulière,  $f_{FAX}(V_{i,m})$ , dans chaque volume d'espace-temps.

On pourra ainsi définir des fonctions relatives aux paramètres physiques et chimiques du milieu, aux ressources trophiques exploitables par l'individu, aux individus d'autres espèces également capables de les exploiter (compétiteurs), aux individus des espèces mutualistes, à ceux des espèces parasites et prédatrices, enfin aux autres individus de l'espèce A. On appellera:

$$\{f_{FAX}(V_{i,m})\}$$

l'ensemble des valeurs de ces fonctions dans le volume  $V_{i,m}$ . On peut alors écrire que  $P_{AX}(V_{i,m})$  est une fonction  $\Phi_{AX}$  de cet ensemble:

$$P_{AX}(V_{i,m}) = \Phi_{AX}(\{f_{FAX}(E_{i+\delta i}, T_{m+\lambda m})\})$$

On dira que l'espèce A se distribue selon une structure spatio-temporelle si la fonction  $\Phi_A$  est périodique, c'est-à-dire si on peut avoir, pour un autre individu X':

$$\Phi_{AX'}(\{f_{FAX'}(E_{i+\delta i} + \Delta E, T_{m+\lambda m} + \Delta T)\}) = \Phi_{AX}(\{f_{FAX}(E_{i+\delta i}, T_{m+\lambda m})\})$$

Si l'on considère un ensemble d'espèces, sa structure spatio-temporelle peut être définie comme le mode de distribution dans (E,T) des individus des diverses espèces qui le composent, distribution qui est déterminée par les fonctions spécifiques  $\Phi_A, \Phi_B$ , etc. Les caractéristiques de cette distribution dépendent des valeurs relatives des périodes  $\Delta E$  et  $\Delta T$  propres à chaque espèce. Dans l'espace, par exemple, on peut être ainsi conduit à définir des *motifs structuraux*, groupements d'individus de différentes espèces se répétant selon une période déterminée, qui est celle de l'espèce au  $\Delta E$  le plus élevé (fig. 2).

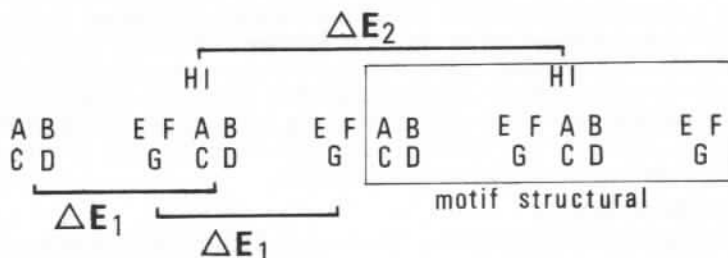


Fig. 2. Notion de motif structural. Les lettres symbolisent des individus de différentes espèces.  $E_1$  et  $E_2$ : périodes des répartitions spatiales.

Ceci a d'importantes conséquences sur la planification des études de terrain. En effet la structure spatiale d'un ensemble plurispécifique ne peut être correctement établie que si l'on étudie des surfaces adaptées à l'espèce ayant le plus grand  $\Delta E$  et si l'on vérifie la répétition spatiale des motifs structuraux. De même, la répétitivité temporelle des motifs doit être vérifiée, ce qui implique le cas échéant des études pluriannuelles.

## 2.2. Communautés, guildes, groupes fonctionnels

La composition de l'ensemble d'espèces dont on décide d'étudier la structure conditionne l'organisation du travail de terrain et oriente vraisemblablement l'interprétation de la structure mise en évidence. Il existe divers termes, correspondant à des concepts plus ou moins précis, pour désigner divers types d'assemblages d'espèces. Voyons quel en est l'usage dans le cas des Araignées.

De nombreux auteurs emploient l'expression "communauté" —ou peuplement— d'Araignées, pour désigner l'ensemble des espèces vivant dans un certain espace (par

exemple: LUCZAK, 1959; GERTSCH et RIECHERT, 1976; CHRISTOPHE et BLANDIN, 1977; POST et RIECHERT, 1977; UETZ, 1979; CURTIS et BIGNAL, 1980; BLANDIN et CELERIER, 1981; ABRAHAM, 1983; RIECHERT et CADY, 1983; GREENSTONE, 1984). L'objet d'étude est alors uniquement défini sur une base taxinomique, sans *a priori* quant à la nature des facteurs déterminant sa structure (JAKSIC, 1981). Cependant, les Araignées étant toutes prédatrices, il est généralement admis, plus ou moins implicitement, que la compétition pourrait jouer un rôle important dans la structuration de leurs communautés.

Dans cet esprit, certains chercheurs ont limité leurs analyses à des assemblages d'espèces ayant un même mode de capture des proies. Bien avant que ROOT (1967) ne rende populaire le terme de *gilde* pour désigner tout "groupe d'espèces exploitant une même catégorie de ressources de la même façon", BALOCH et LOKSA (1948) avaient introduit ce concept à propos des Araignées. Ils distinguaient ainsi les Araignées à toile, les Araignées errantes et les Araignées sauteuses. JANETOS (1980) a souligné l'utilité de distinctions plus précises: chez les errantes et les sauteuses, il faut tenir compte du mode précis de chasse, sans oublier les chasseuses à l'affut, ainsi que de la période d'activité, diurne ou nocturne; chez les Araignées à toile, il faut définir les guildes en fonction du type précis de toile. CANARD (1984a) a sans doute été le premier à analyser de façon aussi détaillée un peuplement complet: parmi les Araignées de landes, en Bretagne, il a ainsi distingué huit "groupements fonctionnels", sans toutefois leur appliquer le terme de *gilde*.

Il est vrai que ce terme est ambigu et son emploi parfois contestable (JAKSIC, 1981). Pour JANETOS (1980), par exemple, les guildes représentent des groupements naturels d'espèces fonctionnellement voisines; mais, comme le soulignent MacMAHON *et al.* (1981), il y a de multiples façons de définir une fonction écologique. Au sens strict, le terme de *gilde* ne s'applique qu'au cas où la fonction consiste en l'exploitation d'une même ressource de façon similaire. La notion de *groupes fonctionnels* (MacMAHON *et al.*, 1981) permet de tenir compte d'autres propriétés communes à un certain nombre d'espèces, par exemple celle d'être exploitées par une même catégorie de prédateurs. Finalement, c'est le chercheur qui délimite l'ensemble d'espèces dont il veut étudier la structure d'après la fonction qui lui paraît importante.

### 2.3. La notion de coexistence

Une fois le groupe d'espèces choisi et sa structure décrite, l'interprétation de la répartition spatio-temporelle des individus des diverses espèces va devoir considérer leur degré de coexistence. Étudions par exemple deux espèces A et B; on dira qu'elles coexistent si les probabilités qu'un individu X de l'une et un individu Y de l'autre se trouvent dans un même volume  $V_{i,m}$  sont pratiquement les mêmes:

$$P_{AX}(V_{i,m}) \# P_{BY}(V_{i,m})$$

On admettra que cette condition est réalisée si:

$$\{f_{FAX}(E_{i+\delta i}, T_{m+\lambda m})\} \# \{f_{FBY}(E_{i+\delta i}, T_{m+\lambda m})\}$$

Evidemment, plus  $\delta$  et  $\lambda$  sont grands, plus il y a de chances de trouver les individus X et Y dans le volume  $V_{i,m}$ , mais moins le constat de leur "coexistence" a d'intérêt. C'est quand la coexistence est observée dans des volumes du même ordre de grandeur que le "volume vital" des individus que se pose effectivement le problème de la nature et des conséquences des interactions.

De ce fait, le choix des techniques de terrain a une grande importance, en conditionnant la dimension des volumes unitaires prospectés: des questions pertinentes à une échelle d'observation peuvent être sans intérêt à une autre. C'est pourquoi une étude structurale approfondie devrait toujours combiner plusieurs échelles d'analyse, aussi bien dans l'espace que dans le temps.

### 3. LA STRUCTURE SPATIO-TEMPORELLE DES COMMUNAUTES D'ARAIGNEES: FAITS ET PROBLEMES

#### 3.1. Les structures horizontales

L'analyse structurale d'un assemblage d'espèces suppose avant toute chose la délimitation de l'entité écologique dont il fait partie. C'est à l'intérieur de celle-ci qu'on cherche ensuite à distinguer des motifs structuraux répétitifs. Selon l'échelle à laquelle on se place, les limites retenues peuvent correspondre à un changement d'écosystème, où à des interfaces entre sous-systèmes, comme par exemple, dans une forêt, la limite entre une zone herbacée et une zone de litière nue.

Il n'existe pas d'étude sur les Araignées qui ait été organisée de façon à prendre en considération plusieurs échelles d'observations emboîtées. Néanmoins, les recherches illustrent les divers types de situation que l'on peut rencontrer et permettent de dégager des problèmes intéressants.

La première question qui se pose est de savoir dans quelle mesure les Araignées sont sensibles au changement de milieu. GREENSTONE (1980) fournit un exemple très net de la stricte séparation de certaines espèces en fonction du biotope. Il a montré que deux Lycosidae, *Pardosa ramulosa* et *P. tuoba*, ont des distributions strictement contiguës, la première étant inféodée à des zones marécageuses et des bords de mares, la seconde à des formations herbeuses et buissonnantes.

Constater un tel phénomène à l'échelle de deux espèces n'informe pas sur ce qui se passe à celle de peuplements complets: toutes les espèces n'ont pas nécessairement des distributions aussi rigoureusement délimitées. En fait, il faut considérer des milieux contigus très différents pour qu'il puisse y avoir changement total des communautés. Les

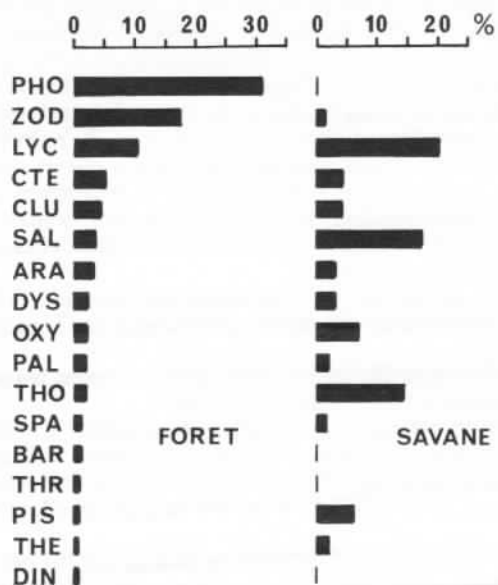


Fig. 3. Composition des communautés d'Araignées en forêt-galerie et en savane herbeuse dans la région de Lamto (Côte d'Ivoire). PHO: Pholcidae. ZOD: Zodariidae. LYC: Lycosidae. CTE: Ctenidae, CLU: Clubionidae. SAL: Salticidae. ARA: Araneidae. DYS: Dysderidae. OXY: Oxyopidae. PAL: Palpimanidae. THO: Thomisidae. SPA: Sparassidae. BAR: Barychelidae. THR: Theraphosidae. PIS: Pisauridae. THE: Theridiidae. DIN: Dinopidae.

zones de contact entre savane et forêt offrent une situation de ce type. Dans la région de Lamto, en Côte-d'Ivoire, on a ainsi mis en évidence une modification brutale de part et d'autre de l'interface savane-forêt (fig. 3). En quelques mètres la composition en familles et en espèces change. Une même famille peut par exemple être représentée par des genres différents: en savane, les Ctenidae sont des *Anahita*, en forêt des *Africactenus*. Des pièges d'interception placés en savane, en lisière et en forêt ont montré qu'il n'y a pratiquement pas d'échange entre les deux milieux et que certaines espèces sont plus spécialement inféodées à la lisière (BLANDIN et CELERIER, 1981).

Cet exemple, presque caricatural, illustre le cas extrême de communautés indépendantes parce qu'inféodées à des écosystèmes fondamentalement différents. Bien plus souvent, les faits ne sont pas si simples et les modifications des assemblages d'Araignées en fonction du milieu sont plus nuancées. GERTSCH et RIECHERT (1976) ont bien illustré ce problème, en comparant les communautés de trois biotopes adjacents d'une région semi-désertique. Parmi les 90 espèces qu'ils ont inventoriées, 5 sont essentiellement inféodées à une zone pâturée, 5 autres à une prairie en partie inondable, 29 à la végétation éparsée d'une ancienne coulée de laves, tandis que 51 ont à peu près les mêmes fréquences relatives dans les trois biotopes. Il y a une certaine séparation des espèces congénériques, mais elle est rarement absolue. Ainsi, dans cette communauté, la plupart des espèces ont des valences écologiques suffisamment larges pour vivre dans les milieux assez différents quant à la structure de la végétation et aux conditions microclimatiques. Les résultats de POST et RIECHERT (1977), ou encore ceux de SNAZELL (1982), les premiers sur des communautés de milieux herbacés, les seconds sur des peuplements de landes, ont conduit à des conclusions du même type. DUFFEY (1962a) avait déjà mis en évidence des faits de cette nature en comparant les communautés de milieux à *Brachypodium pinnatum* et *Festuca rubra* adjacents.

Les Lycosidae offrent de bons exemples de la plasticité écologique des Araignées. L'un des plus classiques est celui de *Pardosa pullata*, *P. nigriceps* et *P. monticola*, étudiées en particulier par VLIJM et KESSLER-GESCHIERE (1967). Ces auteurs ont travaillé dans un écosystème dunaire où l'humidité et la végétation varient entre les dépressions interdunaires, les pentes et les sommets de dunes. Les trois espèces coexistent dans ces milieux, tout en ayant des préférences différentes: *P. pullata* est plus abondante dans les dépressions, surtout si elles sont humides, tandis que *P. nigriceps* est plus nombreuse sur les pentes ayant une végétation dense. *P. monticola* peut être trouvée en abondance dans des biotopes particuliers, où les deux autres montrent de faibles effectifs, et réciproquement. SNAZELL (1982) a retrouvé des faits analogues à propos de *P. pullata* et *P. nigriceps*, cette fois dans des landes.

Des observations comparables ont été faites par VOGEL (1972a,b) à propos de diverses *Pardosa* nord-américaines. De même, DONDALE (1977) a montré des tendances inverses chez deux *Schizocosa* vivant dans une même prairie: l'une, *S. heasmani*, est plus abondante dans la partie haute de celle-ci, plus sèche et moins dense que la partie basse, où se tient préférentiellement l'autre espèce, *S. avida*.

Les Araignées à toile offrent des exemples convergents, CANARD (1984b) a ainsi montré que trois Theridiidae, *Robertus arundineti*, *R. lividus* et *Enoplognatha thoracica*, coexistent dans des pelouses à *Agrostis setacea*, mais selon des proportions variant avec l'exposition et la densité de la végétation, ce qui montre qu'elles ont des préférences différentes.

A une échelle plus fine encore, TURNER et POLIS (1979) ont mis en évidence à la fois de nets préférences et de larges recouvrements chez des Thomisidae et Oxyopidae se répartissant entre diverses espèces végétales au sein d'un même milieu.

Un autre exemple intéressant est celui des Linyphiidae des sols forestiers, car il pose bien le problème de l'incidence du nombre et de la diversité des microhabitats sur la richesse spécifique des assemblages d'Araignées. Les Linyphiidae, qui tissent leur toiles entre les débris végétaux de la litière, atteignent des densités élevées et sont toujours

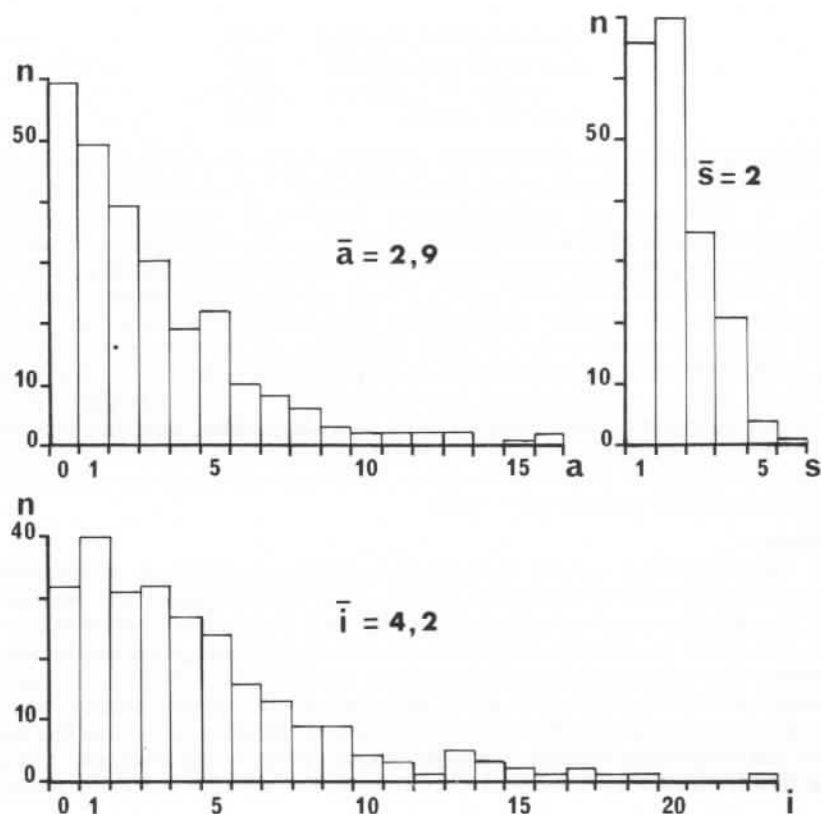


Fig. 4. Caractéristiques de la communauté de Linyphiidae de la litière d'une forêt du Massif de Fontainebleau (France). i: nombre d'individus, a: nombre d'adultes, s: nombre d'espèces parmi les adultes, n: nombre de relevés.

représentées par un grand nombre d'espèces (BLANDIN *et al.*, 1980). La figure 4 rassemble les résultats obtenus dans une forêt du Massif de Fontainebleau, au sud de Paris. Les échantillons ont été obtenus par extraction de type Berlèse-Tullgren à partir de prélèvements sur des surfaces de 625 cm<sup>2</sup> répartis au hasard, mais toujours dans des zones de litière éloignées d'au moins 50 cm de toute zone herbeuse, plage de mousses ou de bois morts volumineux, donc dans un habitat aussi uniforme que possible (GEOFFROY *et al.*, 1981). 21 espèces ont été inventoriées. D'après les données relatives aux adultes, qui seuls ont été déterminés, en moyenne deux espèces coexistent à l'échelle de surface de 625 cm<sup>2</sup>, et 31% des prélèvements contiennent de 3 à 6 espèces. La coexistence est donc un phénomène fréquent, que l'on peut analyser plus finement en étudiant les trois espèces dominantes, qui sont congénériques: *Centromerus aequalis*, *C. Serratus* et *C. dilutus*. Considérées séparément, leurs probabilités d'occurrence dans un volume unitaire sont respectivement de 0,42, 0,39 et 0,32. Si les distributions de trois espèces sont indépendantes, les probabilités de co-occurrence doivent être:

<i>C. aequalis</i> et <i>C. serratus</i> :	0,16
<i>C. aequalis</i> et <i>C. dilutus</i> :	0,13
<i>C. serratus</i> et <i>C. dilutus</i> :	0,12
Les trois espèces:	0,05

D'après les relevés, les probabilités correspondantes sont respectivement de 0,20, 0,16, 0,18 et 0,09: elles sont un peu plus élevées que les probabilités théoriques; en proportion, la différence est particulièrement importante lorsque l'on considère la co-occurrence des trois espèces. Celles-ci tendraient donc à se regrouper en certains points, alors qu'elles sont potentiellement compétitrices. A l'échelle du volume de litière correspondant à des surfaces de 625 cm<sup>2</sup>, il n'y a donc pas ségrégation par exclusion compétitive. Le regroupement pourrait être fonction de la quantité de litière. Cette hypothèse s'appuie sur les observations de JOCQUE (1973) et sur les travaux de UETZ (1975, 1979), de BULTMAN et UETZ (1982) et de STEVENSON et DINDAL (1982), qui montrent que la richesse spécifique peut être positivement corrélée à la profondeur de la litière et aux volumes des microhabitats qui y sont disponibles, ainsi qu'à leur diversité. Le fait le plus remarquable, c'est qu'un plus grand nombre de microhabitats se traduise par un accroissement du nombre des espèces, et non pas seulement par un accroissement du nombre des individus d'une seule espèce.

### Conclusions

Par rapport à deux espaces contigus écologiquement différents, la répartition des Araignées —comme celle de tout autre groupe— peut correspondre à six types différents (fig. 5). Des situations où toutes les espèces changent d'un milieu à l'autre existent, mais ne sont sans doute pas les plus fréquentes. Souvent au contraire, il y a modification de la composition des communautés par changement des fréquences relatives des espèces. La délimitation de motifs structuraux précis sera donc le plus souvent délicate: elle se fera moins sur la base de séparations absolues entre espèces sténoèces qu'à partir des variations spatiales des fréquences relatives. L'analyse pourra conduire non seulement à la distinction de motifs structuraux propres à chaque espace, mais aussi à celle de motifs inter-

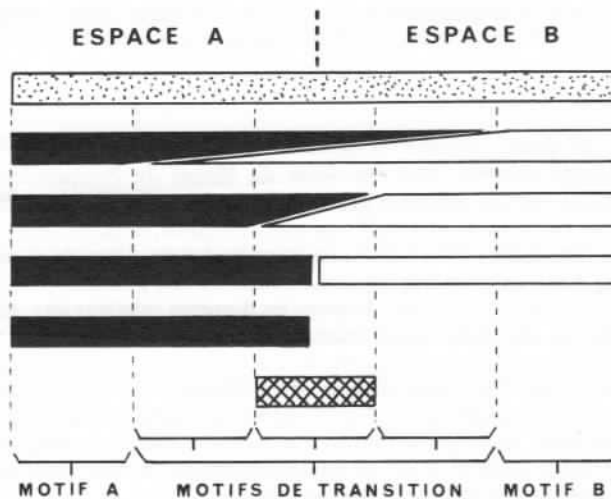


Fig. 5. Représentation schématique des différents types de distribution d'Araignées entre deux espaces, et définition des motifs structuraux.



médiaires (fig. 5). Depuis le travail de DABROWSKA-PROT et LUCZAC (1968), consacré aux Araignées d'un écotone entre formations forestières différentes, il n'y a guère eu de recherches sur les zones de transition.

Comme l'ont souligné GERTSCH et RIECHERT (1976), il est fréquent de trouver des espèces congénériques qui se remplacent de façon progressive dans l'espace. De telles espèces tout en n'ayant pas exactement les mêmes préférences, sont donc capables de coexister au sein d'un même habitat. Cette coexistence semble favorisée par l'hétérogénéité de l'espace. Jusqu'à une époque récente, bien des auteurs ont admis que la distribution différentielle des espèces en fonction de cette hétérogénéité limite les risques de compétition interspécifique (par exemple: TRETZEL, 1955; KESSLER-GESCHIERE, 1971; SCAEFFER, 1972). Dans cette perspective, la stratification verticale pourrait être une composante importante de la ségrégation spatiale des espèces.

### 3.2. Les structures verticales

D'assez nombreux travaux ont porté sur la stratification verticale des Araignées, mais les données sont souvent peu détaillées: en effet, dès que la structure de la végétation est complexe, une analyse fine pose de difficiles problèmes méthodologiques. Il est indispensable de combiner des techniques adaptées à chaque strate, mais qui de ce fait ont le plus souvent des précisions différentes. On doit alors se contenter de résultats semi-quantitatifs ou même parfois seulement qualitatifs.

Les travaux de TURNBULL (1960) et ceux d'ALBERT (1976a,b) fournissent de bons exemples de données générales sur la stratification des Araignées en forêt tempérée. Dans la hêtraie de Solling, en Allemagne, ALBERT (1976a,b) a échantillonné le peuplement de la strate arborée par battage, celui de la litière par quadrats; des piégeages effectués à la surface du sol et le long des troncs ont permis d'étudier la faune circulante. Il a été ainsi montré que les formes sédentaires dominent très largement partout, aussi bien en nombre d'espèces qu'en nombre d'individus. Cependant les résultats des piégeages, que confirment les observations de TOFT (1976) dans une autre forêt tempérée, mettent en relief l'importance des migrations entre la strate arborée et le sol: ce phénomène ne peut être négligé si l'on veut comprendre le fonctionnement de la communauté d'Araignées, car certaines espèces, au cours du cycle saisonnier, participent à la dynamique de sous-systèmes différents.

La combinaison de plusieurs techniques —pièges d'interception, fauchage, battage— a permis à ABRAHAM (1983) de décrire la structure verticale de la communauté d'Araignées d'une steppe buissonnante, dans l'Utah (U.S.A.). Comme le montre la figure 6, la composition de cette communauté change nettement selon les strates. Toutefois, sur 82 espèces, 8 seulement sont réellement abondantes; elles se situent chacune à un niveau préférentiel, mais sont souvent assez bien représentées dans un autre. Même si les assemblages d'espèces du sol et des buissons sont différents, il n'y a en réalité pas de séparation absolue des strates, parce que l'assemblage de la strate herbacée, possédant de nettes affinités avec les deux autres, forme une transition entre ceux-ci (ABRAHAM, 1983).

L'un des peuplements les plus étudiés est celui des savanes de Lamto, en Côte-d'Ivoire. De nombreuses techniques y ont permis d'échantillonner la faune à tous les niveaux. Les Araignées des Palmiers Rôniers (*Borassus aethiopum*) ont été récoltées manuellement après abattage, ce qui permet d'en avoir au moins une idée qualitative (VUATTOUX, 1968). Celles des arbustes ont été recueillies après avoir enfermé des individus isolés sous une cage en toile où l'on injecte des insecticides (PLANQUETTE, 1972). La faune de la strate herbacée et de la surface du sol a fait l'objet de nombreux échantillonnages par récolte manuelle sur des surfaces de 1, 10, 25 et 100 m<sup>2</sup> (GILLON et GILLON, 1967). Ont été également réalisés des échantillonnages semi-quantitatifs par fauchage, des captures par pièges d'interception et des récoltes à vue avec mesure de la hauteur à laquelle les individus étaient repérés (BLANDIN et CELERIER, 1981). La figure 7 donne une vue d'ensemble de la répartition verticale des familles.

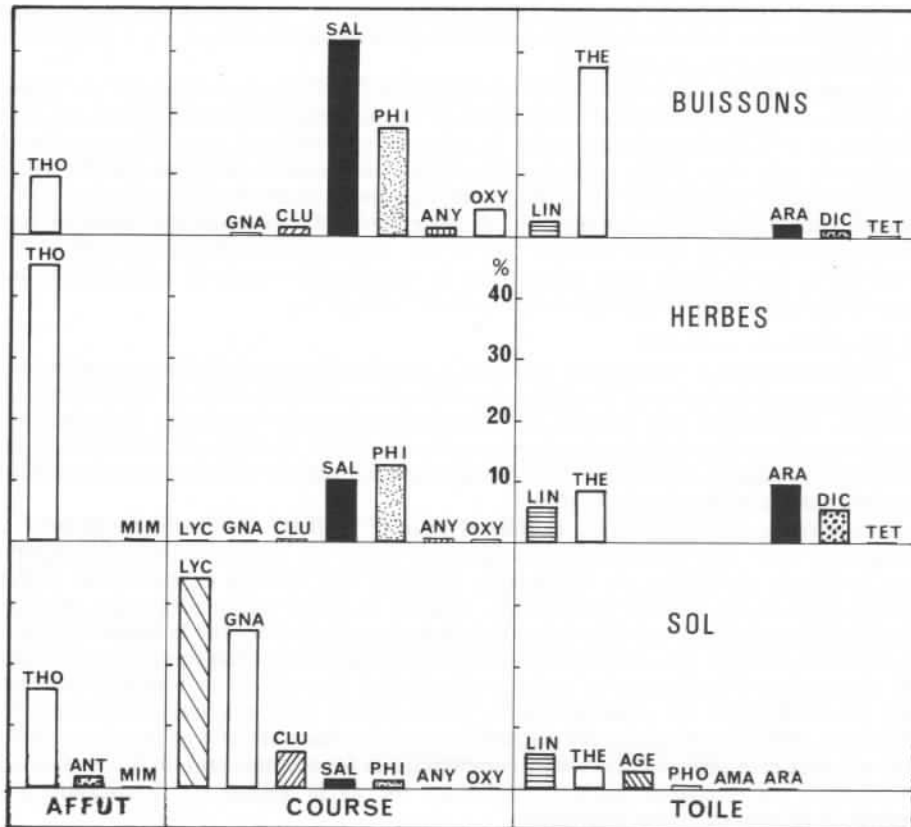


Fig. 6. Distribution verticale des Araignées, selon leur mode de chasse, dans une steppe buissonnante de l'Utah (U.S.A.) (d'après les données d'ABRAHAM, 1983). AGE : Agelenidae. AMA : Amaurobiidae. ANT : Antrodiaetidae. ANY : Anyphaenidae. CLU : Clubionidae. DIC : Dictynidae. GNA : Gnaphosidae. LIN : Linyphiidae. LYC : Lycosidae. MIM : Mimetidae. OXY : Oxyopidae. PHI : Philodromidae. TET : Tetragnathidae. THE : Theridiidae. THO : Thomisidae.

Les différences sont profondes entre les strates, en particulier la strate arbustive et la strate herbacée, ce qu'illustrent bien les Thomisidae: sur 27 genres, 12 ne sont représentés que dans la strate arbustive, 10 exclusivement dans la strate herbacée. Les deux niveaux n'ont que 5 genres en commun, mais 3 d'entre eux y sont représentés par des espèces différentes. Au total, sur 47 espèces, il n'y en a que deux à vivre dans les deux strates, tous en étant plus abondantes dans la couche herbacée (BLANDIN et CELERIER, 1981).

Il est somme toute normal de trouver des différences prononcées entre les assemblages peuplant les strates majeures d'un écosystème. En revanche, les phénomènes se révèlent plus complexes lorsqu'on analyse de façon détaillée la distribution au sein d'une strate déterminée. C'est ce que montre l'étude de la répartition des Araignées depuis la surface du sol jusqu'au sommet de la couche herbacée dans les savanes de Lamto.

Parmi les espèces constructrices de toiles (fig. 8), quatre groupes peuvent être distingués:

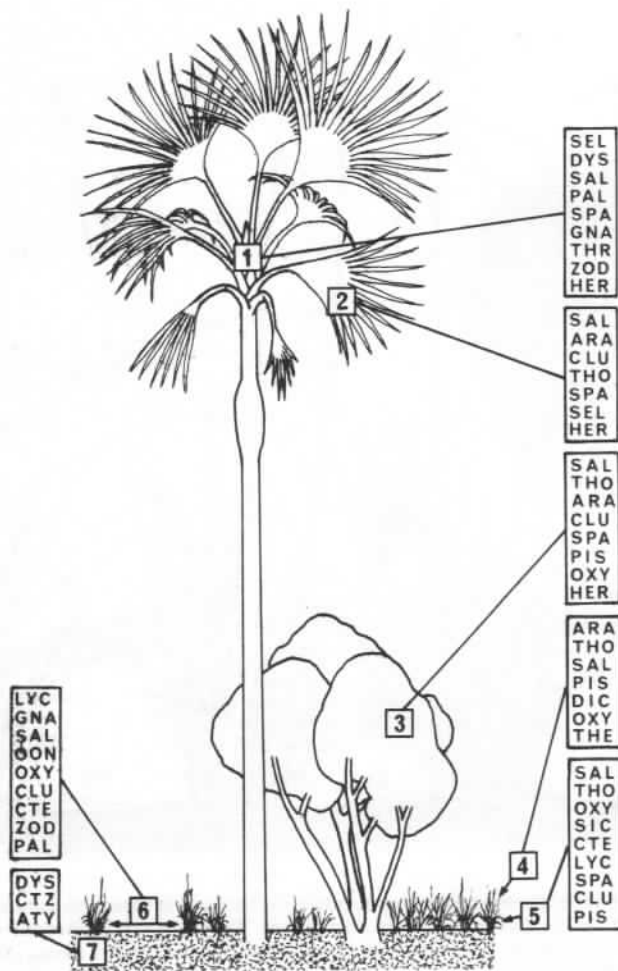


Fig. 7. Distribution verticale des Araignées dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). 1 : bourgeons des Palmiers Rôniers. 2 : feuilles des Palmiers. 3 : houppiers des arbustes. 4 et 5 : parties supérieure et inférieure de la strate herbacée. 6 : surface du sol. 7 : espèces à terrier. ARA : Araneidae. ATY : Atypidae. CLU : Clubionidae. CTE : Ctenidae. CTZ : Ctenizidae. DIC : Dictynidae. DYS : Dysderidae. GNA : Gnaphosidae. HER : Hersiliidae. LYC : Lycosidae. OON : Oonopidae. OXY : Oxyopidae. PAL : Palpimanidae. PIS : Pisauridae. SAL : Salticidae. SEL : Selenopidae. SPA : Sparassidae. THE : Theridiidae. THO : Thomisidae. THR : Theraphosidae. ZOD : Zodariidae.

- A) les espèces à toiles en nappes placées près de la surface du sol, entre les touffes d'herbes;
- B) les espèces à toiles subhorizontales situées à la limite supérieure de la partie dense de la strate herbacée, généralement dans les vides entre les touffes;
- C) les espèces à toiles verticales ou obliques disposées au dessus de cette partie dense;
- D) les espèces à toiles en réseau au sommet des graminées ou d'autres plantes. Ces divers types de toiles apparaissent comme autant d'adaptations à l'architecture de la végétation et permettent sans doute une utilisation complémentaire de l'espace.

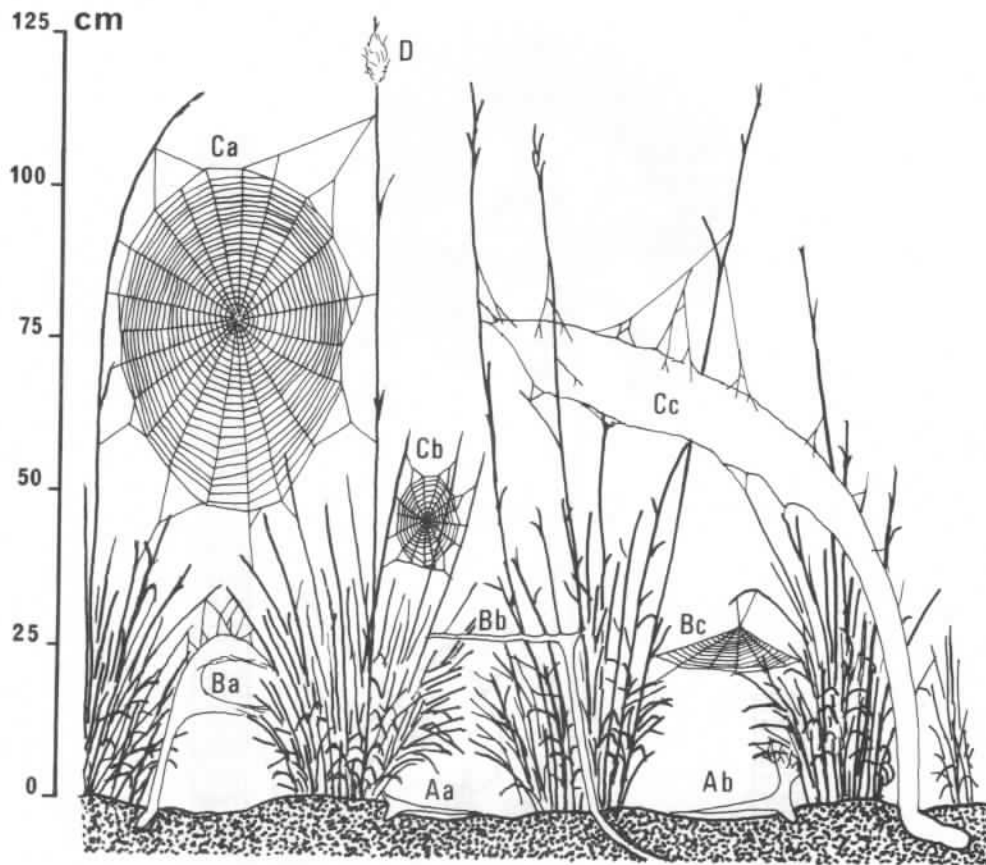


Fig. 8. Distribution verticale des toiles dans la strate herbacée de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Aa: Hippasinae. Ab: jeune *Euprosthopsis* (Pisauridae). Ba: jeune *Euprosthopsis* (Pisauridae). Bb: *Hippasa lamtoensis* (Hippasinae, Lycosidae). Bc: jeune *Paraneus cyrtoscapus* (Araneidae). Ca: *P. cyrtoscapus* adulte. Cb: autres Araneidae. Cc: *Euprosthopsis* adulte. D: Dictynidae et Theridiidae.

La figure 9 montre que les espèces errantes ou chassant à l'affut se répartissent sur toute la hauteur de la strate herbacée, mais que près de 90% se tiennent entre la surface du sol et 25 cm au dessus, c'est-à-dire dans la partie la plus dense de la couche d'herbes (cf. fig. 8). Selon les espèces, les répartitions verticales diffèrent (fig. 10). Il existe une gradation très progressive depuis les espèces circulant surtout au dessus de la partie dense de la strate herbacée jusqu'à celles qui se tiennent à la surface du sol ou à la base des touffes de graminées: il y a selon la verticale un large recouvrement des niches de nombreuses espèces.

#### Conclusions

Dans les écosystèmes où les strates majeures —arborée, arbustive, herbacée— sont présentes, il peut y avoir entre elles une nette ségrégation des assemblages d'Araignées, bien que des mouvements de l'un à l'autre soient possibles pour certaines espèces, comme cela a été montré en forêt tempérée.

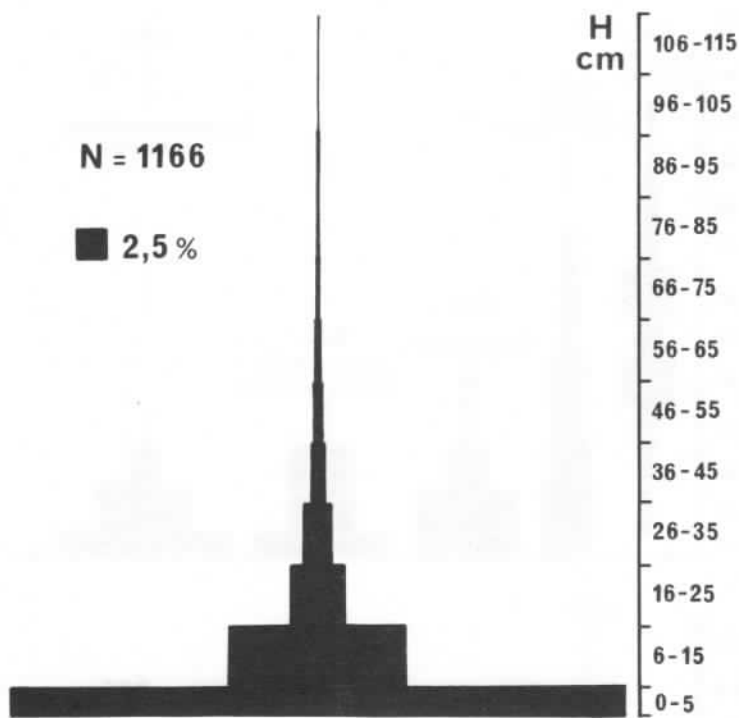


Fig. 9. Distribution verticale des Araignées sans toile dans la strate herbacée de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire).

A une échelle plus fine, on peut observer une stratification prononcée dans la couche herbacée, comme l'a bien montré l'exemple des savanes de Lamto. Cependant, l'amplitude verticale des distributions spécifiques est généralement grande, de sorte que beaucoup d'espèces, tout en n'ayant pas exactement les mêmes préférences, peuvent coexister à un même niveau.

### 3.3. Les structures temporelles

Il ne manque pas d'études sur les cycles saisonniers des Araignées, notamment en Europe (CHRISTOPHE *et al.*, 1979). Toutefois les chercheurs ont surtout décrit la phénologie et le cycle biologique des espèces, sans s'intéresser explicitement à la structure temporelle des communautés. Il est d'ailleurs symptomatique que la synthèse de TURNBULL (1973) ne contienne aucun chapitre sur ce sujet.

D'autres chercheurs ont en revanche caractérisé globalement les variations saisonnières de communautés d'Araignées, en considérant leur abondance et parfois leur biomasse (par exemple GABBUTT, 1956; DUFFEY, 1962a; HUHTA, 1965; ALBERT, 1976b; CHRISTOPHE et BLANDIN, 1977; BLANDIN et CELERIER, 1981; ABRAHAM, 1983; MANSOUR *et al.*, 1985). Ici encore, il n'y a pas de véritable analyse de structure, sauf quand certains auteurs considèrent les variations temporelles de la richesse et de la diversité spécifiques (UETZ, 1975; ABRAHAM, 1983). Il y a alors un premier pas vers l'étude des phénomènes de coexistence et de ségrégation temporelles.

Il est admis de façon très générale que des décalages entre périodes de reproduction constituent un mode efficace de ségrégation des espèces (TRETZEL, 1955). Cependant,

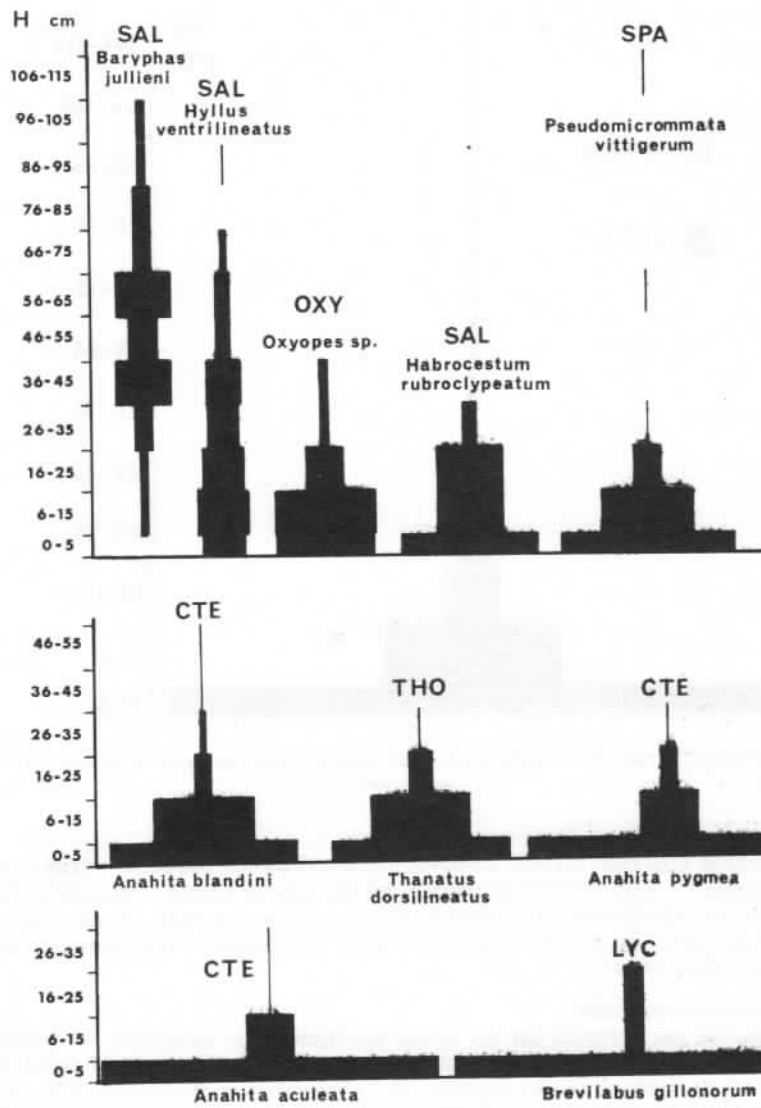


Fig. 10. Distributions verticales de quelques espèces d'Araignées dans la strate herbacée de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire).

quand on considère une communauté dans son ensemble, ou même seulement ses principales espèces, il existe de toute façon, à chaque saison, des espèces qui sont simultanément en période de reproduction. En outre, il y a dans cette conception une ambiguïté évidente: s'il est sûr qu'un décalage important contribue à l'isolement sexuel des espèces, il n'est en revanche pas certain qu'il assure aussi une différenciation des niches écologiques individuelles. En effet, des individus d'espèces à cycles biologiques différents

peuvent fort bien coexister dans un même volume d'espace-temps de dimensions restreintes: ils pourraient alors apparaître comme des compétiteurs.

En admettant les hypothèses de HUTCHINSON (1959), on peut alors se demander si la compétition n'est pas évitée par des différences entre les tailles des individus (UETZ, 1977). Ceci implique qu'il y ait une relation entre la taille des Araignées et celle de leur proies. Il en existe en effet, à vrai dire assez lâche, et pas chez toutes les espèces (TURNER, 1979; TURNER et POLIS, 1979). Les données de DONDALE (1977) sur quelques espèces d'une prairie, comme celles de BLANDIN et CELERIER (1981) sur diverses espèces des savanes de Lamto, montrent qu'il peut y avoir un net décalage des tailles entre certaines espèces au cours du cycle saisonnier, mais cela n'est pas vrai pour toutes, ni à tout moment; les rapports de taille peuvent même s'inverser (fig. 11). Dans le cas des Araignées de la surface du sol et de la strate herbacée des savanes de Lamto, on a montré qu'à toute époque de l'année, la structure en taille forme un continuum, selon des proportions stables. Ce résultat est à rapprocher de ceux de NENTWIG (1982), qui montrent que la structure en taille de divers assemblages d'Araignées errantes correspond à la structure en taille de l'ensemble de leurs proies potentielles, ce qui renforce l'hypothèse d'une relation définie entre la taille des Araignées et celle de leurs proies. Du fait des décalages dans les croissances des espèces, les proies d'une même catégorie de taille

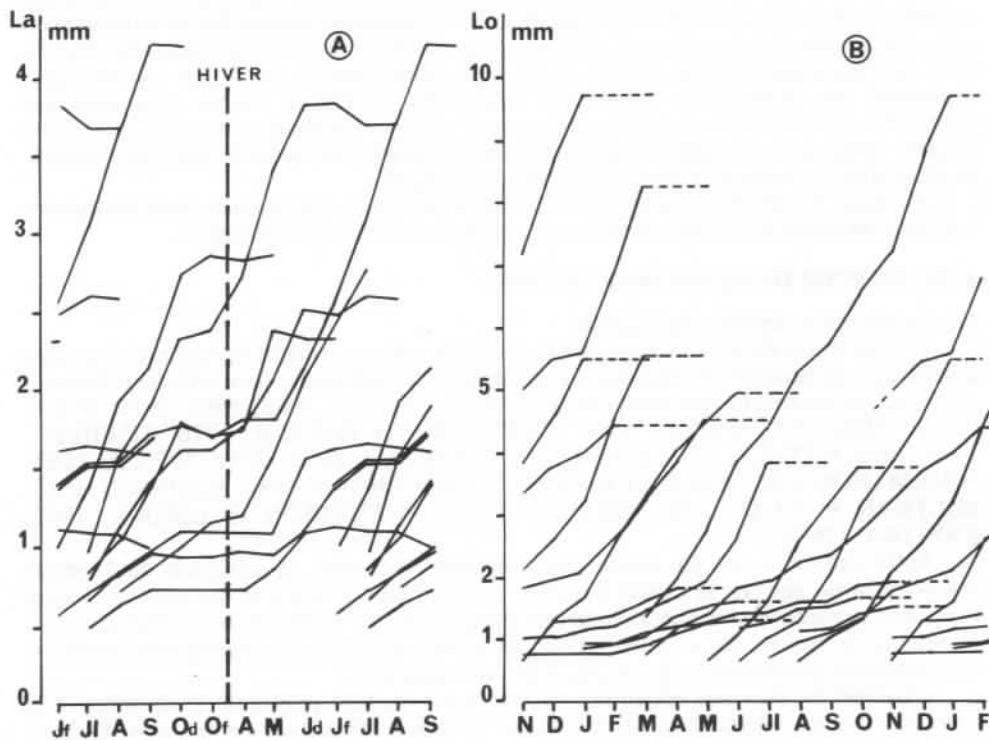


Fig. 11. Courbes de croissance d'Araignées sur le terrain. A: quelques Lycosidae et Thomisidae d'une prairie canadienne (d'après les données de DONDALE, 1977). B: dix espèces mono- ou bivoltines, de familles diverses, dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). La, Lo: largeur et longueur céphalothoraciques. Les tiretés en B suggèrent la présence des adultes (deux à trois mois ou plus pour les femelles, selon les espèces). Jd, Jf, Od, Of: début et fin de juin et octobre.

seraient alors exploitées par des individus d'espèces différentes se succédant au cours du cycle saisonnier.

Le deuxième type de structure temporelle, lié au cycle nyctéméral, a été beaucoup moins étudié. WILLIAMS (1962) a été l'un des premiers à aborder ce problème, grâce à un système de piégeage automatique. Il a ainsi mis en évidence des différences de périodes d'activité entre certaines espèces. Ce type de recherche a été parfois repris, par exemple par KOPONEN (1972) qui a mis en évidence l'existence d'un rythme à période de 24 H, avec des phases d'activité maximale différentes selon les espèces, pendant le jour continu des régions arctiques.

La technique du fauchage dans la partie supérieure de la strate herbacée a été utilisée par quelques auteurs pour mettre en évidence des variations nyctémérales de la distribution verticale (HOWELL et PIENKOWSKI, 1971; LOR, 1978; BLANDIN et CELERIER, 1981; ABRAHAM, 1983). Ces auteurs ont tous démontré, dans des milieux variés, l'existence de tels phénomènes: seules certaines espèces sont concernées, et montrent des décalages de leurs périodes de déplacement au cours du cycle nyctéméral.

### Conclusions

La structure saisonnière qui existe chez de nombreuses communautés d'Araignées se traduit par une nette ségrégation entre certaines espèces, mais il n'en reste pas moins qu'à tout moment beaucoup coexistent. Les individus peuvent être de tailles différentes, ce qui faciliterait un certain partage des proies, mais les données disponibles sur les structures en taille des communautés montrent qu'il n'y a pas de discontinuités: s'il existe une relation entre la taille d'une Araignée et celle de ses proies préférentielles, il est clair que les niches réalisables des individus se recouvrent néanmoins de l'un à l'autre. Une structure temporelle nyctémérale pourrait assurer une certaine ségrégation, mais les méthodes utilisées (piégeage, fauchage) ne permettent pas de savoir si les activités dont on prouve le décalage dans le temps sont bien des activités trophiques.

Au total, les structures temporelles n'empêchent pas la coexistence, dans des espaces limités, d'individus de diverses espèces qui pourraient être des compétiteurs.

## 4. RECHERCHE D'UNE INTERPRETATION

### 4.1. Le rôle de la structure de l'habitat

L'observation de distributions spatiales différenciées a conduit de nombreux auteurs à attribuer à la structure de l'habitat –généralement la végétation– une influence déterminante sur le placement des Araignées (DUFFEY, 1962<sup>a,b</sup>, 1963, 1966, 1975; TURNBULL, 1966; COLEBOURN, 1974; GREENQUIST et RÖVNER, 1976; RIECHERT, 1976, 1978; HATLEY, 1978; LUBIN, 1978; UETZ *et al.*, 1978; UETZ, 1979; HATLEY et MacMAHON, 1980; PASQUET et KRAFFT, 1980; BROWN, 1981; ROBINSON, 1981; BULTMAN et UETZ, 1982; SNAZELL, 1982; STEVENSON et DINDAL, 1982; RYPSTRA, 1983).

Cette influence est en réalité très complexe. En effet, la structure de l'habitat comporte trois aspects: la variété des sites qu'elle forme, le nombre des sites de chaque type, leur agencement en une architecture particulière. La variété et le nombre des sites doivent jouer vis-à-vis de la variété et de l'abondance des Araignées, tandis que l'architecture intervient précisément dans le placement des individus.

L'habitat ne joue pas seulement en tant que structure physique: il contribue à la détermination du microclimat, et oriente par ce biais la répartition des animaux. Enfin, il conditionne aussi, directement ou non, la répartition des proies potentielles, et par là celle de leurs prédateurs. Il n'est évidemment pas simple de démêler ces différentes influences.

Selon ENDERS (1973), l'Araignée à toile *Argiope aurantia* sélectionnerait ses emplacements davantage en fonction de la structure de la végétation que du microclimat. En revanche, RIECHERT et TRACY (1975) ont montré l'importance des conditions thermiques dans le choix des sites par l'Agelenidae *Agelenopsis aperta*. En fait, selon les espèces



et les milieux où elles vivent, facteurs structuraux et facteurs microclimatiques peuvent jouer différemment.

Comme le suggèrent les observations de WALDORF (1976), les Araignées se placeraient dans des sites où les proies sont plus fréquentes. Les travaux de RIECHERT et TRACY (1975) et de RIECHERT (1976, 1978) sur *A. aperta* ont de fait révélé une sélection active des sites en fonction non seulement du microclimat, mais aussi de la richesse en proies. De même, MORSE et FRITZ (1982) ont mis en évidence des déplacements des individus de la Thomisidae *Misumena vatia* moins fréquents là où les proies sont plus nombreuses. OLIVE (1982) a montré que les individus d'*Argiope trifasciata* se déplacent d'autant moins souvent et d'autant moins loin que le niveau des ressources trophiques du site où ils se trouvent est élevé.

ROBINSON (1981) a testé l'influence de la seule structure du substrat à l'aide de modules à architecture plus ou moins complexe placés dans un biotope herbacé à buissons. Il a effectivement mis en évidence une certaine variation du choix des sites selon les espèces, mais sans qu'il y ait des différences très tranchées. Il a en outre montré qu'à la fois le nombre des individus et celui des espèces augmentent en fonction de la longueur de support offerte, un résultat qui est à rapprocher de ceux de BULTMAN et UETZ (1982) et de STEVENSON et DINDAL (1982) obtenus avec des Araignées de litières forestières.

L'influence directe de la structure de l'habitat est donc certaine. Son importance relative vis-à-vis des ressources en proies reste controversée, mais il est vrai que les auteurs n'ont pas toujours des approches comparables. GREENSTONE (1984), par exemple, a étudié des assemblages d'Araignées à toile le long de gradients altitudinaux au Costa-Rica et en Californie; ses observations ont montré que la structure de la végétation joue un rôle dans le déterminisme de la diversité des Araignées, et non la disponibilité en proies. Pourtant des études expérimentales ont prouvé que la quantité de celles-ci influe sur la densité de diverses Araignées à toile, ce qui pourrait avoir une incidence sur la diversité de leur assemblage, car toutes les espèces ne réagissent pas avec la même intensité (RYPSTRA, 1983).

#### 4.2. Le rôle de la compétition: réalité ou fiction?

La théorie conduit à supposer que la coévolution des compétiteurs se traduit par un déplacement de caractères: des différences de taille, notamment, doivent s'instaurer, qui conduiraient à l'exploitation de proies de tailles différentes (HUTCHINSON, 1959).

TOFT (1980) a de fait observé une nette divergence de taille chez deux *Linyphia* lorsqu'elles sont syntopiques. BROWN (1981) a également mis en évidence une plus grande divergence de la taille, ainsi que de la hauteur des toiles, chez *Argiope aurantia* et *A. trifasciata* dans les sites à ressources trophiques plus faibles, où la compétition est donc peut-être plus intense.

Pour divers auteurs, cependant, la compétition ne paraît pas pouvoir expliquer la structure des communautés d'Araignées, en tout cas à elle seule (POST et RIECHERT, 1977; TURNER et POLIS, 1979 par exemple). L'analyse du décalage des cycles et des rapports des tailles dans des assemblages assez riches en espèces a en outre montré que les décalages sont bien moins fréquents que ne le prévoit la théorie (MAELFAIT *et al.*, 1980). Cependant, de tels travaux n'apportent que des arguments indirects. Seules des observations éthologiques et surtout des expériences peuvent permettre d'appréhender réellement les phénomènes.

Les expériences tentées jusqu'à présent consistent à modifier les densités ou même à retirer une ou des espèces pour en observer les conséquences sur celles qui restent en place. Les Araignées à toile se prêtent bien à des manipulations de ce type.

Seul SPILLER (1984) a obtenu des résultats mettant en évidence une réelle compétition entre une *Cyclosa* et une *Metepeira*. En revanche, WISE (1981), HORTON et WISE (1981) et RIECHERT et CADY (1983) n'ont pas réussi à déceler des effets de compétition entre diverses espèces à toile géométrique, tandis que la compétition intraspécifique semble plus réelle, quoique généralement faible.

Il faut donc conclure avec WISE (1984) et NENTWIG (1985) que rien ne permet d'affirmer que la compétition interspécifique puisse jouer un rôle majeur dans la structuration des assemblages d'Araignées. Pourtant, il est certain qu'aussi bien l'espace que les disponibilités en proies peuvent être des ressources limitantes (BROWN, 1981; RIECHERT et CADY, 1983; RYPSTRA, 1983; SPILLER, 1984).

#### 4.3. Vers une théorie de la coexistence

De tout ce qui précède ressort la conclusion générale suivante: au sein des assemblages d'Araignées, il existe différents groupes fonctionnels, souvent riches en espèces ayant des caractéristiques écologiques voisines, mais sans qu'il en résulte pour autant une compétition importante, même lorsque les ressources sont limitantes.

Il est essentiel d'apprécier la signification écologique de ce que l'on peut appeler la redondance fonctionnelle des espèces (BLANDIN *et al.*, 1976). Au sein d'un écosystème, le rôle de chaque groupe fonctionnel est avant tout trophique: ses espèces réalisent un certain prélèvement sur une catégorie déterminée de ressources et en transfèrent une fraction définie à telle ou telle catégorie d'espèces exploitantes. La persistance d'un écosystème dans un environnement fluctuant implique que chacune des fonctions de transfert soit en permanence réalisée.

La probabilité que la fonction du groupe soit assurée en dépit des fluctuations du milieu est vraisemblablement d'autant plus grande que ce groupe comprend un plus grand nombre d'espèces à préférends en partie différents. La richesse spécifique apparaît ainsi comme une propriété systémique contribuant aux capacités d'adaptation des biocénoses. Les mécanismes liés à cette plus ou moins grande richesse spécifique des groupes fonctionnels et qui intègrent les stratégies démographiques des différentes espèces constituent ainsi des stratégies adaptatives à l'échelle des systèmes plurispécifiques, ou *stratégies cénotiques* (BLANDIN *et al.*, 1976).

Dans une perspective évolutionniste, il est alors important de comprendre comment peut s'accroître la richesse spécifique des groupes fonctionnels en même temps que sont restreints les phénomènes compétitifs (fig. 12).

Les processus de fragmentation des écosystèmes et la réorganisation des réseaux trophiques qui en résulte sont sans doute la cause principale de la multiplication des espèces (LAMOTTE et BLANDIN, 1985). Celles-ci peuvent être fonctionnellement redondantes tout en ayant divergé par quelques aspects, notamment du fait des phénomènes de fondation. La réextension des écosystèmes fragmentés ou la dispersion des espèces peuvent conduire localement à la formation de nouveaux assemblages en groupes fonctionnels enrichis en espèces. Cet enrichissement est toutefois limité par les contraintes propres aux systèmes dont les groupes fonctionnels font partie. En effet, plus la richesse spécifique est grande, plus les effectifs par espèce sont limités. Les espèces à effectifs trop faibles auraient alors une forte probabilité d'extinction. S'il diminue ainsi les probabilités de survie des espèces considérées séparément, l'enrichissement spécifique peut en revanche accroître la probabilité de persistance des biocénoses, en favorisant les phénomènes de relai entre espèces redondantes mais à potentialités adaptatives différentes (BLANDIN, 1980b). Par conséquent la richesse spécifique d'un groupe fonctionnel ne dépend pas seulement de l'équilibre entre taux d'immigration et taux d'extinction (Mac ARTHUR et WILSON, 1967), mais aussi du compromis s'établissant entre l'accroissement de la probabilité de survie du système et celui de la probabilité d'extinction des espèces.

Par définition, la niche fondamentale d'une espèce susceptible de s'insérer dans un groupe fonctionnel doit être largement chevauchante vis-à-vis des niches des espèces déjà en place. Cependant des phénomènes de compétition ne risquent d'apparaître que s'il y a une probabilité élevée de co-occurrence entre individus immigrants et autochtones dans un même volume d'espace-temps, que l'on peut définir ici comme la partie commune des niches réalisables. Toutefois, une compétition par interférence directe n'aura lieu, éven-

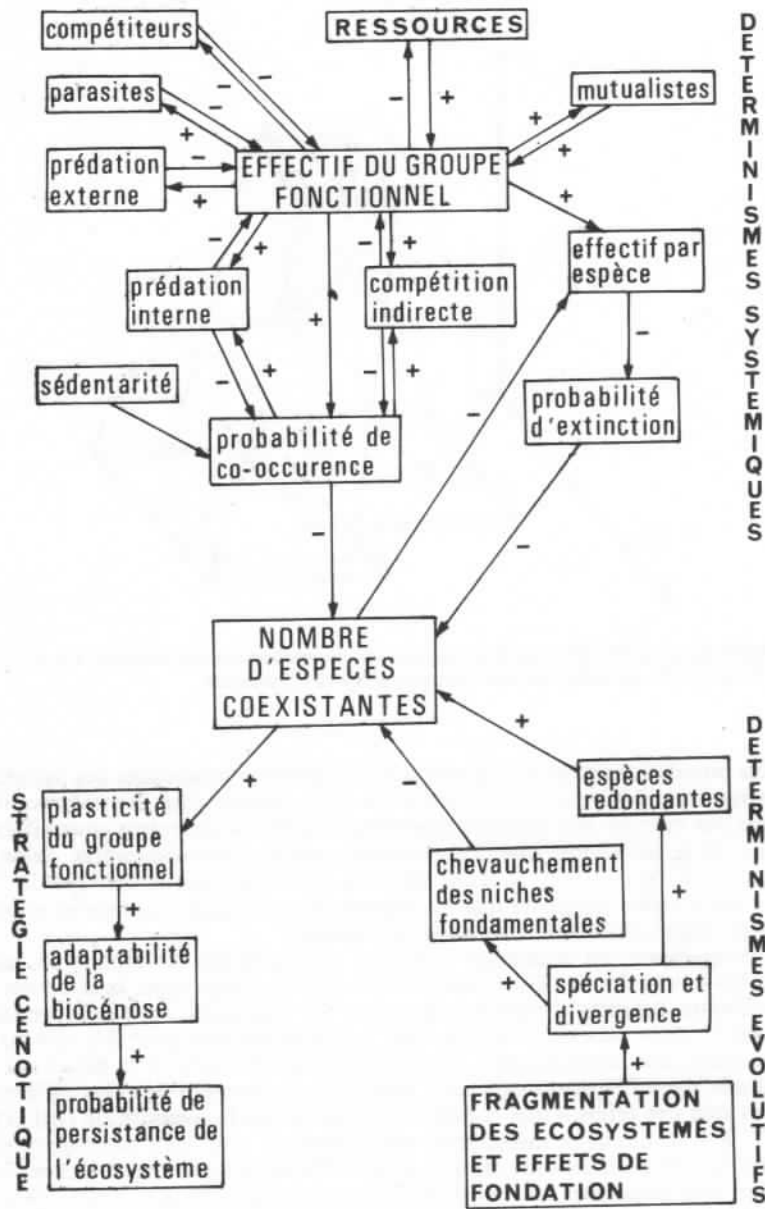


Fig. 12. Déterminisme du nombre des espèces coexistant dans un groupe fonctionnel.

tuellement, que lorsque les niches réalisées sont effectivement incluses dans ce volume (fig. 13).

L'interférence peut provoquer le retrait d'un des protagonistes hors de l'espace-temps commun, soit la prédation de l'un sur l'autre. La sommation de ces phénomènes à

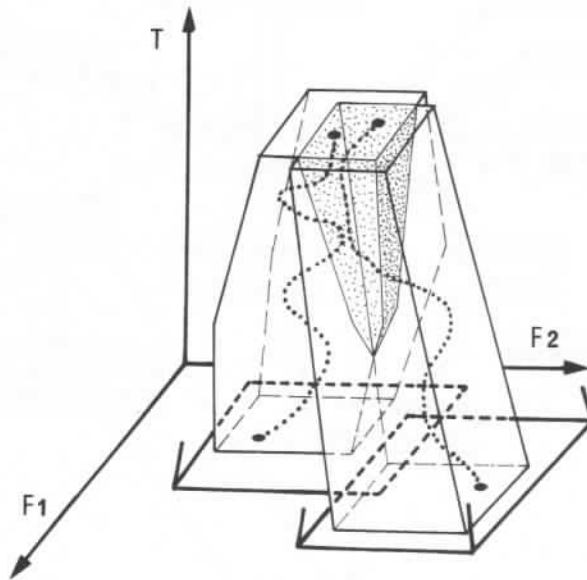


Fig. 13. Relations entre les niches de deux espèces fonctionnellement redondantes. F1 et F2: facteurs du milieu. T: temps. En pointillé: volume commun au niches réalisables.

l'échelle des populations peut se traduire par une sélection progressive des individus dont les comportements réduisent la probabilité de co-occurrence dans des volumes d'espace-temps petits par rapport aux volumes vitaux individuels. Ce processus pourrait expliquer l'importance de la sédentarité chez les Araignées, même réputées errantes. Selon les travaux de NAKAMURA (1982), il serait renforcé par le fait que la tactique du "sit-and-wait" est d'autant plus fréquente que les ressources exploitables sont moins abondantes, ceci pour des raisons d'allocation optimale de l'énergie.

Si la compétition est seulement indirecte, par réduction réciproque de ressources trophiques limitantes, les conséquences peuvent être du même type, la sélection portant sur les individus capables d'exploiter des flux de ressources aussi indépendants que possible dans l'espace ou dans le temps. Ceci sera d'autant plus probable que les espèces ont acquis, avant leur regroupement, des préférences distincts. A la limite une répartition structurée dans l'espace-temps peut résulter exclusivement de cette différenciation préalable, et non des effets d'une coévolution orientée par la compétition (BRADLEY et BRADLEY, 1985). Les deux mécanismes aboutissent en tout cas à des situations où les phénomènes de compétition sont rares et donc difficiles à mettre en évidence. Les parts relatives des deux processus doivent donc être encore plus délicates à déterminer. Il est certainement abusif de vouloir tout expliquer par le "fantôme de la compétition passée" (CONNELL, 1980), mais son rôle ne doit pas pour autant être rejeté *a priori*.

Par ailleurs, parasites prédateurs et compétiteurs, en réduisant les populations d'Araignées, limitent les risques de co-occurrence et donc favorisent la coexistence (fig. 12). On retrouve là une notion introduite par PAINE (1966). Chez les Araignées, un phénomène particulier s'y surajoute, que l'on peut appeler la prédation interne, qu'elle soit intra- ou interspécifique: les interférences se traduisent ici à la fois par une réduction du nombre des Araignées potentiellement compétitrices et par une réduction du prélèvement sur les autres proies, ce qui peut en atténuer le caractère limitant. Compte-tenu du

rendement écologique de croissance, qui est de l'ordre de 0,33 chez les Araignées, cette consommation des Araignées par elles-mêmes peut atteindre un maximum de 25% de leur production totale, ce qui est considérable (BLANDIN et CELERIER, 1981).

## 5. CONCLUSION GENERALE

Les Araignées offrent d'excellentes conditions pour étudier les problèmes de structure des communautés. Nombreuses, variées, fréquemment sédentaires, elles permettent en effet d'analyser avec beaucoup de finesse la distribution des individus à différentes échelles d'espace et de temps.

Très vite, certains écologistes ont fait appel à la compétition pour expliquer les ségrégations spatio-temporelles observées (TRETZEL, 1955, KESSLER-GESCHIERE, 1971, SCHAEFFER, 1972 par exemple), tandis que d'autres accordaient surtout de l'importance à la structure de l'habitat ou au microclimat. De façon générale, les analyses d'assemblages d'Araignées ont mis en évidence des groupes d'espèces fonctionnellement redondantes ayant néanmoins un degré de coexistence élevé. En revanche, la plupart des expériences cherchant à mettre en évidence des phénomènes de compétition n'ont pu y réussir.

Les Araignées conduisent ainsi à élargir le cadre trop étroit des théories antérieures, en donnant toute son importance au concept de redondance fonctionnelle et en obligeant à réfléchir à la signification adaptative de la richesse spécifique en tant que propriété systémique des biocénoses. C'est donc désormais à une théorie de la coexistence qu'il faut travailler, en prenant en compte les mécanismes qui favorisent ou au contraire limitent la co-occurrence de compétiteurs potentiels dans des volumes d'espace-temps restreints. Dans cette perspective, l'étude éthologique des relations interindividuelles est indispensable (PASQUET et LEBORGNE, 1985) à condition, pour être vraiment fructueuse, de s'intégrer à des analyses très rigoureuses de la structure spatio-temporelle des groupes fonctionnels, analyses qui, tout compte fait, sont encore trop peu nombreuses.

*Remerciements.* Les résultats relatifs aux Araignées de Lamto ont été acquis dans le cadre d'un programme P.B.I. dirigé par le Professeur M. LAMOTTE, que je remercie pour l'intérêt qu'il n'a cessé de porter à mes recherches. Je remercie également le Dr. J.J. GEOFROY et le Dr. T. CHRISTOPHE auxquels sont dues les données sur les Araignées d'une forêt du Massif de Fontainebleau. Le Dr. I. GARAY et le Dr. J. CANCELA DA FONSECA ont fait d'utiles commentaires sur le manuscrit.

## BIBLIOGRAPHIE

- ABRAHAM, B.J., 1983. Spatial and temporal patterns in a sagebrush steppe spider community (Arachnida: Araneae). *J. Arachnol.*, 11: 31-50.
- ALBERT, R., 1976a. Zusammensetzung und Vertikalverteilung der Spinnenfauna in Buchenwäldern des Solling. *Faun.-ökol. Mitt.*, 5: 65-80.
- ALBERT, R., 1976b. Struktur und Dynamik der Spinnenpopulationen in Buchenwäldern des Solling. *Verhandlungen des Gesellschaft für Ökologie*, Göttingen: 83-91.
- BALOGH, J., & J. LOKSA, 1948. Quantitative-biozoologische untersuchung der Arthropoden Welt Ungarischer Sandgebiete. *Arch. biol. Hung.*, 18: 65-100.
- BLANDIN, P., 1980a. Quelques aspects de la prédation des Batraciens et Reptiles sur les Araignées dans les savanes de Lamto (Côte-d'Ivoire). *8 Internat. Arachnol. Kongress*, Wien, 1980: 177-181.
- BLANDIN, P., 1980b. Evolution des écosystèmes et stratégies cénotiques. In: BARBAULT, R., P. BLANDIN, & J.A. MEYER, eds., *Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives*. Maloine, Paris: 221-235.
- BLANDIN, P., R. BARBAULT & C. LECORDIER, 1976. Réflexions sur la notion d'écosystème: le concept de stratégie cénotique. *Bull. Ecol.*, 7 (1): 391-410.
- BLANDIN, P. & M.L. CELERIER, 1981. Les Araignées des savanes de Lamto (Côte-d'Ivoire). Organisation des peuplements, bilans énergétiques, place dans l'écosystème. *Pub. Lab. Zool. E.N.S.*, 21: 586 p. (2 fasc.).

- BLANDIN, P., T. CHRISTOPHE, I. GARAY & J.J. GEOFFROY, 1980. Les Arachnides et Myriapodes prédateurs en forêt tempérée. In: PESSON, P., éd., *Actualités d'écologie forestière. Sol, flore, faune*, Gauthier-Villars, Paris: 477-506.
- BRADLEY, R.A. & D.W. BRADLEY, 1985. Do non-random patterns of species in niche space imply competition. *Oikos*, 45 (3): 443-446.
- BROWN, K.M., 1981. Foraging ecology and niche partitioning in orbweaving spiders. *Oecologia* (Berl.) 50: 380-385.
- BULTMAN, T.L. & G.W. UETZ, 1982. Abundance and community structure of forest floor spiders following litter manipulation. *Oecologia* (Berl.), 55: 34-41.
- CANARD, A., 1984a. Données sur la distribution spatio-temporelle des Theridiidae des landes armoricaines. *Revue Arachnologique*, 5 (4): 169-183.
- CANARD, A., 1984b. *Contribution à la connaissance du développement, de l'écologie et de l'écophysiologie des Aranéides de landes armoricaines*. Thèse Doct. Sc., Université de Rennes I: 389 p.
- CHRISTOPHE, T. & P. BLANDIN, 1977. The spider community in the litter of a coppiced chestnut woodland (Forêt de Montmorency, Val-d'Oise, France). *Bull. Br. arachnol. Soc.*, 4 (3): 132-140.
- CHRISTOPHE, T., J.M. PLAIS & P. BLANDIN, 1979. L'écologie des populations et des peuplements d'Araignées en Europe depuis 1953: une bibliographie analytique. *Revue Arachnologique*, 2 (2): 45-86.
- COLEBOURN, P.H., 1974. The influence of habitat structure on the distribution of *Araneus diadematus* Clerck. *J. Anim. Ecol.*, 43: 401-409.
- CONNELL, J.H., 1980. Diversity and coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35: 131-138.
- CURTIS, D.J. & E. BIGNAL, 1980. Variations in peat bog spider communities related to environmental heterogeneity. 8 *Intern. Arachnol.-Kongress*, Wien, 1980: 81-86.
- DABROWSKA-PROT, E. & J. LUCZAC, 1968. Spiders and mosquitoes of the ecotone of alder forest (*Carici-elongata-alnetum*) and oak-pine forest (*Pino-quercetum*). *Ekol. Pol.*, 16: 461-483.
- DONDALE, C.D., 1977. Life histories and distribution patterns of hunting spiders (Araneida) in an Ontario meadow. *J. Arachnol.*, 4: 73-93.
- DUFFEY, E., 1962a. A population study of spiders in limestone grassland. Description of study area, sampling methods and population characteristics. *J. Anim. Ecol.*, 31: 571-599.
- DUFFEY, E., 1962b. A population study of spiders in limestone grassland. The field-layer fauna. *Oikos*, 13: 15-34.
- DUFFEY, E., 1963. Ecological studies on the spider fauna of the Malham Tarn Area. *Field Studies*, 1 (5): 1-23.
- DUFFEY, E., 1966. Spider ecology and habitat structure. *Senck. biol.*, 47 (1): 45-49.
- DUFFEY, E., 1975. Habitat selection by spiders in man-made environments. *Proc. 6th. Arachn. Congr.*, 1974: 53-67.
- ENDERS, F., 1973. Selection of habitat by the spider *Argiope aurantia* (Araneidae). *Amer. Midl. Natur.*, 90 (1): 47-55.
- GABBUTT, P.D., 1956. The spiders of an oak wood in South-east Devon. *Ent. Mon. Mag.*, 42: 351-358.
- GEOFFROY, J.J., T. CHRISTOPHE, S. MOLFETAS & P. BLANDIN, 1981. Etude d'un écosystème forestier mixte. III. Traits généraux du peuplement de Macroarthropodes édaphiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 18 (1): 39-58.
- GERTSCH, W.J. & S.E. RIECHERT, 1976. The spatial and temporal partitioning of a desert spider community, with description of new species. *American Museum Novitates*, 2604: 1-25.
- GILLON, Y. & D. GILLON, 1967. Méthodes d'estimation des nombres et des biomasses d'Arthropodes en savane tropicale. In: PETRUSEWICZ, K., éd. *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, II, Warsawa: 519-543.
- GREENQUIST, E.A. & J.A. ROVNER, 1976. Lycosid spiders on artificial foliage: stratum choice, orientation preferences and prey wrapping. *Psyche*, 83 (2): 196-209.
- GREENSTONE, M.H., 1984. Determinants of web spider species diversity: vegetation structural Lycosidae) in the San Francisco Bay region and its implication for the pattern of resource partitioning of the genus. *Amer. Midl. Natur.*, 104: 305-311.
- GREENSTONE, M.H., 1984. Determinants of web spider species diversity: vegetation structure diversity vs. prey availability. *Oecologia* (Berl.), 62: 299-304.
- HATLEY, C., 1978. *The role of vegetation architecture in determining spider community organization*. Thesis. Utah State University, Logan, Utah, U.S.A.

- HATLEY, C. & J.A. MacMAHON, 1980. Spider community organization: seasonal variation and the role of vegetation architecture. *Environ. Entomol.*, 9: 632-639.
- HORTON, C.C. & D.H. WISE, 1983. The experimental analysis of competition between two syntopic species of orb-web spiders (Araneae: Araneidae). *Ecology*, 64 (4): 929-944.
- HOWELL, J.O. & R.L. PIENKOWSKI, 1971. Spider populations in Alfalfa, with notes on spider prey and effect of harvest. *Journal of Economic Entomology*, 64 (1): 163-168.
- HUHTA, V., 1965. Ecology of spiders in the soil and litter of Finnish forests. *Ann. Zool. Fenn.*, 2: 260-308.
- HUTCHINSON, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Amer. Nat.*, 93: 145-159.
- JAKSIC, F.M., 1981. Use and abuse of the term "guild" in ecological studies. *Oikos*, 37: 397-400.
- JANETOS, A.C., 1980. *Foraging tactics of two guilds of web-spinning spiders*. Ph.D., Princeton University: 117 p.
- JOCQUE, R., 1973. The spider fauna of adjacent woodland areas with different humus types. *Biol. Jaarboek*, 41: 153-179.
- KESSLER-GESCHIERE, A.M., 1971. Distribution and interspecific competition of congeneric spiders in a series of marshy habitats. *Arachnol. Congres. Internat.*, V, Brno, 1971: 151-158.
- KOPONEN, S., 1972. On the spiders of the ground layer of a pine forest in Finnish Lapland, with notes on their diurnal activity. *Rep. Kevo Subartic Stat.*, 9: 32-34.
- LAMOTTE, M. & P. BLANDIN, 1985. La transformation des écosystèmes, cadre et moteur de l'évolution des espèces. In: BULLINI, L., M. FERRAGUTI, F. MONDELA & A. OLIVERIO, eds. *La vita e la sua storia. Stato e prospettive degli studi di genetica*. Scientia, Milan: 161-190.
- LOR, S.L., 1978. *Ecologie des populations d'Arthropodes des rizières irriguées de la région de Bouaké (Côte-d'Ivoire), en considérant particulièrement Sevipophaga melanoclista (Lep. Pyralidae) et les araignées*. Thèse Doct. Ing., Université Paris VI: 150 p.
- LUBIN, Y.D., 1978. Seasonal abundance and diversity of web-spinning spiders in relation to habitat structure on Barro Colorado Island, Panama. *J. Arachnol.*, 6: 31-51.
- LUCZAC, J., 1959. The community of spiders of the ground flora of pine forest. *Ekol. Pol.*, sér. A, 7 (11): 285-313.
- MacARTHUR, R.H. & E.O. WILSON, 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MacMAHON, J.A., D.J. SCHIMPF, D.C. ANDERSEN, K.G. SMITH & R.L. BAYN Jr., 1981. An organism-centered approach to some community and ecosystem concepts. *J. theor. Biol.*, 88: 287-307.
- MAELFAIT, J.P., J. BAERT, J. HUBLE & A. DE KIMPE, 1980. Life cycle timing, microhabitat preference and coexistence of spiders. *8 Internat. Arachnol.-Kongress*, Wien, 1980: 69-73.
- MANSOUR, F., M. WYSOKI & W.H. WHITCOMB, 1985. Spiders inhabiting avocado orchards and their role as natural enemies of *Boarmia selenaria* Schiff. (Lepidoptera: Geometridae) larvae in Israel. *Acta Oecologia, OEcol. Appl.*, 6 (4): 315-321.
- MORSE D.H. & R.S. FRITZ, 1982. Experimental and observational studies of patch choice at different scales by the crab spider *Misumena vatia*. *Ecology*, 63 (1): 172-182.
- NAKAMURA, K., 1982. Prey capture tactics of spiders: an analysis based on a simulation model for spider's growth. *Res. Popul. Ecol.*, 24: 302-317.
- NENTWIG, M., 1982. Epigeic spiders, their potential prey and competitors: relation between size and frequency. *Oecologia* (Berl.), 55: 130-136.
- NENTWIG, W., 1985. Prey analysis of four species of tropical orb-weaving spiders (Araneae-Araneidae) and a comparison with araneids of the temperate zone. *Oecologia* (Berl.), 66: 580-594.
- OLIVE, C.W., 1982. Behavioral response of a sit-and-wait predator to spatial variation in foraging gain. *Ecology*, 63: 912-920.
- PAINE, R.L., 1966. Food web complexity and species diversity. *Amer. Nat.*, 100: 65-75.
- PASQUET, A. & B. KRAFFT, 1980. Relations entre la végétation, la répartition des proies potentielles et les sites de construction des toiles par les Araignées. *8 Internat. Arachnol.-Kongress*, Wien, 1980: 145-150.
- PASQUET, A. & R. LEBORGNE, 1985. Partage de l'espace chez quelques espèces d'araignées solitaires: approche éthologique. *Bull. Ecol.*, 16 (1): 89-93.
- PLANQUETTE, P., 1972. *Les peuplements de divers arbustes (Piliostigma thonningii, Crossopteryx febrifuga, Cussonia barteri) dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire)*. Thèse Doct. 3ème Cycle, Université Paris VI: 122 p.

- POST, W.M. III & S.E. RIECHERT, 1977. Initial investigation into the structure of spider communities. *J. Anim. Ecol.*, 46: 729-749.
- RIECHERT, S.E., 1976. Web-site selection in the desert spider *Agelenopsis aperta*. *Oikos*, 27: 311-315.
- RIECHERT, S.E., 1978. Energy based territoriality in populations of the desert spider *Agelenopsis aperta* (Gertsch). *Symp. Zool. Soc. Lond.*, N.º 42: 211-222.
- RIECHERT, S.E. & A.B. CADY, 1983. Patterns of resource use and tests for competitive release in a spider community. *Ecology*, 64 (4): 899-913.
- RIECHERT, S.E. & C.R. TRACY, 1975. Thermal balance and prey availability: bases for a model relating web-site characteristics to spider reproductive success. *Ecology*, 56 (2): 265-284.
- ROBINSON, J.V., 1981. The effects of architectural variation in habitat on a spider community: an experimental field study. *Ecology*, 62 (1): 73-80.
- ROOT, R.B., 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.*, 37: 317-350.
- RYPSTRA, A.L., 1983. The importance of food and space in limiting web-spider densities; a test using field enclosure. *Oecologia* (Berl.), 59: 312-316.
- SALT, G.W., ed., 1984. *Ecology and evolutionary Biology. A round table on research*. The University of Chicago Press, Chicago: 130 pp.
- SCHAEFER, M., 1972. Ökologische Isolation und die Bedeutung des Konkurrenzfaktors am Beispiel der Verteilungsmusters der Lycosiden einer Küstenlandschaft. *Oecologia* (Berl.), 9: 171-202.
- SIMBERLOFF, D., 1984. The great god of competition. *The Sciences*, 24 (4): 17-22.
- SNAZELL, R., 1982. Habitat preference of some spiders on heathland in Southern England. *Bull. Br. arachnol. Soc.*, 5 (8): 352-360.
- SPILLER, D.A., 1984. Competition between two spider species: experimental field study. *Ecology*, 65 (3): 909-919.
- STEVENSON, B.G. & D.L. DINDAL, 1982. Effects of leaf shape on forest litter spiders: community organization and microhabitat selection of immature *Enoplognatha ovata* (Clerk) (Theridiidae). *J. Arachnol.*, 10: 165-178.
- TOFT, S., 1976. Life-histories of spiders in a danish beech wood. *Natura Jutlandica*, 19: 5-40.
- TOFT, S., 1980. Body size relations of sheet-web spiders in danish *Calluna* heaths. *8 Internat. Arachnol.-Kongress*, Wien, 1980: 161-164.
- TRETZEL, E., 1955. Intragenerische Isolation und interspezifische Konkurrenz bei Spinnen. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 44: 43-162.
- TURNBULL, A.L., 1960. The spider population of a stand of oak (*Quercus robur* L.) in Wytham Wood, Berks., England. *Can. Entomol.*, 92: 110-124.
- TURNBULL, A.L., 1966. A population of spiders and their potential prey in an overgrazed pasture in eastern Ontario. *Can. J. Zool.*, 44: 557-583.
- TURNBULL, A.L., 1973. Ecology of the true spiders (Araneomorphae). *Ann. Rev. Entomol.*, 18: 305-348.
- TURNER, M., 1979. Diet and feeding phenology of the green lynx spider, *Peucetia viridans* (Araneae: Oxyopidae). *J. Arachnol.*, 7: 149-154.
- TURNER, M. & G.A. POLIS, 1979. Patterns of coexistence in a guild of raptorial spiders. *J. Anim. Ecol.*, 48: 509-520.
- UETZ, G.W., 1975. Temporal and spatial variation in species diversity of wandering spiders (Araneae) in deciduous forest litter. *Environ. Ent.*, 4 (5): 719-724.
- UETZ, G.W., 1977. Coexistence in a guild of wandering spiders. *J. Anim. Ecol.*, 46: 531-542.
- UETZ, G.W., 1979. The influence of variation in litter habitats on spider communities. *Oecologia* (Berl.), 40: 29-42.
- UETZ, G.W., A.D. JOHNSON & D.W. SCHEMSKE, 1978. Web placement, web structure and prey capture in orb-weaving spiders. *Bull. Br. arachnol. Soc.*, 4: 141-148.
- VLIJM, L. & A. KESSLER-GESCHIERE, 1967. The phenology and habitat of *Pardosa monticola*, *P. nigriceps* and *P. pullata* (Araneae). *J. Anim. Ecol.*, 36: 31-56.
- VOGEL, B.R., 1972a. Sympatric occurrence of some *Pardosa* species (Araneae: Lycosidae). *The Armadillo Papers* 6: 1-12.
- VOGEL, B.R., 1972b. Apparent niche sharing of two *Pardosa* species (Araneae: Lycosidae). *The Armadillo Papers*, 7: 1-13.
- VUATTOUX, R., 1968. Le peuplement du palmier rônier (*Borassus aethiopum*) d'une savane de Côte-d'Ivoire. *Ann. Université Abidjan*, sér. E (Ecologie), 1 (1): 1-138.



- WALDORF, E.S., 1976. Spider size, microhabitat selection and use of food. *Amer. Midl. Natur.*, 96 (1): 77-87.
- WILLIAMS, G., 1962. Seasonal and diurnal activity of harvestmen (Phalangida) and spiders (Araneida) in contrasted habitats. *J. Anim. Ecol.*, 31: 23-42.
- WISE, D.H., 1981. Inter- and intraspecific effects of density manipulations upon females of two orb-weaving spiders (Araneae, Araneidae). *Oecologia (Berl.)*, 48: 252-256.
- WISE, D.H., 1984. The role of competition in spider communities: insights from field experiments with a model organism. In: STRONG, D.R., Jr., D. SIMBERLOFF, L.G. ABELE & A.B. THISTLE, eds. *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*, Princeton University Press, Princeton.

## SUMMARY

After some comments on the concept of spatio-temporal structure, and a discussion of community, guild and functional group concepts as used in spider ecology, various empirical data on horizontal, vertical and temporal distribution of spiders are presented. Within functional groups and between them, there is generally a large overlap of species niches. In many cases, ecologically equivalent species coexist in space and time, despite of some differences in microhabitat preferences.

The roles of habitat structure and competition in the structuration of spider communities are discussed in the light of recent works. Most of experimentations failed to prove the actual existence of interspecific competition. Therefore, a general theory of coexistence is needed: some suggestions are made to progress towards this goal.

**Key-words:** Spiders - Community - Guild - Functional group - Niche - Spatio-temporal structure - Size - Coexistence - Competition - Habitat structure - Adaptative strategies - Evolution.

**Mots-clés:** Araignées - Communauté - Guilde - Groupe fonctionnel - Niche - Structure spatio-temporelle - Taille - Coexistence - Competition - Structure de l'habitat - Stratégies adaptatives - Evolution.