

## CHAPITRE II

### PROBLEMES METHODOLOGIQUES

PAR P. BLANDIN ET M.-L. CÉLÉRIER

La description des écosystèmes, la compréhension de leur fonctionnement, nécessitent la mise en oeuvre de méthodes quantitatives : il s'agit de mesurer des effectifs, des biomasses, des productions, des consommations, d'établir des bilans énergétiques à l'échelle des individus comme à celle des populations, de déterminer les rendements des transferts de matière et d'énergie.

Mesurer constitue une démarche fondamentale, mais souvent difficile à mettre en oeuvre. En Ecologie biocénétique, par comparaison avec d'autres disciplines biologiques, les difficultés sont d'autant plus grandes que la complexité des phénomènes rend la définition des variables et des paramètres moins aisée. Les problèmes classiques liés à la variabilité intrinsèque des phénomènes biologiques tendent à devenir insurmontables dans le cas des écosystèmes, d'autant qu'il s'y surajoute une variabilité d'origine extrinsèque due aux changements, dans l'espace et dans le temps, des facteurs mésologiques : à l'intérieur d'un même paysage, les communautés biologiques varient d'un endroit à l'autre en fonction de multiples facteurs dont le seul inventaire est parfois hors de portée des moyens ordinaires, tandis que des différences climatiques interannuelles souvent importantes entraînent des modifications sensibles de la physionomie des biocénoses.

Sur le terrain, les écosystèmes sont ainsi bien moins faciles à délimiter que dans un livre ; la synécologie se heurte d'emblée à une difficulté fondamentale : ce qu'elle doit étudier ne s'offre pas à elle comme une donnée objective au sens où l'animal en est une pour le physiologiste. On ne met pas une biocénose en cage ; on peut à la rigueur circuler dedans, mais à certains moments il peut être bien difficile de savoir si l'on s'y trouve encore ou si l'on en est déjà sorti.

Ni les écosystèmes, ni les populations ne sont nécessairement des entités clairement perceptibles, aisément délimitables dans l'espace comme dans le temps. Ainsi, d'entrée de jeu, les recherches biocénologiques se trouvent le plus souvent confrontées au double problème de la définition de ce qu'elles veulent embrasser et de la délimitation précise de l'emplacement de leur objet.

Dans toute étude synécologique, on pose en principe que l'écosystème à analyser est suffisamment uniforme pour que les échantillons prélevés dans la zone qu'il occupe soient raisonnablement représentatifs. Ceci revient à admettre que partout où existe l'écosystème étudié, il présente une même organisation : en toute rigueur ceci n'est possible que si chacun de ses composants possède une distribution horizontale régulière, mais dans la réalité il n'en est pratiquement jamais ainsi. Des causes aussi bien extrinsèques qu'intrinsèques font qu'en plan les organismes se distribuent irrégulièrement, de sorte que divers échantillons d'une même population donneront en général chacun une estimation différente de sa densité.

Dans l'espace qu'occupe une population au sein d'un écosystème, elle possède un certain effectif et donc une densité réelle qui ne pourrait être connue que si cet espace pouvait être mesuré avec précision et si la population pouvait y être exhaustivement recensée. Sauf dans des cas bien particuliers, cela n'est pas possible et c'est pourquoi il faut de fait procéder à un échantillonnage permettant d'obtenir une estimation de cette densité réelle inconnue.

Les échantillonnages faits sur le terrain sont des tentatives d'estimation directe de densités et, si les récoltes sont pesées, de biomasses. Cependant bon nombre de phénomènes écologiques, surtout pour des raisons pratiques, ne peuvent faire l'objet de mesures directes "in situ". Il faut alors utiliser des méthodes détournées, des moyens indirects, qui peuvent être classés en deux catégories. Dans la première entrent toutes les méthodes qui nécessitent des élevages, comme lorsqu'il faut mesurer des croissances ou encore des activités respiratoires. Les organismes sont alors observés dans des conditions artificielles : celles-ci sont-elles suffisamment proches des conditions normales pour que les résultats obtenus soient représentatifs de ce qui se passe dans la nature ? La seconde catégorie recouvre les méthodes qui s'appuient sur des corrélations établies entre diverses variables à l'aide d'échantillons. Ces corrélations permettent ensuite l'estimation de certaines variables à partir de la mesure directe d'autres. Ici encore, la représentativité de ces estimations ne va pas de soi, en particulier lorsqu'une estimation est obtenue à partir d'une mesure directe par l'intermédiaire de plusieurs corrélations successives.

Ayant été concrètement confrontés avec ces diverses difficultés -qui posent en fait des problèmes d'une très grande généralité- nous avons jugé indispensable de les analyser de façon suffisamment approfondie pour savoir quelle signification peut être accordée aux résultats obtenus. C'est le but de ce chapitre, conçu comme une réflexion critique sur les méthodes qui ont été utilisées pour notre travail.

## A. ESTIMATION DES EFFECTIFS

### 1. Définitions

Pour la clarté des discussions qui suivent, il nous paraît indispensable de préciser brièvement le sens de mots d'un usage aussi courant qu'échantillon ou échantillonnage : la généralité même de leur emploi leur confère en effet un certain flou.

Par le terme d'*échantillon* nous entendons ici, comme cela se fait le plus souvent en Synécologie, un ensemble d'individus prélevés en un endroit donné, sur une surface ou dans un volume déterminés, à un moment précis.

L'expression *n-échantillon* est commode pour désigner un nombre  $n$  d'échantillons qui sont prélevés dans des conditions supposées a priori identiques : les récoltes sont faites avec une même technique, dans un même milieu, pendant un laps de temps considéré comme suffisamment court pour qu'aucun changement ne soit intervenu entre les moments où ont été faits le premier et le dernier échantillon.

Le terme d'*échantillonnage* a généralement une signification technologique, dans la mesure où il désigne les moyens pratiques grâce auxquels les échantillons sont prélevés. On l'emploie aussi très fréquemment, avec un sens légèrement différent, dans l'expression *programme d'échantillonnage*, qui évoque moins les problèmes pratiques de prélèvement que les décisions prises quant au nombre de relevés formant un  $n$ -échantillon, à leur répartition dans l'espace et au rythme de réalisation de  $n$ -échantillons successifs. Cette deuxième acception du terme d'échantillonnage nous paraît préférable, car elle permet de prendre en compte des problèmes qui sont tout aussi importants que ceux qui concernent les techniques proprement dites.

## 2. Les techniques de prélèvement

Mettre au point une technique de prélèvement, c'est d'abord choisir une surface ou un volume unitaires à l'intérieur desquels seront faites les récoltes ; c'est ensuite choisir les moyens pratiques permettant de délimiter cette surface ou ce volume, puis la façon d'y recueillir les organismes étudiés. Il faut évidemment tenir compte de trois types de contraintes : les premières tiennent à la nature du milieu, les secondes à celle des organismes que l'on veut échantillonner, les troisièmes aux moyens dont on dispose. Il va de soi qu'on ne travaille pas de la même manière en forêt ou en savane, sur des Reptiles ou sur des Microarthropodes ; il va de soi, aussi, qu'on peut concevoir des échantillonnages différents en fonction du nombre de personnes participant au travail de terrain.

L'étude des Invertébrés, dans les milieux herbacés, se fait à l'aide de diverses techniques dont les principales ont été inventoriées par M. LAMOTTE, D. et Y. GILLON et G. RICOU (1969). Les peuplements d'Araignées de ces biotopes ont eux-mêmes été assez rarement analysés de façon quantitative. Pour la plupart, les recherches ont été menées dans des milieux tempérés, avec des techniques qui se rapportent à trois types. Dans un premier cas, une petite surface est limitée à l'aide d'un cadre métallique carré ; les animaux y sont collectés manuellement, ou bien récupérés en prélevant la végétation et en la soumettant à un procédé d'extraction en laboratoire (DUFFEY, 1962). Dans un second cas, l'échantillon est délimité à l'aide d'une boîte cylindrique sans fond portée à l'extrémité d'un manche assez long qui permet de l'enfoncer dans le sol de loin, sans approcher l'endroit échantillonné ; les animaux sont alors anesthésiés à l'intérieur du cylindre ; le prélèvement est rapporté et trié au laboratoire (RICOU, 1967). Parfois, enfin, il est possible de prélever les animaux à l'intérieur d'un cadre métallique carré ou cylindrique, à l'aide d'un aspirateur portatif (TURNBULL et NICHOLLS, 1966 ; DUFFEY, 1974). Ces deux dernières méthodes ne sont guère utilisables que lorsque la strate herbacée est très basse (moins de 20 cm), par exemple en prairie pâturée ; encore faut-il que le sol soit assez meuble pour permettre l'emploi facile du cylindre emmanché. La technique utilisant un simple cadre métallique peut être mise en oeuvre dans une végétation un peu plus haute ; elle n'est valable cependant, que pour des surfaces assez petites ( $1/16 \text{ m}^2$  ou  $1/4 \text{ m}^2$  par exemple). Le poids du cadre métallique, en effet, devient rapidement un facteur limitant ; au-delà de certaines dimensions, sa manipulation devient malaisée.

Toutes ces techniques, conçues pour un seul opérateur, ne permettent

des prélèvements que sur de petites surfaces, n'excédant généralement pas un quart de mètre carré.

En savane tropicale, les problèmes se posent différemment : la strate herbacée, à son plein développement, dépasse en effet largement un mètre de hauteur. Les seules techniques qui y aient été employées dérivent de celles qui ont été utilisées par LAMOTTE (1946) ; elles ont été mises au point à Lamto par Y. et D. GILLON (1965, 1967a). Conçues pour un échantillonnage global des Invertébrés épigés, elles ont permis en particulier la récolte de très nombreuses Araignées (Y. et D. GILLON, 1967b ; D. GILLON et PERNES, 1968 ; POLLET, 1972). Pour l'essentiel, c'est sur le matériel récolté par Y. et D. Gillon que s'appuie notre travail, aussi convient-il de rappeler rapidement les caractéristiques des méthodes qu'ils ont employées.

Tous les relevés quantitatifs d'Invertébrés épigés réalisés à Lamto consistent en des récoltes manuelles sur des surfaces déterminées, délimitées de diverses manières. De 1962 à août 1964 les relevés ont été faits, en grande majorité, sur des carrés de dix mètres de côté, simplement visualisés sur le terrain à l'aide de piquets et de cordes. A partir d'octobre 1964 et jusqu'en mars 1966, Y. et D. Gillon ont ensuite mis en route un programme d'échantillonnage plus élaboré, combinant des relevés sur 1 m<sup>2</sup>, 10 m<sup>2</sup> et 25 m<sup>2</sup>.

Les deux premiers types de relevés sont faits à l'intérieur de cages "sans fond", faites d'une armature métallique légère et habillées de toile grillagée. Ces cages sont rapidement déposées sur le sol, enfermant ainsi un certain volume de végétation et la faune qui s'y trouve ; le sol n'étant évidemment jamais parfaitement régulier, un colmatage fait à la base des cages avec des mottes de terre est indispensable pour empêcher d'éventuelles fuites. Les récolteurs pénètrent à l'intérieur des cages d'abord jusqu'à mi-corps grâce à des ouvertures latérales munies de manchons de toile qu'ils se serrent à la taille. Dans le cas des relevés sur 10 m<sup>2</sup>, après avoir récolté tout ce qui est à portée de main, ils pénètrent totalement dans la cage en refermant complètement les manchons derrière eux. Les relevés de 1 m<sup>2</sup> sont faits par deux ramasseurs ; ils durent environ une heure et demi. Les relevés de 10 m<sup>2</sup>, exécutés par quatre hommes, prennent environ six heures.

Les relevés de 25 m<sup>2</sup> sont faits "à ciel ouvert". Trois récolteurs sont placés à chaque côté d'un carré simplement délimité par une corde. Ils en prospectent toute la partie périphérique, puis pénètrent à l'intérieur. Une bâche est alors placée derrière eux, tout autour du quadrat, sur une hauteur de quatre

vingt centimètres ; elle permet de limiter les fuites de certains animaux comme les Orthoptères, fuites de toute façon surveillées par quatre hommes munis de filets. L'exécution d'un tel relevé dure environ une heure (Y. et D. GILLON, 1967a)

### 3. Echantillon idéal et échantillon concret : justesse, précision et fidélité des techniques de prélèvement

Un échantillon réalisé se présente sous la forme d'une collection d'individus appartenant à diverses catégories ; pour chacune le nombre d'individus correspondants, rapporté à la surface ou au volume de l'échantillon, est la mesure de sa densité. Ces mesures constituent les matériaux primaires de l'analyse, à partir desquels seront faits calculs et comparaisons : il est essentiel de savoir quelle est leur validité.

#### a. Le problème de la justesse

L'approche des récolteurs vers le point de prélèvement, la mise en place des biocénomètres ou la délimitation d'un quadrat peuvent provoquer des mouvements de fuite de la part de certains animaux : avant même que la récolte ne commence, la faune qui va être effectivement collectée peut être, en partie au moins, différente de celle qui se trouvait en place avant la mise en oeuvre de l'échantillonnage. Indépendamment d'éventuels effets déformateurs liés à la plus ou moins bonne précision de la technique, il se peut que celle-ci ne fournisse pas l'image juste de l'objet étudié, et ce sans qu'on ait les moyens d'apprécier l'importance du phénomène : l'étude entreprise risque toujours de modifier son propre objet au moment même où elle tente de l'analyser.

Y. et D. GILLON ont fourni des indications sur le problème des fuites (1967a). Elles sont surtout le fait, évidemment, des animaux les plus mobiles : la figure 15, reprise de Y. et D. GILLON, illustre les déplacements observés au moment de la mise en place des différents types de relevés.

Dans le cas des Araignées, on manque de données sur leurs mouvements de fuite au moment de l'exécution des relevés quantitatifs. Néanmoins, quelques observations faites à d'autres occasions donnent à penser que ces mouvements sont peu importants.

L'utilisation de pièges d'interception a montré que les déplacements spontanés d'Araignées, à la surface du sol, sont assez faibles en savane, par comparaison avec ce que l'on peut observer dans divers milieux tempérés (voir chap-

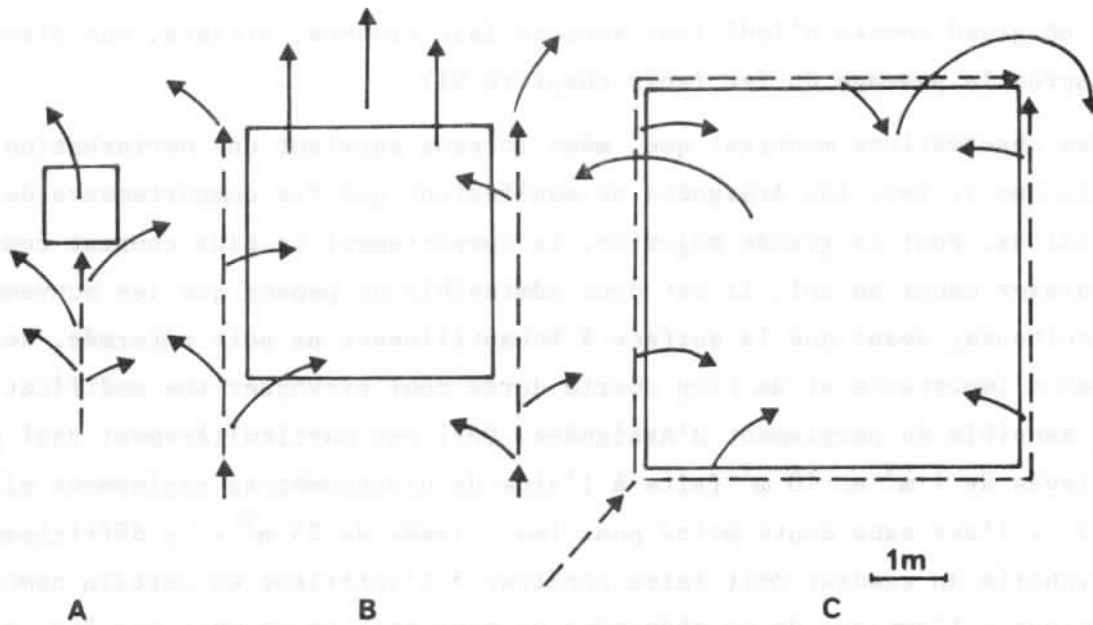


Fig. 15. Schémas indiquant les déplacements des Arthropodes les plus mobiles au moment de la mise en place des différents types de relevés. A :  $1 \text{ m}^2$  ; B :  $10 \text{ m}^2$  ; C :  $25 \text{ m}^2$ . En tiretés, déplacements des hommes ; en traits continus, déplacements des animaux. D'après Y. et D. GILLON, 1967a ; modifié.

tre V). Le problème est alors de savoir si l'approche d'un phénomène perturbateur, tel un piétinement, provoque des comportements de fuite d'amplitude plus importante.

Une première expérience consiste à dénuder une bande de terre ; un ou plusieurs récolteurs s'y tiennent tandis que d'autres progressent vers cette bande en piétinant l'herbe le plus possible : des araignées en fuite ne sortent sur la bande d'observation que lorsque les hommes arrivent à sa proximité immédiate (quelques dizaines de centimètres),

Un deuxième type d'observation peut être fait lors des feux de brousse, Lorsque le front de flammes progresse vers une piste, on ne voit des araignées sortir de la végétation que lorsque le feu arrive très près du bord de la piste ; elles ne sont d'ailleurs pas très nombreuses,

Une expérience destinée à préciser le comportement des Araignées en présence du feu a permis de confirmer cette observation, Sur un quadrat de  $25 \text{ m}^2$  entouré de gouttières, le feu a été mis à la strate herbacée à partir d'un coin : des araignées ne tombent dans les gouttières que lorsque les flammes arrivent en bordure du carré ; encore ne s'agit-il que de certaines espèces, des Lycosidae notam-

ment : un grand nombre d'individus sont en fait trouvés, vivants, sur place, sitôt après le passage du feu (voir chapitre VI).

Ces observations montrent que, même lorsque survient une perturbation aussi violente que le feu, les Araignées ne manifestent que des comportements de fuite très limités. Pour la grande majorité, le comportement le plus courant consiste à se laisser choir au sol. Il est donc admissible de penser que les mouvements des récolteurs, avant que la surface à échantillonner ne soit enfermée, sont de trop peu d'importance et de trop courte durée pour provoquer une modification locale sensible du peuplement d'Araignées. Ceci est particulièrement vrai pour les relevés de 1 m<sup>2</sup> et 10 m<sup>2</sup> faits à l'aide de biocénomètres rapidement mis en place ; ce l'est sans doute moins pour les relevés de 25 m<sup>2</sup> : le défrichage de la périphérie du quadrat doit faire pénétrer à l'intérieur un certain nombre d'individus ; l'ampleur de ce phénomène ne peut malheureusement pas être estimée.

#### b. Le problème de la précision

Un échantillon n'est parfait que dans la mesure où il résulte d'un prélèvement exhaustif. En réalité, dans ce domaine, aucune technique n'atteint la perfection et l'exhaustivité des récoltes reste un idéal dont on s'approche plus ou moins. Les collectes manuelles, tout particulièrement, posent de nombreux problèmes qui bien souvent ne sont pas abordés de front. Dans le cas d'études de peuplements d'Araignées, c'est peut-être CHRISTOPHE (1974) qui a le mieux analysé ces questions ; il a tenté d'apprécier la précision obtenue lors de récoltes manuelles d'Araignées de litière, en forêt tempérée, et il a recherché les causes pouvant faire varier cette précision, telles que des différences d'efficacité entre récolteurs, ou la fatigue intervenant lorsqu'un même récolteur exécute successivement plusieurs relevés.

D'une façon très générale, on peut admettre que, toutes choses égales par ailleurs, la probabilité de capture d'un individu est d'autant plus élevée que sa taille est plus grande. Il est possible, plus précisément, qu'au-delà d'une certaine taille cette probabilité de capture soit de pratiquement 100 % tandis qu'en dessous de cette "taille-seuil", elle soit d'autant plus faible que la taille est plus petite. Selon Yves GILLON, lors des relevés effectués à Lamto, les animaux d'une taille égale ou supérieure à 5 mm environ seraient capturés à 80 % au moins (communication personnelle).

Pour tenter de mettre en évidence ce seuil, la distribution en classes de taille des individus capturés chaque mois sur une même surface pendant un cycle



annuel a été étudiée chez deux espèces monovoltines et une espèce bivoltine. Pour des raisons expliquées plus loin, les récoltes obtenues sur quadrats de 10 m<sup>2</sup> et sur certains quadrats de 25 m<sup>2</sup> ont été regroupées. Le critère de taille retenu est la longueur L du céphalothorax, mesurée au micromètre oculaire. Les trois espèces choisies l'ont été en raison de leur relative abondance, de leur taille assez grande à l'état adulte et de leurs teintes générales voisines. Il s'agit d'une Ctenidae, Anahita aculeata, espèce bivoltine, d'une Pisauridae, Afropisaura valida et d'une Lycosidae, Brevilabus gilloni, espèces univoltines.

A chaque fois il apparaît un déficit en individus de petite taille, mais plus ou moins prononcé ; en réalité la forme des histogrammes obtenus varie d'une espèce à l'autre : dans le cas de Brevilabus gilloni, l'histogramme est à peu près symétrique, alors qu'il est disymétrique pour les deux autres espèces (fig. 16).

Si les récoltes étaient exhaustives, on devrait évidemment observer les effectifs les plus élevés pour les plus petites tailles, les histogrammes ayant ainsi une allure générale décroissante. En fait, il y a globalement une augmentation des effectifs capturés avec la taille, donc une précision croissante des captures, jusque vers L = 3 mm pour Brevilabus gilloni, L = 1,3 mm pour Anahita aculeata et L = 1,0 mm pour Afropisaura valida. Cela ne signifie pas que ces dimensions témoignent de "seuils de perceptibilité" différents d'une espèce à l'autre ; sur le terrain, aucune des trois n'est plus facilement visible que les autres. L'explication de ces différences est à rechercher ailleurs.

La figure 16 montre, sur deux exemples théoriques, l'allure des histogrammes de distribution de taille "observés" en supposant, pour simplifier, une progression linéaire de l'efficacité de capture en fonction de la taille. Dans un cas, la stratégie démographique de l'espèce est de type r, dans l'autre de type K. On constate que l'histogramme "observé" est d'autant plus disymétrique que l'espèce produit davantage d'oeufs par femelle reproductrice. Des trois espèces que nous avons étudiées, celle qui fournit l'histogramme le plus disymétrique, Afropisaura valida, produit des cocons contenant en moyenne 350 oeufs, tandis que ceux de Anahita aculeata en contiennent en moyenne 150, et ceux de Brevilabus gilloni en moyenne 70.

Ce sont donc les résultats obtenus avec cette dernière espèce qui fournissent la moins mauvaise estimation de la taille au-dessus de laquelle les individus sont récoltés à près de 100 % ; cette taille correspond à une longueur céphalothoracique d'au moins 2,9 mm, limite supérieure de la classe la plus fré-

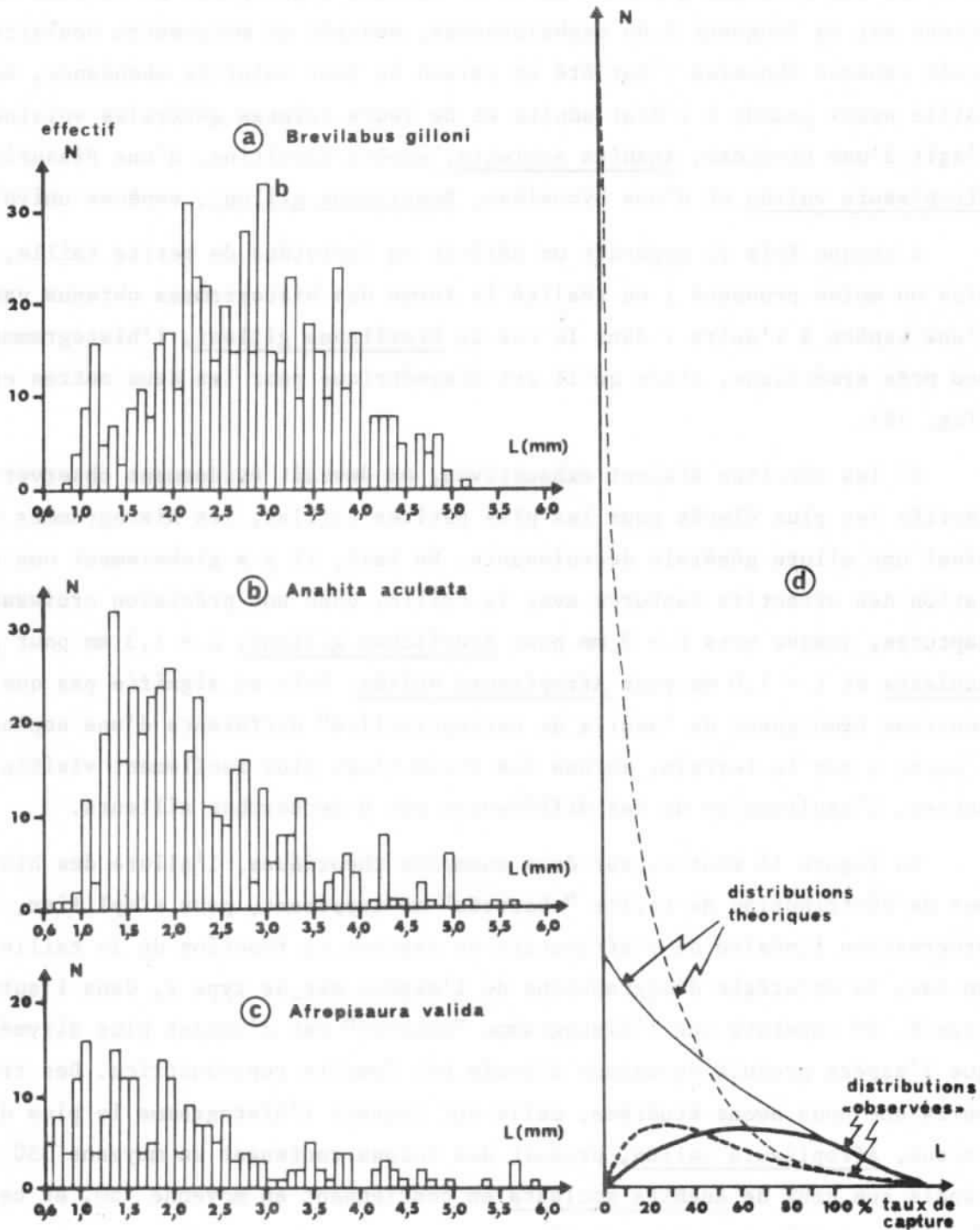


Fig. 16. Distribution des tailles (longueur céphalothoracique L) de trois espèces de dimensions voisines : a, *Brevilabus gilloni* (Lycosidae) ; b, *Anahita aculeata* (Ctenidae) ; c, *Afropisaura valida* (Pisauridae). On a pris en compte l'ensemble des récoltes correspondant à un cycle annuel complet. En d, distributions théoriques et distributions "observées" en supposant que le taux de capture augmente linéairement avec la taille.

quente : il s'agit évidemment d'une estimation par défaut. Il est en tout cas intéressant de noter que pour des araignées de forme "normale", c'est à dire sans allongement ou élargissement remarquable de l'abdomen, une longueur céphalo-thoracique d'environ 3 mm correspond à une longueur totale du corps de 5 à 7 mm. On retrouve ainsi l'estimation faite par Y. GILLON qui, pour subjective qu'elle soit, s'appuie sur une longue expérience de terrain.

Les divers types de relevés utilisés à Lamto ont des précisions différentes, comme le montre la figure 17, reprise du travail de Y. et D. GILLON (1967a). En moyenne, les relevés de 1 m<sup>2</sup> permettent de récolter davantage d'Araignées par unité de surface que les relevés de 10 m<sup>2</sup>, ceux-ci étant eux-mêmes plus efficaces que les relevés de 25 m<sup>2</sup>.

Y. et D. GILLON ont non seulement comparé les effectifs, mais aussi les biomasses des Arachnides capturés dans les trois types de relevés (essentiellement des Araignées, de rares Opilions, Acariens et petits Scorpions). Les moyennes obtenues sur une année sont de 15,32 g/100 m<sup>2</sup> pour les relevés de 1 m<sup>2</sup>, 12,94 g/100 m<sup>2</sup> pour les relevés de 10 m<sup>2</sup> et 11,98 g/100 m<sup>2</sup> pour les relevés de 25 m<sup>2</sup> ; la différence n'est significative -mais pas hautement significative- qu'entre les résultats des relevés de 1 m<sup>2</sup> et ceux des relevés de 25 m<sup>2</sup> (Y. et D. GILLON, 1967a). Ceci signifie que, si les relevés sur de petites surfaces permettent des récoltes plus proches de l'exhaustivité, seuls sont concernés des individus de petite taille ne représentant qu'une faible fraction de la biomasse totale du peuplement.

Afin de préciser la comparaison entre les relevés de 1 m<sup>2</sup> et les grands relevés, les Araignées immatures et adultes ont été considérées séparément. Les données des relevés sous cage de 10 m<sup>2</sup> et de certains relevés de 25 m<sup>2</sup> ont été regroupées. Le tableau II présente les résultats obtenus.

TABLEAU II

Efficacités comparées des petits et des grands relevés pour la récolte des Araignées.

	Effectifs moyens annuels (arrondis) par 100 m <sup>2</sup> d'après les relevés de		Efficacité relative des grands relevés
	1 m <sup>2</sup>	10 m <sup>2</sup> et 25 m <sup>2</sup>	
Adultes	436	354	81,2 %
Immatures	1 517	1 146	75,5 %

Ils montrent que les grands relevés permettent une meilleure capture des adultes que des immatures, tout en restant nettement moins efficaces que les petits relevés. En effet si les adultes, plus grands que les jeunes, ont toujours davantage de chances d'être capturés, il n'en reste pas moins que beaucoup d'espèces sont de très petite taille et sont donc de toute façon mieux récoltées lors des petits relevés : le ramassage à deux, à l'intérieur d'un biocénomètre de 1 m<sup>2</sup>, est plus facilement minutieux que lorsqu'il faut explorer une grande surface, même avec un nombre assez élevé de récolteurs.

En dehors de la taille, d'autres facteurs entraînent une capture différentielle des espèces.

La ressemblance plus ou moins grande avec le substrat doit très probablement jouer un rôle qu'il est cependant difficile d'apprécier. Dans leur grande majorité, les Araignées trouvées en savane sont homochromiques : les unes se confondent plus ou moins avec la surface du sol, les autres avec les herbes, soit vertes, soit sèches. Peu d'espèces arborent des ornements voyants : quelques Araneidae, Theridiidae, Thomisidae et Salticidae essentiellement.

Des espèces échappent au moins en partie aux ramassages en raison de comportements particuliers. Une grande Pisauridae, Euprosthops proximus, dont le corps peut dépasser 25 mm de long, vit sur une vaste toile en nappe se prolongeant par un couloir dans une cavité du sol, un trou creusé par un petit Mammifère par exemple. De même la Lycose sédentaire Hippasa lamtoensis fait très souvent communiquer sa toile avec un orifice de galerie de Fourmi-cadavre. Dérangés, ces animaux se réfugient dans ces abris où ils passent inaperçus. La grande Lycose Orinocosa celerierae, au moins au cours des derniers stades de son développement, aménage en terrier un trou du sol qu'elle quitte surtout la nuit pour la chasse ou la reproduction.

De nombreuses Araignées trouvent un abri dans les troncs creux de Palmiers tombés au sol : on peut y rencontrer en abondance, par exemple, la Ctenide Anahita aculeata.

Toutes ces espèces, sans parler des véritables terricoles comme les Mygales Aporoptychus lamottei (Ctenizidae) et Cyphonisia obesa (Barychelidae), ne sont donc très probablement pas récoltées de façon exhaustive.

### c. Le problème de la fidélité

La figure 17 met clairement en évidence l'effet de la fatigue sur l'efficacité des équipes de récolteurs. En six heures, des équipes de deux récolteurs

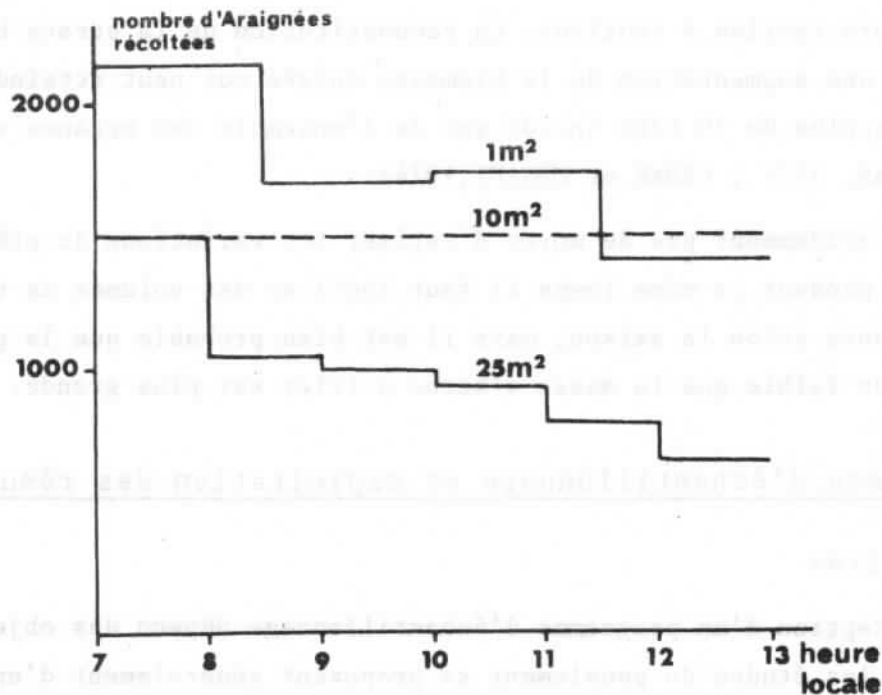


Fig. 17. Fidélité des différents types de relevés ( $1 \text{ m}^2$ ,  $10 \text{ m}^2$  et  $25 \text{ m}^2$ ) en fonction de l'heure d'exécution. Toutes les valeurs sont calculées sur un an et rapportées à  $100 \text{ m}^2$ . D'après Y. et D. GILLON, 1967a ; modifié.

effectuaient chacune quatre relevés de  $1 \text{ m}^2$ , tandis qu'une équipe de seize hommes réalisait six relevés de  $25 \text{ m}^2$  ; pendant le même temps, quatre ramasseurs faisaient un relevé de  $10 \text{ m}^2$ .

Dès le deuxième relevé (de  $1 \text{ m}^2$  ou de  $25 \text{ m}^2$ ), l'efficacité diminue très nettement. Dans le cas des relevés de  $25 \text{ m}^2$  en particulier, le sixième relevé fournit environ moitié moins d'Araignées que le premier.

En moyenne, les premiers relevés de  $25 \text{ m}^2$  de chaque série journalière ont la même efficacité que les relevés de  $10 \text{ m}^2$  ; c'est pourquoi les résultats de ces deux catégories de récoltes ont été regroupés pour certains calculs, par exemple pour la comparaison faite ci-dessus avec les relevés de  $1 \text{ m}^2$ . Ceux-ci ont été considérés en bloc : leur précision étant également sensible à la fatigue, les mesures de densité qu'ils fournissent ne sont encore que des estimations par défaut, meilleures toutefois que celles que donnent les relevés de  $10 \text{ m}^2$ .

Un autre phénomène est susceptible de faire varier la précision des relevés au cours du temps, lié aux variations saisonnières de la strate herbacée. Celle-ci est presque entièrement détruite par les feux de brousse allumés en saison sèche : le sol est très largement dénudé et il ne reste que les bases des touffes d'herbes,

qui sont alors faciles à fouiller. La reconstitution de la strate herbacée se traduit par une augmentation de la biomasse épigée qui peut atteindre, en octobre-novembre, plus de 10 t/ha (poids sec de l'ensemble des organes vivants et morts) (CESAR, 1971 ; CESAR et MENAUT, 1974).

On n'a évidemment pas de moyen d'estimer les variations de précision liées au fait que pendant le même temps il faut fouiller des volumes de végétation très différents selon la saison, mais il est bien probable que la précision est d'autant plus faible que la masse d'herbe à trier est plus grande.

#### 4. Programmes d'échantillonnage et exploitation des résultats

##### a. Généralités

La conception d'un programme d'échantillonnage dépend des objectifs poursuivis : si les études de peuplement se proposent généralement d'en suivre les caractéristiques au cours du cycle saisonnier, le programme choisi peut varier très largement selon la finesse souhaitée de l'analyse.

Pour caractériser un peuplement, à un moment donné, il faut au minimum en faire l'inventaire spécifique et estimer les densités des espèces en présence. Ce but peut être d'autant mieux atteint qu'une plus grande surface est prospectée avec la meilleure précision possible.

On peut aussi se proposer de déterminer la distribution horizontale des organismes, donc de savoir si les individus sont répartis dans le milieu régulièrement, au hasard ou par agrégats ; dans ce dernier cas on peut également vouloir connaître la taille des agrégats.

Il faut alors concevoir un échantillonnage rigoureusement planifié. Les zones d'études doivent être quadrillées, pour permettre un tirage au sort des emplacements des relevés, de préférence en utilisant une table de nombres au hasard. La détermination des types de distribution suppose en effet le traitement statistique des données obtenues. Il faut donc aussi réaliser des n-échantillons avec n suffisamment grand pour que les estimations des moyennes et des variances soient acceptables (ELLIOTT, 1971 ; CHRISTOPHE, 1974).

La détermination de la taille des agrégats peut se faire soit en réalisant des n-échantillons avec des relevés unitaires de dimensions croissantes, soit au moyen de relevés contigus disposés en grille ou en transect (ELLIOTT, 1971).

Dans tous les cas, il s'agit donc de programmes lourds, nécessitant de nom-

breux relevés. Il faut alors des moyens importants, ou étaler le travail dans le temps, avec ce que cela comporte de risques de voir le peuplement se modifier naturellement pendant la durée de l'exécution du programme. C'est pourquoi des analyses d'une telle finesse ne peuvent être envisagées que pour certaines espèces s'y prêtant particulièrement bien. Elles ne sont pas compatibles avec des prospections globales comme celles qu'il fallait faire à Lamto pour avoir une vue d'ensemble du peuplement épigé.

#### b. Les échantillonnages réalisés à Lamto

Un très grand nombre de relevés ont été faits à partir de la fin de janvier 1962, donc dès le début de l'installation de la Station. En fonction du passage plus ou moins récent des feux de brousse, différents types de savanes ont été prospectés qui, par la suite, seront désignés de la façon suivante :

- SB : savanes brûlées pendant la grande saison sèche précédente ;
- SNB : savanes protégées des feux de la grande saison sèche précédente ;
- SNNB : savanes protégées des feux au moins pendant les deux grandes saisons sèches précédentes ;
- SBT : savane protégée des feux du 18.I.65 et brûlée tardivement, le 7.IV.65.

En 1962, ce sont essentiellement des relevés de 100 m<sup>2</sup> qui ont été réalisés, tant en savane brûlée qu'en savane protégée (tabl. III). En grande majorité, ils ont été faits dans des savanes à Andropogonées à faciès arbustif ouvert. Pour diverses raisons, il n'a pas toujours été fait le même nombre de relevés chaque mois dans chaque milieu, mais dans la mesure du possible un relevé au moins par semaine était effectué en savane brûlée et en savane protégée. Cet ensemble de prélèvements est donc intéressant pour suivre de façon comparative l'évolution des peuplements dans ces deux milieux ; cependant la technique des relevés sur 100 m<sup>2</sup> est moins efficace que celle des relevés sur 25 m<sup>2</sup> et ne fournit donc qu'une image très partielle de la faune.

TABLEAU III

Grands relevés (100 m<sup>2</sup>) effectués mensuellement en 1962.

Milieu	J	F	M	A	M	J	J	A*	S	O	N	D
SB	0	1	4	4	4	4	5	2	4	4	4	4
SNB	2	5	4	4	4	4	5	2	4	4	4	5

\* En août, un relevé de 50 m<sup>2</sup> a été effectué en plus dans chaque milieu.

De janvier 1963 jusqu'en août 1964, quelques relevés de 25 m<sup>2</sup> ont été associés à ceux de 100 m<sup>2</sup> (tabl. IV). Des prospections ont été faites en SB, en SNB et SNNB -mais de façon peu régulière- en bonne partie dans les mêmes faciès qu'en 1962. En SNNB, il y a tout de même eu au moins un relevé de 100 m<sup>2</sup> par mois jusqu'en janvier 1964 : il est ainsi possible de suivre les transformations du peuplement deux années consécutives.

TABLEAU IV

Grands relevés (100 m<sup>2</sup> et 25 m<sup>2</sup>) effectués de janvier 1963 à août 1964 (J<sub>AF</sub> : janvier, avant les feux ; J<sub>PF</sub> : janvier, après les feux).

Milieu	Type de relevé	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J <sub>AF</sub>	J <sub>PF</sub>	F	M	A	M	J	J	A
SB	100 m <sup>2</sup>	0	3	4	3	3	4	2	3	1	6	0	2	1	8	7	7	2	4	0	4	2
	25 m <sup>2</sup>	0	8	4	3	3	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	4
SNB	100 m <sup>2</sup>	6	1	2	1	2	0	0	1	1	2	0	0	0	4	5	5	2	2	0	1	0
	25 m <sup>2</sup>	0	4	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
SNNB	100 m <sup>2</sup>	2	3	2	2	1	4	3	2	1	1	2	2	0	1	0	2	0	3	0	3	0
	25 m <sup>2</sup>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

C'est d'octobre 1964 jusqu'en mars 1966 qu'a été mis en oeuvre le programme le plus important, sous la direction d'Yves et Dominique GILLON (tabl. V). Pendant quatorze mois des relevés de 1 m<sup>2</sup>, 10 m<sup>2</sup> et 25 m<sup>2</sup> ont été réalisés en SB, grâce auxquels une image assez précise du peuplement peut être reconstruite. Les relevés de 25 m<sup>2</sup> ont continué jusqu'en mars 1966, et les peuplements en SNB et SBT ont été suivis par cette même méthode.

TABLEAU V

Ensemble des relevés effectués d'octobre 1964 à mars 1966 (J<sub>AF</sub> : janvier, avant les feux ; J<sub>PF</sub> : janvier, après les feux).

Milieu	Type de relevé	O*	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J <sub>AF</sub>	J <sub>PF</sub>	F	M
SB	1 m <sup>2</sup>	8	12	15	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	0	0	0	0	0
	10 m <sup>2</sup>	4	3	4	4	4	8	4	4	4	4	4	4	4	4	0	0	0	0	0
	25 m <sup>2</sup>	7	14	18	12	13	12	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
SBT	25 m <sup>2</sup>	-	-	-	-	-	-	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
SNB	25 m <sup>2</sup>	0	0	0	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6

\* En octobre 1964, quatre relevés de 100 m<sup>2</sup> ont été faits également en SB.



Les observations faites plus haut sur la précision et la fidélité des différents types de relevés employés montrent que les résultats qu'ils donnent doivent faire l'objet d'une critique soigneuse.

Les relevés dont la précision peut être considérée comme la moins variable sont les relevés sous cage de 10 m<sup>2</sup>, une même équipe exécutant un seul relevé par journée de travail sur le terrain. Les relevés de 25 m<sup>2</sup>, faits par séries journalières de six, ont une trop mauvaise fidélité -en raison de l'effet de fatigue- pour que leurs résultats soient utilisés tels quels. Cependant, nous avons vu que les premiers de série ont une précision du même ordre que les relevés de 10 m<sup>2</sup>.

Pour caractériser globalement le peuplement en savane brûlée et suivre son évolution saisonnière, les résultats de ces deux catégories sont donc cumulés de façon à obtenir des données provenant de la prospection faite avec une même précision de la plus grande surface possible. Le tableau VI indique les surfaces prospectées mensuellement de cette façon.

TABLEAU VI

Relevés de 10 m<sup>2</sup> et 25 m<sup>2</sup> de précision équivalente effectués mensuellement à Lamto, en savane brûlée, d'octobre 1964 à novembre 1965.

Mois	Nombre de relevés de 10 m <sup>2</sup>	Nombre de relevés de 25 m <sup>2</sup>	Surface totale prospectée (en m <sup>2</sup> )
X - 1964	4	1	65
XI - 1964	3	2	80
XII - 1964	4	3	115
I - 1965	4	2	90
II - 1965	4	2	90
III - 1965	8	2	130
IV - 1965	4	1	65
V - 1965	4	1	65
VI - 1965	4	1	65
VII - 1965	4	1	65
VIII - 1965	4	1	65
IX - 1965	4	1	65
X - 1965	4	1	65
XI - 1965	4	1	65

Les résultats des relevés de 1 m<sup>2</sup> seront également utilisés, bien que l'effet de fatigue rende également leur précision variable. Réalisés à raison de seize par mois au maximum, ces relevés ne couvrent qu'une faible surface, insuffisante pour espérer un bon échantillonnage des espèces à faible densité, mais ils permettent en revanche une collecte précise des individus de petite taille.

Les grands relevés, s'ils ne peuvent tous être utilisés pour une analyse globale des peuplements, fournissent néanmoins des données sur les individus d'une taille assez grande pour être de toute façon correctement récoltés. Ceci est justement intéressant lorsqu'il s'agit d'espèces à faible densité à l'état adulte : la prise en compte des spécimens présents dans l'ensemble des relevés permet une meilleure estimation de leur densité.

La distribution horizontale des Araignées ne pourra pas être analysée à l'aide de méthodes statistiques, du fait de la précision variable des relevés de 1 m<sup>2</sup> et de 25 m<sup>2</sup>. Néanmoins, l'étude comparée de la composition des différents échantillons prélevés à une même période doit fournir des indications sur la répartition spatiale des individus.

Une remarque importante concerne la périodicité des prélèvements du programme 1964-1966. Chaque mois, tous les relevés ont été faits en quelques journées consécutives, et non pas distribués régulièrement de semaine en semaine. Ces prélèvements donnent donc des "images instantanées" du peuplement distantes d'environ un mois. Ceci provoque des difficultés par exemple pour établir la cinétique d'espèces dont certains stades durent moins d'un mois ; c'est en particulier le cas, fréquent, des mâles adultes à brève durée de vie. L'interprétation des données doit ici encore tenir compte de ces artefacts d'échantillonnage.

## B. ESTIMATION DES BIOMASSES

### 1. Pesées globales des récoltes

Lors des prélèvements faits d'octobre 1964 à mars 1966 en savane brûlée, Y. et D. GILLON ont pesé globalement les Araignées récoltées (Y. et D. GILLON, 1967b). Triés au moment de la récolte, les animaux étaient pesés après le tri, donc en général quelques heures après leur mort.

Cette procédure n'est pas exempte de critiques, mais elle a permis une première approche des biomasses des Arthropodes épigés qui ne pouvait guère être réalisée autrement. L'étude détaillée des échantillons qui devait suivre interdisait leur séchage en vue de mesures de poids secs : il fallait se contenter d'estimations de poids frais. Celles-ci ont dû être faites par défaut, le délai séparant la mort de la pesée permettant un dessèchement qui n'excéderait toutefois pas 10 % (Y. et D. GILLON, 1967b).

Par ailleurs, la sous-estimation des effectifs par les méthodes de collecte employées a entraîné ipso facto celle des biomasses. Cependant, en comparant les résultats des relevés de 1 m<sup>2</sup>, 10 m<sup>2</sup> et 25 m<sup>2</sup>, Y. et D. GILLON ont montré que les biomasses étaient en réalité presque aussi correctement estimées par les trois méthodes ; en effet, le sous-échantillonnage concerne essentiellement les individus les plus petits (Y. et D. GILLON, 1967a).

## 2. Recherche de relations entre la taille et la biomasse

Comme l'a souligné BREYMEYER (1967b) à propos des Araignées, l'étude de la production passe par l'estimation des biomasses individuelles, faite au moyen de corrélations établies entre celles-ci et des dimensions linéaires, mesurables sur des animaux conservés en alcool. Ceci vaut en particulier lorsqu'il s'agit d'exploiter un matériel antérieurement récolté.

### a. Méthodes

BREYMEYER (1967b), à la suite d'ITÔ (1964), a établi des relations de la forme  $y = kx^m$  entre longueur totale du corps (x) et poids frais ou sec (y) pour diverses Araignées comprenant en particulier des Lycosidae. Ses résultats sont toutefois exposés trop sommairement pour permettre d'apprécier leur précision.

D'autres auteurs, s'appuyant sur le fait que le poids frais doit varier comme le cube d'une dimension linéaire du corps, ont recherché des relations linéaires empiriques entre la racine cubique du poids frais et la longueur d'une partie du corps ou d'un appendice. Cette méthode a été employée avec succès par exemple chez les Orthoptères (Y. GILLON, 1973). Elle a été également appliquée à l'Araignée Anahita aculeata (Ctenidae) (CELERIER et BLANDIN, 1977).

Cependant, il est plus rigoureux de rechercher des relations de la forme  $y = kx^m$  comme l'a fait BREYMEYER. Il est toutefois plus commode de considérer non pas la longueur totale du corps, mais la longueur L du céphalothorax, ceci pour des raisons pratiques, la moindre n'étant pas le fait que dans des échantillons maintes fois manipulés, bien des individus ont perdu leur abdomen. Par ailleurs, la longueur du céphalothorax est plus sûre à mesurer que la largeur, car dans ce sens le céphalothorax est extrêmement peu déformable.

Lors de deux séjours, l'un en saison des pluies, l'autre en saison sèche, de nombreuses Araignées ont été récoltées puis pesées vivantes à l'aide d'une balance sensible au 1/100 mg. Pour vérifier l'absence d'une éventuelle dérive du "zéro" de la balance en cours de manipulation celui-ci était vérifié après chaque pesée.

Un certain nombre d'individus de diverses espèces ont ensuite été séchés à 85° C pendant 48 heures, tandis que d'autres ont été fixés dans l'alcool à 70° ; après au moins un an, la longueur de leur céphalothorax a été mesurée. Le tableau VII présente la répartition par familles des individus de ce deuxième groupe.

TABLEAU VII

Effectifs par familles des Araignées dont le poids frais et la longueur du céphalothorax ont été mesurés.

Lycosidae	375	Sparassidae	97
Ctenidae	346	Clubionidae	41
Thomisidae	276	Zodariidae	28
Salticidae	272	Scytodidae	17
Pisauridae	106	Palpimanidae	14
Araneidae	102	Dysderidae	10
Oxyopidae	97	Total	1 781

Dans ce tableau n'ont été inscrites que les familles pour lesquelles 10 individus au moins ont été récoltés. Les principales familles d'Araignées observées en savane sont dans l'ensemble bien représentées dans cet échantillon. Cependant des espèces de diverses familles n'ont été que peu ou pas récoltées en raison de leur très petite taille ou de leur faible densité, ou encore parce qu'abondantes surtout à des époques où il n'a pas été possible d'effectuer de séjour (septembre à décembre notamment).

#### b. Résultats

Les résultats des pesées et des mensurations, exprimés en mg et mm respectivement, ont été représentés sous forme de diagrammes de dispersion en coordonnées logarithmiques (logarithmes népériens) pour divers ensembles d'individus (même espèce, même genre ou même famille selon le cas). La comparaison de ces diagrammes a conduit à opérer des regroupements, le plus souvent à l'échelle de la famille (fig. 18 à 26).

Chaque nuage de point obtenu a été caractérisé par l'axe majeur réduit, dont les paramètres  $m$  (pente) et  $b$  (ordonnée à l'origine) ont été calculés en ne considérant que les immatures et les mâles, afin de ne caractériser que la croissance proprement dite : les données relatives aux femelles ont été éliminées des calculs, car le poids de celles-ci peut augmenter considérablement lors

de l'élaboration des pontes. Le coefficient de corrélation  $r$  entre  $\text{Log } w$  et  $\text{Log } L$  ( $w$  : poids frais en mg ;  $L$  : longueur céphalothoracique en mm) et le paramètre  $k = e^b$  ont été calculés dans les mêmes conditions. Le tableau VIII présente les résultats obtenus.

TABLEAU VIII

Relations entre le poids frais ( $w$ , en mg) et la longueur du céphalothorax ( $L$ , en mm) pour différents groupes d'Araignées.

Groupe	$r$	$\text{Log } w = m \text{ Log } L + b$	$w = k L^m$
Lycosidae	0,984	$\text{Log } w = 3 \text{ Log } L - 0,25$	$w = 0,78 L^3$
Ctenidae	0,971	$\text{Log } w = 2,94 \text{ Log } L - 0,06$	$w = 0,94 L^{2,94}$
Salticidae	0,955	$\text{Log } w = 3,10 \text{ Log } L - 0,35$	$w = 0,70 L^{3,10}$
Oxyopidae	0,949	$\text{Log } w = 2,90 \text{ Log } L - 0,07$	$w = 0,93 L^{2,90}$
Clubionidae	0,952	$\text{Log } w = 2,92 \text{ Log } L - 0,15$	$w = 0,87 L^{2,92}$
Zodariidae			
Palpimanidae			
Dysderidae			
Scytodidae			
Thomisidae	0,888	$\text{Log } w = 2,92 \text{ Log } L + 0,24$	$w = 1,28 L^{2,92}$
Pisauridae	0,961	$\text{Log } w = 3,17 \text{ Log } L + 0,03$	$w = 1,03 L^{3,17}$
Araneidae	0,955	$\text{Log } w = 3,07 \text{ Log } L + 0,15$	$w = 1,17 L^{3,07}$
Sparassidae	0,949	$\text{Log } w = 3,10 \text{ Log } L + 0,41$	$w = 1,50 L^{3,10}$

Afin d'apprécier l'importance de la dispersion des points autour des axes majeurs réduits, des parallèles ont été tracées à égale distance de part et d'autre de ceux-ci : un premier couple de parallèles a été choisi de telle sorte que leurs ordonnées à l'origine diffèrent de  $\text{Log } 2$ , un deuxième pour que cette différence soit de  $\text{Log } 2,5$ . Ainsi la droite supérieure correspond à des individus ayant selon le cas un poids de 2 ou 2,5 fois celui des individus de même longueur céphalothoracique représentés par la droite inférieure.

Le pourcentage des points extérieurs aux bandes ainsi délimitées, en comprenant cette fois les points représentatifs des femelles, a été calculé pour chaque groupe (tabl. IX).

Chaque diagramme de dispersion correspond au regroupement de plusieurs espèces : de l'une à l'autre la relation entre longueur céphalothoracique et biomasse peut changer. Par ailleurs le poids d'un individu augmente au cours d'un même stade tandis que la longueur de son céphalothorax reste inchangée : ainsi deux individus d'une même espèce peuvent avoir des biomasses différentes tout en

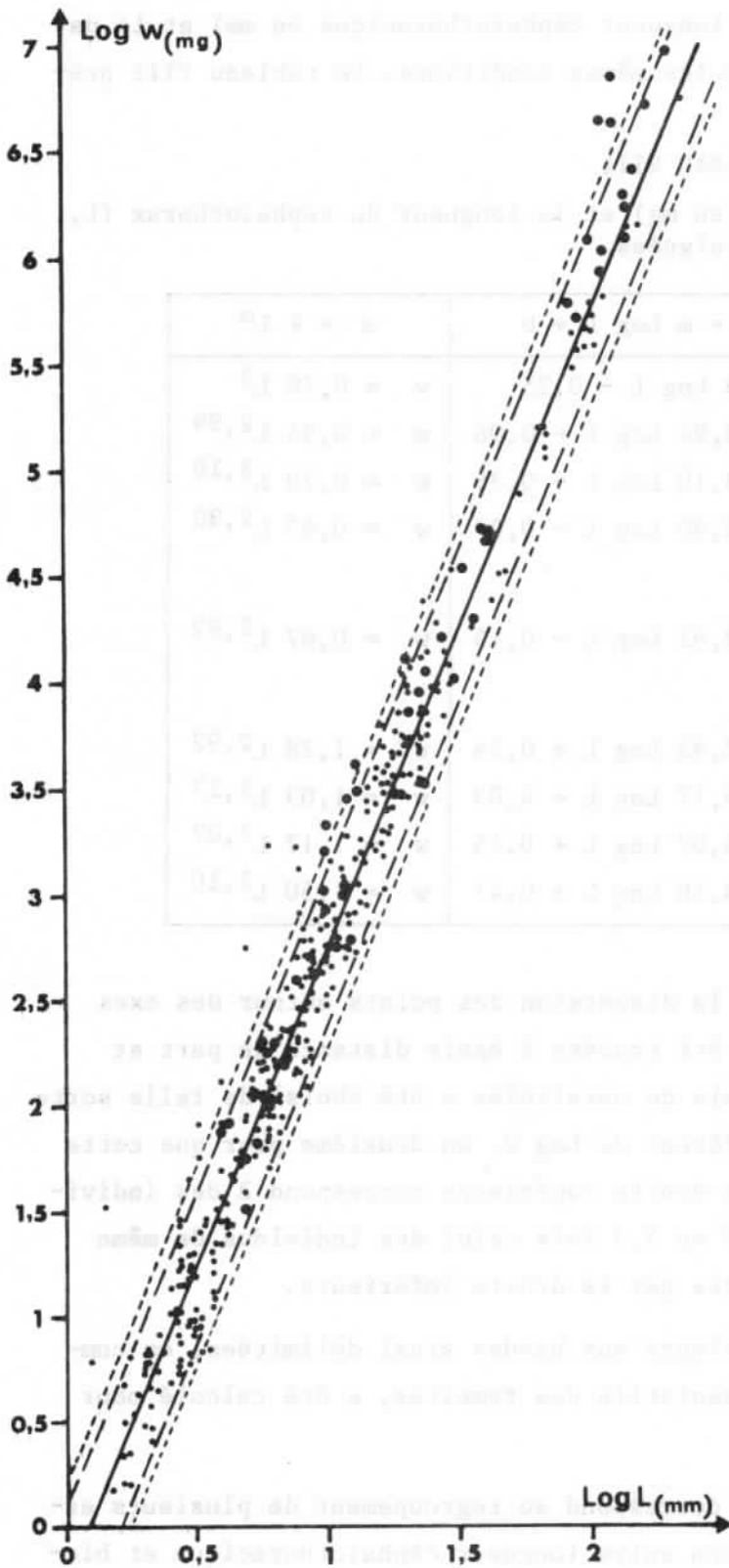


Fig. 18. Diagramme de dispersion du poids frais  $w$  (mg) en fonction de la longueur céphalothoracique  $L$  (mm) (en coordonnées logarithmiques) chez les Lycosidae.

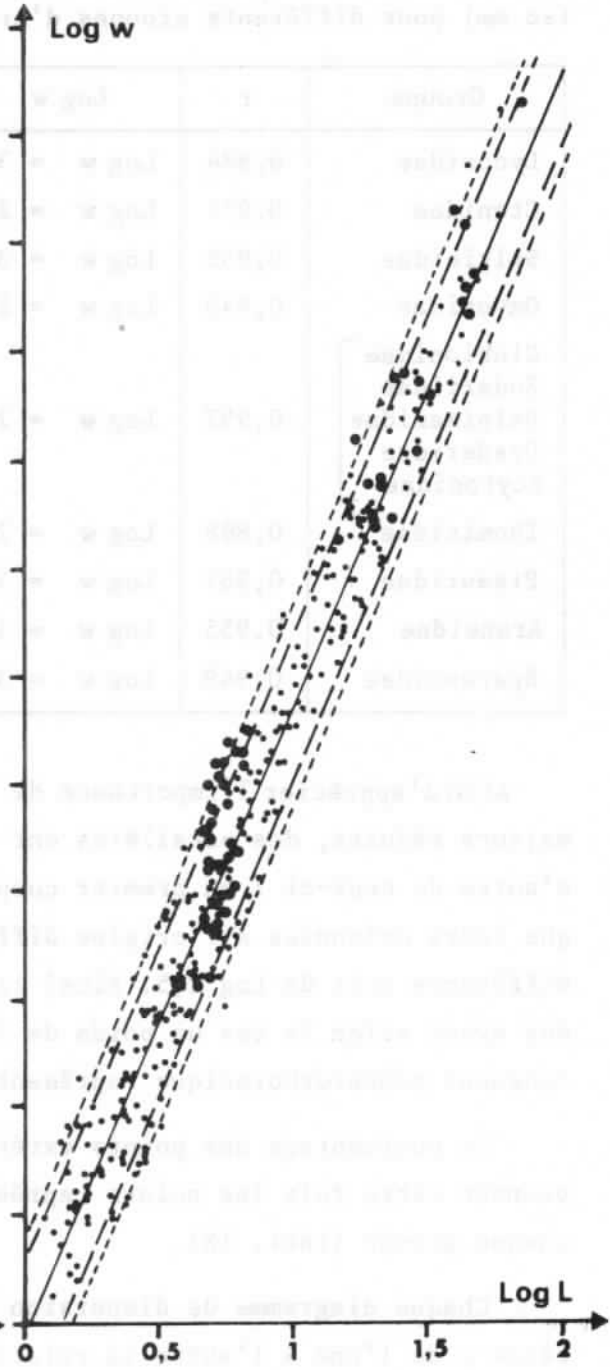


Fig. 19. Diagramme de dispersion du poids frais  $w$  (mg) en fonction de la longueur céphalothoracique  $L$  (mm) (en coordonnées logarithmiques) chez les Ctenidae.

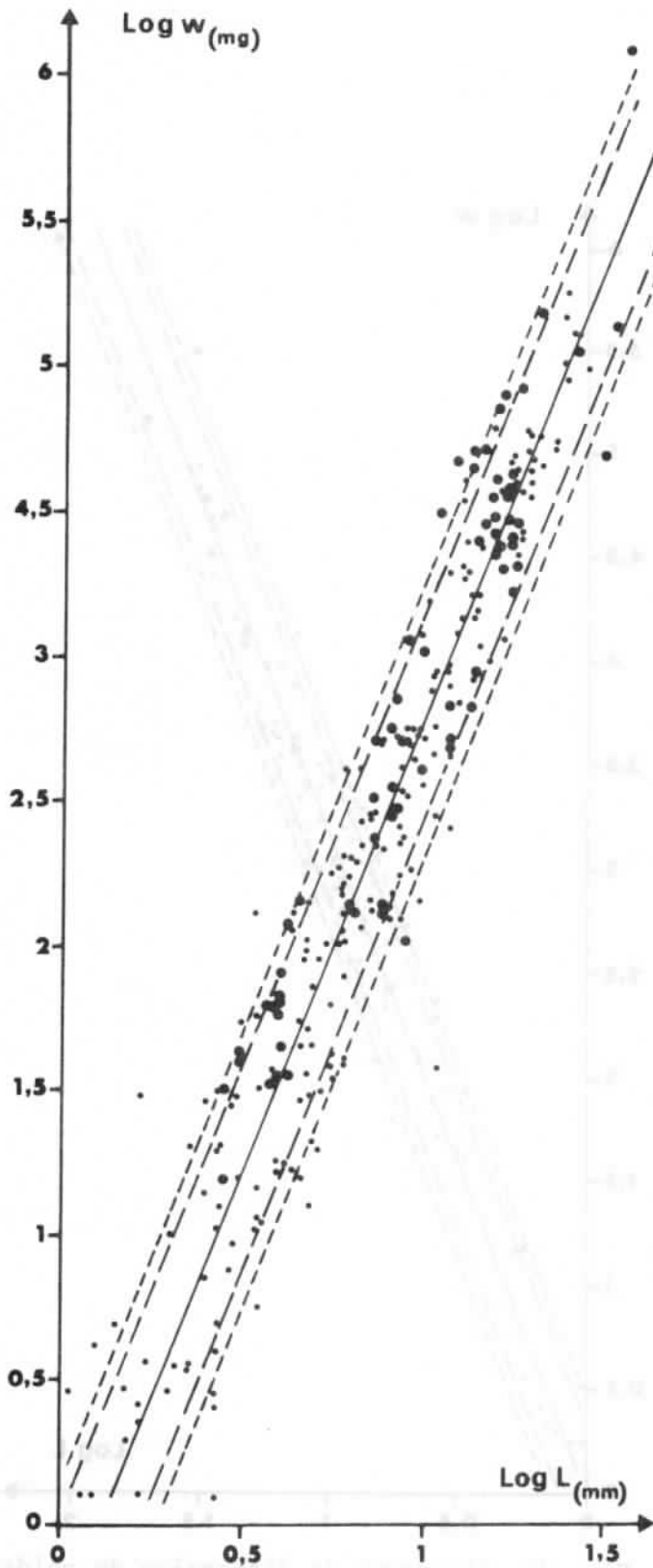


Fig. 20. Diagramme de dispersion du poids frais  $w$  (mg) en fonction de la longueur céphalothoracique  $L$  (mm) (en coordonnées logarithmiques) chez les Salticidae.

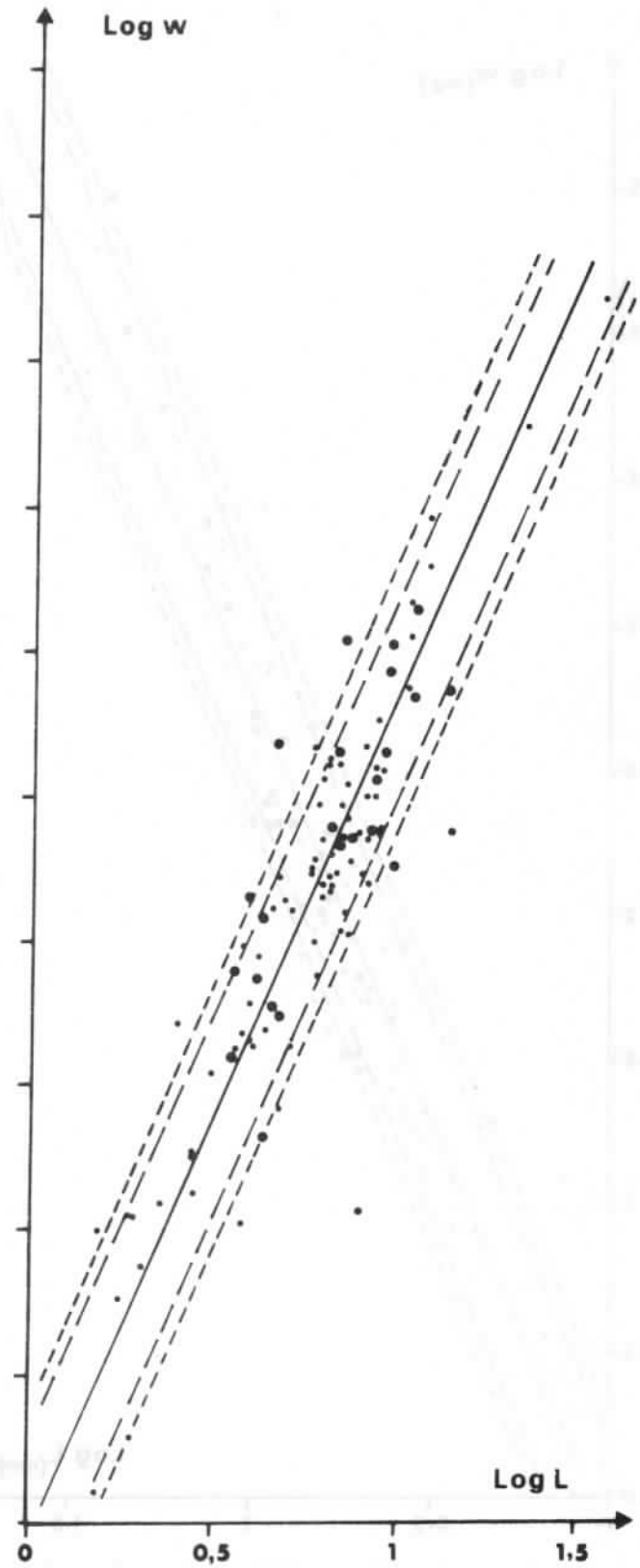


Fig. 21. Diagramme de dispersion du poids frais  $w$  (mg) en fonction de la longueur céphalothoracique  $L$  (mm) (en coordonnées logarithmiques) chez les Oxyopidae.

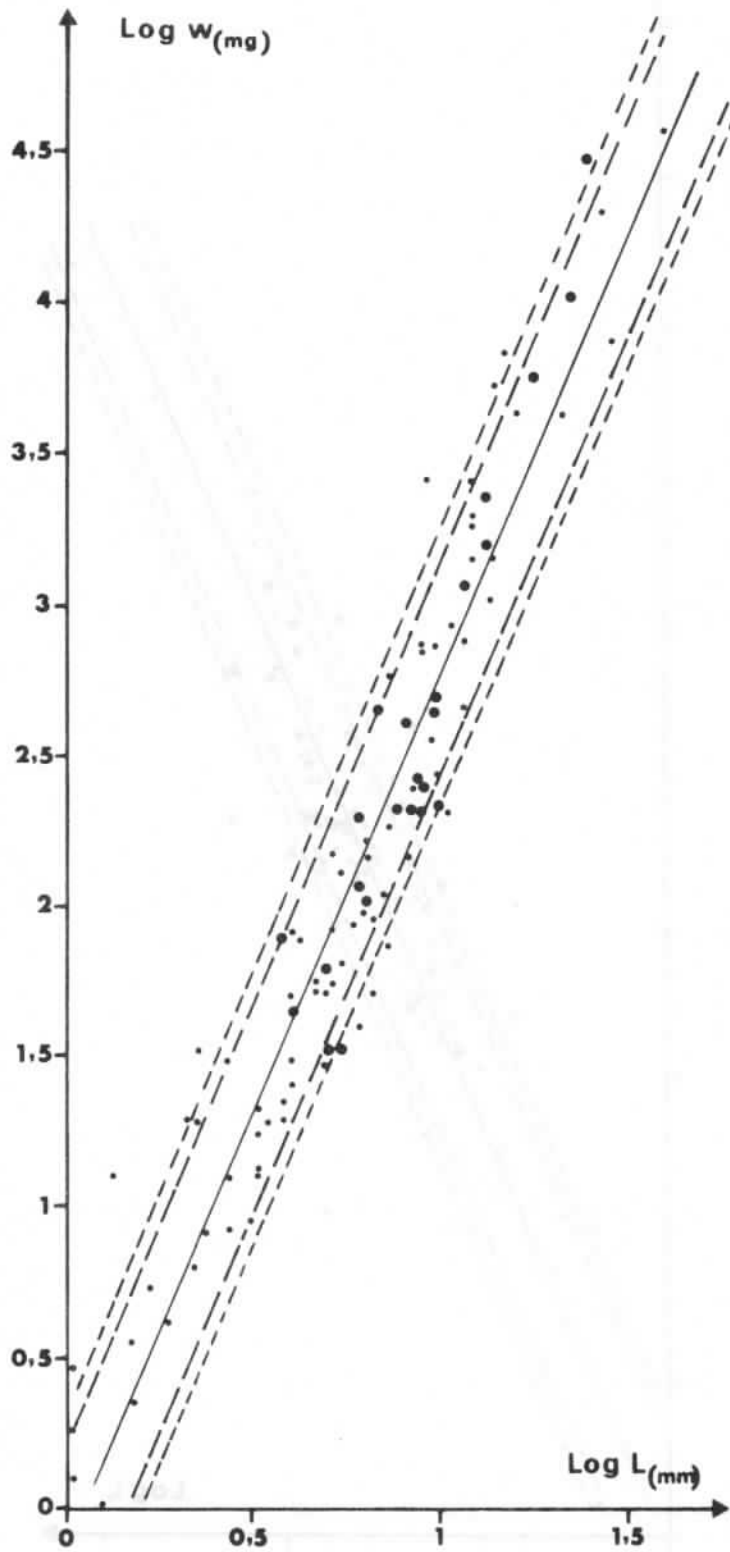


Fig. 22. Diagramme de dispersion du poids frais  $w$  (mg) en fonction de la longueur céphalothoracique  $L$  (mm) (en coordonnées logarithmiques) chez les Clubionidae, Zodariidae, Palpimanidae, Dysderidae et Scytodidae.

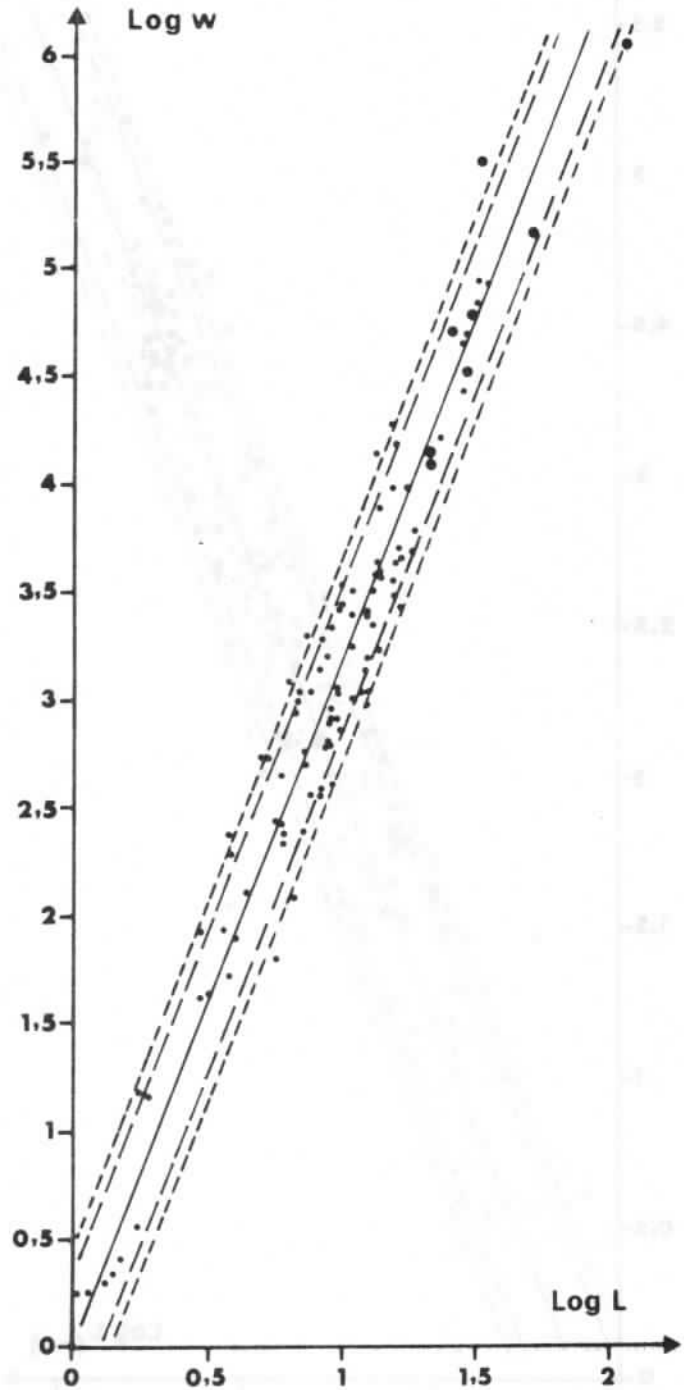


Fig. 23. Diagramme de dispersion du poids frais  $w$  (mg) en fonction de la longueur céphalothoracique  $L$  (mm) (en coordonnées logarithmiques) chez les Pisauridae.



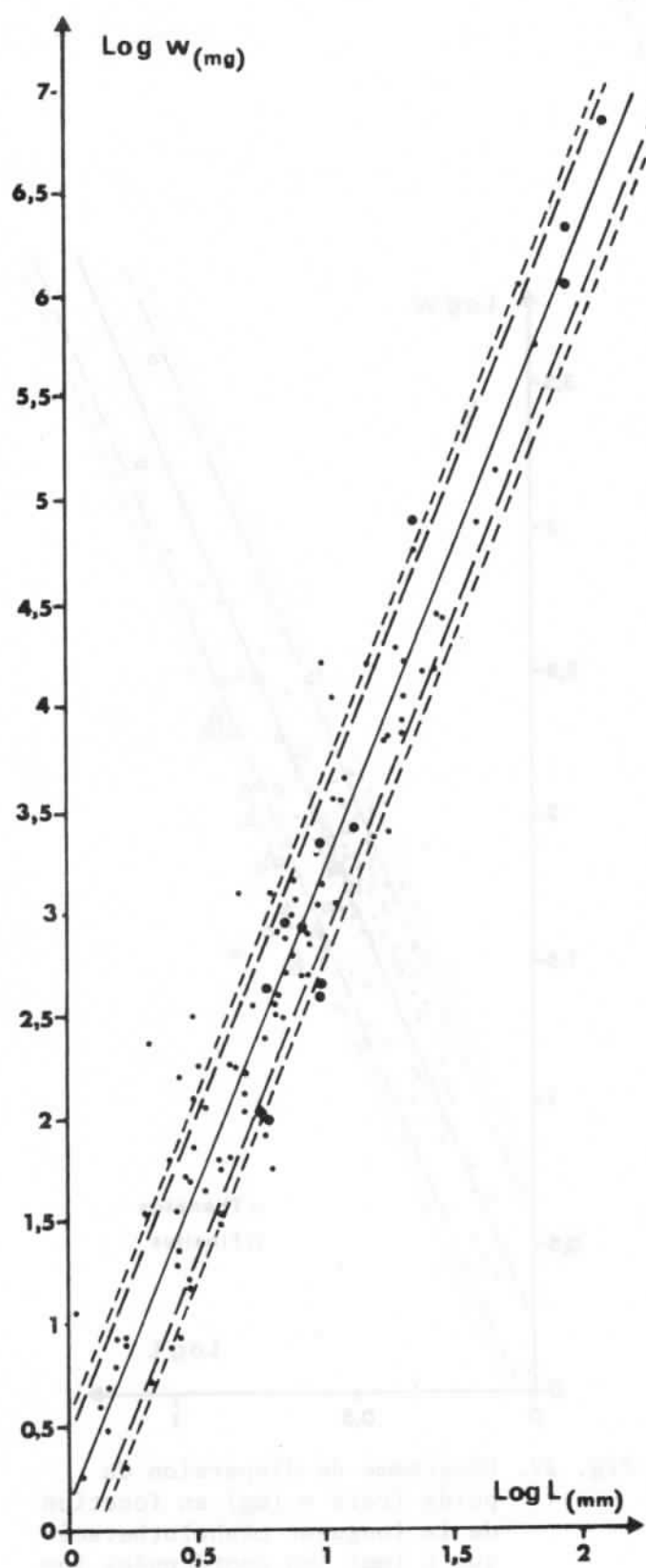


Fig. 24. Diagramme de dispersion du poids frais  $w$  (mg) en fonction de la longueur céphalothoracique  $L$  (mm) (en coordonnées logarithmiques) chez les Araneidae.

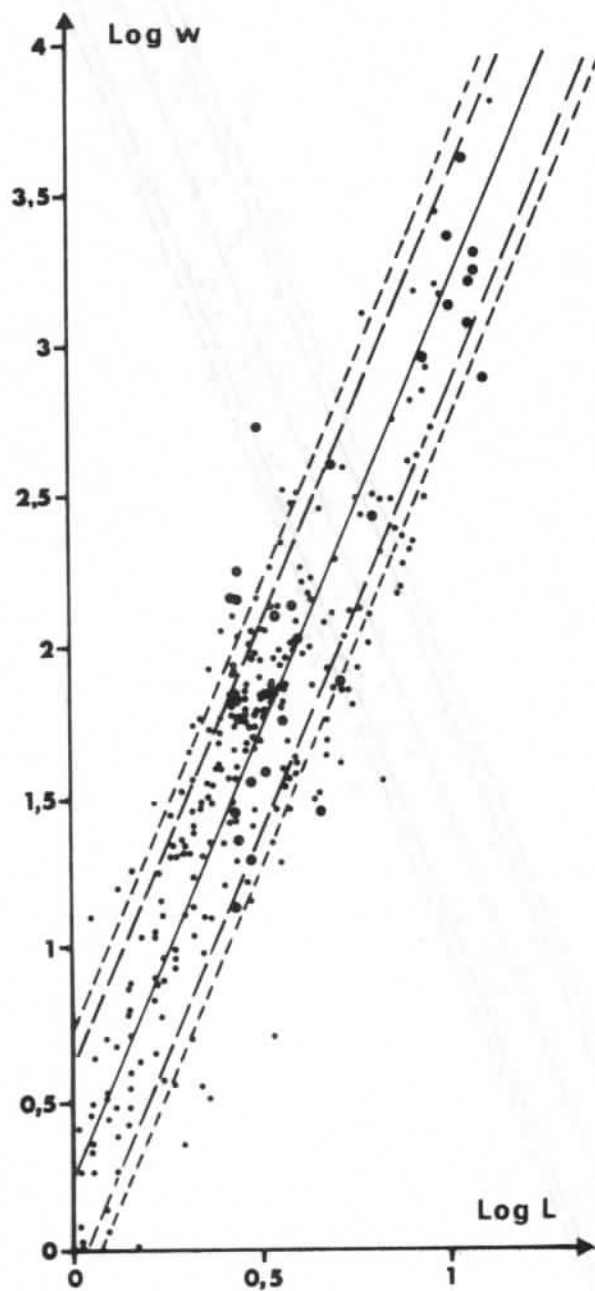


Fig. 25. Diagramme de dispersion du poids frais  $w$  (mg) en fonction de la longueur céphalothoracique  $L$  (mm) (en coordonnées logarithmiques) chez les Thomisidae.

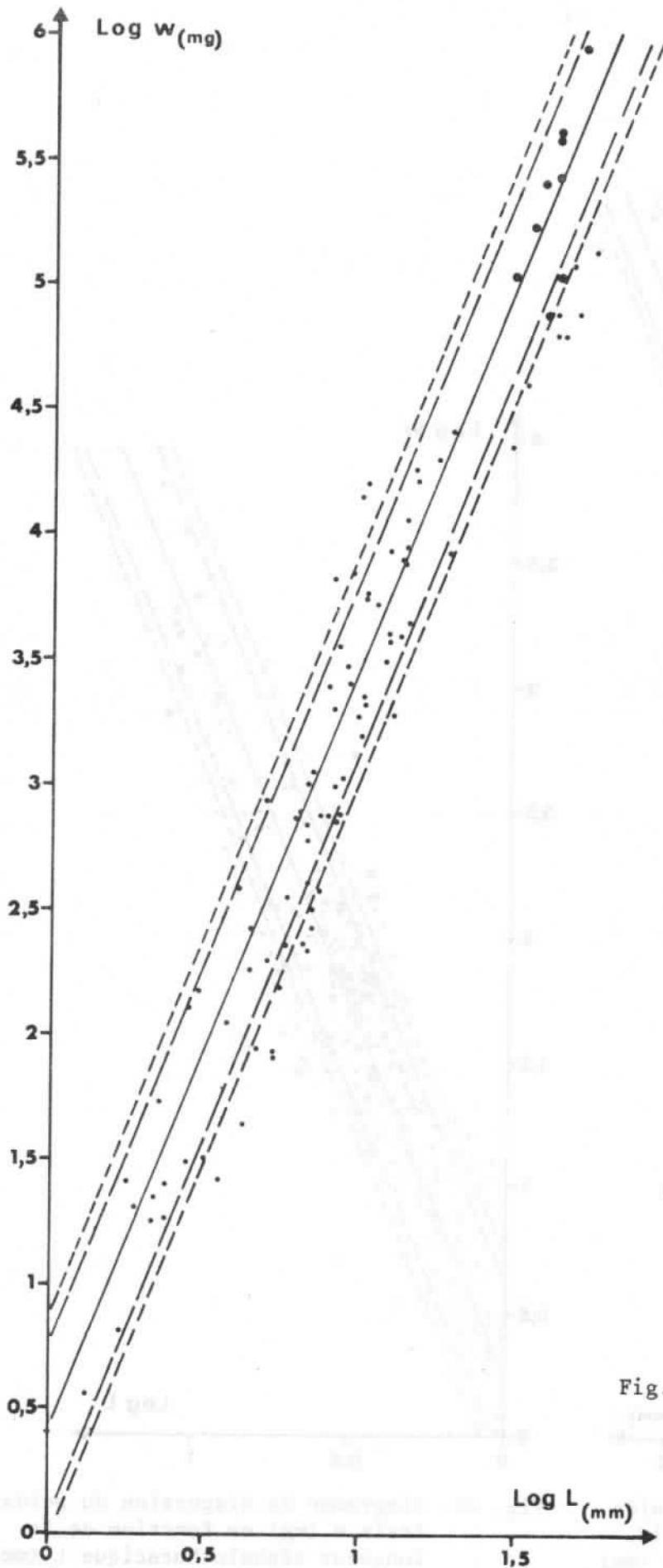


Fig. 26. Diagramme de dispersion du poids frais  $w$  (mg) en fonction de la longueur céphalothoracique  $L$  (mm) (en coordonnées logarithmiques) chez les Sparassidae.

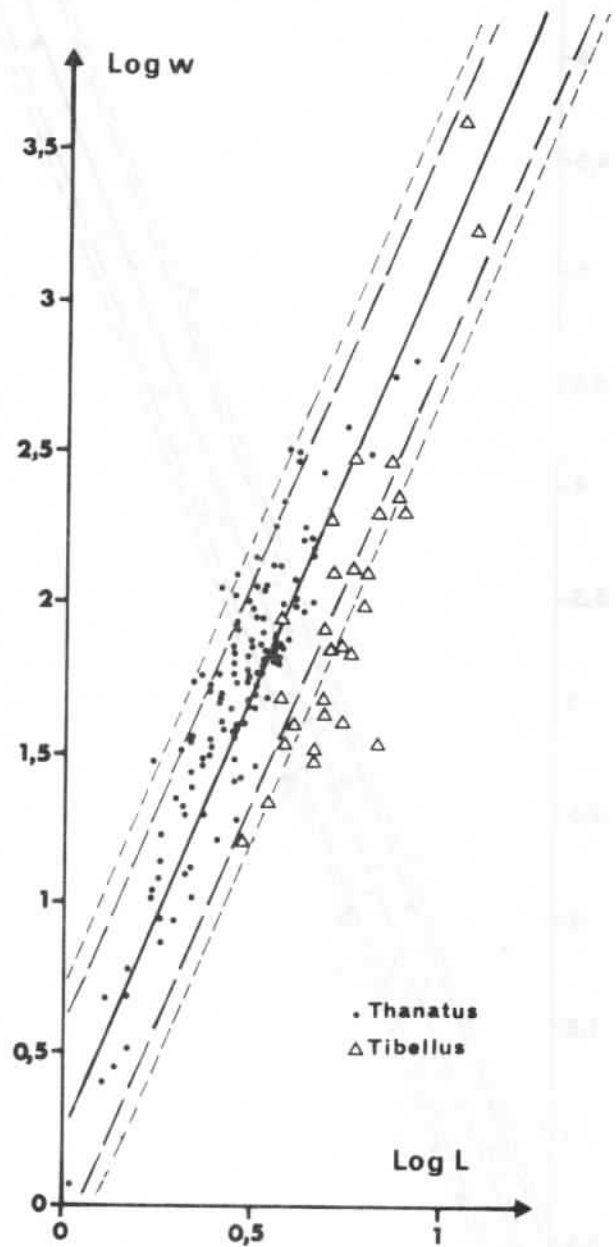


Fig. 27. Diagramme de dispersion du poids frais  $w$  (mg) en fonction de la longueur céphalothoracique  $L$  (mm) (en coordonnées logarithmiques) chez les Thomisidae des genres *Thanatus* et *Tibellus*.

ayant des céphalothorax de même dimension. Ces faits expliquent la dispersion des points observée autour des axes majeurs réduits.

TABLEAU IX

Importance de la dispersion des points (Log L, Log w) autour de l'axe majeur réduit  $\text{Log } w = m \text{ Log } L + b$ .

Groupe	Pourcentages (arrondis aux entiers supérieurs des points extérieurs aux bandes définies par les droites)	
	$\text{Log } w = m \text{ Log } L + b \pm \frac{1}{2} \text{ Log } 2$	$\text{Log } w = m \text{ Log } L + b \pm \frac{1}{2} \text{ Log } 2,5$
Lycosidae	8 %	4 %
Ctenidae	18 %	7 %
Salticidae	21 %	10 %
Oxyopidae	14 %	10 %
Clubionidae	20 %	15 %
Zodariidae		
Palpimanidae		
Dysderidae		
Scytodidae		
Thomisidae	29 %	18 %
Pisauridae	19 %	8 %
Araneidae	29 %	22 %
Sparassidae	33 %	23 %

Le tableau IX montre néanmoins que pour quelques familles, de l'ordre de 80 % de ces points, sinon plus, se situent dans la bande définie par les droites  $\text{Log } w = m \text{ Log } L + b \pm \frac{1}{2} \text{ Log } 2$ , et de l'ordre de 90 % au moins dans la bande  $\text{Log } w = m \text{ Log } L + b \pm \frac{1}{2} \text{ Log } 2,5$ . Il s'agit des Lycosidae, Ctenidae, Salticidae, Oxyopidae et Pisauridae.

Sauf pour cette dernière famille, où une seule espèce, *Afropisaura valida*, représente plus de la moitié de l'échantillon étudié, les échantillons des autres familles regroupent des espèces dont plusieurs sont représentées par quelques dizaines d'individus.

Si l'on admet que la croissance pondérale, au cours d'une intermue, peut se traduire par un doublement de poids, ce qui est compatible avec ce que l'on sait de cette croissance (cf. chapitre VIII), on voit que la dispersion des points observée dans le cas de ces familles s'expliquerait essentiellement par ce phénomène. Il est intéressant de noter que la dispersion des points représentatifs des femelles adultes ne s'individualise guère : l'élaboration des pontes se tra-

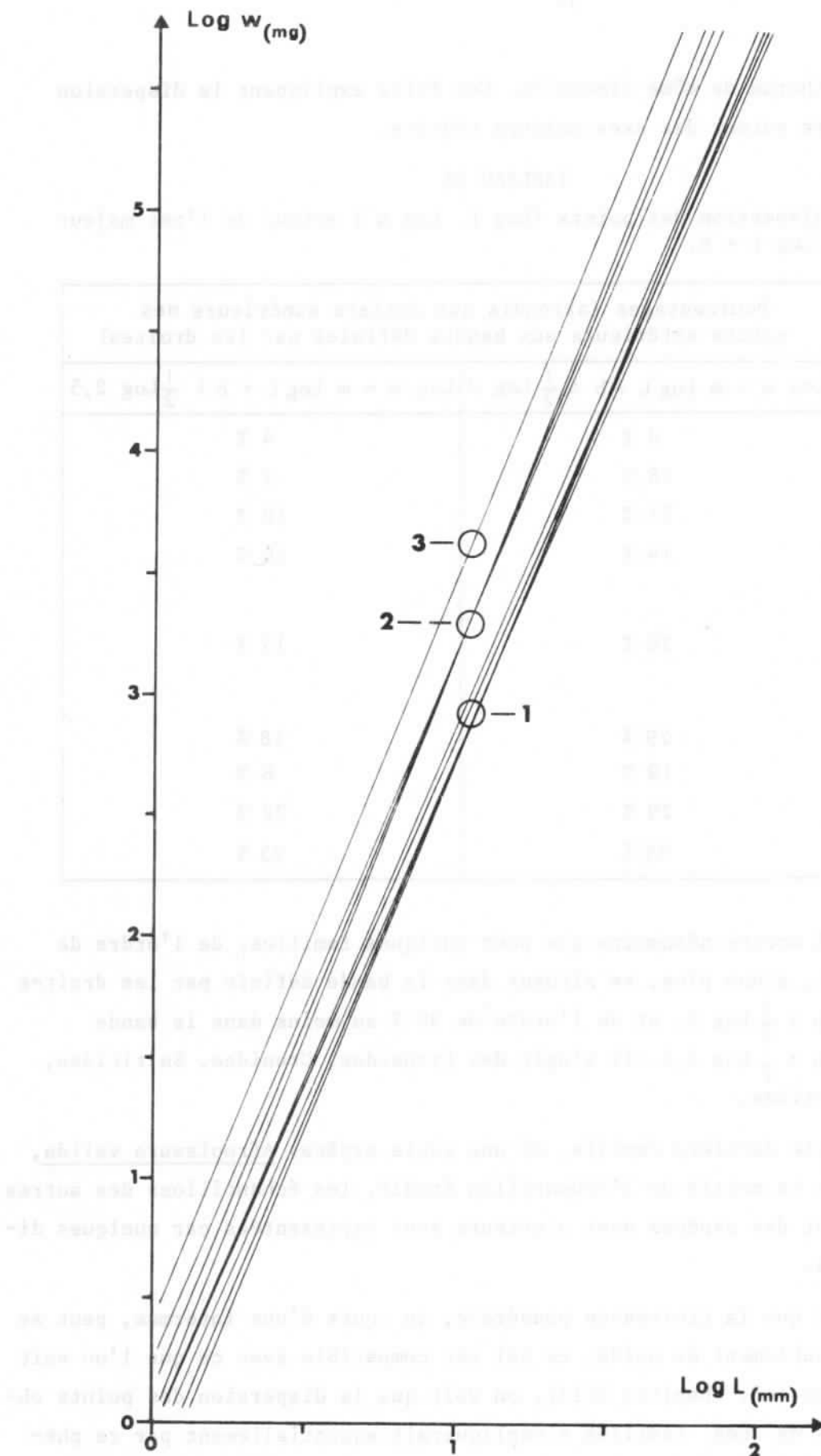


Fig. 28. Axes majeurs réduits des diagrammes de dispersion du poids frais  $w$  (mg) en fonction de la longueur céphalothoracique  $L$  (mm) pour les Lycosidae, Ctenidae, Salticidae, Oxyopidae, Clubionidae, Zodariidae, Palpimanidae, Dysderidae et Scytodidae (groupe 1) ; pour les Pisauridae, Araneidae et Thomisidae (groupe 2) ; pour les Sparassidae (groupe 3).

duirait le plus souvent par une multiplication du poids des femelles par un facteur de l'ordre de 2 ou 2,5.

Dans ces conditions, au sein de chacune de ces cinq familles, les différences interspécifiques sont vraisemblablement de plus faible amplitude que les différences interindividuelles. On admettra donc que, connaissant la longueur céphalothoracique d'un individu, la relation  $w = k L^m$  établie pour la famille à laquelle il appartient permet d'estimer son poids frais ; on admettra qu'il s'agit d'une estimation du poids frais à mi-stade, sans considération d'éventuelles différences liées au sexe.

Dans les autres cas étudiés, il existe une dispersion plus importante, en particulier pour les Thomisidae, les Araneidae et les Sparassidae. Ces dernières familles réunissent de fait des espèces à morphologies très différentes et c'est sans doute là qu'il faut rechercher la cause de cette dispersion plus prononcée. Si l'on considère par exemple, chez les Thomisidae, les représentants du genre Thanatus, on observe au contraire une faible dispersion : 6 % des points sont en dehors de la bande  $\text{Log } w = m \text{ Log } L + b \pm \frac{1}{2} \text{ Log } 2$  et 2 % seulement en dehors de la bande  $\text{Log } w = m \text{ Log } L + b \pm \frac{1}{2} \text{ Log } 2,5$ , tandis que les points correspondant à Tibellus seriepunctatus forment un groupe très distinct (fig. 27). Des faits de cet ordre s'observent également chez les Araneidae et chez les Sparassidae. Dans ces conditions les estimations de poids frais moyen à mi-stade à partir des relations  $w = k L^m$  établies par familles seront ici moins précises que pour les familles précédentes.

La figure 28 réunit sur un même graphique les axes majeurs réduits dont les équations sont indiquées au tableau VIII. Elle met en évidence trois ensembles.

Le premier correspond aux groupes du tableau VIII pour lesquels  $k$  est inférieur à 1. Il comprend les Lycosidae, Ctenidae, Salticidae, Oxyopidae, Clubionidae, Zodariidae, Palpimanidae, Dysderidae et Scytodidae. Pour une longueur céphalothoracique de 1 mm, l'ordonnée la plus élevée (Ctenidae) correspond à un poids qui n'excède pas 1,35 fois le poids correspondant à l'ordonnée la plus basse (Salticidae) ; pour une longueur céphalothoracique de 6 mm, ce facteur multiplicatif est inférieur à 1,20. A l'intérieur de ces familles, la relation entre la longueur du céphalothorax d'un individu et son poids frais à mi-stade varie donc peu d'une espèce à l'autre : en établissant une seule relation générale à partir de tous les individus de ces familles qui ont été mesurés, la différence entre une estimation de poids frais fournie par la relation établie à l'échelle de la famille et celle que donne la relation générale sera en tout

cas inférieure à 20 % de la première.

Pour 1 200 individus on obtient la relation :

$$\text{Log } w = 3,03 \text{ Log } L - 0,21$$

soit :  $w = 0,81 L^{3,03}$  ( $w$  en mg,  $L$  en mm)

avec :  $r = 0,969$

Le deuxième ensemble comprend les Thomisidae, les Araneidae et les Pisauridae, trois familles pour lesquelles  $k$  est supérieur à 1. De même que dans l'ensemble précédent, il est possible d'établir une seule relation à partir des 484 individus mesurés :

$$\text{Log } w = 3,04 \text{ Log } L + 0,17$$

soit :  $w = 1,18 L^{3,04}$  ( $w$  en mg,  $L$  en mm)

avec :  $r = 0,957$

Il est intéressant de souligner que le coefficient d'allométrie est pratiquement le même que dans l'ensemble précédent. Cette relation entre poids frais et longueur céphalothoracique peut être utilisée pour obtenir une estimation du poids frais d'un individu appartenant à l'une des trois familles formant ce deuxième ensemble ; cependant les estimations ainsi calculées sont moins précises dans la mesure où des différences interspécifiques marquées ont été observées chez les Thomisidae et chez les Araneidae en particulier.

Le troisième ensemble ne comprend en fait que la famille des Sparassidae ; en tout, 97 individus ont été mesurés, y compris les femelles adultes ; la relation obtenue en tenant compte de celles-ci est :

$$\text{Log } w = 3,14 \text{ Log } L + 0,26$$

soit :  $w = 1,30 L^{3,14}$  ( $w$  en mg,  $L$  en mm)

avec :  $r = 0,961$

### c. Conclusions

Les estimations de biomasses individuelles servent à l'échelle spécifique, par exemple pour établir la croissance pondérale moyenne dans la nature à partir d'individus récoltés sur le terrain, mais aussi pour comparer l'importance pondérale des diverses familles composant un peuplement, en totalisant par famille les poids des individus récoltés lors de prélèvements quantitatifs.

En raison de la morphologie propre à chaque espèce, c'est en toute rigueur à l'échelle spécifique que des relations entre une dimension linéaire du corps et la biomasse devraient être recherchées, qui permettent d'estimer avec préci-

sion la biomasse d'un individu à partir de la mesure de cette dimension.

Les résultats qui viennent d'être exposés montrent cependant qu'au moins dans certains cas de telles relations peuvent être établies de façon satisfaisante à l'échelle de la famille.

Bien entendu, lors d'études consacrées à une seule espèce, il vaudrait mieux utiliser une relation "spécifique", à condition toutefois qu'elle ait été établie à partir d'un échantillon nombreux. En effet, en raison de la dispersion importante des points (Log  $w$ , Log  $L$ ) que nous avons observée et qui s'explique, à l'intérieur d'une espèce, par la croissance pondérale au cours des intermues, de petits échantillons insuffisamment représentatifs de la population dont ils sont issus peuvent conduire à des estimations de  $m$  et  $k$  très différentes des valeurs réelles de ces paramètres.

Compte tenu de la nature de nos échantillons, où certaines espèces ne sont représentées que par de petits nombres d'individus, il paraît préférable d'estimer les biomasses individuelles en utilisant les relations établies pour des ensembles plurispécifiques lorsque ceux-ci sont à l'évidence homogènes du point de vue morphologique. Ces ensembles se situent au niveau familial dans un certain nombre de cas mais nous avons vu que plusieurs familles ont pu être regroupées de façon satisfaisante. Ce sont les Lycosidae, Ctenidae, Salticidae, Oxyopidae, Clubionidae, Zodariidae, Palpimanidae, Dysderidae et Scytodidae. L'unique relation calculée pour ces familles pourra être utilisée pour comparer leurs biomasses au sein d'un même peuplement.

De la même façon, on utilisera la relation générale établie pour l'ensemble des Thomisidae, Araneidae et Pisauridae, bien qu'il soit bien moins homogène que le précédent. Trop d'espèces ayant été insuffisamment échantillonnées, l'utilisation de relations "spécifiques" pourrait en effet conduire à des erreurs dans les estimations au moins aussi importantes que celles qu'entraîne l'emploi de la relation générale, lequel a au moins le mérite de la simplicité.

Faute d'échantillons suffisants, aucune relation n'a pu être établie pour deux familles régulièrement représentées en savane, les Gnaphosidae et les Theridiidae. Les Gnaphosidae viennent au quatrième rang des familles par ordre d'importance : il ne saurait être question de les négliger dans les études comparatives de biomasses. Compte tenu de leur morphologie "banale", proche en particulier de celle de nombreuses Clubionidae, on utilisera la relation générale valable pour cette dernière famille. Les Theridiidae, bien moins importantes (11e rang), comprennent surtout de très petits individus, à l'exception de ra-

res femelles de Latrodectes ; nombre d'entre eux ont des formes très globuleuses, tels les Dipoena, ou au contraire très allongées (Argyrodes par exemple) ; leurs biomasses seront estimées à l'aide de la relation générale applicable aux Araneidae, parmi lesquelles on rencontre en effet des espèces aux morphologies de ce type.

### 3. Estimation des poids secs

Si l'on en juge d'après la bibliographie, la teneur en eau des Araignées est assez variable : les valeurs publiées par divers auteurs vont de moins de 70 % à plus de 80 % (MILLOT et FONTAINE, 1937 ; DRESCO-DEROUET, 1958 ; HUKUSIMA et MIYAFUJI, 1969 ; RAKOTOVAO, 1973 ; VOLMER et MAC MAHON, 1973).

Il est difficile de connaître les raisons de cette diversité, qui peut témoigner de différences spécifiques, mais résulter aussi de différences écophysiologiques. Une discussion détaillée de ces problèmes sera menée dans le chapitre VIII.

Il est possible que les nombreuses espèces vivant en savane à Lamto aient des teneurs en eau différentes. Le mettre en évidence soulève des problèmes pratiques qu'il n'était pas possible de résoudre sur place. En effet, des résultats valables ne peuvent être espérés que si la dessiccation est obtenue par lyophilisation, technique qui a été employée pour les espèces élevées en laboratoire (voir plus loin). La dessiccation par la chaleur, qui a été employée à Lamto pour quelques échantillons, donne des résultats difficilement comparables, les poids secs pouvant être sous-estimés à la suite de la perte de substances volatiles.

L'estimation des poids secs à l'échelle des peuplements ne peut donc se faire que par extrapolation à l'ensemble des espèces des résultats obtenus en laboratoire pour quelques unes d'entre elles. Cette estimation ne peut donc avoir d'autre prétention que de fournir des ordres de grandeur. Dans ces conditions, les poids secs seront estimés à partir des poids frais obtenus grâce aux méthodes décrites ci-dessus, en admettant qu'en moyenne, la teneur en eau des Araignées est de l'ordre de 71 % (WORKMAN, 1978).



## C. TECHNIQUES D'ECHANTILLONNAGE SEMI-QUANTITATIVES

### 1. Remarques préliminaires

Il n'est pas utile d'insister longuement sur des techniques dont les modalités sont bien connues (LAMOTTE et al. 1969) et qui ont été largement employées dans les études sur l'écologie des Araignées, ne serait-ce qu'en Europe (CHRISTOPHE et al., 1979) : les pièges d'interception et le filet-fauchoir sont en effet des instruments qui, en raison de leur simplicité, sont d'une utilisation très courante.

Il convient cependant de souligner que les effectifs capturés par piégeage ou par fauchage -et leurs variations- doivent être interprétés avec la plus grande prudence. Il est en particulier totalement illusoire de rechercher un lien simple et précis entre ces effectifs et des densités. Le piégeage, notamment, donne d'un peuplement une image qui peut être radicalement différente de celle qu'en donnent les récoltes sur quadrats car les animaux sont capturés bien plus en fonction de leur activité que de leur densité (UETZ et UNZICKER, 1976 ; CHRISTOPHE, 1979). Quant au filet-fauchoir, il ne capture d'un peuplement que la fraction qui vit en hauteur dans la strate herbacée.

Ces réserves faites, il faut reconnaître que ces techniques fournissent de précieuses informations sur la distribution spatiale des organismes et sur leurs déplacements. C'est pourquoi il nous a paru indispensable de les utiliser pour compléter les observations tirées des récoltes sur quadrats. Les courtes missions que nous avons pu effectuer ne nous ont pas permis de le faire au long d'un cycle annuel complet comme il aurait été souhaitable. Les résultats obtenus méritent cependant d'être mentionnés, aussi précisons-nous ci-dessous les modalités particulières des piégeages et fauchages réalisés.

### 2. Utilisation de pièges d'interception

La figure 29 montre les caractéristiques des pièges employés. Les pièges ont été disposés par batteries de 5 et munis de couvercles amovibles rendus solidaires de façon à être ouverts ou fermés en même temps (fig. 30). Ces batteries, au nombre de 20, ont été disposées parallèlement, tous les 10 mètres, dans une savane de plateau à Loudetia simplex. Afin de voir s'il existe des variations de la faune vagile au cours du cycle nyctéméral, certaines batteries étaient ouvertes de 6 h 30 à 18 h 30 et fermées la nuit, d'autres au contraire ouvertes la nuit et

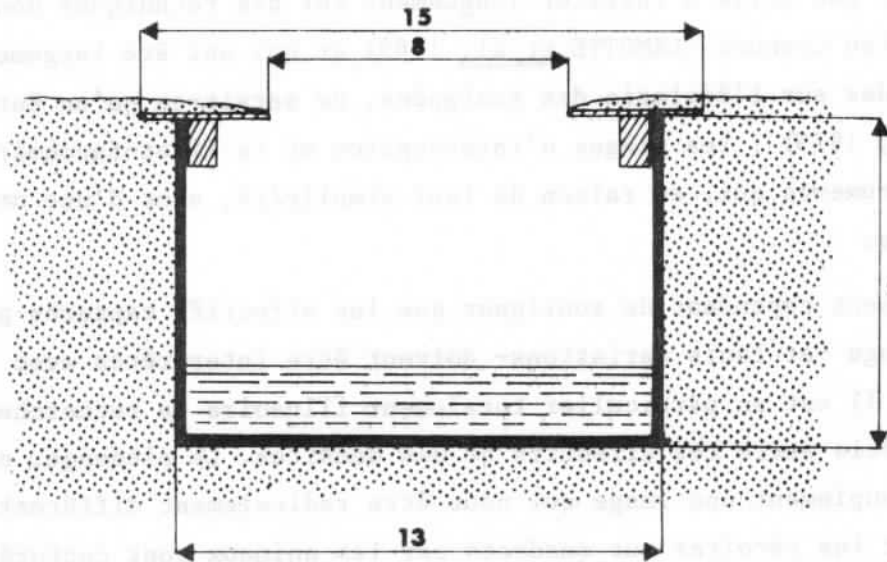


Fig. 29. Caractéristiques des pièges d'interception. Cotes en centimètres. Le liquide utilisé est l'éthylène-glycol.

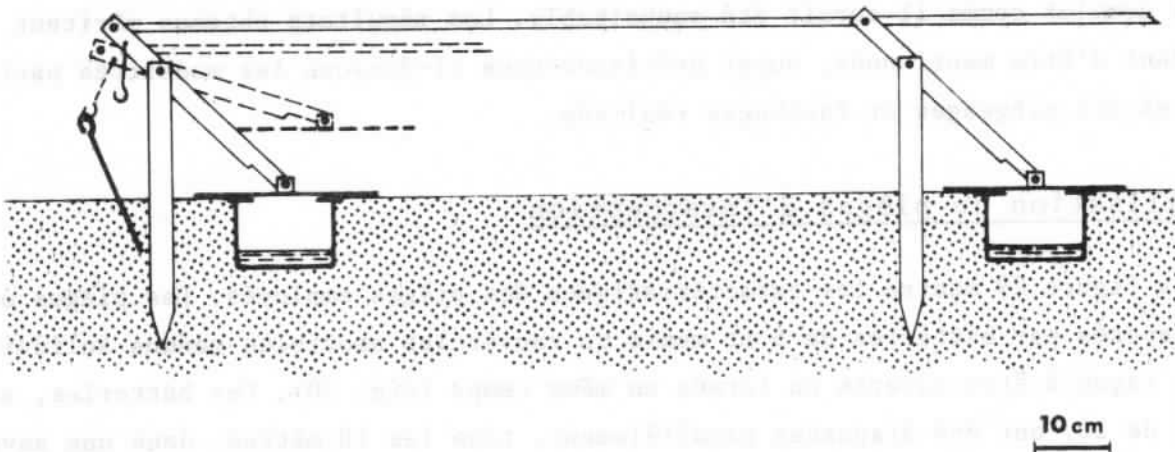


Fig. 30. Schéma montrant le principe de la fermeture et de l'ouverture des pièges d'interception (installés par batteries de 5).

fermées le jour. Ce dispositif permettait de ne relever le contenu des pièges qu'une fois par semaine et de renouveler à cette occasion le liquide de conservation, de l'éthylène-glycol.

Choisi en raison de sa simplicité, le système de fermeture utilisé présente néanmoins des inconvénients certains. En effet les plaques métalliques formant couvercle viennent s'appuyer sur la terre sableuse disposée sur les rebords des pièges (fig. 30) sans qu'on soit assuré d'un contact parfait : des interstices pourraient subsister et permettre la capture d'animaux y cherchant un abri ou tentant de s'y frayer un passage. Pour voir quelles espèces en seraient capables, 4 batteries ont été laissées fermées en permanence pendant chaque période de piégeage. De fait, des araignées ont été prises dans ces pièges témoins, qui avaient donc pu s'insinuer sous les couvercles fermés. Il n'est donc pas certain que les autres pièges n'aient capturé que des animaux "diurnes" ou "nocturnes", selon le cas. Ceci rend évidemment plus difficile l'interprétation des captures ; néanmoins les pièges ont été utilisés en nombre suffisant (40 pièges "jour" et 40 pièges "nuit") pour permettre de comparer les résultats à l'aide de tests statistiques.

### 3. Utilisation du filet-fauchoir

Employé en savane, le filet-fauchoir ne peut certainement pas fournir des échantillonnages représentatifs de l'ensemble de la faune vivant dans la strate herbacée (LAMOTTE *et al.*, 1969). En effet, celle-ci est difficilement pénétrable dans sa partie inférieure en raison de l'enchevêtrement des végétaux : le filet ne capture que les individus se tenant dans la partie haute des herbes. Ceci est en réalité très intéressant, car le fauchage donne ainsi des informations sur la distribution verticale des animaux. Des changements périodiques de cette distribution doivent pouvoir être décelés à l'aide de fauchages réguliers, à condition que la reproductibilité de la technique soit assurée.

Nous avons effectué quelques essais afin de repérer de tels changements au cours du cycle nyctéméral pendant la grande saison des pluies. Une reproductibilité correcte de la méthode a été obtenue de la façon suivante. Les fauchages ont été réalisés dans un milieu aussi uniforme que possible (savane de plateau à *Loudetia simplex* brûlée en janvier), toujours par le même opérateur ; toutes les 4 heures, celui-ci effectuait à 5 reprises 100 coups de filets le long de parcours différents, un temps de pose de 5 minutes séparant chaque fauchage. Les n-échantillons de 5 séries de 100 coups de filets ne fournissent évidemment

pas des estimations de densités, mais des indices qui peuvent être comparés d'une période de fauchage à l'autre en utilisant des tests statistiques applicables à de petits échantillons.

Bien entendu, des fauchages plus nombreux auraient permis des comparaisons plus approfondies que celles qui ont pu être faites, mais il fallait tenir compte de la fatigue qui aurait pu rendre la technique de moins en moins efficace au cours d'opérations de fauchage trop longues. Le protocole adopté, sans conduire à des résultats d'une précision élevée, a permis la mise en évidence de mouvements verticaux des Araignées au cours du cycle nycthémeral, ce qui était le seul but recherché.

## D. TECHNIQUES D'ELEVAGE ET ETABLISSEMENT DES BILANS D'ENERGIE

### 1. But des élevages

Nos élevages ont pour objectif principal de fournir, au long des cycles de développement des espèces étudiées, les différents éléments du bilan d'énergie, à l'échelle individuelle.

Les résultats sont susceptibles d'être ensuite combinés aux données de terrain afin de fournir des estimations à l'échelle des populations. Il faut alors être conscient que la transposition au milieu naturel de données obtenues en conditions artificielles ne peut se faire d'emblée et qu'il est indispensable d'émettre un certain nombre de réserves (CELERIER et BLANDIN, 1977 ; HUMPHREYS, 1977).

Les élevages sont de toute façon nécessaires pour aborder ce type d'étude. En outre, ils contribuent à la connaissance de la biologie des espèces, car ils permettent d'identifier les formes juvéniles, d'étudier la croissance et la reproduction, de préciser la durée des cycles de développement dans des conditions bien déterminées.

### 2. Techniques d'élevage

Les techniques ont été testées sur quelques espèces rapportées par Y. GILLON en 1970, puis les élevages ont été réalisés de façon continue de 1971 à 1977 à partir d'Araignées capturées lors d'un séjour pendant l'été 1971, puis de celles reçues de la Station de Lamto entre 1973 et 1977.

### a. Cages

KRAFT (1967) a noté combien la taille et la forme des cages étaient prépondérantes dans la réussite d'un élevage de Agelena consociata. Ce problème est particulièrement important pour une étude quantitative. Chaque araignée en expérience est donc placée dans une cage adaptée à sa taille, à ses déplacements, à son comportement de chasse ou à ses capacités de tissage.

Nous avons utilisé, selon les cas, des boîtes de plastique aux parois transparentes de dimensions : 6 x 4,5 x 5 cm, 9 x 6 x 5 cm, 12 x 9 x 5 cm, 18 x 12 x 7 cm, 24 x 18 x 10 cm. Ces boîtes s'ouvrent sur le dessus par un couvercle totalement amovible. Ce dispositif permet d'une part d'introduire des proies vivantes à un endroit choisi pour ne pas perturber l'araignée et d'autre part il rend assez aisées les manipulations ; la hauteur des parois est en effet suffisante pour limiter les fuites. Par ailleurs le fait de pouvoir ôter le couvercle facilite la récolte des résidus alimentaires et des exuvies ; les dégâts causés aux toiles à cette occasion sont ainsi minimes.

Une capsule bourrée de coton hydrophile bien tassé et largement imbibé d'eau, placée dans chaque cage, assure une humidité relative correcte (voisine de la saturation) et permet en outre à l'animal de s'abreuver. Les dimensions de ces "humidificateurs-abreuvoirs" sont adaptées à celles des cages.

Chaque araignée est immatriculée, en général par une lettre (initiale d'un nom de genre, par exemple) suivie d'un nombre, attribué dans l'ordre croissant à partir de la mise en expérience individuelle. Ces références, inscrites sur les parois des cages, permettent de se reporter facilement à des cahiers-répertoires où tout ce qui concerne l'araignée est noté.

Des élevages de groupe sont réalisés en parallèle des études individuelles. Les araignées sont alors placées, si elles sont "errantes" dans de grands terrariums dont on a recouvert le fond d'une couche de sable ou de terre, sur laquelle sont disposées des écorces et feuilles sèches d'arbres, des branchages et de la mousse sèche, afin d'assurer des abris et de limiter ainsi le cannibalisme. Les araignées tisseuses sont élevées à plusieurs soit en terrarium, soit dans des cages à cadre de bois et parois de grillage plastique ; une face s'ouvre vers l'extérieur, ou est constituée d'une plaque coulissante de verre ou de plastique transparent. Des branches feuillées de ronce sèche placées dans ces cages servent de points d'appui aux toiles.

Chaque terrarium ou cage contient un bac à eau et est humidifié deux fois la semaine par pulvérisations à la pissette.

## b. Conditions climatiques

Toutes les cages sont placées sur les étagères d'étuves où règnent des conditions toujours constantes : une température de  $26 \pm 2^\circ \text{C}$  qui correspond à la température moyenne de l'année à Lamto, une photopériode de 12 heures (6 heures-18 heures) et une humidité relative d'ambiance d'environ 80 % assurée par des cristallisoirs remplis d'eau disposés entre les cages.

En période d'obscurité, la température baisse légèrement dans les étuves car l'éclairage est réalisé à l'aide d'ampoules électriques de 60 Watts commandées par des minuteries. La chaleur dégagée par ces ampoules pendant le jour n'est pas négligeable dans une étuve fermée.

## c. Nourriture et rythmes d'alimentation

La nourriture est composée de drosophiles, de grillons, de mouches vertes ou bleues et de leur asticots.

Les drosophiles sont élevées sur un milieu à base de farine de carotte, préparé à froid et conservé au réfrigérateur. Les grillons, dont l'élevage est mené en parallèle à celui des araignées, dans de grands terrariums, sont nourris de feuilles de salade, de rondelles de carotte, de pain sec et de granulés vitaminés : les jeunes reçoivent en plus du lait déshydraté et des farines de céréales. Les asticots proviennent du commerce et les mouches, à la sortie des pupes, reçoivent de l'eau et du saccharose.

Les proies qui volent sont engourdies au froid avant d'être manipulées. Dans les élevages de groupe les proies sont distribuées en abondance deux fois par semaine, tandis que pour les individus élevés isolément la fréquence de distribution des proies tient compte de leur grosseur, de leur richesse nutritive et du nombre qui en est proposé par repas en relation avec le temps que met l'araignée étudiée à les capturer, à les consommer, ou simplement à les tuer. Il est donc inutile d'introduire dans les cages un trop grand nombre de proies qui gênent l'araignée et il est nécessaire de faire de fréquents contrôles afin de limiter les erreurs dans les mesures d'ingestion dues aux pertes de poids des proies qui ne sont pas consommées rapidement.

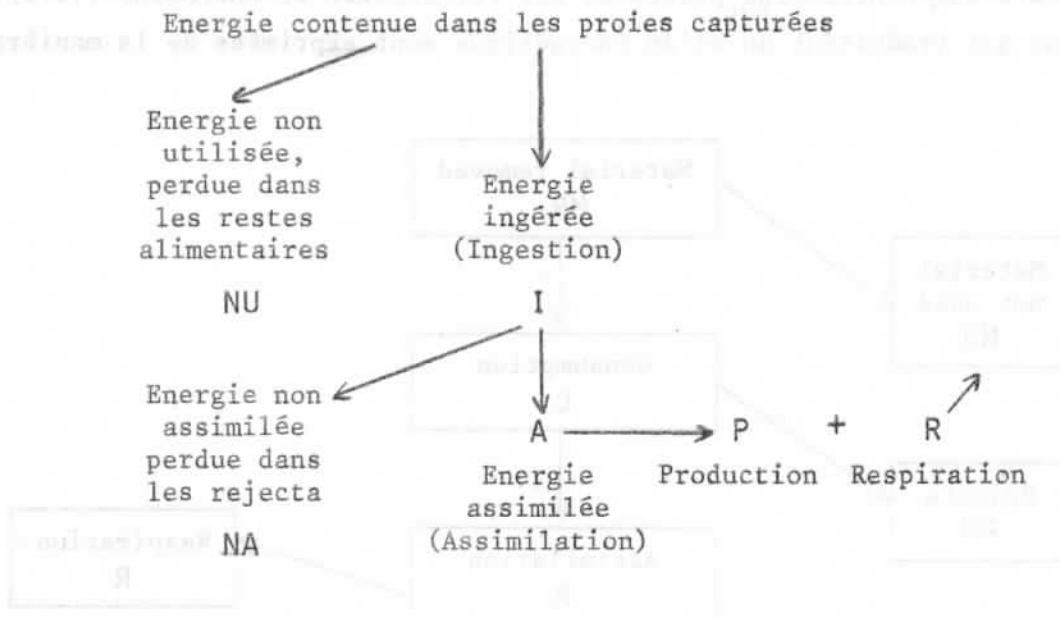
Les araignées observent une période de jeûne plus ou moins longue selon les espèces, avant chaque mue. On évite donc d'introduire des proies dans les cages pendant cette période (si l'on peut la repérer) et tout particulièrement des grillons ou des asticots qui peuvent attaquer et dévorer l'araignée devenue très vulnérable après l'exuviation.

### 3. Etablissement des bilans d'énergie

#### a. Définitions

##### • Paramètres d'un bilan d'énergie

Les bilans sont établis à partir de la relation classique, bien connue des écologistes (LAMOTTE et BOURLIERE, 1969), et déjà utilisée pour *Tegenaria saeva* Bl. (CELERIER, 1971a, b, 1973) :



Les Araignées ingèrent les tissus sous forme fluide et ne consomment pas en entier les proies capturées. Par conséquent, l'énergie ingérée (I) sous forme d'aliments est déterminée en faisant la différence entre l'énergie contenue dans les proies et celle des restes alimentaires.

De l'énergie ingérée, une partie seulement est assimilée (A) et l'autre est perdue dans les rejecta (NA), c'est-à-dire l'ensemble des excréments et sécrétions solides ou liquides qui sont rejetées par les fèces, l'urine ou au travers des téguments.

L'énergie assimilée est ensuite dépensée pour assurer la production de matière (P) et la maintenance, c'est-à-dire les dépenses dues au métabolisme d'entretien et d'activité que traduit la respiration (R).

La production P se décompose en 4 fractions, selon la relation :

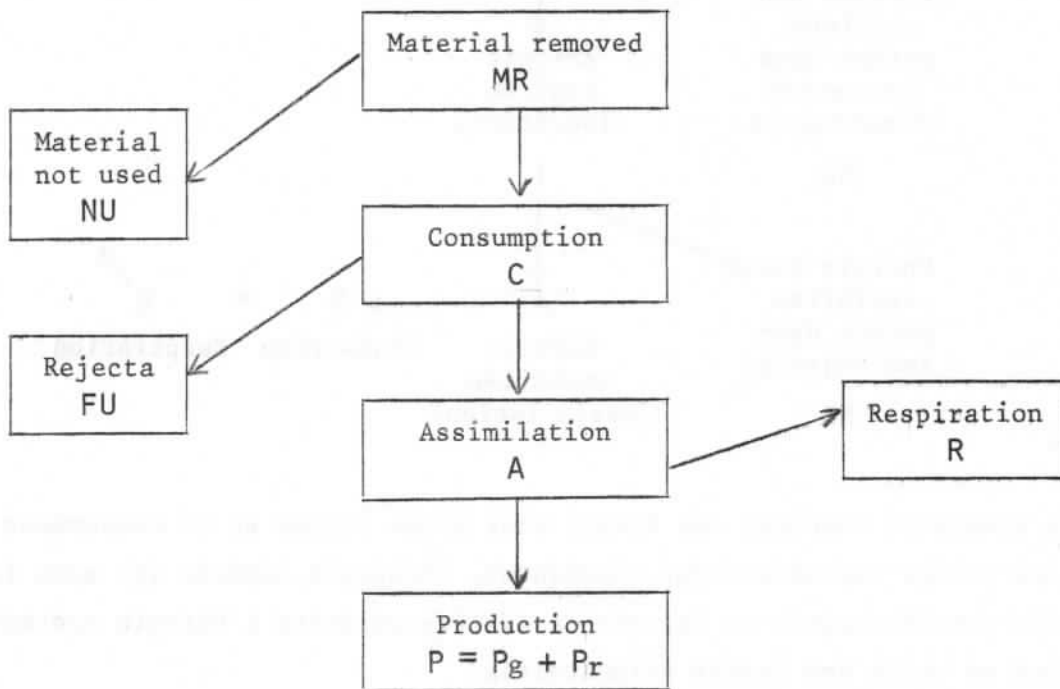
$$P = P_c + P_e + P_s + P_r$$

$P_c$  représente la production liée à la croissance corporelle ;  $P_e$  correspond aux exuvies et  $P_s$  à la production de soie (fils émis lors des déplacements, lo-

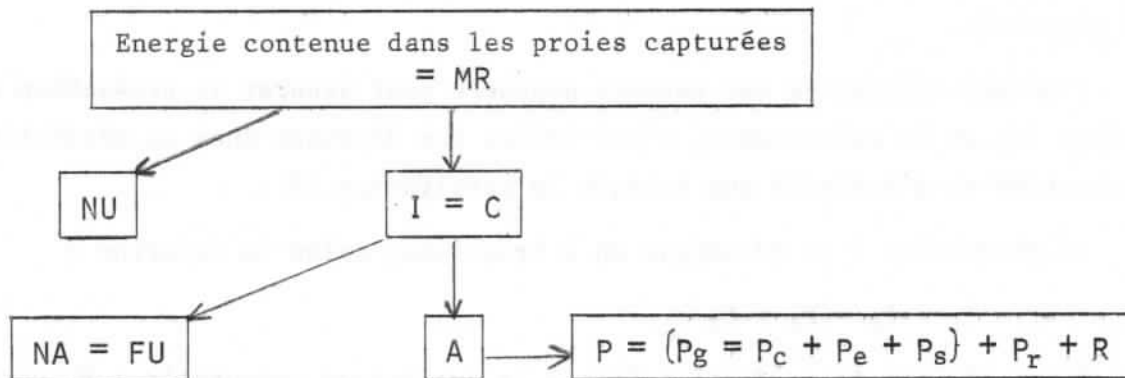
gettes de mue, toiles de capture).  $P_r$  désigne la production de reproduction. Elle est difficilement mesurable mais de toute façon négligeable chez les mâles ; elle est au contraire importante chez les femelles où elle comprend l'énergie contenue d'une part dans les oeufs ( $P_o$ ) et d'autre part dans la soie des cocons ( $P_{sc}$ ) :

$$P_r = P_o + P_{sc}$$

Lorsque nous comparerons nos résultats à ceux des auteurs qui, dans le domaine des recherches bioénergétiques, publient le plus souvent en langue anglaise, on se référera aux conventions proposées par PETRUSEWICZ et MACFADYEN (1970), où les relations qui traduisent un bilan énergétique sont exprimées de la manière suivante :



Les définitions données par les auteurs permettent d'établir les équivalences suivantes avec la terminologie que nous avons employée :





Ces équivalences nous permettent d'employer indifféremment, dans la suite du texte, les termes ingérer et consommer.

Le sigle  $P_g$  devrait en toute rigueur correspondre exclusivement au sigle  $P_c$  désignant la production liée à la croissance corporelle. Cependant PETRUSEWICZ et MACFADYEN n'ont pas explicitement distingué ce qui, dans le cas des Araignées, correspond à l'énergie contenue dans les exuvies et dans la soie. La production  $P_g$  étant définie dans le cadre d'une terminologie à valeur générale, on doit donc admettre son équivalence avec l'ensemble  $P_c + P_e + P_s$  dont nous avons mesuré séparément chaque composante.

#### ● Rendements bioénergétiques

Il est intéressant et expressif, lorsque l'on veut connaître l'efficacité des transferts d'énergie ou comparer les espèces, d'exprimer les résultats sous forme de rendements donnés en pourcentages.

Les principaux rendements sont :

- le rendement écologique de croissance :  $\frac{P}{I} = \frac{\text{Production}}{\text{Ingestion}}$ , qui rend compte de la fraction de l'énergie ingérée qui est utilisée pour la croissance et la reproduction de l'animal. En fonction de la période du développement suivie, on peut d'ailleurs exprimer séparément les parts respectives de la croissance et de la reproduction, soient  $\frac{P_c}{I}$  et  $\frac{P_r}{I}$  ;

- le rendement de production :  $\frac{P}{A} = \frac{\text{Production}}{\text{Assimilation}}$ , qui exprime la proportion de nourriture digérée transformée en matière vivante ;

- le rendement d'assimilation :  $\frac{A}{I} = \frac{\text{Assimilation}}{\text{Ingestion}}$ , qui traduit l'aptitude de l'animal à utiliser l'énergie chimique contenue dans la nourriture.

On peut également considérer les rendements  $\frac{R}{I}$ ,  $\frac{R}{P}$ ,  $\frac{P_r}{P_c}$ ,  $\frac{P_r}{P}$ ,  $\frac{P_c}{P}$  qui tous peuvent être calculés aussi bien pour des périodes limitées que pour l'ensemble de la vie des araignées.

#### b. Techniques

Les paramètres d'un bilan sont tous exprimés dans la même unité, la calorie. De ce fait, le matériel doit être pesé, déshydraté et brûlé dans une bombe calorimétrique. Un équivalent énergétique permet d'exprimer en calories les résultats des mesures de respiration.

#### ● Pesées

Les multiples pesées sont effectuées selon le poids des échantillons avec

une balance Mettler sensible au 1/10 de mg, ou avec une balance Sartorius sensible au 1/100 de mg.

• Dessiccation du matériel

Nous avons utilisé la même technique que lors de l'établissement du bilan de Tegenaria saeva (CELERIER, 1971a), c'est-à-dire la lyophilisation. Ce procédé donne en effet toute satisfaction pour estimer correctement la teneur du matériel en matière sèche et surtout il évite la dégradation et les pertes de substances, ce qui est important si l'on veut ensuite en apprécier la valeur énergétique.

Les échantillons frais sont stockés au congélateur avant d'être lyophilisés en étant progressivement congelés jusqu'à  $-40^{\circ}\text{C}$  pendant une dizaine d'heures, puis soumis sous vide à une élévation de température de  $-40^{\circ}\text{C}$  à  $+20^{\circ}\text{C}$  pendant 24 heures.

Après lyophilisation, le matériel est conservé dans des déshydrateurs à anhydride phosphorique ; les poids de matière sèche sont déterminés par double pesée une fois l'équilibre de température atteint entre le matériel et l'ambiance.

Les teneurs en matière sèche et en eau peuvent alors être calculées :

$$\frac{\text{Poids de matière sèche}}{\text{Poids de matière fraîche}} \times 100 = \text{teneur en matière sèche (en \%)}$$

$$\frac{\text{Poids de matière fraîche} - \text{poids de matière sèche}}{\text{Poids de matière fraîche}} \times 100 = \text{teneur en eau (en \%)}$$

• Détermination de la valeur énergétique du matériel

Les échantillons lyophilisés sont écrasés et réduits en poudre dans un mortier. Une presse spéciale permet de confectionner ensuite des pastilles destinées à être brûlées sous une pression d'oxygène de 30 atmosphères, dans un semi-calorimètre Paar 14-11\*.

La chaleur de combustion C de chaque échantillon est donnée par la formule :

$$C = \frac{W + \Delta\theta \text{ corrigée} - (1,13) - (n \times 1,43)}{M}$$

C est exprimée en calories, en kilocalories ou en Joules par unité de poids de matière sèche, avec ou sans cendres ; en écologie c'est le poids de matière sèche sans cendres qui est utilisé pour les calculs. Nous exprimerons nos résul-

\* Pour la description détaillée de l'appareil et son emploi, voir PAAR manuel n°128 (1958) et la thèse de 3e cycle de G. STERN (1968).

tats d'une part en calories et d'autre part en Joules pour faciliter les comparaisons avec certains auteurs.

W représente l'équivalent énergétique du système calorimétrique, c'est-à-dire la quantité de chaleur nécessaire pour élever de 1° C la température du système. Il est déterminé par étalonnage à l'acide benzoïque, choisi comme substance étalon en raison de ses qualités : il est obtenu à l'état pur, est stable, non hygroscopique, facile à mettre en pastilles ; il s'enflamme aisément et brûle totalement. Son pouvoir calorifique est connu avec précision (6 318 cal/g). Ainsi W est donné par la relation :

$$W = \frac{6\ 318 \times m}{\Delta\theta \text{ corrigée}} \text{ cal./}^\circ\text{C}$$

m étant le poids de la pastille d'acide benzoïque et  $\Delta\theta$  l'élévation de température pendant l'expérience.

Des mesures effectuées au début, en cours et en fin d'expérience donnent l'équivalent énergétique moyen du système, soit :

$$W = 516,36 \pm 0,33 \text{ cal./}^\circ\text{C} \text{ pour 21 mesures.}$$

$\Delta\theta$  corrigée est l'élévation réelle de température durant l'expérience, définie après diverses corrections :

- correction d'échelle du thermomètre,
- correction de colonne émergente,
- correction de rayonnement.

1,13 calories correspond à la chaleur dégagée par un fusible de platine de 7 cm qui sert à relier les deux électrodes d'allumage à l'échantillon et amorce la combustion lorsqu'il est porté au rouge par passage d'un courant électrique.

$n \times 1,43$  calories traduit la chaleur de formation d'acide nitrique à partir de l'azote de l'air pendant l'expérience, acide nitrique qui est neutralisé par n ml de soude, chaque ml correspondant à 1,43 calories.

M est le poids sec de l'échantillon, sans cendres.

Pour le calorimètre Paar, les pastilles doivent approcher un poids de matière sèche animale de 200 mg environ, ce qui réclame un grand nombre d'individus lorsque l'on travaille sur des stades juvéniles ou de petites espèces ; une mesure représente alors la valeur d'une moyenne. Néanmoins la précision est bonne si l'on brûle des pastilles plus petites d'un poids de matière sèche

situé entre 100 et 200 mg, ce que nous avons fait parfois, par manque de matériel.

Le conditionnement des échantillons en pastille évite les projections et les pertes de substances lors de l'admission de l'oxygène sous pression dans la bombe calorimétrique. La réalisation des pastilles rencontre toutefois quelques difficultés. En particulier une trop grande compression doit être évitée sous peine de perdre des substances, des lipides notamment (MUKERJI et LE ROUX, 1969). De plus les pastilles d'exuvies et de certains restes alimentaires se désagrègent très facilement : il est nécessaire d'assurer leur cohésion en ajoutant une quantité minime d'eau distillée. Dans ce cas le matériel est comprimé modérément et la pastille est ensuite laissée une semaine en déshydrateur avant d'être brûlée.

#### ● Respirométrie

Les dépenses de maintenance sont estimées par des mesures de consommation d'oxygène : on considère l'intensité respiratoire, c'est-à-dire le volume d'oxygène consommé par unité de poids et par unité de temps. Un équivalent oxycalorique permet ensuite de convertir les résultats en unités énergétiques.

Les mesures ont été effectuées avec le respiromètre différentiel à pression constante Gilson GR14 (GILSON, 1963) et avec le respiromètre à volume constant de Wells, déjà utilisé auparavant (CELERIER, 1971a, 1973).

Ces deux appareils ne comportent pas de chambres respiratoires jaugées et l'on peut donc adapter le volume et la forme des chambres aux caractéristiques des espèces étudiées.

Nous avons utilisé selon les cas des fioles de respiration d'un volume de 5, 10, 15, 30, 45 ou 150 ml. Ce sont des fioles cylindriques en verre pour le respiromètre de Gilson et des seringues graduées en plastique transparent pour les manomètres de Wells. Il est possible d'adapter sur l'appareil de Gilson deux ou trois fioles de compensation afin d'avoir un volume équivalent au volume utile de l'ensemble des chambres de respiration mises en batterie.

Toutes les mesures ont été faites en présence de KOH à 20 % ou d'ascarite, produits destinés à absorber le gaz carbonique dégagé par la respiration, et d'un papier Watmann imbibé d'eau distillée afin d'éviter la déshydratation des araignées. Le papier Watman est toujours de mêmes dimensions et imbibé de la même quantité d'eau distillée pour des séries d'expériences avec des fioles aux volumes identiques. L'ascarite se présente sous forme de granulés d'utilisa-

tion pratique lorsque les fioles sont agitées, car il n'y a alors pas de risque de projection comme avec la potasse. De plus l'ascarite change de couleur lorsqu'il est saturé ; cependant, très hygroscopique, il se liquéfie en absorbant l'eau des papiers Watmann au bout de quelques heures. Les récipients contenant la potasse ou l'ascarite sont toujours bien fermés par un tissu tendu au-dessus de l'ouverture pour éviter tout contact des araignées avec ces produits caustiques.

En raison du cannibalisme, on ne place qu'une seule araignée par chambre de respiration sauf dans le cas de juvéniles encore au stade grégaire ne manifestant pas d'agressivité, ou dans celui de petits individus qui sont alors rassemblés à plusieurs par chambre, mais séparés dans des cages en grillage de plastique ou des sacs en tissu.

Une fois les araignées mises en place, nous laissons toujours s'écouler au minimum une heure avant de commencer les mesures, afin de permettre l'acclimatation des animaux dans les fioles de respiration et la mise en équilibre de la température entre ces dernières et le bain où elles sont immergées. Sauf expérimentation particulière, les fioles ne sont pas agitées.

Les mesures en cours d'expérience sont faites toutes les 15, 30 ou 60 minutes suivant l'intensité respiratoire des animaux.

Les expériences durent 5 heures, de 11 à 16 heures, dans des conditions de températures constantes.

Un tube de verre à fond plat plongé dans le bain où sont immergées les fioles et approché de ces dernières permet d'observer le comportement des individus. Ce contrôle est possible même dans le cas où les fioles sont agitées et le respiromètre de Gilson s'y prêt facilement, contrairement à ce qu'indique FORD (1977) qui n'a pu y observer l'activité de tissage d'araignées à cause de l'immersion des chambres de respiration.

Les araignées sont pesées avant et après l'expérience. Seul le poids final sert pour les calculs de consommation d'oxygène, mais ce contrôle peut aider à interpréter les résultats en particulier lorsqu'il est possible d'expliquer une perte de poids par une activité de tissage, des défécations, ou seulement une déshydratation. Tous les résultats des mesures sont ramenés aux conditions standard de température et de pression (0° C et 760 mm de Hg) avant d'être analysés.

### c. Estimation des paramètres des bilans énergétiques

La transformation d'énergie à l'intérieur d'un organisme peut être abordée en combinant à des mesures de production soit celles de l'ingestion, soit celles de la respiration.

L'idéal est de déterminer tous les paramètres. Néanmoins, en raison de difficultés techniques, on se contente généralement d'en mesurer deux, à partir desquels on déduit le troisième.

Nous avons tenté, pour les stades adultes au moins, et pour toutes les espèces étudiées, de mesurer tous les paramètres, afin de vérifier l'égalité :

$$I - NA = P + R$$

L'ingestion, l'excrétion, la production et la respiration ont été mesurées à toutes les étapes du développement chez l'une des six espèces étudiées. Chez les autres, l'ingestion et la production ont été suivies de la naissance à la mort, mais l'énergie perdue sous forme de rejecta et celle dépensée pour la maintenance n'ont été le plus souvent mesurées que pendant la vie adulte en raison de la longueur des manipulations et des difficultés à maintenir en bon état un trop grand nombre d'araignées en élevage individuel.

#### ● Ingestion

L'énergie ingérée est calculée par différence entre l'énergie contenue dans les proies capturées par les araignées et celle que contiennent les restes alimentaires.

Pour chaque espèce de proie, des individus sont réunis par lot et pesés à l'état vif puis lyophilisés afin de déterminer leur teneur moyenne en matière sèche ; ces opérations sont faites régulièrement pendant toute la durée des élevages.

Les proies distribuées aux araignées sont auparavant pesées vivantes. Il est alors possible d'estimer la quantité de matière sèche qu'elles contiennent :

$$\text{Quantité de matière sèche donnée} = \text{Quantité de matière fraîche donnée} \times \text{Teneur moyenne en matière sèche du matériel}$$

Les restes alimentaires sont soigneusement recueillis, déshydratés puis brûlés dans la bombe calorimétrique, ainsi que des lots témoins de proies. De la valeur énergétique des proies et des restes alimentaires, on déduit l'énergie ingérée I, par différence.

Ce mode de calcul, qui suppose que les animaux étudiés aient la composition

moyenne idéale (TEISSIER, 1931), n'est valable que si l'on travaille sur un grand nombre d'individus consommant de grandes quantités de nourriture, ce qui n'est pas toujours le cas, en particulier pour les premiers stades de développement et pour les espèces de petite taille (GILLON, 1968). L'emploi de ces méthodes est pourtant inévitable et il est bien difficile de déterminer l'erreur qui en résulte.

ANDRZEWKA, BREYMEYER, KAJAK et WOJCIK (1967) pensent que les Araignées, dans la nature, tuent un plus grand nombre de proies qu'elles ne sont capables d'en consommer. En élevage le fait est également observé, mais il est difficile de savoir si la proie a été tuée puis immédiatement abandonnée, ou légèrement sucée auparavant. HAYNES et SISOJEVIC (1966) ont ainsi étudié les différents degrés de consommation de Drosophila melanogaster pour la Thomise Philodromus rufus et montré que le pompage des fluides peut se faire sur tout ou partie de la proie, qui peut alors n'être qu'imperceptiblement déformée. De même, on ne peut savoir si les proies qui ne sont pas capturées rapidement dans une cage d'élevage ne sont pas allées s'abreuver ou si elles ne se sont pas nourries des restes des premiers repas de l'araignée. Pour ces raisons, on pèse les proies données et la totalité des restes alimentaires déshydratés, y compris les cadavres qui semblent intacts, afin de déterminer le plus rigoureusement possible.

Dans le souci de pouvoir faire des estimations rapides de l'énergie ingérée par une araignée nous avons par ailleurs estimé la fraction d'une proie qu'elle ingère au cours d'un repas, soit, en pourcentage :

$$\frac{\text{Poids de matière sèche ingérée}}{\text{Poids sec de la proie proposée}} \times 100$$

Le poids sec des proies est estimé d'après leur poids vif ; les restes alimentaires sont récoltés, déshydratés et pesés. On ne tient compte que des cas où toutes les proies ont été consommées ou visiblement sucées le jour même où elles ont été données, car les pertes de poids des individus non capturés rapidement ne sont pas négligeables (CELERIER, 1971a).

Afin de faciliter l'établissement des bilans alimentaires nous avons donné aux araignées une nourriture assez homogène, dans la mesure où leur développement s'effectuait correctement. On peut alors se demander si l'ingestion est la même que pour des animaux se trouvant dans la nature et disposant d'une nourriture peut être plus variée en qualité et quantité.

Le fait de fournir des proies en abondance aux araignées en élevage nous a déjà conduit à constater que pour un même stade le poids frais pouvait atteindre

le double de celui des individus vivant en conditions naturelles (CELERIER et BLANDIN, 1977). L'estimation de l'ingestion à l'échelle des populations naturelles se fera donc avec prudence.

Pour certaines périodes du développement nous pouvons confronter les résultats obtenus selon la méthode qui vient d'être exposée et ceux qui découlent de l'équation :

$$I = P + R + NA$$

#### ● Excrétion

Les Araignées produisent peu de rejecta et ceux-ci sont difficiles à relever car ils sont projetés en taches sur les parois des cages. De plus les différents constituants en sont indissociables et nous les avons donc considéré dans leur totalité comme le font la plupart des auteurs (ANDERSON, 1966 ; HUMPHREYS, 1977 ; STEIGEN, 1975a, b).

L'estimation de l'énergie contenue dans les rejecta se fait de la façon suivante : les araignées testées sont placées dans des boîtes neuves ; au bout d'un certain temps, variable selon les espèces, elles sont enlevées ; les boîtes sont séchées et pesées une fois débarrassées de la soie et des restes alimentaires, puis soigneusement nettoyées pour enlever les rejecta ; une fois sèches, elles sont pesées à nouveau. La différence entre les résultats des deux pesées donne la quantité de rejecta secs émis pendant la période considérée. Seuls les rejecta de la plus grosse des espèces étudiées, une Mygalomorphe, ont pu être récoltés, pastillés et brûlés pour en connaître la valeur énergétique. Le résultat obtenu est utilisé pour estimer l'énergie contenue dans les rejecta des autres espèces ; cette extrapolation est justifiée dans la mesure où l'élément principal des rejecta d'Araignées est la guanine (ANDERSON, 1966 ; HUMPHREYS, 1977).

L'énergie non assimilée peut également être calculée par la relation :

$$NA = I - (P + R)$$

#### ● Production

Les araignées sont pesées après chaque exuviation, avant toute prise de nourriture. Les gains de poids, en matière fraîche, sont fournis par les différences entre mesures successives. L'estimation de la production au cours d'une intermue est donc faite par défaut, puisque sont négligées les pertes d'énergie dues à la période de jeûne précédant l'exuviation et aux dépenses liées à la mue elle-même. Nous avons cependant préféré limiter les manipula-



tions répétées qui auraient été nécessaires afin de ne pas perturber outre mesure les animaux. Les estimations des teneurs en matières sèches puis des valeurs énergétiques correspondantes sont déterminées pour chaque espèce d'araignée d'après les valeurs moyennes établies avec des lots témoins.

Les exuvies et la soie des toiles sont relevées séparément, séchées, pesées, puis brûlées dans le calorimètre Parr. L'estimation de la production de soie pose plusieurs problèmes. En effet, les cages des araignées tisseuses sont changées dès que les toiles les occupent presque entièrement. Chaque araignée placée dans une nouvelle cage reconstruit alors une toile. On oblige ainsi l'animal à dépenser de l'énergie sans que l'on sache si cela a son équivalent sur le terrain; il est possible que les toiles soient parfois détruites par le passage d'animaux, par de fortes pluies ou par le vent, mais on n'a pas d'observations précises dans ce domaine. Par ailleurs, cette dépense pourrait être compensée par une consommation plus importante de proies dès que la toile est reconstruite. On doit se demander enfin si les dimensions des cages ne limitent pas d'emblée le tissage, auquel cas son coût serait sous-estimé par rapport aux conditions naturelles.

La production de reproduction est mesurée à partir des cocons obtenus en élevage. Les cocons sont pesés et déshydratés : les oeufs sont comptés, puis brûlés dans le calorimètre, de même que la soie qui les emballa.

L'estimation de cette production à partir d'élevages en conditions constantes pose évidemment des problèmes, car il n'est pas évident que la période de reproduction soit de même longueur que dans la nature et que le nombre de jeunes nés pendant cette période soit identique à celui que les femelles produisent dans leur environnement normal.

L'estimation de la production totale P pourra être contrôlée à l'aide de la relation :

$$P = I - NA - R$$

en utilisant les estimations de I, NA et R obtenues indépendamment.

#### ● Respiration

L'estimation de la respiration se fait directement par des mesures d'intensité respiratoire ou indirectement par le calcul de :

$$R = I - NA - P$$

Les études ont été faites sur des lots distincts de ceux qui ont servi à l'établissement des bilans alimentaires.

L'intensité respiratoire dépend de nombreux facteurs internes et externes tels que le poids des individus, leur sexe, leur état de nutrition, l'activité de reproduction, le rythme nyctéméral, la température, la lumière...

Nos résultats correspondent à un "métabolisme moyen" car les araignées ne sont pas mises à jeun avant l'expérience ; au cours de celle-ci, elles peuvent se déplacer et tisser, les chambres respiratoires étant choisies de taille adaptée à la leur.

Les mesures ont été effectuées en conditions constantes, or l'on connaît l'influence stimulatrice sur l'intensité respiratoire des variations cycliques de la température telles qu'elles existent dans le milieu naturel (HUMPHREYS, 1977). Nos mesures conduisent donc probablement à des sous-estimations dont nous avons tenté de déterminer l'ampleur en étudiant l'intensité respiratoire à différentes températures et ses variations sous l'effet de changements de température. De même, pour estimer l'influence du rythme nyctéméral, nous avons suivi quelques adultes heure par heure pendant 24 heures.

Pour avoir une idée du coût des dépenses d'activité nous avons obligé des araignées à se déplacer en cours d'expérience, en utilisant la technique de MIYASHITA (1968) reprise par FORD (1977) : une ou deux billes de verre sont placées dans les chambres respiratoires qui sont soumises à une agitation régulière. L'appareil de Gilson possède en effet un système d'agitation des fioles à vitesse réglable, le maximum étant de 75 mouvements aller-retour par minute ; c'est cette vitesse que nous avons utilisée dans nos expériences. Etant donnée la délicatesse des mesures, l'interprétation des résultats est parfois difficile et plus encore leur extrapolation aux conditions naturelles : on manque d'information précise sur les déplacements des Araignées en milieu naturel, en particulier sur leur durée. En dehors des périodes de reproduction, ces déplacements sont néanmoins souvent assez limités ; c'est ce qu'a observé FORD (1977) et c'est ce qui ressort également des résultats que nous avons obtenus avec nos pièges d'interception.

Les lipides constituent à la fois l'élément de réserve et l'élément énergétique principal des Araignées (DRESCO-DEROUET, 1958). Comme HUMPHREYS (1977), nous avons donc utilisé un équivalent oxycalorifique correspondant à leur combustion, soit  $4,6 \cdot 10^{-3}$  calories libérées par  $\text{mm}^3$  d'oxygène respiré.

## CONCLUSION

A plusieurs reprises, nous avons insisté sur la prudence qu'il faut avoir lors de l'interprétation des données recueillies sur le terrain ou lors de la transposition des résultats obtenus en élevage à ce qui se passe dans la nature. En effet, il n'est pas exagéré de dire que, dans les études écologiques, tout résultat chiffré est une simple estimation et non une véritable mesure, au sens où l'on entend ce terme dans les sciences dites exactes.

A partir des estimations obtenues avec des méthodes dont nous avons montré les limites, il faut tenter de reconstituer ce qui ne sera jamais qu'un modèle de ce que l'on suppose être la réalité. Ces modèles sont considérés comme d'autant plus plausibles qu'ils sont plus cohérents, sans que cela soit une garantie de leur véritable adéquation au réel : en vérité, les faits sont tout autant l'oeuvre des chercheurs que de la nature.

L'aboutissement idéal des recherches écologiques est la construction de modèles dont on puisse déduire des prévisions pouvant être testées. Il ne nous paraît pas encore possible d'aller aussi loin avec les données recueillies sur nos Araignées : les recherches en sont encore au stade de l'écologie descriptive, même si nous avons tenté de bâtir une image aussifouillée que possible de leurs peuplements et de leur place dans l'écosystème des savanes de Lamto.

L'analyse critique que nous avons faite des méthodes quantitatives ne doit surtout pas faire croire à leur inanité. Bien au contraire, seules ces méthodes permettent une approche rigoureuse des phénomènes écologiques : sans doute ne peut-on obtenir que des ordres de grandeur pour les densités et les bilans énergétiques, mais bien des aspects qualitatifs de l'écologie des populations et des peuplements ne peuvent être connus avec précision que dans la mesure où des techniques quantitatives sont mises en oeuvre.