

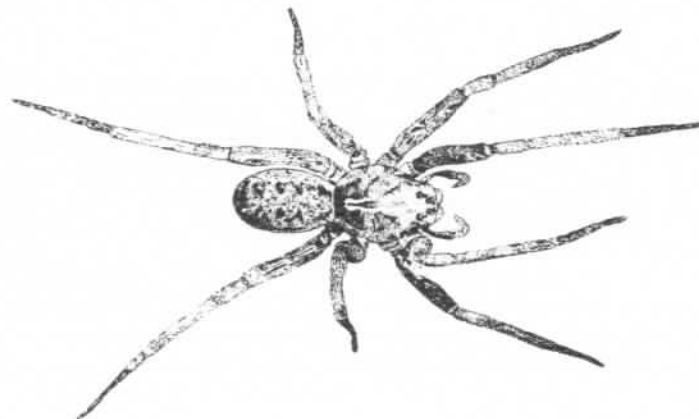
ISSN 0398-4346

REVUE ARACHNOLOGIQUE

Tome 8, fasc. 5

paru le 25 juin 1989

P. BLANDIN et M.-L. CÉLÉRIER — Cycle biologique et dynamique de population d'une araignée de savane tropicale, *Anahita aculeata* (Simon, 1897) (Araneae, Ctenidae).



J.C. LEDOUX IMPRIMEUR-EDITEUR 30390 ARAMON (FRANCE)

Cycle biologique et dynamique de population d'une araignée de savane tropicale, *Anahita aculeata* (Simon, 1897) (Araneae, Ctenidae)

par Patrick BLANDIN et Marie-Louise CÉLÉRIER*

Abstract

Rearing experiments allowed to characterize the development of *A. aculeata* after the emergence from the egg-sac, and also quantitative patterns of the reproduction. The results allowed to interpret the field data from a population which was sampled in a yearly burnt savannah. A model of the population's kinetics is presented. The effects of some mortality factors (fire, predation) are discussed.

Résumé

Le développement de *A. aculeata* après la sortie du cocon et les aspects quantitatifs de sa reproduction ont été caractérisés à l'aide d'élevages. Les résultats ont permis d'interpréter les données relatives à une population échantillonnée dans une savane brûlée annuellement. Un modèle de la cinétique de la population est proposé. Le rôle de certains facteurs de mortalité (feux de brousse, prédation) est discuté.

1. Introduction

L'analyse quantitative du peuplement d'araignées de la savane de Lamto, en Côte d'Ivoire, a montré que les Ctenidae en sont une composante importante: en savane brûlée chaque année, cette famille représente en moyenne plus de 7% de la biomasse du peuplement, venant au troisième rang après les Lycosidae et les Salticidae (BLANDIN & CÉLÉRIER, 1981).

* Manuscrit reçu le 12 février 1987. Adresse des auteurs: Laboratoire de Zoologie (U.A. 258 du C.N.R.S.), Ecole Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris cedex 05.

Dans la région de Lamto, les Ctenidae sont représentés en forêt surtout par le genre *Africactenus*; les espèces du genre *Ctenus*, de très grande taille, sont rares et présentes surtout dans des zones de savane protégées des feux et, sans doute, dans les savanes très boisées. En savane herbeuse, la famille est essentiellement représentée par des espèces du genre *Anahita*: *A. aculeata* (Simon, 1897), *A. blandini* Benoit, 1977 et *A. pygmea* Benoit, 1977. Des trois espèces, *A. aculeata* est la plus importante d'un point de vue quantitatif, du fait à la fois de son abondance et de sa taille. En outre, elle semble avoir une large répartition d'ouest en est dans les savanes préforestières septentrionales (BLANDIN, 1983), tandis que les deux autres espèces ne sont actuellement connues que de Lamto. Il est donc intéressant de consacrer à *A. aculeata* des études détaillées sur son cycle biologique, sa dynamique de population et son budget énergétique.

Une première étude qualitative et quantitative du cycle biologique a déjà été publiée (CÉLÉRIER & BLANDIN, 1977), mais de nouveaux élevages et une analyse approfondie des échantillons recueillis sur le terrain ont permis d'obtenir des données bien plus complètes et détaillées. Le présent travail en constitue la synthèse.

2. Milieu, matériel et méthodes

2.1. Milieu

Les savanes de Lamto sont situées en Côte d'Ivoire, par 6°13'N et 5°02'W. D'un point de vue biogéographique, ce sont des savanes guinéennes situées au contact de la forêt tropicale dense. Le climat et la végétation ont été décrits par ailleurs (CÉSAR & MENAUT, 1974; LAMOTTE, 1975; LECORDIER, 1975).

La saison sèche s'étend de novembre ou décembre à la fin février, la saison des pluies de mars à novembre, avec, certaines années, une nette réduction des précipitations, de sorte que l'on distingue une grande et une petite saison des pluies (mars-juillet et septembre-novembre respectivement).

Les savanes se répartissent en deux types principaux, entre lesquels existent de nombreux intermédiaires: la savane herbeuse et la savane arbustive dense. Leur cycle annuel est fortement influencé par les feux de brousse, qui détruisent la plus grande partie de la strate herbacée en janvier. La végétation commence à repousser peu après et sa biomasse s'accroît jusque vers novembre. Les herbes poussent par touffes séparées, mais elles se rejoignent et forment alors un couvert dense. Le déroulement de ce cycle s'accompagne de fortes variations des conditions microclimatiques à la surface du sol.

2.2. L'espèce *Anahita aculeata* (Simon, 1897)

A. aculeata est une espèce assez grande dont le corps peut atteindre près de 15 mm de long chez certaines femelles adultes. Le tableau I fournit des données relatives à la longueur du céphalothorax chez les adultes des deux sexes, d'après des animaux capturés sur le terrain. La longueur du corps se situe généralement entre 9 et 11 mm.

L'espèce peut être facilement reconnue par une ornementation caractéristique (CÉLÉRIER & BLANDIN, 1977). Celle-ci se constitue progressivement à partir du pre-

Sexe	Nombre de mesures	Valeurs extrêmes observées (mm)	Moyenne de L (mm)	Erreur-standard de la moyenne
Fem.	314	3,35-6,50	4,81	0,03
Mâles	135	3,35-5,12	4,29	0,04

Tableau I. — Longueur (L) du céphalothorax chez les adultes de *Anahita aculeata* capturés dans la nature.

mier stade sorti du cocon et aucune confusion n'est possible avec les espèces du genre qui vivent dans les mêmes biotopes. Les individus de *A. aculeata* peuvent donc être extraits facilement des échantillons, ce qui permet des analyses démographiques.

2.3. Méthodes d'échantillonnage

Les techniques employées sont celles initialement utilisées au Mont Nimba par LAMOTTE (1946) et LAMOTTE et ROY (1962), puis à Lamto par Y. et D. GILLON (1967). Il s'agit de récoltes manuelles sur des surfaces délimitées par différents systèmes selon leurs dimensions. Dans le présent travail, nous utiliserons principalement les résultats de relevés effectués au hasard sur des surfaces unitaires de 25 m² et 10 m², entre octobre 1964 et avril 1966, dans des savanes herbeuses brûlées chaque année (tab. II).

Date	25 m ²	10 m ²	Date	25 m ²	10 m ²	Date	25 m ²	10 m ²
8.10.64	3	1	9.02.65	7	2	17.08.65	6	1
9.10.64	2	1	10.02.65	6	2	18.08.65	—	2
10.10.64	2	1	9.03.65	6	2	19.08.65	—	1
12.10.64	—	1	10.03.65	6	2	14.09.65	6	2
17.11.64	3	1	11.03.65	—	2	15.09.65	—	2
18.11.64	5	1	12.03.65	—	2	12.10.65	6	2
19.11.64	6	1	5.04.65	—	2	13.10.65	—	2
15.12.64	6	1	6.04.65	6	2	9.11.65	6	2
16.12.64	6	1	11.05.65	6	2	10.11.65	—	2
17.12.64	6	1	12.05.65	—	2	16.12.65	6	—
18.12.64	—	1	15.06.65	6	2	13.01.66(3)	6	—
19.01.65(1)	6	1	16.06.65	—	2	14.01.66(4)	6	—
20.01.65	6	1	13.07.65	6	2	18.02.66	6	—
21.01.65(2)	6	1	14.07.65	—	2	16.03.66	6	—
22.01.65	—	1						

Tableau II. — Relevés de 25 m² et 10 m² effectués de 1964 à 1966 en savane brûlée chaque année. — (1): lendemain du feu. — (2): relevés effectués en savane non brûlée, représentant l'état du milieu avant le feu. — (3): avant le feu. — (4): après le feu.

A de nombreuses reprises, les relevés de 25 m² ont été réalisés par une équipe de 12 collecteurs à raison de 6 par jour, entre 7 h et 13 h. Dans le même temps, une équipe de 4 personnes effectuait un seul relevé de 10 m². Y. et D. GILLON (1967) ont montré qu'en ce qui concerne les araignées, seul le premier relevé de 25 m² a, en moyenne, la même précision que le relevé de 10 m², l'efficacité de la récolte diminuant ensuite du fait de la fatigue.

On a pu cependant montrer que la collecte est pratiquement exhaustive à partir d'une certaine taille, lorsque la longueur céphalothoracique approche de 3 mm, ce qui correspond à une longueur totale de l'ordre de 5 à 7 mm selon les espèces (BLANDIN & CÉLÉRIER, 1981). Afin d'exploiter au mieux les échantillons, les longueurs céphalothoraciques L de tous les individus récoltés ont été mesurées. Les estimations de densité sont valables pour les animaux les plus grands (L supérieure ou égale à 2,75 mm); toutefois, pour plus de sécurité, nous n'avons pas tenu compte des trois derniers relevés de 25 m² des séries journalières de six, sauf pour le dénombrement des adultes et des subadultes, toujours bien récoltés en raison de leur grande taille.

Outre les relevés de 25 m² et 10 m², nous avons utilisé les relevés de 100 m² effectués de 1962 à 1964 en savane brûlée chaque année (tab. III). Ces relevés ont été faits selon la même procédure que ceux de 25 m², mais avec davantage de récolteurs. Nous les avons utilisés uniquement pour estimer les densités des adultes, qui ont toujours une taille suffisante pour avoir été correctement collectés.

Année	JAF	JPF	F	M	A	M	J	Jl	A	S	O	N	D
1962	2	0	1	4	4	4	4	5	2	4	4	4	4
1963	5	0	3	4	3	3	4	2	3	1	0	0	0
1964	3	8	7	7	2	4	0	4	2	0	0	0	0

Tableau III. — Relevés de 100 m² utilisés pour les calculs de densité de 1962 à 1964. JAF: janvier, en l'absence de feu; JPF: janvier, après les feux.

2.5. Méthodes d'élevage

Les élevages ont été réalisés de façon continue de 1971 à 1977 avec des animaux récoltés par nous-même ou envoyés régulièrement de la station de Lamto.

Les araignées sont élevées individuellement dans des boîtes en matière plastique. Une humidité relative voisine de la saturation est assurée par du coton hydrophile largement imbibé d'eau et placé dans des capsules en plastique. Les boîtes sont mises dans des étuves à 26° ± 2° (température annuelle moyenne à Lamto), une humidité relative d'environ 80% étant assurée par des cristallisoirs remplis d'eau. La photopériode est de 12 heures. *A. aculeata* est nourrie avec des drosophiles, des calliphorides et leurs larves, et des grillons.

Pour chaque individu, les durées des stades ont été notées et les exuvies recueillies afin de mesurer la longueur des capsules céphalothoraciques. Ceci a permis de déterminer la gamme de taille correspondant à chaque stade. Les longueurs céphalothoraciques de tous les individus récoltés sur le terrain ayant été mesurées, il a été ainsi possible d'interpréter la structure en taille des échantillons.

La reproduction a été obtenue en laboratoire, ce qui a permis de déterminer les délais entre la fécondation et la première ponte, puis entre les pontes successives.

3. Résultats

3.1. Le cycle biologique en élevage

3.1.1. La fécondation

L'accouplement se produit en général quelques minutes après la mise en présence des partenaires. Après leur séparation, la femelle peut au bout d'un certain temps

manifeste de l'agressivité vis-à-vis du mâle, qu'il lui arrive parfois de dévorer (11 observations sur 60 mises en présence de partenaires et 36 accouplements observés), mais les deux membres du couple peuvent aussi rester ensemble un ou deux jours sans que le mâle ne se fasse manger.

Un mâle peut féconder efficacement plusieurs femelles. Ainsi, en l'espace d'un mois et demi, un mâle a fécondé 4 femelles différentes, les accouplements étant espacés respectivement de 10, 12 et 22 jours, tandis qu'un autre mâle a fécondé une première femelle, puis deux autres 5 jours plus tard, dans la même journée. En revanche, une femelle n'accepte qu'une seule fois l'accouplement : des femelles déjà fécondées et parfois mères, mises une deuxième ou troisième fois en présence d'un mâle, se montrent agressives ou prennent la fuite lorsque le mâle effectue une parade et tente de s'accoupler.

3.1.2. La ponte

Les tableaux IV et V réunissent les données quantitatives concernant la ponte. Nous n'avons pris en considération que les femelles accouplées, mais des femelles non accouplées peuvent également fabriquer des cocons, souvent deux ou trois, qui contiennent des œufs stériles. Parmi les femelles accouplées, nous n'avons retenu que celles qui ont eu une descendance effective, pour éviter de prendre en compte des cas où le mâle aurait été stérile par exemple. Ainsi sur 36 femelles dont l'accouplement a été observé, 30 ont ensuite pondu, mais 19 seulement ont eu une descendance.

N° des femelles	Nombre de pontes	Mue imaginale et fécondation	Fécondation et 1 ^e ponte	1 ^e et 2 ^e pontes	2 ^e et 3 ^e pontes	3 ^e et 4 ^e pontes
1	3	15	7	39	74	—
2	1	38	7	—	—	—
3	3	5	18	28	38	—
4	4	3	18	30	35	42
5	4	7	15	30	38	88
6	4	35	12	36	38	45
7	4	5	14	44	40	36
8	1	57	12	—	—	—
9	3	59	13	42	39	—
10	3	32	10	26	31	—
11	3	20	10	40	78	—
12	2	21	14	92	—	—
13	3	6	27	65	14	—
14	3	—	14	21	37	—
15	4	—	9	31	59	15
16	4	25	17	53	31	55
17	3	—	9	36	47	—
18	2	55	23	36	—	—
19	3	49	16	40	15	—
Moyenne	3	—	13,9	40,5	40,9	46,8
Erreur-standard de la moyenne	0,2	—	1,2	4,2	4,8	10,8

Tableau IV. — Délais entre mue imaginale et fécondation, fécondation et première ponte, puis entre les pontes successives chez *Anahita aculeata* (en jours).

Le nombre de pontes par femelle, en élevage, varie de un à quatre, la moyenne étant de trois. La première est faite 14 jours après la fécondation, en moyenne. Comme le montre la troisième colonne du tableau IV, nous avons réalisé les accouplements dans des délais très variables après l'arrivée des femelles à l'état adulte; que ces délais soient courts ou longs, le temps qui s'écoule entre la fécondation et la ponte est bien moins variable.

Les pontes suivantes interviennent dans des délais très divers suivant les individus, les intervalles moyens entre deux pontes successives étant de l'ordre de 40 jours ou un peu plus.

	1 ^{ère} ponte	2 ^e ponte
Nombre d'observations	13	9
Nombre moyen de jeunes éclos	138	114
Erreur-standard	15,9	19,2
Nombre moyen de jeunes non éclos	17	33
Erreur-standard	13,3	12,8
Oeufs : nombre total moyen	155	147

Tableau V. — Nombre d'œufs pondus et nombre de jeunes éclos chez *Anahita aculeata*.

De nombreux cocons ont été parasités par des Acariens et certaines femelles ont mangé leur cocon quelque temps après l'avoir pondus; aussi ne reste-t-il qu'un petit nombre de données relatives à la réussite des pontes: sur 57 cocons fabriqués, seuls 26 ont éclos. Dans la plupart des cas, le premier cocon pondus a éclos, puis le deuxième avec une réussite moindre, et quelquefois le troisième et le quatrième (4 observations). Pour chaque cocon, on a compté le nombre de jeunes effectivement éclos et les œufs non éclos restant dans le cocon. La variabilité individuelle est grande et les moyennes obtenues ne constituent donc que des ordres de grandeur (tab. V). Nous n'avons pas pris en considération les troisième et quatrième pontes pour lesquelles n'existent que trop peu de données mais, à titre d'exemple, signalons le cas d'une femelle dont la première ponte a totalement réussi (211 jeunes éclos), la deuxième a été entièrement parasitée, la troisième a donné 152 jeunes (3 œufs non éclos) et la quatrième 141 (aucun œuf non éclos). Les troisième et quatrième pontes peuvent donc contenir des œufs en nombre rappelant les moyennes obtenues pour les première et deuxième pontes.

Pour l'ensemble des résultats où le nombre d'œufs pondus a pu être connu (37 cas), un cocon d'*A. aculeata* contient en moyenne 156 ± 8 œufs.

	1 ^{ère} ponte	2 ^e ponte
Nombre d'observations	13	9
Délai moyen (en jours)	21,7	23,9
Erreur-standard de la moyenne	1,5	1,7

Tableau VI. — Délai entre la ponte et l'éclosion chez *Anahita aculeata*.

Pour calculer le délai moyen entre la ponte et l'éclosion, nous avons distingué le cas des premières pontes de celui des deuxièmes, mais les moyennes observées ne sont pas significativement différentes (tab. VI). On obtiendra donc une meilleure estimation du délai moyen entre la ponte et l'éclosion d'après l'ensemble des observations, ce qui donne 22,6 jours.

3.1.3. Le développement après la sortie du cocon.

La désignation des stades du développement postembryonnaire des araignées pose de délicats problèmes (CANARD, 1987). Dans le cadre de notre travail, dont l'objectif est seulement écologique, nous nous sommes contentés de numéroter les stades juvéniles à partir de la sortie du cocon.

Les jeunes, une fois sortis du cocon, tissent à son voisinage une toile commune où ils séjournent un certain temps sans s'alimenter. Au bout de quelques jours, ils effectuent une mue après laquelle commence la période alimentaire: les individus se dispersent et manifestent une activité exploratrice avec recherche de proies. C'est après cette première mue que les jeunes d'*A. aculeata* sont élevés individuellement. Entre la sortie du cocon et cette mue, il s'écoule de 2 à 13 jours selon les individus. Les jeunes n'ont pas été isolés avant cette première mue, afin de ne pas troubler la période grégaire; aussi n'avons-nous pas d'estimation de la durée moyenne de ce premier stade. Le tableau VII indique donc la durée moyenne globale des stades 1 et 2. D'après nos observations, la durée hors du cocon du stade 1 paraît être habituellement de l'ordre de 10 jours.

Stade	1+2	3	4	5	6	7	8	9	10
Durée moyenne	35,2	22,0	17,0	15,2	15,1	18,5	22,9	24,0	24,3
Erreur-standard de la moyenne	1,1	1,4	1,1	0,8	1,0	0,9	0,9	1,1	2,9
Nombre de mesures	66	62	57	49	50	46	40	31	7
Valeurs extrêmes	24-68	7-52	7-56	5-38	7-53	10-40	14-34	15-35	18-39

Tableau VII. — Durées moyennes, en jours, des différents stades du développement postembryonnaire de *Anahita aculeata*, d'après l'ensemble des individus élevés. En ce qui concerne les stades 1 et 2, il s'agit de la durée hors du cocon.

	Nombre d'adultes	Stade					
		mâles	8	9	10	11	12
Individus des élevages de 1972, 1973, 1974		femelles	1	7	15	2	
Individus arrivés au laboratoire à l'état juvénile les 5.XI.1975 et 23.XII.1975		mâles			1	7	
		femelles			1	4	1
Individus arrivés au laboratoire à l'état juvénile les 31.V.1976 et 28.IX.1976		mâles		3	3	3	
		femelles		3	3	6	

Tableau VIII. — Stades d'arrivée à l'état adulte dans les différents élevages de *Anahita aculeata*.

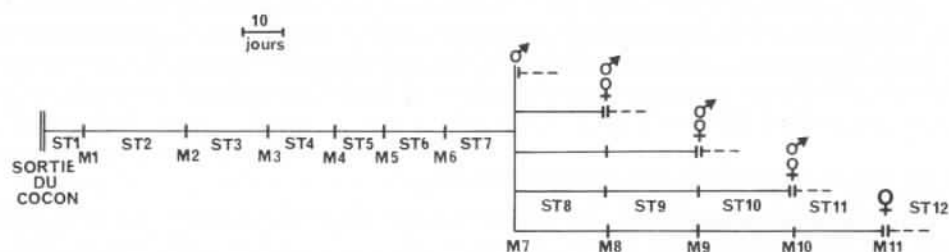


Figure 1. — Déroulement du développement postembryonnaire de *Anahita aculeata* en élevage. Les stades sont numérotés à partir de la sortie du cocon.

C'est au stade 10 que les araignées d'élevage arrivent le plus fréquemment à l'état adulte, mais les mâles peuvent devenir adultes aux stades 8, 9, 10 ou 11, et les femelles aux stades 9, 10, 11 ou 12 (tab. VIII).

La figure 1 schématise le déroulement du développement postembryonnaire après la sortie du cocon; les durées des stades sont les durées moyennes présentées dans le tableau VII.

En admettant qu'en général le nombre de mues effectuées est d'autant plus grand que la durée du développement est elle-même plus longue, l'état adulte est donc atteint en moyenne au bout de 123, 146, 170, 194 ou 218 jours, selon que la mue imaginale est la mue 7, 8, 9, 10 ou 11. Les durées de développement obtenues pour un même stade d'arrivée à l'état adulte sont toutefois variables et les valeurs se recouvrent largement d'un stade au suivant. Certains individus issus d'un même cocon peuvent ainsi avoir des durées de développement équivalentes en ayant effectué un nombre de mues différent avant d'atteindre l'âge adulte.

D'après l'ensemble des élevages, indépendamment du nombre de mues effectuées pour parvenir à l'état adulte, une femelle d'*A. aculeata* devient adulte en 177 jours (36 cas, valeurs extrêmes: 109-289) et un mâle en 156 jours (43 cas, valeurs extrêmes: 114-201).

3.1.4. La vie adulte

L'accouplement est possible et efficace de quelques jours à deux mois après l'arrivée à l'état adulte (voir tab. IV). Dans la nature, les accouplements doivent donc avoir lieu rapidement après les premières mues imaginales.

La vie adulte des femelles ayant eu une descendance est la plus longue: plus de 3,5 fois celle des femelles vierges n'ayant pas pondu (tab. IX). Les femelles vierges qui produisent des pontes stériles ont une durée de vie adulte moyenne voisine de celle des femelles accouplées mais dont aucune ponte n'a éclos, sans doute parce qu'elles n'ont pas été efficacement fécondées.

La vie adulte des mâles va de moins d'un mois à plus de 9 mois, les mâles vierges ayant une durée moyenne de vie significativement plus courte que celle des mâles accouplés. Comme les mâles sont féconds durant les deux mois qui suivent leur mue imaginale, les individus vierges meurent peu de temps après cette période, tandis que les individus accouplés se maintiennent encore en vie trois mois en moyenne (tab. IX).

	Durée moyenne de la vie adulte	Nombre d'obser- vations	Erreur- standard de la moyenne	Valeurs extrêmes observées
Femelles ayant eu une descendance	227,1	19	17,8	71-366
Femelles accouplées, pontes non écloses	174,6	17	20,6	102-401
Femelles accouplées, pas de ponte	86,3	10	22,1	34-251
Femelles vierges, pontes stériles	158,0	5	36,8	54-261
Femelles vierges, pas de ponte	61,8	6	14,9	19-119
Mâles accouplés	158,0	25	11,6	46-287
Mâles vierges	77,6	17	9,5	18-161

Tableau IX. — Durée de la vie adulte chez *Anahita aculeata* en élevage (en jours).

En supposant que la fécondation ait lieu entre une semaine et deux mois après l'arrivée à l'état adulte, les femelles qui peuvent pondre 4 cocons, ce qui est un maximum, auront vécu en moyenne entre 142 et 194 jours. Ces valeurs, confrontées à celles du tableau IX, montrent que ces femelles peuvent vivre encore de un à trois mois après leur dernière ponte, en moyenne.

3.1.5. Durées du cycle vital et du cycle biologique

Une femelle de *A. aculeata* qui a eu une descendance vit en moyenne 410 jours (17 observations, valeurs extrêmes: 180 et 633), et un mâle ayant fécondé une ou plusieurs femelles, 324 jours (19 observations, valeurs extrêmes: 251 et 460).

Les résultats qui précèdent montrent que toutes les étapes du cycle biologique d'*A. aculeata* ont des durées qui varient parfois considérablement d'un individu à l'autre. Nous ne pouvons donc fournir qu'un ordre de grandeur de la durée du cycle en totalisant les valeurs moyennes obtenues pour les différentes parties.

L'éclosion se produit ainsi 23 jours environ après la ponte. Les premiers mâles adultes de stade 8 doivent apparaître au bout de 146 jours, les mâles et femelles de stades 9, 10 et 11 au bout de 169, 193 et 217 jours respectivement, les femelles de stade 12 au bout de 240 jours environ, si l'on admet que la durée du stade 11 est du même ordre de grandeur que celle des stades précédents. Les accouplements doivent donc avoir lieu, pour la majorité, entre 169 jours et un peu plus de 217 jours après la ponte. En supposant que la fécondation ait lieu en moyenne une semaine après l'arrivée à l'état adulte, le délai moyen entre la fécondation et la ponte étant de 14 jours, les pontes doivent être produites en majeure partie entre 190 jours et un peu plus de 238 jours après la ponte précédente, soit 6 à 8 mois environ.

3.2. Dynamique d'une population de savane brûlée

3.2.1. Evolution démographique au cours du cycle annuel

La figure 2 présente les variations de la structure en taille de la population de savane brûlée échantillonnée d'octobre 1964 à novembre 1965 (cf. tab. II). Des mensurations effectuées sur les exuvies obtenues en élevage permettent de connaître la

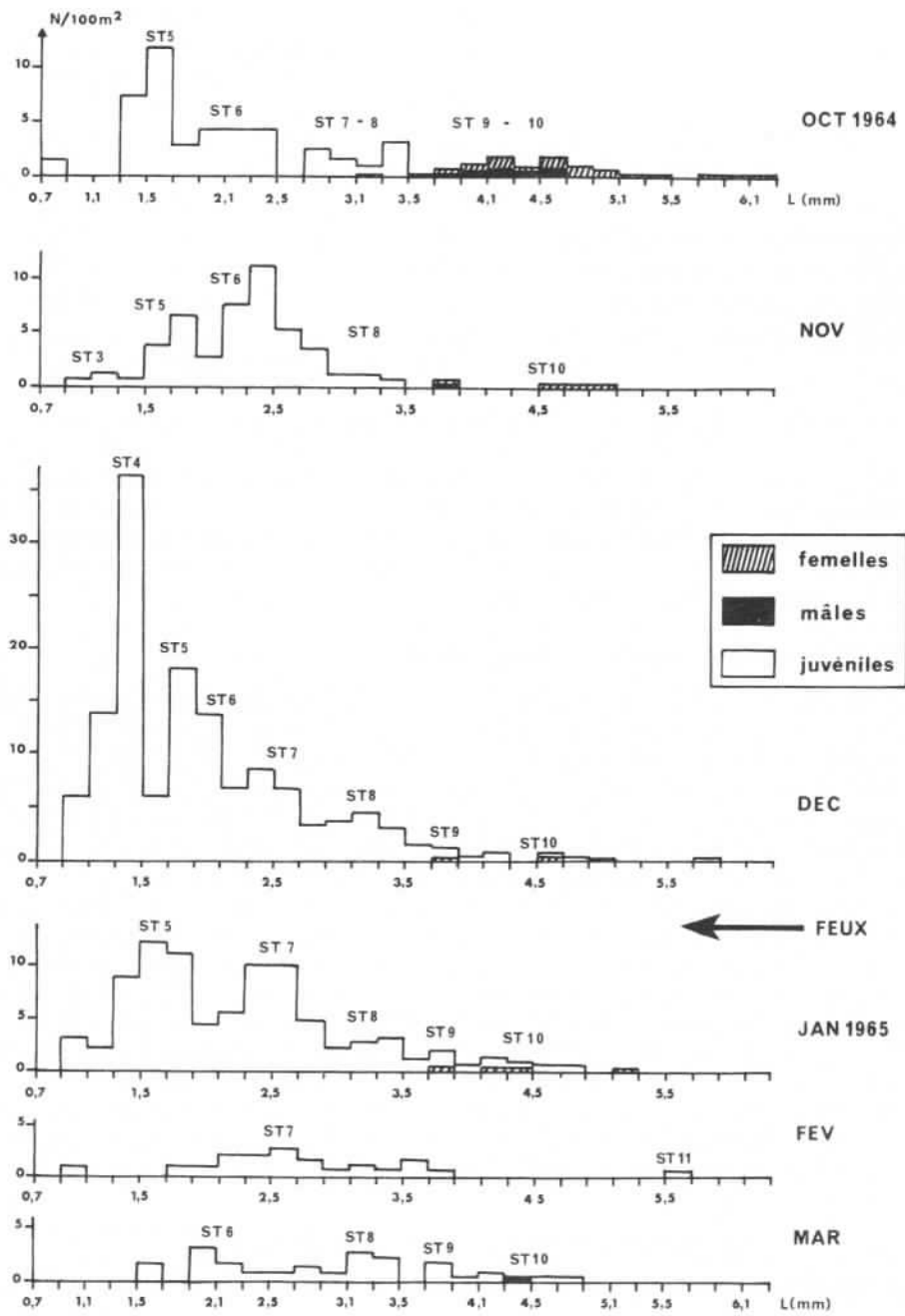


Figure 2. — Evolution de la structure démographique de la population de *Anahita aculeata* au cours d'un cycle annuel en savane brûlée.

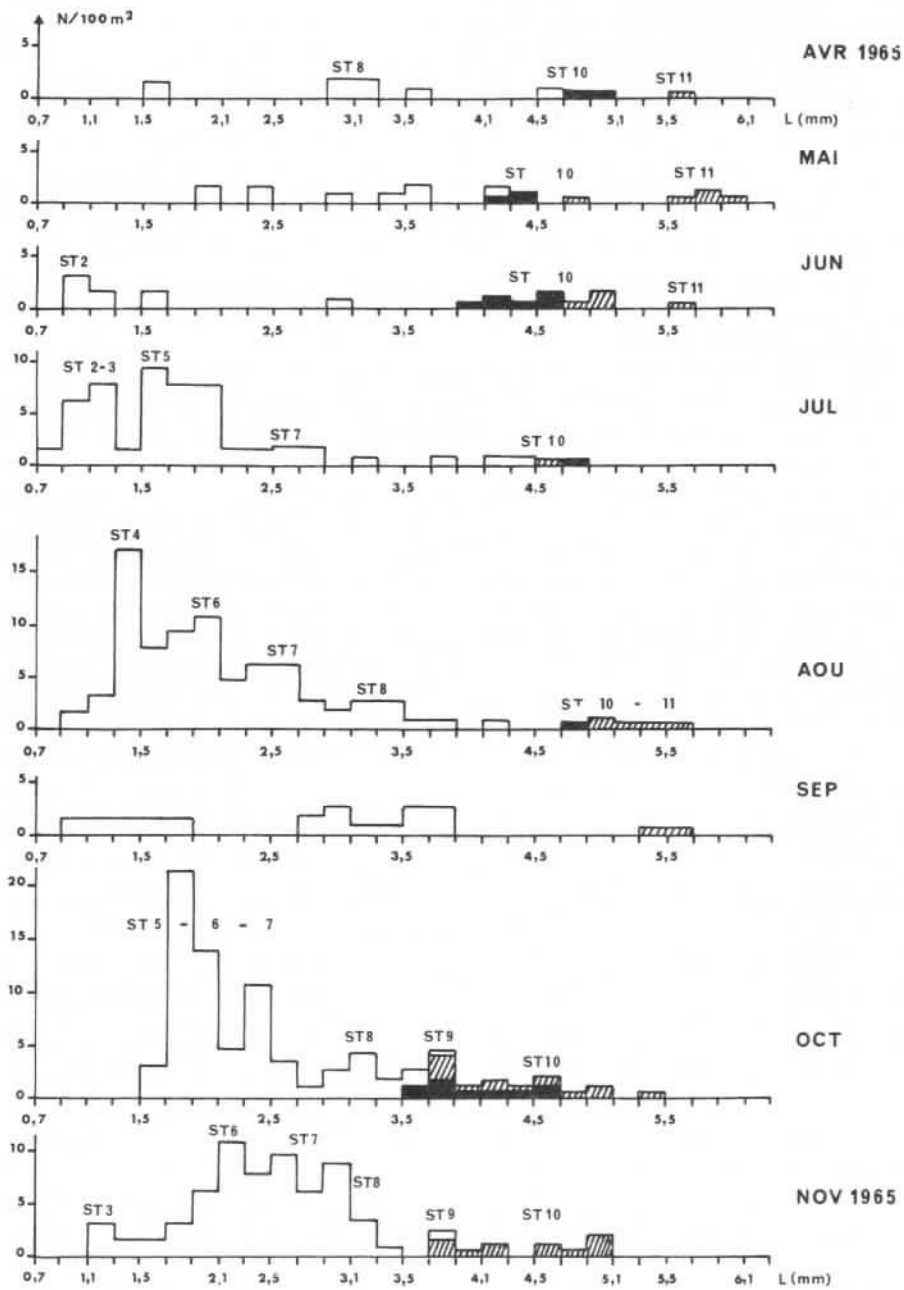


Figure 2, suite.

Stade	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
N	40	56	56	48	41	43	46	45	40	31	4
\bar{L}	0,69	0,91	1,09	1,34	1,68	2,10	2,60	3,21	3,84	4,56	5,56
s	0,04	0,05	0,05	0,09	0,13	0,13	0,19	0,25	0,25	0,32	0,30
Lmin	0,60	0,69	0,95	1,16	1,35	1,85	2,18	2,69	3,53	3,88	5,37
Lmax	0,78	0,98	1,20	1,53	1,85	2,44	3,00	3,75	4,50	5,12	6,00

Tableau X. — Evolution de la longueur céphalothoracique moyenne \bar{L} (en mm) des individus de *Anahita aculeata* au cours du développement postembryonnaire, en élevage. — N: nombre de mesures. — s: écart-type. Lmin et Lmax: longueurs extrêmes observées.

longueur céphalothoracique moyenne correspondant à chaque stade (tab. X); les stades représentés dans la population à chaque période d'échantillonnage ont ainsi pu être indiqués sur la figure 2.

Des adultes ont été capturés en assez grand nombre au cours des saisons pluvieuses. Leur densité a atteint des valeurs maximales à trois reprises: 9,7 ind./100m² en octobre 1964, 6,3 ind./100m² en juin 1965 et 12,6 ind./100m² en octobre 1965. La densité des individus des premiers stades a été maximale en décembre 1964-janvier 1965 et en juillet-août 1965. Ces observations suggèrent l'existence de deux générations se succédant au cours du cycle annuel, séparées par des intervalles d'environ 4-5 mois et 7-8 mois respectivement. Ceci est compatible avec les résultats des élevages, qui ont montré que le développement pouvait être aussi bien lent que rapide.

L'utilisation des données obtenues sur plusieurs cycles annuels permet de mieux caractériser les variations mensuelles de la densité des adultes (tab. XI). Les différences observées d'une année à l'autre ne sont pas considérables et peuvent être dues à des effets d'échantillonnage, du moins quand les densités sont très faibles. Il est donc

		JAN	JAN	FEV	MAR	AVR	MAI	JUN	JUL	AOU	SEP	OCT	NOV	DEC
		av.	fx.	ap.	fx.									
1962	mâles	—	—	—	0	0	1,0	0,5	1,0	1,4	6,5	4,3	0,8	0
	femelles	—	—	—	0	0,3	1,0	1,0	2,0	1,4	7,3	8,5	4,5	2,3
1963	mâles	0,3	—	0	0,2	0,3	1,1	0,2	1,0	0,3	5,0	3,0	—	0
	femelles	2,5	—	0	0,3	0,5	1,6	1,9	1,5	1,5	5,0	8,3	—	3,0
1964	mâles	0,8	0	0	0,2	0	0,8	—	0,5	0,4	—	3,3	0,6	0
	femelles	2,4	0	0	0,8	0	2,5	—	2,4	1,7	—	6,4	1,1	0,9
1965	mâles	0	0	0	0,4	1,0	1,6	3,7	0,5	0,5	0	5,2	0	0
	femelles	1,6	1,2	0	0	0,5	2,6	2,6	0,5	2,6	1	7,4	6,9	0
1966	mâles	0	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	femelles	0,7	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Moyenne:														
	mâles	0,3	0	0	0,2	0,3	1,1	1,5	0,8	0,7	5,8	4,0	0,5	0
	femelles	1,8	0,4	0	0,2	0,3	1,9	1,8	1,6	1,8	6,2	7,7	4,2	1,6

Tableau XI. — Densité des adultes de *Anahita aculeata* (effectifs par 100m²) en savane brûlée, de mars 1962 à mars 1966. — av.fx.: avant les feux. — ap.fx.: après les feux.

licite de calculer une densité moyenne pour chaque mois¹. Au début de la grande saison des pluies, en mars-avril, les adultes sont très peu nombreux: leur densité est de l'ordre de 0,3 couple par 100 m² en avril. Elle augmente à partir de mai et atteint environ 2 couples par 100 m²; la densité des femelles reste stable jusqu'en août, tandis que celle des mâles diminue après juin. Les effectifs augmentent fortement en septembre-octobre, atteignant 6 à 8 couples par 100 m². En novembre ils diminuent fortement, surtout dans le cas des mâles. Les feux de janvier provoquent une forte mortalité immédiate.

La figure 3 montre qu'il existe au cours de l'année des variations de la taille moyenne des adultes dont l'analyse peut faciliter la compréhension du cycle biologique, si l'on admet qu'en moyenne les développements postembryonnaires ont comporté d'autant plus de stades et ont duré plus longtemps que les individus sont plus grands. Dans le cas de femelles, trois phases se distinguent nettement. De janvier à avril, la moyenne de la longueur céphalothoracique *L* varie peu; elle diminue en mai et reste stable jusqu'en août; elle diminue encore en septembre-octobre puis reste stable jusqu'en décembre. L'étude des tailles minimales met en évidence la même séquence: en mars-avril les femelles les plus petites sont tout de même d'assez grande taille (*L* supérieur à 4,75 mm); à partir de mai jusqu'en août, existent de plus petites femelles (*L* compris entre 4,25 et 4,50 mm); à partir de septembre apparaissent des femelles encore plus petites, dont la longueur céphalothoracique est inférieure à 4 mm; il en subsiste en janvier qui coexistent avec des femelles de très grande taille (*L* dépassant fréquemment 6 mm et même, exceptionnellement, 7 mm). Des faits analogues, bien que moins nets, s'observent chez les mâles (fig. 3).

La figure 4 met bien en évidence l'existence de trois catégories de femelles dont on peut approximativement définir le stade d'après la taille. Les plus grandes sont devenues adultes vraisemblablement aux stades 11 ou 12; elles apparaissent surtout en janvier, mais on en retrouve toute l'année, ce qui peut s'expliquer par l'arrivée à l'état adulte, tout au long de l'année, d'individus à développement lent, d'ailleurs peu nombreux. Les femelles de taille moyenne, parvenues à l'état adulte aux stades 9 et 10 essentiellement, apparaissent en mai (très exceptionnellement plus tôt?). Les plus petites, adultes au stade 9, se rencontrent à partir de septembre. Le tableau XII présente les proportions moyennes de ces trois catégories au cours des trois périodes que les figures 3 et 4 permettent de distinguer.

Ces observations concernent l'ensemble des adultes échantillonnés de 1962 à 1966, ce qui les rend plus fiables, pour interpréter le cycle biologique, que des données portant sur un seul cycle annuel comme celui qu'illustre la figure 2. La figure 5 présente l'interprétation qui paraît la plus vraisemblable, compte tenu de l'ensemble des informations disponibles.

Trois groupes d'adultes reproducteurs peuvent être distingués au cours du temps. Le groupe GI est formé d'une majorité d'animaux de très grande taille (stades 11 et 12), dont le recrutement s'effectue pour l'essentiel en janvier et qui existent seuls en

1. Les résultats de septembre 1965 ne cadrent pas avec ceux des autres années, mais la figure 2 fait bien ressortir le caractère anormalement faible des densités mesurées ce mois-là pour toutes les classes de taille. Le même fait a été observé pour d'autres espèces, mais est resté inexplicé (BLANDIN & CÉLÉRIER, 1981). Sans doute s'agit-il d'un échantillonnage dans une zone exceptionnellement déficitaire. Les résultats de septembre 1965 n'ont donc pas été utilisés dans les calculs.

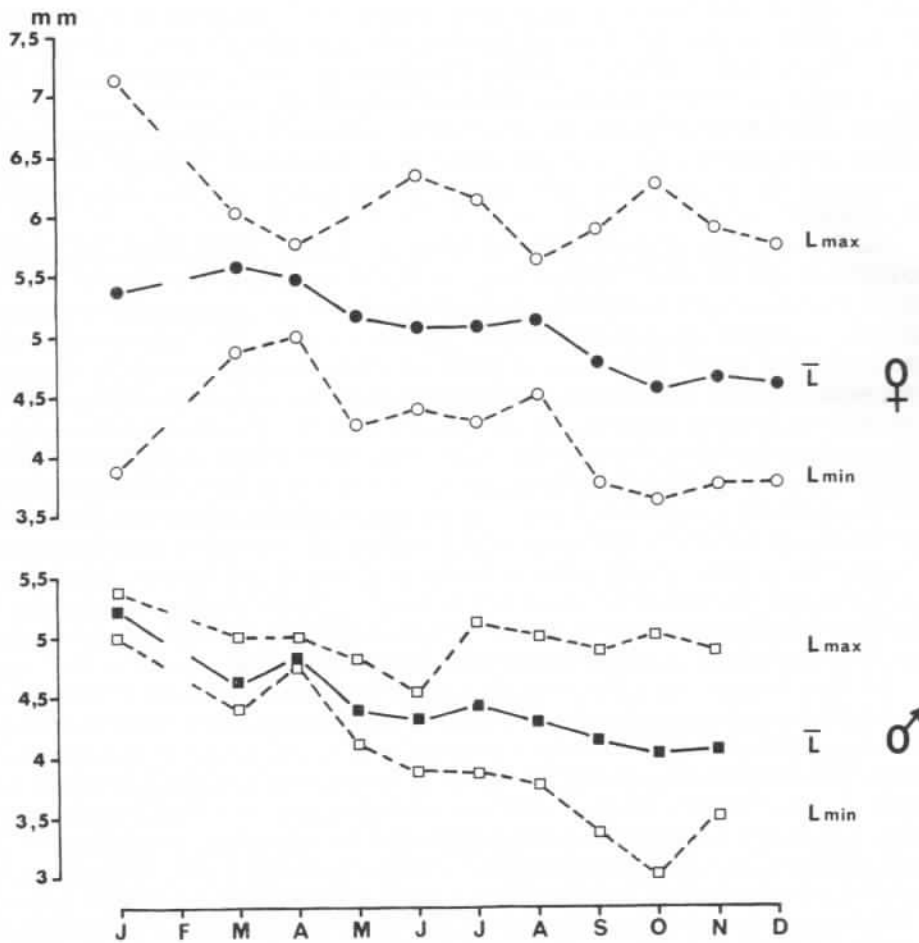


Figure 3. — Variations mensuelles de la longueur céphalothoracique des adultes de *Anahita aculeata* en savane brûlée. — \bar{L} : longueur céphalothoracique moyenne. — Lmin et Lmax: longueurs extrêmes observées.

mars-avril. Le groupe GII comporte quelques adultes de grande taille, mais il est formé en majorité d'adultes de taille moyenne dont le recrutement commence en mai; il s'agit d'individus de stade 9 et surtout de stade 10, en tout cas certaines années (fig. 2). La stabilité de la densité (tab. XI) et de la structure en taille de la population de femelles adultes (fig. 3 et 4) plaide en faveur de l'absence d'un recrutement significatif d'adultes jusqu'en août. En revanche, un nouveau recrutement a lieu à partir de septembre, qui permet de définir un groupe GIII. Ce recrutement représenterait de l'ordre de 3 femelles de taille moyenne (stades 9 et 10) par 100m² au minimum, en supposant que tous les individus du groupe GII soient encore en vie à cette époque, ce qui est peu probable. Le groupe GIII comprend en outre une proportion importante

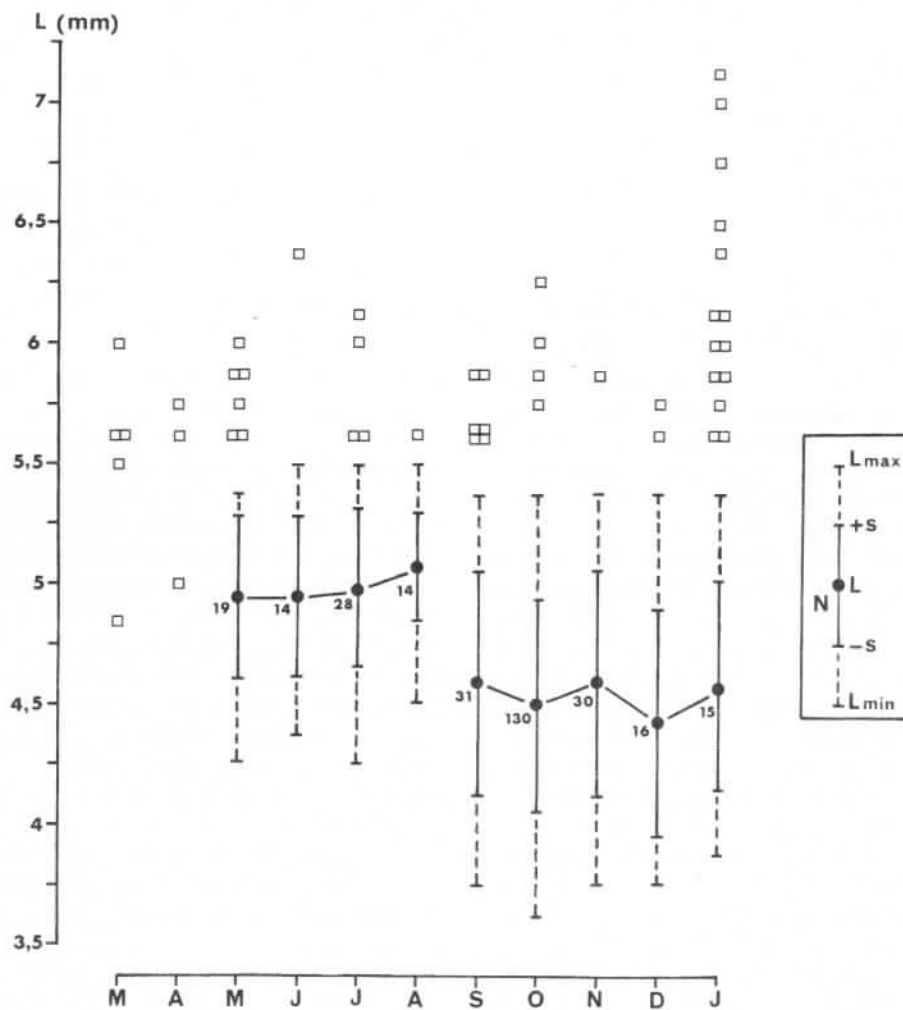


Figure 4. — Structure en taille de l'ensemble des échantillons mensuels de femelles adultes de *Anahita aculeata* récoltés en savane brûlée de mars 1962 à mars 1966. A partir de mai, la distribution des tailles est représentée de façon synthétique pour les femelles moyennes et petites (longueur céphalothoracique L inférieure ou égale à 5,50 mm). — N: nombre de mesures. — L: longueur céphalothoracique moyenne. — s: écart-type. — Lmin et Lmax: valeurs extrêmes.

d'individus de petite taille, arrivés à l'état adulte aux stades 8 et 9; au total, il est donc formé d'une majorité d'adultes des stades 9 et 10, comme par exemple en 1964 et en 1965 (fig. 2). Son effectif diminue fortement en novembre et seuls quelques individus subsistent encore en janvier.

	mars-avril %	mai-août %	sept.-déc. %	janvier %
L > 5,50 mm (stades 11-12)	77,8	13,8	5,9	48,3
4,25 < L ≤ 5,50 (stades 9-10)	22,2	86,2	63,2	41,4
3,50 ≤ L ≤ 4,25 (stade 9)	0	0	30,9	10,3
Totaux	100,0	100,0	100,0	100,0

Tableau XII. — Proportions moyennes des femelles de *Anahita aculeata* de différentes tailles en savane brûlée, au cours du cycle annuel.

D'après les données d'élevage, les femelles arrivant à l'état adulte aux stades 9 ou 10 ont eu une durée de développement hors du cocon de l'ordre de 150 à 170 jours en moyenne; compte tenu des délais moyens de 14 jours entre la fécondation et la première ponte et de 23 jours entre celle-ci et la sortie des jeunes, les femelles apparaissant en septembre-octobre doivent descendre de femelles fécondées entre 210 et 190 jours auparavant, soit au plus tard en mars-avril. Le groupe GIII doit donc être formé pour une très large part d'animaux issus des premières pontes des femelles du groupe GI et dont le développement a été rapide: ce sont eux qui, vraisemblablement, se trouvent aux stades 5 à 8 en juillet et en août (fig. 2).

Des femelles du groupe GI vivent probablement au-delà du mois d'avril et sont donc susceptibles de produire des deuxièmes pontes, 40 jours en moyenne après les premières; seules les plus précocement fécondées peuvent donc avoir à nouveau une descendance contribuant une deuxième fois à la constitution du groupe GIII. Cette contribution est très vraisemblablement mineure et sera négligée par la suite.

Si l'on admet que les femelles du groupe GII sont en majorité fécondées en mai et vivent jusqu'en août, elles ont alors la possibilité d'élaborer au moins deux pontes. Les éclosions doivent donc s'étaler sur une assez longue période commençant courant juin. Les juvéniles qui en sont issus doivent se trouver pour l'essentiel aux stades 5 à 8 en octobre-novembre (fig. 2) et donner à partir de janvier les adultes de grande taille (stades 11 et 12) qui forment le groupe GI.

Dans le groupe GIII, les fécondations interviennent en septembre-octobre. Les jeunes issus des premiers cocons doivent donc apparaître début novembre; nombre d'entre eux seront ainsi au stade 4 en décembre et au stade 5 en janvier (fig. 2). Subissant une forte mortalité pendant et après les feux, ces individus sont ensuite peu nombreux; en mars-avril, ils sont approximativement aux stades 6 à 9. Si l'on tient compte des durées moyennes des stades, ces animaux doivent en majorité atteindre les stades 9 à 11 en mai. Ceci cadre bien avec le fait que les adultes du groupe GII comprennent une très forte proportion d'individus de taille moyenne (tab. XII).

Des adultes de grande taille, peu nombreux il est vrai, se rencontrent tout au long de l'année. L'origine de ceux que l'on rencontre de janvier à avril est claire. En revanche, pour expliquer la présence de tels individus à partir du mois de mai et jusqu'en décembre, il faut admettre que les adultes formés en mars-avril peuvent vivre plusieurs mois et l'existence d'un léger recrutement. Il s'agirait alors d'araignées à développement lent, issues de deuxièmes pontes (sinon de troisièmes) des groupes GII et GIII.

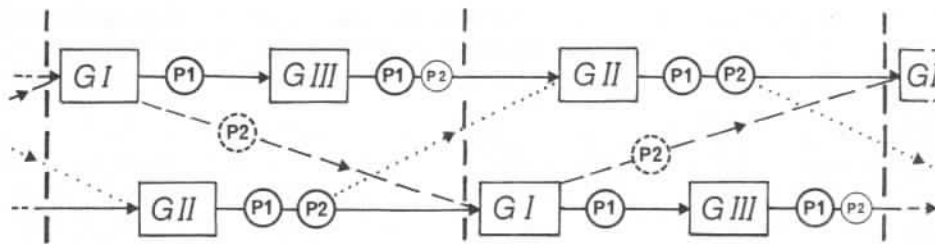


Figure 5. — Schéma du cycle biologique de *Anahita aculeata*. — Lignes brisées verticales: feux annuels. — GI, GII, GIII: différents groupes d'adultes reproducteurs. — P1, P2: premières et deuxièmes pontes des femelles d'un même groupe. — Les flèches indiquent à quels groupes d'adultes participent les individus issus des pontes. — Traits continus: participation importante. — Traits discontinus et pointillés: participation numériquement faible.

Le schéma de la figure 5 suppose un synchronisme prononcé de la reproduction au sein des trois groupes d'adultes mis en évidence. Dans la nature existent des décalages rendant les phénomènes moins tranchés. Ce schéma suffit néanmoins à faire ressortir la complexité du cycle de *Anahita aculeata*: cette espèce n'est pas à proprement parler bivoltine, puisque trois ensembles de reproducteurs fonctionnent de façon décalée; on ne peut cependant pas davantage la considérer comme trivoltine, car il ne s'agit pas de trois générations successives.

3.2.2. Etablissement d'un modèle de cinétique démographique

A tout moment de l'année, la structure démographique de la population d'*Anahita aculeata* est composite. Même dans le cas de adultes, il coexiste des catégories d'individus différentes difficiles à séparer dans les échantillons. L'interprétation qui vient d'être faite du cycle biologique met certes en évidence des ensembles d'individus assimilables à des cohortes, mais celles-ci ont des contours assez flous: la figure 2 montre qu'il est illusoire d'espérer mesurer leurs densités respectives.

Il est cependant utile de proposer un modèle simple de la cinétique de la population qui puisse servir de base à l'établissement de son bilan énergétique. Les simplifications portent sur la délimitation des cohortes, les effectifs des couples reproducteurs et sur les taux de mortalité qui sont supposés constants pour chaque cohorte. Les effectifs initiaux de celles-ci sont fixés en admettant qu'une ponte contient en moyenne 156 œufs (cf. 3.1.2.). Le tableau XIII présente le modèle ainsi obtenu. En regard des effectifs théoriques sont indiqués les stades auxquels se trouvent en majorité les individus, en supposant qu'au plus trois stades peuvent être représentés en même temps dans une cohorte. Dans ses grandes lignes, ce modèle est compatible avec les données de la figure 2.

4. Discussion et conclusions

Peu d'araignées tropicales ont fait l'objet d'études quantitatives de populations. En Afrique, des données assez sommaires ont été réunies sur un certain nombre de Thomisidae de la savane de Lamto; elles ont permis de distinguer des espèces mono-

Mois	0,3 femelles GI		2 femelles GII				7 femelles GIII	
	N	Stades	1 ^{ère} pontes N	Stades	2 ^e pontes N	Stades	N	Stades
AVR	47	œufs						
MAI	38	1-2	312	œufs				
JUN	31	2-3-4	166	1-2				
JUL	26	4-5-6	88	2-3-4	312	œufs		
AOU	21	6-7-8	47	3-4-5	143	1-2		
SEP	17	7-8-9	25	5-6-7	65	2-3-4		
OCT	14•	8-9-10	13	7-8-9	30	3-4-5	1092	œufs
NOV	5	8-9-10	7	8-9-10	14	5-6-7	490	1-2-3
DEC	2	8-9-10	4	9-10-11	6	6-7-8	220	3-4-5
JAN	1	8-9-10	2•	11-12	3	7-8-9	99	4-5-6
FEV			0		1	9-10-11	44	6-7-8
MAR					0,6•	11-12	20	7-8-9
AVR					0,6	11-12	9	8-9-10
MAI					0,3	11-12	4•	9-10-11
JUN					0,3	11-12	4	9-10-11
JUL					0,3	11-12	2	9-10-11
AOU					0,3	11-12	2	9-10-11

Tableau XIII. — Modèle simplifié de la cinétique de la population de *Anahita aculeata* en savane brûlée en janvier. — GI, II et III: groupes d'adultes reproducteurs (voir le texte). — N: effectifs par 100m². — Les points noirs indiquent les périodes auxquelles les individus de chaque cohorte ont atteint l'état adulte.

voltines, bivoltines et peut-être trivoltines (BLANDIN, 1972). Des analyses plus complètes ont été consacrées à une Pisauridae et une Lycosidae monovoltines du même écosystème (BLANDIN, 1979; BLANDIN & CÉLÉRIER, 1986). Par ailleurs, MALAISSE et BENOIT (1980) ont réalisé une étude détaillée de *Nephila pilipes pilipes*, espèce également monovoltine, dans un écosystème de forêt claire du Zaïre.

Anahita aculeata constitue un cas assez complexe. L'étude des échantillons en fonction de la taille des individus, complétée par les données d'élevage, a permis de déterminer les caractéristiques essentielles de la cinétique de l'espèce en savane brûlée. Il a été ainsi montré que le cycle ne peut pas être considéré comme véritablement bivoltin, contrairement à ce que suggérait la simple analyse des fluctuations numériques des adultes (CÉLÉRIER & BLANDIN, 1977).

Le modèle de cinétique démographique qui a pu être établi suggère l'existence de variations saisonnières des facteurs de mortalité agissant sur *A. aculeata*.

Les feux qui parcourent la savane au cours de la saison sèche jouent certainement un rôle important vis-à-vis des Ctenidae (BLANDIN & CÉLÉRIER, 1981). En effet si, comme beaucoup d'autres, ces araignées échappent en partie à l'action directe des flammes, elles sont en revanche très sensibles au contexte de la savane brûlée, marqué par de grands écarts thermiques au niveau du sol qui créent un fort contraste avec les conditions régnant sous une épaisse couche herbacée. De fait, après les feux, les déplacements de Ctenidae augmentent plus que chez les autres espèces, ce qui pourrait correspondre à une recherche de sites favorables. En tout état de cause, les effectifs des Ctenidae, et notamment de *A. aculeata*, baissent d'environ 80% dans le mois qui

suit les feux (fig. 2). En savane non brûlée, au contraire, les conditions conviennent particulièrement aux trois espèces du genre *Anahita*, qui y atteignent ensemble une densité moyenne pratiquement équivalente à celle des Lycosidae (BLANDIN & CÉLÉRIER, 1981).

Par ailleurs, *A. aculeata* subit une prédation certaine de la part de divers Amphibiens et Lézards. L'analyse des contenus stomacaux de 173 *Ptychadena* (Ranidae) et de 135 *Mabuya* (Scincidae) a montré que *A. aculeata* et *A. blandini* représentent ensemble 22 % des araignées trouvées chez les premiers et 10 % de celles trouvées chez les seconds (BLANDIN, 1980). Cette prédation s'exerce essentiellement sur les individus dont la longueur céphalothoracique atteint ou dépasse 2 mm, c'est-à-dire, pour *A. aculeata*, surtout les individus des stades 6 et suivants (tab. X). Compte tenu de la cinétique de la population (tab. XIII), des prélèvements pourraient avoir lieu toute l'année, mais ils ne peuvent être importants qu'en dehors de la saison sèche, lorsque les *Ptychadena* et les *Mabuya* sont présents et actifs. Cette prédation fait donc partie des facteurs de mortalité qui prennent le relai de ceux agissant au cours de la saison sèche.

A. aculeata diffère ainsi notablement de la Lycose *Brevilabus gillonorum*, espèce de taille comparable assez abondante en savane brûlée. En effet, si *B. gillonorum* subit également les conséquences directes des feux, sa reproduction a lieu dans le contexte de la savane brûlée et, en février, la mortalité des femelles est faible, ce qui suppose une adaptation aux conditions microclimatiques contraignantes qui règnent au niveau du sol dénudé à la fin de la saison sèche. Au cours de la saison des pluies, *B. gillonorum* est représentée par une nouvelle génération qui semble échapper largement à la prédation des Amphibiens et Lézards, les individus n'atteignant une taille suffisante qu'à la fin de la saison humide (BLANDIN & CÉLÉRIER, 1986). Par ailleurs, on sait que *B. gillonorum* régresse presque totalement en savane définitivement protégée des feux (BLANDIN, résultats non publiés).

Au total, il semble donc que *A. aculeata* mérite davantage que *B. gillonorum* le qualificatif d'espèce périforestière. Elle est néanmoins fondamentalement savanicole, car elle ne pénètre pas en forêt, où l'on retrouve, à la surface du sol, un autre Ctenidae, *Africactenus depressus*, qui remplacerait sans doute les espèces du genre *Anahita* au terme de la succession allant de la savane protégée à la forêt.

Remerciements

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'une étude écologique d'ensemble de l'écosystème des savanes de Lamto, dirigée par le Professeur LAMOTTE. Nous remercions celui-ci très sincèrement pour son constant soutien et pour ses conseils. Nous remercions vivement le Dr. VUATTOUX, Directeur de la Station d'Ecologie Tropicale de Lamto, pour son accueil lors de nos séjours et pour l'envoi de spécimens vivants alimentant régulièrement nos élevages.

Références

- BLANDIN, P., 1972. — Recherches écologiques sur les araignées de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): premières données sur les cycles des Thomisidae de la strate herbacée. — *Ann. Univ. Abidjan, E*, 5 (1) : 241-264.

- BLANDIN, P., 1979. — Cycle biologique et production de l'araignée *Afropisaura valida* (Simon, 1885) (Araneae, Pisauridae) dans une savane d'Afrique occidentale (Lamto, Côte d'Ivoire). — *Tropical Ecology*, **20** (1) : 78-93.
- BLANDIN, P., 1980. — Quelques aspects de la prédation des Batraciens et Reptiles sur les Araignées dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *8 Intern. Arachn.-Kongress*, Vienne, 1980, pp. 177-181.
- BLANDIN, P., 1983. — La faune aranéologique de la région de Lamto (Côte d'Ivoire). Traits généraux et affinités biogéographiques. — *Ann. Univ. Abidjan*, E, **16** : 57-85.
- BLANDIN, P. & CÉLÉRIER, M.L., 1981. — Les Araignées des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). Organisation des peuplements, bilans énergétiques, place dans l'écosystème. — *Publ. Lab. Zool. E.N.S.*, **21**, 2 fasc., 586 p.
- BLANDIN, P. & CÉLÉRIER, M.L., 1986. — Dynamique d'une population de l'Araignée *Brevilabus* (?) *gillonorum* Cornic, 1980 (Araneae, Lycosidae) dans une savane tropicale (Lamto, Côte d'Ivoire). — *Bull. Ecol.*, **17** (1) : 47-55.
- CANARD, A., 1987. — Analyse nouvelle du développement postembryonnaire des araignées. — *Revue Arachnologique*, **7** (3) : 91-128.
- CÉLÉRIER, M.L. & BLANDIN, P., 1977. — Recherches écologiques sur les araignées de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Aspects qualitatifs et quantitatifs du cycle biologique de *Anahita aculeata* (Simon, 1897). — *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, 3^e série, n°462, mai-juin 1977, Ecologie générale 37, pp. 85-107.
- CÉSAR, J. & MENAUT, J.C., 1974. — Le peuplement végétal des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). In: Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). II. Le peuplement végétal. — *Bull. liaison Chercheurs Lamto*, n° spécial, 1974, fasc. II, 161 p.
- GILLON, Y. & GILLON, D., 1967. — Méthodes d'estimation des nombres et des biomasses d'Arthropodes en savane tropicale. In: PETRUSEWICZ, K. (ed.), Secondary productivity of terrestrial ecosystems, *Warszawa*, vol. II, pp. 519-543.
- LAMOTTE, M., 1946. — Un essai de bionomie quantitative. — *Annales Sci. nat., Zoologie*, (11) **8** : 195-211.
- LAMOTTE, M., 1975. — The structure and function of a tropical savannah ecosystem. In: Trends in tropical ecology, *Springer-Verlag, Berlin*, pp. 179-222.
- LAMOTTE, M. & ROY, R., 1962. — Les traits principaux du peuplement animal de la prairie montagnarde du Mont Nimba (Guinée). — *Recherches africaines. Etudes guinéennes*, (N.S.) **1** : 11-30.
- LECORDIER, C., 1975. — Les peuplements de Carabiques (Coléoptères) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). — *Publ. Lab. Zool. E.N.S.*, **4**, 234 p.
- MALASSE, F. & BENOIT, P.L.G., 1980. — Contribution à l'étude de l'Ecosystème Forêt Claire (Miombo) au Shaba (Zaïre). Note 36: Ecologie de *Nephila pilipes pilipes* Lucas 1858 (Araneae-Argiopidae) en Miombo. — *Rev. Zool. afr.*, **94** (4) : 841-860.