

DEUXIEME PARTIE

LES PEUPLEMENTS

CHAPITRE III

CARACTERES GENERAUX ET AFFINITES BIOGEOGRAPHIQUES DE LA FAUNE ARANEOLOGIQUE DE LAMTO

PAR P. BLANDIN

Dans un ouvrage paru en 1955, BERLAND insistait sur l'état extrêmement lacunaire des connaissances taxinomiques et biologiques relatives aux Arachnides de l'Afrique noire, notamment dans sa partie occidentale. Dans ce contexte toujours actuel, les recherches faites à Lamto prennent un relief particulier : nulle part ailleurs en Afrique, sauf peut-être au Mont Nimba, les Araignées n'ont fait l'objet de récoltes aussi importantes. Relevés quantitatifs, piégeages, fauchages et chasses à vue ont permis de réunir un matériel considérable à partir duquel il est possible de dégager pour la première fois dans la Région Ethiopienne la physionomie précise d'une faune locale d'Araignées.

L'intensité des récoltes effectuées à Lamto a toutefois varié en fonction des milieux. En effet, les recherches écologiques entreprises visaient essentiellement l'analyse des savanes, de sorte que la majeure partie des prélèvements a été réalisée dans ces formations tandis que les biotopes forestiers étaient peu prospectés. Pourtant le matériel récolté et les observations faites à Lamto doivent aider au comblement des lacunes dont Berland faisait état, à condition toutefois que les obstacles d'ordre systématique puissent être franchis.

A. COMPOSITION TAXINOMIQUE

1. Familles inventoriées

Le tableau X fournit la liste des familles dont des représentants ont été récoltés dans les différents biotopes des environs de Lamto. Les noms de familles sont dans l'ensemble conformes à ceux que donne BONNET dans "Bibliographia

Araneorum" (tome II, 5e partie, 1959). Quatre modifications nomenclaturales ont été introduites par rapport à la liste préliminaire antérieurement publiée (BLANDIN, 1974c), à seule fin d'harmonisation avec la nomenclature employée en Grande-Bretagne (LOCKET, MILLIDGE et MERRETT, 1974). Les Sicariidae sont désignées par le terme Scytodidae, les Drassidae par celui de Gnaphosidae ; les Hahniidae sont considérées comme une sous-famille des Agelenidae et les Argio-pidae sont divisées en Tetragnathidae et Araneidae.

TABLEAU X

Liste des familles d'Araignées inventoriées à Lamto.

Theraphosidae	Ctenidae
Barychelidae	Selenopidae
Ctenizidae	Sparassidae
Atypidae	Thomisidae
Filistatidae	Salticidae
Oecobiidae	Zodariidae
Dictynidae	Palpimanidae
Uloboridae	Agelenidae
Dinopidae	Oxyopidae
Telemidae	Pisauridae
Scytodidae	Lycosidae
Dysderidae	Theridiidae
Ochyroceratidae	Linyphiidae
Oonopidae	Tetragnathidae
Pholcidae	Araneidae
Gnaphosidae	Mimetidae
Clubionidae	Hersiliidae

Parmi les familles signalées par BERLAND (1955), seules les Migidae, les Prodidomidae, les Urocteidae et les Eresidae ne sont pas représentées à Lamto. En fait, les Migidae sont essentiellement connues d'Afrique méridionale et centrale, en dehors d'une espèce décrite de l'île du Prince, dans le Golfe de Guinée (BENOIT, 1962c). En revanche, il ne serait pas impossible de trouver des Prodidomidae, la famille étant connue notamment de la Sierra Leone. Quant aux deux autres familles, elles ne sont représentées que dans des régions beaucoup plus sèches (BERLAND, 1932 ; BERLAND et MILLOT, 1939 ; BENOIT, 1966a).

Les familles des Atypidae, Dictynidae, Telemidae, Ochyroceratidae et Mimetidae sont à rajouter à la liste de Berland. Les Mygales Atypidae ne sont connues en Afrique que par l'espèce Calommata simoni, initialement trouvée au Cameroun, puis au Zaïre, en Ouganda et en Afrique du Sud (BENOIT, 1967b) ; une femelle en a été récoltée à Lamto dans un sol de savane (BLANDIN, 1971a). Les Dictynidae ne sont pas rares dans la strate herbacée, tandis que les Mimetidae se trouvent plutôt dans les arbustes, ou en forêt, mais jamais en abondance. C'est J.-C. LEDOUX (comm. pers.) qui a trouvé des Telemidae dans la litière de la forêt-galerie du Bandama et des Ochyroceratidae en forêt et en savane. Ces animaux étaient toujours passés inaperçus lors des récoltes quantitatives du fait de leur très petite taille. C'est peut-être pour cette même raison qu'il n'a pas été récolté de Tetrablemmidae, famille répandue dans les régions tropicales et notamment en Afrique (BRIGNOLI, 1974) : ces animaux, qui vivent en particulier dans les litières forestières, ne dépassent guère 1 mm de long à l'état adulte.

Berland estimait que les Dysderidae et les Palpimanidae doivent se trouver dans les régions sahéliennes et désertiques tandis que les Linyphiidae se cantonnaient aux milieux d'altitude : les récoltes de Lamto montrent que ce point de vue doit être révisé.

On serait tenté d'expliquer le nombre élevé de familles observé à Lamto par la diversité des biotopes qu'offre une mosaïque préforestière. En réalité ce nombre est déjà important dans un milieu comme une savane de plateau à Loudetia simplex brûlée annuellement, qui est certainement l'un des milieux les plus pauvres : les espèces terricoles, celles qui vivent à la surface du sol et dans la strate herbacée se répartissent en 24 familles au moins. Toutefois les abondances relatives sont très différentes : le tableau XI montre que 10 familles représentent en effectif près de 90 % du peuplement (moyenne annuelle), les Lycosidae, Salticidae, Thomisidae et Gnaphosidae en formant à elles seuls environ 60 %. En tout, quinze familles ont des fréquences mensuelles moyennes supérieures à 1 %. Les autres sont les Ctenizidae, Dictynidae, Uloboridae, Dinopidae, Oonopidae, Pholcidae, Agelenidae et Mimetidae ; certaines sont effectivement très peu représentées en savane de plateau, d'autres étant mal échantillonnées comme par exemple les Ctenizidae (Mygales terricoles) ou les Oonopidae et Agelenidae (espèces de très petite taille). Il s'y ajoute les Atypidae, dont 3 exemplaires ont été récoltés en savane en dehors des relevés.

TABLEAU XI

Fréquences mensuelles moyennes des principales familles d'Araignées en savane de plateau à *Loudetia simplex* brûlée chaque année, calculées d'après les estimations optimales des fréquences mensuelles (% des effectifs) pour la période octobre 1964-septembre 1965.

Familles	Fréquences mensuelles moyennes (%)	Familles	Fréquences mensuelles moyennes (%)
Lycosidae	20,5	Dysderidae	3,2
Salticidae	17,4	Araneidae	3,1
Thomisidae	14,5	Theridiidae	2,2
Gnaphosidae	8,0	Palpimanidae	2,1
Oxyopidae	7,0	Sparassidae	1,9
Pisauridae	6,4	Scytodidae	1,7
Ctenidae	4,6	Zodariidae	1,6
Clubionidae	4,5	Autres familles	1,3

2. Les problèmes de l'inventaire spécifique

La faune d'Araignées des environs de Lamto comprend certainement plusieurs centaines d'espèces. Bien que la Région Ethiopienne soit sans doute la moins mal connue parmi les régions tropicales, des documents facilement utilisables pour tenter de déterminer toutes ces espèces font singulièrement défaut à l'écologiste. Sur 34 familles répertoriées à Lamto, 11 seulement ont fait l'objet de révisions totales ou partielles à l'échelle de l'Afrique : les Barychelidae (BENOIT, 1964b, 1965a et b, 1966b), les Atypidae (BENOIT, 1967b), les Filistatidae (BENOIT, 1968b), les Scytodidae (BRIGNOLI, 1976), les Selenopidae (LAWRENCE, 1940 ; BENOIT, 1968a), les Agelenidae et les Pisauridae (ROEWER, 1954), les Lycosidae (ROEWER, 1958, 1959), les Hersilidae (BENOIT, 1967a) ; les Ctenidae sont en cours de révision (BENOIT, 1974, 1976, 1977a, b, c et d, 1978). Parmi les Araneidae, les Gasteracanthinae et les Nephilidae sont bien connues (BENOIT, 1962a, b, d, 1963, 1964a, c ; BENOIT et EMERIT, 1975).

Pour l'Afrique occidentale, il existe des études consacrées à quelques familles : les Pholcidae (MILLOT, 1940), les Oecobiidae, Dictynidae, Uloboridae et Dinopidae (BERLAND et MILLOT, 1939), les Thomisidae (MILLOT, 1941), les Salticidae (BERLAND et MILLOT, 1941). Enfin des inventaires des espèces récoltées à la Station de Lamto ont été publiés pour 5 familles : les Scytodidae (JEZEQUEL, 1964), les Palpimanidae et Zodariidae (JEZEQUEL, 1964b), les Thomisidae (JEZEQUEL, 1964c,

et 1965b), les Gnaphosidae (JEZEQUEL, 1965a). Ces études régionales ou locales constituent un guide précieux, mais elles n'offrent qu'une sécurité limitée quant à l'exactitude et à la validité des noms génériques et spécifiques, car leurs auteurs ne se sont pas appuyés sur de véritables révisions ; du moins peuvent-elles servir de références claires dont l'écologiste est en droit de se contenter.

Fournissant la redescription des types disponibles et statuant sur les noms en circulation, les révisions constituent les seules références sûres, à condition d'être faites sérieusement. C'est ainsi qu'un document comme la révision des Pisauridae par ROEWER (1954) est pratiquement inutilisable. Il existe à Lamto 13 espèces de la sous-famille des Pisaurinae, dont certaines, en raison de la taille qu'atteignent les adultes, sont des espèces marquantes des peuplements de savane. Pour pouvoir les déterminer avec sécurité, il a fallu réviser l'ensemble des Pisauridae Pisaurinae de la Région Ethiopienne (BLANDIN, 1974a, b, 1975, 1976a, b, c, 1977a, b, 1978a, 1978b, 1979). Ce travail a fait apparaître une situation qui était déjà anarchique avant même que Roewer n'intervienne et accroisse encore la confusion. L'utilisation des travaux de Britto-Capello, Pavesi, Simon, Thorell, Pocock, Lessert, Berland, Caporiacco, Lawrence, sans consultation des types ne peut conduire à des déterminations sûres que dans un petit nombre de cas. Un réseau de vraies synonymies ignorées, de fausses synonymies admises et de classements génériques erronés reliait entre eux 6 genres, ceci sans compter nombre de confusions moins spectaculaires. La révision de Roewer a apporté quelques lueurs, mais davantage encore d'erreurs, les plus graves consistant en des créations de genres injustifiées, pour des exemplaires que Roewer n'avait pas vu, sur la seule foi de descriptions originales peu précises. Le tableau XII dresse le bilan de la révision effectuée.

TABLEAU XII

Bilan de la révision des espèces africaines de Pisauridae-Pisaurinae.

Genres valides 14	Genres mis en synonymie 4	Genres mis en <i>incertae sedis</i> 2	Genres nouveaux 6
Espèces valides 47	Espèces mises en synonymie 19	Espèces mises en <i>incertae sedis</i> 23	Espèces nouvelles 21

Deux conclusions doivent être tirées de cette "expérience" en taxinomie des Araignées africaines. Il est tout d'abord à craindre que la connaissance des Lycosidae d'Afrique, revues par Roewer, ne soit longtemps compromise ; or cette famille est répandue partout et fait sans doute partie des plus importantes dans bien des milieux, comme c'est le cas dans les savanes de Lamto.

En second lieu, du fait du grand nombre de descriptions originales notoirement insuffisantes, les plus grands arachnologues, tels Simon, Berland ou Lessert, se sont trompés plus d'une fois, souvent au niveau des espèces, parfois à celui des genres. On peut penser que cela est arrivé pour d'autres familles que les Pisauridae, qui ne sont pas parmi les plus difficiles ni les plus nombreuses. Dans ces conditions, déterminer des espèces sur la foi des données bibliographiques et créer de nouvelles espèces sont parfois des entreprises bien risquées. Si l'on considère les 5 familles étudiées à Lamto par Jézéquel, celui-ci a décrit 37 espèces nouvelles sur un total de 64, soit environ 58 %, mais ceci sans révisions préalables. Dans le cas des Pisauridae Pisaurinae, sur les 13 espèces trouvées à Lamto, 3 ont été décrites comme nouvelles (soit environ 23 %). En réalité une seule est véritablement nouvelle : une autre a été créée pour se dégager d'une situation taxinomique définitivement inextricable et la troisième pourrait aussi bien être considérée comme une sous-espèce d'une espèce connue, mais les documents biogéographiques manquent pour en décider. Ces observations suggèrent que bien des espèces "nouvelles" ont peut-être été créées par des auteurs qui n'ont pas pu reconnaître des espèces déjà décrites ; ceci rejoint tout-à-fait le point de vue exprimé par BONNET (1961). Toutefois, il faut souligner que sur les 13 Pisaurinae de Lamto, 8 correspondent à des espèces qui n'avaient pas été retrouvées ou reconnues depuis leurs descriptions originales, faites pratiquement toujours d'après un seul exemplaire.

B. CONSIDERATIONS BIOGEOGRAPHIQUES

Les savanes de Lamto appartiennent au groupe des savanes guinéennes. Ce terme, pris dans son sens le plus strict, désigne les formations herbacées entrecoupées de forêts-galeries et parsemées d'îlots forestiers qui font le tour des massifs guinéo-congolais. La flore de ces savanes comporte des espèces de la zone soudano-zambézienne et des ligneux forestiers qui y subsistent localement, à moins qu'ils ne s'y implantent (SCHNELL, 1976).

L'intrication des biotopes se répercute dans la faune d'Araignées

qui se répartit en peuplements savanicoles et forestiers (cf. chap. IV). Il importe de savoir si ces peuplements ont des caractères très particuliers ou s'ils sont au contraire représentatifs de la mosaïque préforestière dans son ensemble.

En dehors de l'Afrique du Sud, la région africaine dont la faune aranéologique est la moins mal connue est sans doute celle qui s'étend du nord-est du Zaïre au nord de la Tanzanie, en passant par l'Ouganda : de nombreuses récoltes y ont été faites, notamment lors de l'expédition suédoise au Kilimandjaro et au Mérou en 1905-1906 ou lors de l'expédition de l'American Museum dans le nord-est du Bassin du Congo (de 1909 à 1915). R. de Lessert s'est vu confier l'étude de la plupart des collections ainsi constituées et ses nombreuses publications donnent sur la faune de cette vaste zone des informations d'une remarquable qualité (LESSERT, 1915-1930).

Cependant, il n'existe encore aucune publication relative à un peuplement d'Araignées africaines étudié d'un point de vue écologique. Toutefois Y. et D. Gillon ont publié quelques données globales sur le peuplement de la savane de Fété-Olé (nord du Sénégal) (Y. et D. GILLON, 1973 ; D. et Y. GILLON, 1974). Le matériel récolté dans cette station m'a été confié et, bien qu'il ait été antérieurement desséché en vue d'estimation de biomasses, il a pu être analysé à l'échelle des familles, ce qui permet déjà d'utiles comparaisons avec le peuplement des savanes de Lamto.

Toutefois, c'est en travaillant à l'échelle des espèces que les renseignements les plus précis peuvent être obtenus. Il est donc indispensable de caractériser la faune de Lamto d'un point de vue biogéographique en étudiant les aires de distribution d'espèces qui en font partie. Cette analyse, néanmoins, ne saurait être exhaustive, car elle se heurte à quelques difficultés. En effet, les documents relatifs à la biogéographie des Araignées africaines sont encore très peu nombreux : l'établissement de cartes de répartition doit s'appuyer sur des déterminations sûres, ce qui n'est pas toujours le cas de celles qu'offre la littérature ; de plus, les informations sur les lieux de capture sont souvent imprécises. En utilisant les révisions existantes ou, à défaut, les travaux de Lessert relatifs à des espèces bien caractérisées, il est cependant possible de reconnaître les principaux ensembles faunistiques représentés à Lamto. Les résultats ainsi obtenus éclaireront les comparaisons faites avec la faune du nord-est du Zaïre et avec le peuplement de la savane de Fété-Olé.

1. Exemples d'aires de distribution d'espèces de Lamto

Les espèces "cosmotropicales" (BERLAND, 1962), telles que Heteropoda regia, Plexippus paykulli, Nephilengys cruentata, Argiope trifasciata ou encore Uloborus geniculatus sont évidemment représentées à Lamto, ainsi que des espèces à large répartition africaine comme par exemple Selenops radiatus, araignée répandue dans presque toute l'Afrique noire, depuis l'Erythrée jusqu'au Sud-Ouest africain et au nord du Transvaal, en dehors des régions couvertes par les forêts ombrophiles (BENOIT, 1968b). De même, on trouve à Lamto Nephila pilipes pilipes, connue de toute l'Afrique intertropicale (BENOIT, 1964).

La figure 31 illustre quatre autres types de distribution auxquels les aires de nombreuses espèces de Lamto doivent pouvoir être rattachées du moins en première approximation.

Le premier cas est celui des espèces forestières, comme Cyphonisia obesa (Barychelidae) (fig. 32L), les Ctenidae du genre Africactenus (fig. 31), les Pisauridae comme Tetragonophthalma lecordieri (fig. 31), en encore T. crassa, les Néphiles Nephila constricta et N. turneri turneri (BENOIT, 1964). Dans le genre Africactenus, 13 espèces ont été décrites sur la base de différences sensibles des pièces génitales notamment (BENOIT, 1974) : une différenciation importante au sein des massifs forestiers est donc possible. Pourtant, la faune forestière donne une impression d'assez grande homogénéité, car dans un certain nombre de cas les populations du massif forestier occidental diffèrent assez peu, sinon pas du tout, de celles des forêts gabonaises, congolaises ou zaïroises : il en est ainsi de C. obesa, de T. lecordieri et de T. crassa, ou encore de Dasycyptus dimus (Salticidae), pour ne citer que des exemples peu connus. Il est d'ailleurs intéressant de noter que le genre Africactenus est représenté à Lamto par A. depressus, espèce décrite du Cameroun.

Le genre Anahita (Ctenidae) illustre un deuxième type de répartition, que l'on peut qualifier de périforestière (fig. 31). Les figures 32A-32I en donnent d'autres exemples, qui montrent que, si certaines espèces trouvées à Lamto font effectivement le tour des massifs forestiers, telles les Pisauridae Perenethis simoni et Euprosthops proximus, d'autres semblent limitées aux bordures septentrionale et orientale de ces massifs, comme Selenops vigilans (Selenopidae) ou Afropisaura valida (Pisauridae). Dans plusieurs cas, les aires débordent d'ailleurs la zone guinéenne, notamment en Afrique orientale. Des espèces de Lamto ne sont actuellement connues que de la bordure septentrionale des massifs fores-



Fig. 31. Exemples d'aérotypes d'espèces ou de genres représentés à Lamto : aérotype soudanien (*H. caudata*) ; aérotype "en équerre" (*H. dotatus*) ; aérotype préforestier (*Anahita spp.*) ; aérotype forestier (*Africactenus spp.* et *T. lecordieri*). Les limites de la zone guinéenne (ou guinéo-congolaise), en trait plein, et celles des forêts ombrophiles, en pointillé, sont indiquées de façon schématique.

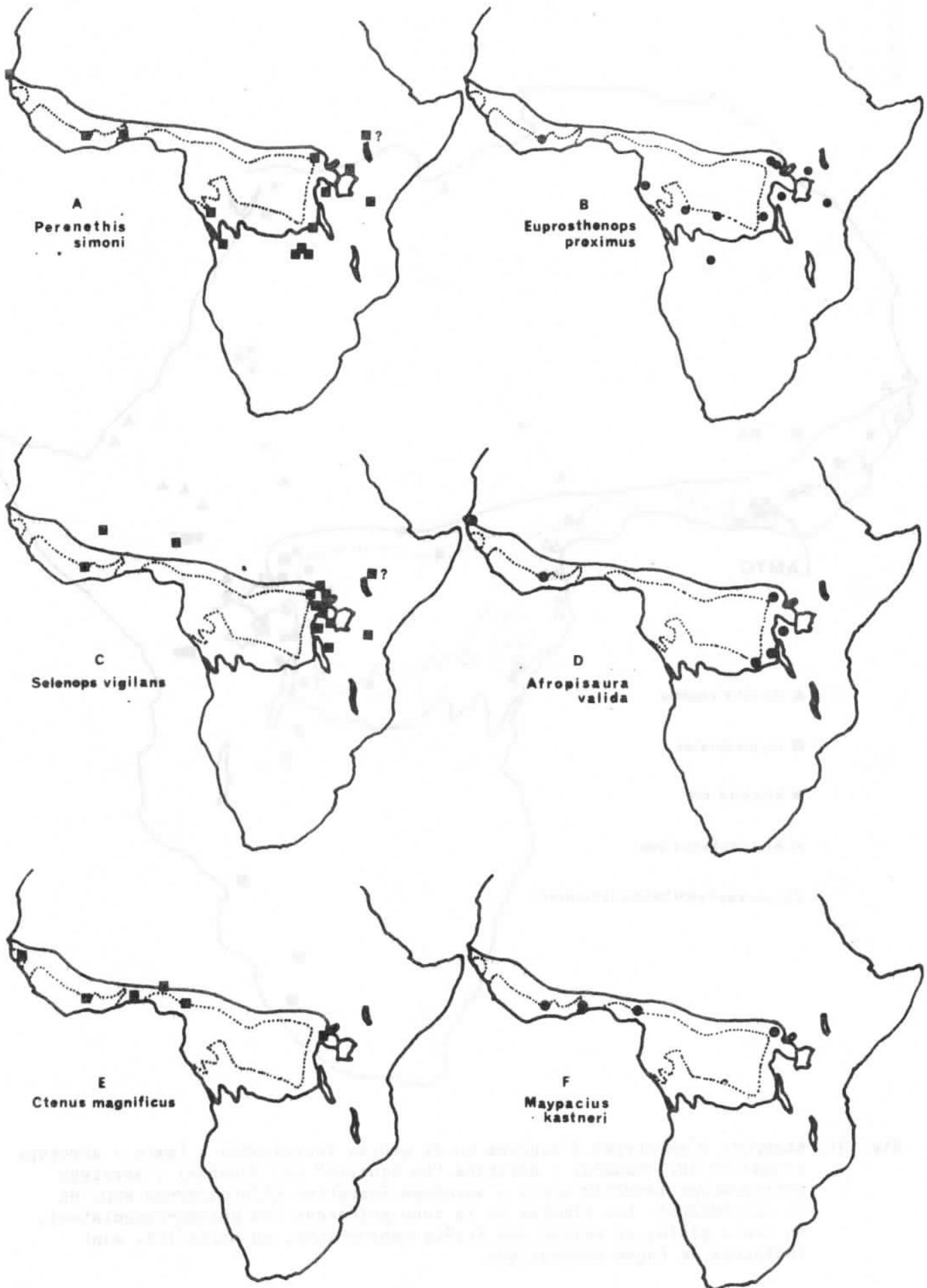


Fig. 32. Régions de capture de diverses espèces de la faune de Lamto.

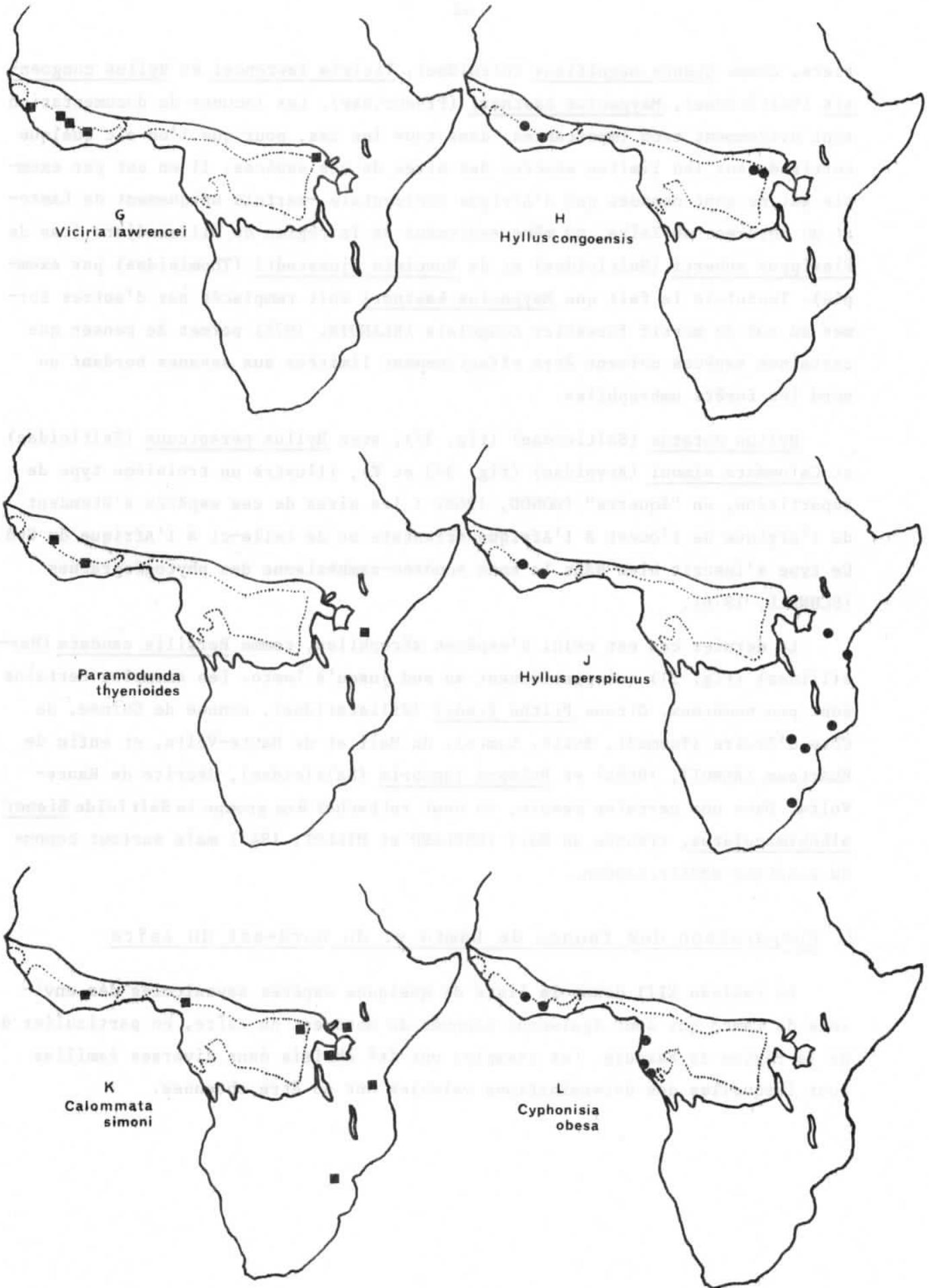


Fig. 32 (suite). Régions de capture de diverses espèces de la faune de Lamto.

tiers, comme Ctenus magnificus (Ctenidae), Viciria lawrencei et Hyllus congoensis (Salticidae), Maypacijs kastneri (Pisauridae). Les lacunes de documentation sont évidemment trop importantes, dans tous les cas, pour que l'on ait quelque certitude sur les limites exactes des aires de ces espèces. Il en est par exemple qui ne sont connues que d'Afrique occidentale —parfois uniquement de Lamto et du nord-est du Zaïre, ou même seulement de la région du Kilimandjaro (cas de Plexippus auberti (Salticidae) et de Runcinia sjoestedti (Thomisidae) par exemple). Toutefois le fait que Maypacijs kastneri soit remplacée par d'autres formes au sud du massif forestier congolais (BLANDIN, 1975) permet de penser que certaines espèces doivent être effectivement limitées aux savanes bordant au nord les forêts ombrophiles.

Hyllus dotatus (Salticidae) (fig. 31), avec Hyllus perspicuus (Salticidae) et Calommata simoni (Atypidae) (fig. 32J et K), illustre un troisième type de répartition, en "équerre" (MONOD, 1968) : les aires de ces espèces s'étendent de l'Afrique de l'ouest à l'Afrique orientale et de celle-ci à l'Afrique du Sud. Ce type s'inscrit bien dans la zone soudano-zambézienne des phytogéographes (SCHNELL, 1976).

Le dernier cas est celui d'espèces xérophiles, comme Hersilia caudata (Hersiliidae) (fig. 31) qui parviennent au sud jusqu'à Lamto. Les exemples certains sont peu nombreux. Citons Pritha fradei (Filistatidae), connue de Guinée, de Côte d'Ivoire (Toumodi, Batié, Lamto), du Mali et de Haute-Volta, et enfin de Khartoum (BENOIT, 1968a) et Phlegra lugubris (Salticidae), décrite de Haute-Volta. Dans une certaine mesure, on peut rattacher à ce groupe la Salticide Bianor albobimaculatus, trouvée au Mali (BERLAND et MILLOT, 1941) mais surtout connue du pourtour méditerranéen.

2. Comparaison des faunes de Lamto et du nord-est du Zaïre

Le tableau XIII donne la liste de quelques espèces savaniques des environs de Lamto qui sont également connues du nord-est du Zaïre, en particulier de la région de Faradjé. Les exemples ont été choisis dans diverses familles pour lesquelles des déterminations valables ont pu être obtenues.

TABLEAU XIII

Exemples d'espèces savaniques communes aux faunes de Lamto et du nord-est du Zaïre.

Atypidae <i>Calommata simoni</i>	Salticidae <i>Habrocestum rubroclypeatum</i> <i>Langona trifoveolata</i>	Pisauridae <i>Perenethis simoni</i> <i>Maypacijs kastneri</i>
Ctenidae <i>Anahita aculeata</i> <i>Ctenus magnificus</i>	<i>Hyllus congoensis</i> <i>Hyllus dotatus</i> <i>Pachypoessa albimana</i>	<i>Euprosthenops proximus</i> <i>Afropisaura valida</i>
Selenopidae <i>Selenops radiatus</i> <i>Selenops vigilans</i>	<i>Menemerus congoensis</i> <i>Thyene inflata</i> <i>Viciria lawrencei</i> <i>Tusitala barbata</i>	<i>Cispius maruanus</i> <i>Charminus minor</i> <i>Charminus marfieldi</i>
Thomisidae <i>Simorcus coronatus</i> <i>Hewittia gracilis</i> <i>Tmarus foliatus</i> <i>Monaeses pustulosus</i> <i>Runcinia aethiops</i> <i>Epidius binotatus</i>	Zodariidae <i>Chariobas cylindraceus</i>	Araneidae <i>Isoxya cicatricosa</i> <i>Araneus tatianae</i>

Parmi ces espèces, il en est qui ont une large répartition en Afrique et qu'il n'est donc pas surprenant de retrouver dans les deux régions comparées : c'est le cas par exemple d'*Isoxya cicatricosa* et de *Selenops radiatus*, ou encore de *Thyene inflata* et *Tusitala barbata*. En revanche, certaines espèces décrites par Lessert de la région de Faradjé n'ont été trouvées depuis qu'à Lamto ou en d'autres stations d'Afrique occidentale : il en est ainsi de *Charminus minor*, *Hewittia gracilis*, *Tmarus foliatus*, *Habrocestum rubroclypeatum*, *Langona trifoveolata*, *Hyllus congoensis*, *Menemerus congoensis*.

Il est très vraisemblable que ces espèces appartiennent à l'élément faunistique préforestier caractérisé ci-dessus mais, en raison de l'insuffisance des documents, on ne peut affirmer qu'elles sont limitées à la bordure septentrionale des massifs forestiers, même si cela est possible. De toute façon, on a la certitude que d'autres espèces s'étendent également le long de la bordure orientale, comme *Afropisaura valida*, et même au sud du massif congolais, comme *Euprosthenops proximus*.

Ces quelques observations permettent en tout cas d'affirmer l'existence d'un "noyau d'espèces" commun aux peuplements des savanes préforestières septentrionales. Cependant, il convient aussi de souligner qu'il y a de notables différences faunistiques entre l'ouest africain et le nord-est zaïrois.

En premier lieu, certains genres sont représentés dans ces régions par des

espèces différentes. Ainsi, chez les Gnaphosidae, on trouve à Faradjé Nomisia satulla et N. dalmasi, à Lamto N. uncinata, ou encore Minosia berlandi dans la première station et M. eburneensis dans la seconde. Il y a donc très probablement vicariance entre certaines formes occidentales et orientales.

Un deuxième type de différence paraît plus important : en effet le nord-est du Zaïre a, semble-t-il, une faune plus riche que celle de Lamto. Il est évidemment difficile d'en être sûr en l'absence d'inventaires complets. Toutefois on sait que manquent certainement à Lamto des espèces de l'est ou même du sud de l'Afrique qui se trouvent en revanche dans le nord-est zaïrois et dont certaines atteignent le Cameroun. Chez les Pisauridae, par exemple, Afropisaura rothiformis, décrite de Faradjé, est connue de Tanzanie, du Burundi, du sud-est et de l'est du Zaïre ; cette espèce n'a pas d'équivalent à Lamto. Il en est de même pour Afropisaura ducis, qui semble avoir une distribution analogue mais atteint Yaoundé (BLANDIN, 1976c). L'espèce Rothus purpurissatus, connue en Afrique du Sud, en Angola, au sud et à l'est du Zaïre, en Afrique de l'est et en Ethiopie méridionale se retrouve aussi au Cameroun (BLANDIN, 1977b). Bien qu'on n'en connaisse qu'un très petit nombre de stations, il est probable que l'espèce Euprosthops australis a une aire du même type, atteignant au moins l'Empire Centrafricain vers l'ouest (BLANDIN, 1976a).

Réciproquement, il est possible que la faune de Lamto comporte des espèces propres à l'Afrique occidentale, sans vicariantes dans les régions orientales, mais dans l'état actuel des connaissances, on ne dispose d'aucun exemple sûr. Dans ces conditions, des comparaisons de richesses spécifiques ne peuvent être faites. En réalité, les seules certitudes concernent les espèces communes aux faunes préforestières occidentale et orientale, qui témoignent de leurs nettes affinités, tandis que la signification réelle des différences observées échappe encore, en raison du caractère par trop lacunaire de la documentation.

3. Comparaison des peuplements savaniques de Lamto et de Fété-Olé (nord du Sénégal)

Le tableau XIV présente la composition en familles de l'ensemble des échantillons d'Araignées récoltés à Fété-Olé par Y. et D. Gillon, aussi bien à l'intérieur de biocénomètres de 10 m² que lors de relevés à ciel ouvert sur des surfaces de 25 m². Le pourcentage assez élevé d'individus indéterminés tient à leur mauvais état de conservation, consécutif aux traitements subis (écrasement à la capture, puis dessiccation). Par ailleurs, il a paru prudent de ne pas tenter de

distinguer les Clubionidae et les Sparassidae. Ce matériel, où sont mélangés des échantillons obtenus avec des précisions différentes, ne peut donner qu'une image assez grossière du peuplement de la savane de Fété-Olé ; cependant, la comparaison avec la composition moyenne du peuplement d'une savane brûlée à Lamto (cf. tabl. XI) fait ressortir quelques points intéressants.

TABLEAU XIV

Comparaison des compositions, en familles, des peuplements d'Araignées de la savane de Fété-Olé (nord du Sénégal) et de la savane herbeuse de plateau de Lamto (cf. tabl. XI). Pour Fété-Olé, les valeurs ont été obtenues à partir de l'ensemble des échantillons récoltés (2 904 individus) en juillet 1971, septembre 1971 et janvier 1972 par D. et Y. Gillon.

Familles	Fété-Olé %	Lamto %	Familles	Fété-Olé %	Lamto %
Thomisidae	47,8	14,5	Pisauridae	1,0	6,4
Salticidae	16,3	17,4	Theridiidae	0,3	2,2
Gnaphosidae	7,7	8,0	Eresidae	0,3	0
Lycosidae	6,7	20,5	Zodariidae	0,2	1,6
Clubionidae et Sparassidae	6,5	6,4	Palpimanidae	0,1	2,1
Araneidae	5,2	3,1	Mimetidae	0,1	≈ 0
Oxyopidae	2,5	7,0	Indéterminés	5,3	0

On note tout d'abord l'absence à Fété-Olé de trois familles représentées à Lamto, les Dysderidae, les Scytodidae et les Ctenidae, tandis que le matériel récolté comprend quelques individus de la famille des Eresidae, inconnue à Lamto. Celle-ci est inféodée aux régions sèches, aussi bien au sud du Sahara qu'en Afrique orientale et en Afrique du Sud : son absence à Lamto n'est pas anormale, même si l'on sait que certaines espèces considérées comme soudaniennes peuvent s'y trouver. De même il est logique que manque dans une savane sahélienne une famille comme celle des Ctenidae, qui semble étroitement inféodée à la zone guinéenne.

Le peuplement de Fété-Olé est très largement dominé par les Thomisidae, plus que celui de Lamto par les Lycosidae, famille qui vient seulement en quatrième rang dans la savane sahélienne, où la faible importance relative des Oxyopidae et des Pisauridae mérite également d'être soulignée.

A ces différences plutôt qualitatives s'en ajoutent d'autres, quantitatives : la densité moyenne des Araignées est environ quatre fois plus faible à Fété-Olé que dans la savane de plateau à Loudetia simplex de Lamto (D. et Y. GILLON, 1974).

De plus, autant que j'ai pu en juger, le peuplement de Fété-Olé semble avoir une richesse spécifique bien plus faible que celui de Lamto.

CONCLUSIONS

Les écueils que rencontre la détermination des Araignées africaines et le caractère lacunaire des informations biogéographiques les concernant rendent difficile la caractérisation précise d'une faune locale. Celle de Lamto, avec 34 familles représentées, paraît complexe. Ceci n'est pas dû seulement à la juxtaposition des divers biotopes qu'offre une mosaïque préforestière : cette complexité constitue une caractéristique des peuplements mêmes de ces biotopes. Ainsi, dans le milieu le plus pauvre, une savane de plateau à Loudetia simplex brûlée annuellement, on trouve au moins 24 familles différentes dans la strate herbacée et le sol.

Deux éléments faunistiques paraissent former l'essentiel des peuplements savanicoles : l'un, comprenant des espèces associées aux formations herbacées préforestières, peut être qualifié de guinéen tandis que l'autre réunit des espèces caractéristiques de la zone soudano-zambézienne. Il s'y ajoute, outre des espèces à large répartition intraafricaine ou même cosmotropicales, des espèces soudano-sahéliennes, sinon méditerranéennes, qui atteignent à Lamto leur limite méridionale.

Cependant, les différences entre peuplements de savane guinéenne et de savane sahélienne sont, semble-t-il, considérables, comme le suggère la comparaison faite avec le peuplement de Fété-Olé, malgré son caractère sommaire.

En revanche, la comparaison faite avec la faune du nord-est du Zaïre montre que les peuplements savanicoles de Lamto sont sans aucun doute représentatifs de ceux de l'ensemble des savanes préforestières septentrionales ; dans une certaine mesure, ils le sont aussi des peuplements des savanes bordant à l'est et au sud la forêt ombrophile de l'Afrique centrale.

CHAPITRE IV

LA REPARTITION ET L'ORGANISATION DES PEUPEMENTS DANS L'ESPACE

PAR P. BLANDIN

La densité des arbres et des arbustes, la composition du tapis graminéen et sa structure, l'impact des feux de brousse varient considérablement depuis les savanes herbeuses jusqu'aux savanes boisées. Ces dernières, parfois, se trouvent en continuité avec des formations forestières, mais celles-ci sont le plus souvent séparées des savanes par des lisières très franches. En raison de cette diversité, il importe de savoir dans quelle mesure les caractéristiques des peuplements d'Araignées dépendent du faciès de la végétation et s'il y a, au contact des forêts et des savanes, apposition de deux faunes ou, au contraire, imbrication des peuplements.

Dans une telle problématique, encore descriptive, les communautés d'Araignées sont considérées comme des entités susceptibles de varier en fonction des milieux qui les abritent. Une perspective fonctionnelle oblige à dépasser cette première approche pour envisager, dans un deuxième temps, ce que l'on peut appeler l'*organisation spatiale* de ces entités. Dans un même milieu, en effet, l'agencement des individus conditionne sans doute largement le partage des ressources alimentaires : la connaissance des distributions verticale et horizontale des Araignées constitue alors un préalable indispensable à la compréhension de leur fonction au sein de l'écosystème.

A. TRAITES GÉNÉRAUX DE LA REPARTITION DES PEUPEMENTS

1. La stratification

Avant de voir dans quelle mesure les peuplements d'Araignées varient en fonction de la végétation, il est à la fois commode et important de caractériser leur répartition verticale et de savoir si les différentes strates sont ha-

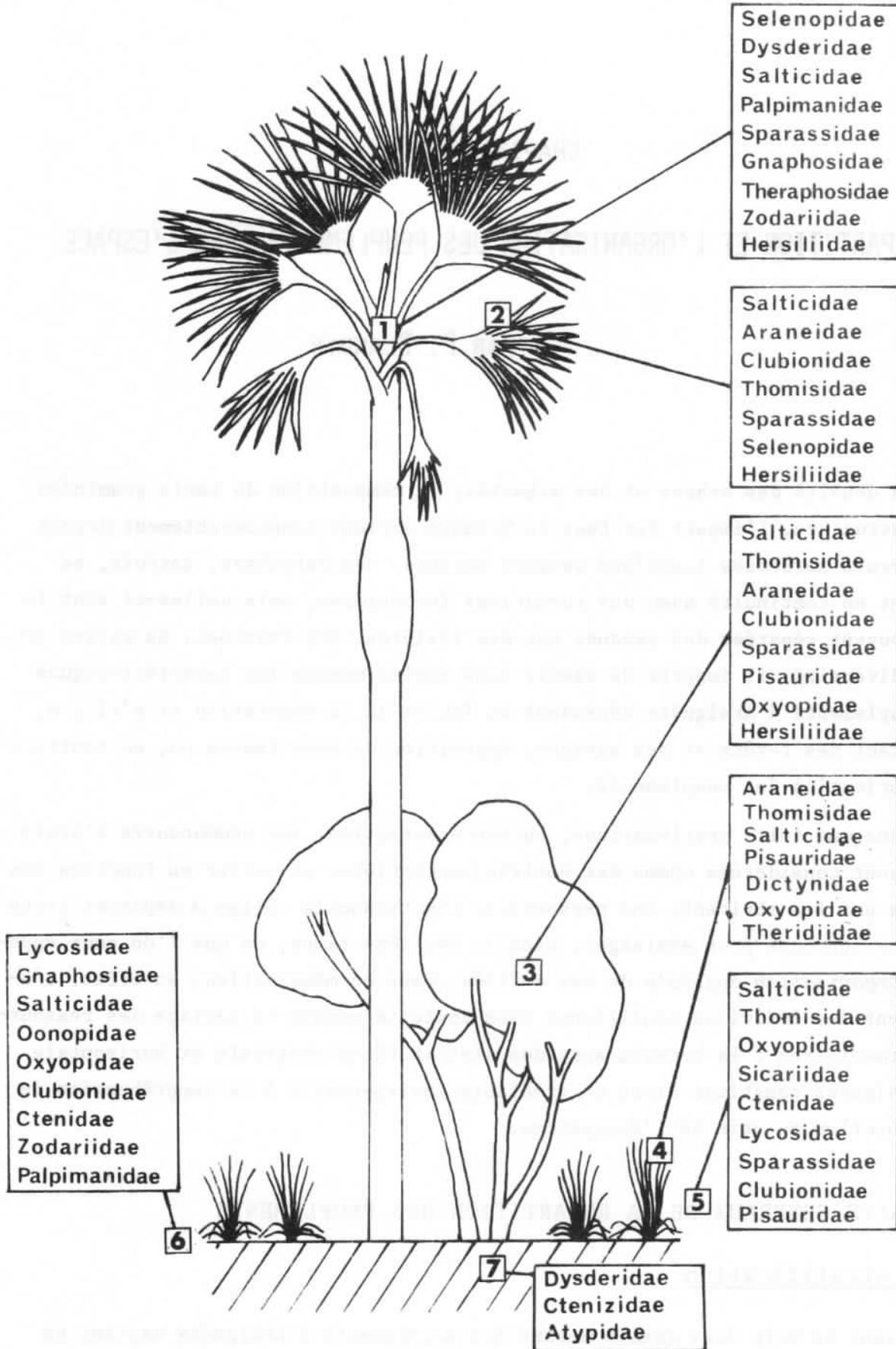


Fig. 33. Traits généraux de la répartition verticale des Araignées en savane.

1 : bourgeons de Palmier Rônier ; 2 : feuilles de Palmier ; 3 : houppiers des arbustes ; 4 : partie supérieure de la strate herbacée ; 5 : partie inférieure de la strate herbacée ; 6 : surface du sol ; 7 : sol (pour les espèces constructrices de terriers).

bitées par des communautés distinctes. Dans les savanes de Lamto, les strates arborée, arbustive et herbacée sont en effet le plus souvent bien séparées. Leur intrication n'est prononcée que dans les savanes boisées où la strate herbacée, qui atteint deux mètres, rejoint la strate arbustive que de grands individus mettent en continuité avec la strate arborée. Ailleurs, celle-ci n'est formée que des seuls Palmiers Rôniers, qui dominent de plusieurs mètres la strate arbustive (CESAR et MENAUT, 1974).

La figure 33 offre une représentation synthétique de la répartition verticale des Araignées depuis le sol jusqu'à la couronne des palmiers, en montrant quelles sont les familles dominantes ou remarquables à chaque niveau.

D'après les récoltes effectuées, après abattage, dans les palmiers, les effectifs sont peu élevés, n'atteignant sans doute que rarement la trentaine (VUATTOUX, 1968). Les espèces trouvées sur les feuilles forment un peuplement distinct de celui qui vit à l'aisselle des rachis foliaires entourant le bourgeon terminal (tabl. XV).

TABLEAU XV

Compositions moyennes des peuplements d'Araignées des bourgeons et des feuilles de Palmier Rônier (d'après des récoltes de R. VUATTOUX)

Bourgeons 219 araignées		Feuilles 514 araignées	
Familles	%	Familles	%
Selenopidae	32,9	Salticidae	40,9
Dysderidae	14,2	Araneidae	11,1
Salticidae	11,0	Clubionidae	10,3
Palpimanidae	9,1	Thomisidae	9,9
Sparassidae	6,8	Sparassidae	7,8
Gnaphosidae	5,0	Selenopidae	4,7
Ctenidae	3,2	Gnaphosidae	2,7
Thomisidae	2,7	Lycosidae	2,5
Araneidae	1,8	Ctenidae	2,1
Clubionidae	1,8	Oxyopidae	1,9
Theraphosidae	1,8	Pisauridae	1,0
Pisauridae	1,4	Theridiidae	0,8
Zodariidae	1,4	Palpimanidae	0,6
Scytodidae	1,4	Hersiliidae	0,6
Lycosidae	0,9	Dictynidae	0,2
Oxyopidae	0,9	Scytodidae	0,2
Hersiliidae	0,9	Pholcidae	0,2
Dinopidae	0,5	Uloboridae	0,2
Indéterminés	2,3	Indéterminés	2,3
Total	100 %	Total	100 %

Dans les interstices que ménagent les rachis autour du bourgeon, les Araignées les plus abondantes sont des Selenopidae qui, en savane, sont pratiquement limitées à cet habitat : avec leur corps extrêmement aplati, ces animaux y sont particulièrement bien adaptés. Des Sparassidae, aux moeurs et habitus voisins, s'y trouvent également. Les rachis délimitent des "cuvettes" remplies d'un terreau constituant un véritable sol suspendu, où vivent notamment des Oligochètes (VUATTOUX, 1968) : on y trouve des Dysderidae, des Palpimanidae et des Gnaphosidae, familles autrement représentées par des espèces vivant à la surface du sol ou même terricoles (fig. 33). C'est également le cas des Zodariidae, toutefois peu abondantes. Les Theraphosidae sont représentées par des Scodra, qui aménagent leurs loges entre les rachis ; peu nombreuses, ces Mygales sont néanmoins importantes en raison du poids qu'elles peuvent atteindre.

Le peuplement des feuilles est largement dominé par quelques espèces de la famille des Salticidae, accompagnées d'Araneidae, de Clubionidae et de Thomisidae. Les toiles des Araneidae sont généralement tendues sur la face supérieure des feuilles, dans la grande pliure médiane (VUATTOUX, 1968).

Les Hersiliidae ne se trouvent qu'en petit nombre dans les bourgeons et sur les feuilles, car il s'agit d'espèces vivant surtout à la surface des troncs.

La faune des arbustes, en particulier celle de Piliostigma thonningii, a été étudiée avec la technique de la bâche Pujol (PLANQUETTE, 1972) : les arbustes sont enfermés sous une toile soutenue par des piquets, puis un insecticide est injecté à l'intérieur, ce qui permet ensuite la récolte aisée des Arthropodes. P. Planquette a pu ainsi inventorier 18 familles d'Araignées, dont les plus importantes sont indiquées sur la figure 33, ainsi que les Hersiliidae, peu abondantes mais constantes.

Les échantillons de P. Planquette contiennent à la fois des araignées vivant dans le houppier des arbustes et celles qui peuvent se trouver dans les anfractuosités des troncs, près du sol. Dans ce dernier cas, il s'agit le plus souvent d'espèces de la strate herbacée qui y trouvent un abri. C'est ainsi que les Ctenidae Anahita aculeata, A. blandini et A. pygmaea y ont été récoltées, en petit nombre il est vrai, alors que cette famille, à Lamto, ne comprend aucune espèce arboricole. De la même façon, ces échantillons comprennent diverses Pisauridae Pisaurinae de la strate herbacée, comme Afropisaura valida, Charminus minor, Perenethis simoni ou Maypaciust kastneri. Ces espèces ne représentent toutefois que 9,5 % des Pisauridae récoltées, car d'autres, arboricoles, sont bien plus abondantes. Des Pisaurinae, comme Vuattouxia kouassikonani et quel-

ques Tetragonophthalma, ou encore Cispius maruanus, représentent à peu près 11 % des individus capturés, tandis que des Dolomedinae et des Thalassinae en représentent environ 15 % et 63 % respectivement. Ces deux sous-familles sont surtout connues par des espèces vivant à proximité des milieux aquatiques, mais, dans le cas présent, il s'agit d'espèces qui semblent inféodées aux arbustes.

Si déjà le cas des Pisauridae souligne l'originalité du peuplement de la strate arbustive, les données relatives aux Thomisidae (JEZEQUEL, 1964c, 1965b) montrent mieux encore que les peuplements des arbustes et de la strate herbacée sont fondamentalement différents (tabl. XVI). Sur 27 genres, 5 seulement sont représentés dans les deux strates, dont certains par des espèces différentes. Selon JEZEQUEL, sur 47 espèces, seules Thomisops lesserti et Diaea puncta vivent dans les deux strates.

TABLEAU XVI

Thomisidae de la strate herbacée et de l'arbuste Piliostigma thonningii (d'après JEZEQUEL, 1964c, 1965b).

Genres	Espèces de la strate herbacée	Espèces de <i>Piliostigma thonningii</i>	Genres	Espèces de la strate herbacée	Espèces de <i>Piliostigma thonningii</i>
<i>Simorcus</i>	<i>coronatus</i>		<i>Runcinia</i>	<i>aethiops</i> <i>erythrina</i> <i>sjoestedti</i>	
<i>Stiphropus</i>	<i>niger</i>	<i>melas</i>	<i>Diaea</i>	<i>puncta</i>	<i>puncta</i>
<i>Dieta</i>		<i>leruthi</i> <i>ribes</i>	<i>Oxyptila</i>	<i>caenosa</i>	
<i>Ostanes</i>		<i>pristis</i>	<i>Proxysticus</i>	<i>egenus</i>	
<i>Hewittia</i>	<i>gracilis</i>		<i>Xysticus</i>		<i>argenteus</i>
<i>Mystaria</i>		<i>rufolimbata</i>	<i>Synaema</i>		<i>vachoni</i> <i>bourgini</i> <i>viridisternis</i>
<i>Monaeses</i>	<i>pustulosus</i> <i>fasciculiger</i>		<i>Firmicus</i>	<i>haywoodae</i>	<i>bragantinus</i> <i>aurantipes</i>
<i>Thomisops</i>	<i>lesserti</i> <i>cretaceus</i>	<i>lesserti</i> <i>pupa</i>	<i>Phrynarachne</i>	<i>olivacea</i>	
<i>Pactates</i>		<i>obesus</i>	<i>Epidius</i>		<i>binotatus</i>
<i>Cynathea</i>		<i>bicolor</i>	<i>Gephyra</i>		<i>glauca</i>
<i>Platythomisus</i>		<i>insignis</i>		<i>serie-</i> <i>punctatus</i> <i>demangei</i>	
<i>Thomisus</i>		<i>albertianus</i> <i>scrupus</i>	<i>Tibellus</i>	<i>dorsilineatus</i> <i>lamottei</i> <i>pinnatus</i>	
<i>Tmarus</i>	<i>foliatus</i> <i>lapadui</i> <i>karolae</i>	<i>cancellatus</i> <i>bonneti</i> <i>planquettei</i>	<i>Thanatus</i>	<i>quadrilater-</i> <i>culatus</i>	
<i>Pherecydes</i>		<i>zebra</i>	<i>Parasmodix</i>		

La répartition des Araignées depuis la surface du sol jusqu'au sommet de l'hypergaïon sera analysée en détail plus loin, mais la figure 33 montre déjà quelles sont les familles les plus importantes aux différents niveaux. Il s'agit évidemment d'indications sommaires, déduites de la comparaison des échantillons obtenus par fauchage, piégeage et récolte manuelle sur quadrats, mais qui font ressortir les répartitions verticales différentes de certaines familles.

Malgré leur caractère superficiel, les observations qui précèdent suffisent à montrer que les peuplements des strates arborée, arbustive et herbacée constituent des ensembles largement autonomes : en fait, il ne semble pas qu'il y ait d'espèce vivante indifféremment dans les trois strates, si ce n'est la Thomise Diaea puncta (JEZEQUEL, 1964c ; VUATTOUX, 1968). Néanmoins, une certaine intrication entre peuplements existe lorsque les strates sont localement en continuité.

D'après les données de VUATTOUX (1968) et de PLANQUETTE (1972), on peut estimer qu'il y a en moyenne environ 20 araignées par Rônier et 100 par arbuste. Dans les savanes boisées où l'on observe près de 900 arbres et arbustes par hectare, dont une vingtaine de palmiers dans la strate arborée, celle-ci et la strate arbustive contiendraient donc de l'ordre de 90 000 à 100 000 araignées par hectare, en moyenne. Cette densité est assez importante, mais elle ne concerne que des zones très limitées du territoire de Lamto, qui comprend surtout des savanes ouvertes. En savane arbustive claire, par exemple, la strate arborée est exclusivement formée de Rôniers, au nombre de 12 environ par hectare, et la strate arbustive comprend 150 pieds sur cette surface (CESAR et MENAUT, 1974). Il y aurait donc, par hectare, de l'ordre de 240 araignées dans la strate arborée et de 15 000 dans la strate arbustive. Dans la strate herbacée, en revanche, il existe en moyenne au moins 200 000 araignées par hectare, soit plus de 90 % de l'ensemble : ceci justifie le fait que nous nous intéressions essentiellement, par la suite, au peuplement de la strate herbacée.

2. Variations des peuplements en fonction des faciès

En vue de comparer les peuplements de diverses savanes, des relevés de 100 m² ont été exécutés sous la direction de C. LECORDIER, en 1969, entre la mi-mai et le début de juillet. Un certain nombre de ces savanes qui, à des degrés divers, avaient subi les feux au cours du mois de janvier, peuvent être ordonnées en un transect schématisé (fig. 34).

Le tableau XVII présente les effectifs des principales familles d'Araignées récoltés dans ces relevés. Ceux-ci ayant été faits sur des surfaces de 100 m², leur précision est médiocre, les petits individus étant mal échantillonnés lorsque les prélèvements sont effectués sur de telles superficies : les valeurs indiquées dans le tableau XVII peuvent être comparées d'un relevé à l'autre, mais ne correspondent pas à des densités réelles.

TABLEAU XVII

Effectifs des araignées récoltées par relevés de 100 m² dans différents faciès de végétation, en saison des pluies (récoltes de C. LECORDIER, 1969).

Familles	R606	R607	R604	R596	R597	R598	R602	R601	R600	R599
Barychelidae	19	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Lycosidae	58	91	111	66	62	90	60	57	69	38
Salticidae	47	56	46	39	31	17	27	39	35	60
Thomisidae	33	124	54	55	40	12	7	20	36	41
Gnaphosidae	4	11	3	1	4	8	6	16	6	4
Oxyopidae	37	12	33	4	0	3	1	9	4	3
Pisauridae	23	5	16	28	5	20	13	22	5	3
Ctenidae	158	18	124	5	8	6	24	16	51	77
Clubionidae	19	11	23	10	25	8	6	9	8	23
Dysderidae	3	2	2	1	18	2	3	1	43	60
Araneidae	12	6	2	0	4	3	0	4	1	4
Theridiidae	1	3	7	0	0	0	0	0	3	3
Palpimanidae	19	10	6	2	8	5	3	2	15	24
Sparassidae	7	19	11	17	24	4	10	3	9	46
Scytodidae	1	2	0	5	1	2	0	0	1	8
Zodariidae	11	12	21	5	2	1	2	10	20	19
Autres familles	11	3	1	1	5	1	0	0	1	0
Totaux	463	386	460	240	237	171	162	208	308	413

Les zones prospectées sont très diverses : l'importance de la strate arbustive, la structure de la strate herbacée et l'impact des feux de brousse varient de l'une à l'autre dans des conditions d'interdépendance plus ou moins prononcée. La nécessité d'avoir ces faits présents à l'esprit pour interpréter la composition spécifique des prélèvements a été bien dégagée par LECORDIER (1975) qui a comparé deux à deux les échantillons de Carabiques à l'aide du coefficient de corrélation de point de Spearman. Les valeurs obtenues sont autant d'indications sur les affinités entre prélèvements, ce qu'illustre la figure 35, construite à partir des résultats de Lecordier. Il est intéressant de voir dans quelle mesure ceux-ci sont corroborés par les faits relatifs aux Araignées.

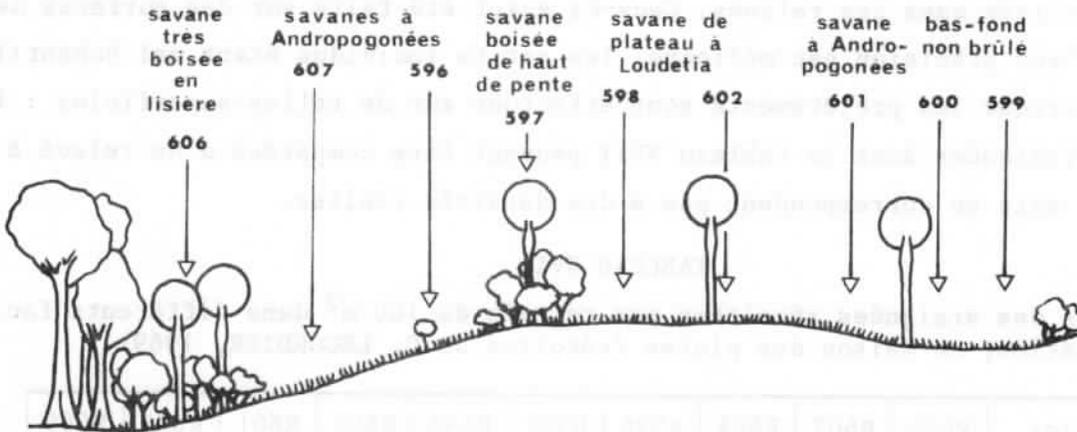


Fig. 34. Répartition des relevés comparatifs de C. LECORDIER selon un transect schématique (relevés de 100 m² effectués en 1969 pendant la grande saison des pluies).

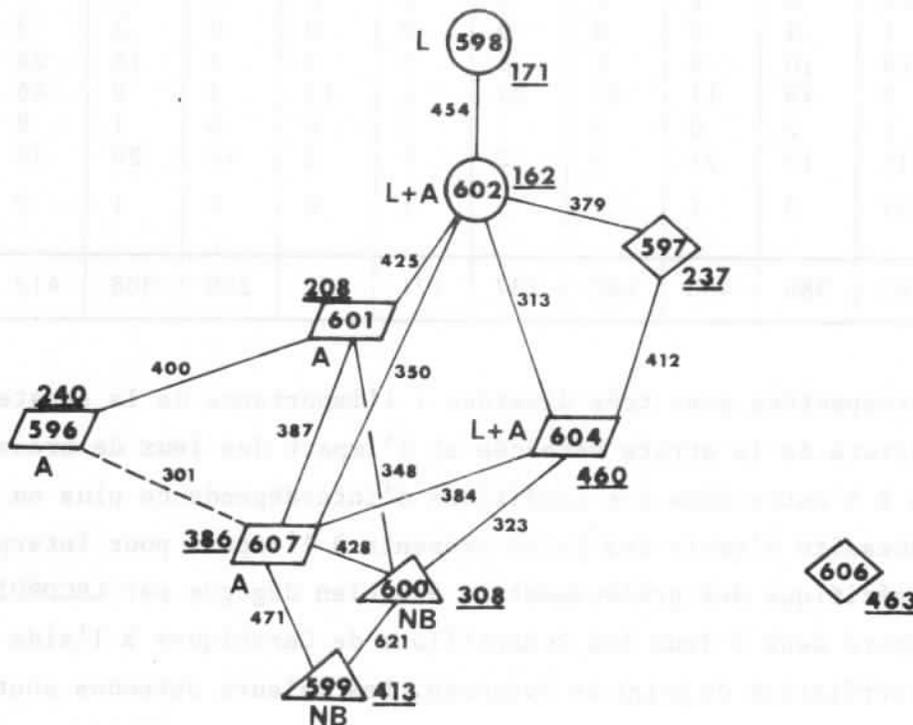


Fig. 35. Représentation schématique des affinités entre les relevés de C. LECORDIER d'après la comparaison des échantillons de Carabiques par le coefficient de corrélation de points (LECORDIER, 1975). Les nombres en petits caractères représentent les valeurs du coefficient (multipliées par 1 000) pour chaque couple de relevés (seuil de signification du coefficient pour une probabilité de 0,999 : 0,307). Les effectifs d'Araignées récoltées dans chaque relevé sont indiqués en gros caractères soulignés.
L : *Loudetia simplex* ; A : Andropogonées ; NB : zone non brûlée.

L'étude des Carabiques révèle une étroite affinité entre les deux prélèvements effectués dans un bas-fond de plateau non brûlé (R599 et R600). Lecordier estime que les conditions microclimatiques liées à l'accumulation de litière non brûlée sont favorables à de nombreuses espèces hygrophiles et sciaphiles. Il en est de même pour les Araignées : plusieurs familles sont plus abondamment représentées dans ces deux relevés que dans ceux qui ont été faits en savane brûlée, à proximité (R601) ou en plateau à Loudetia (R598 et R602). C'est le cas, à des degrés divers, des Salticidae, Thomisidae, Ctenidae, Clubionidae, Dysderidae, Theridiidae, Palpimanidae, Sparassidae, Scytodidae et Zodariidae.

Quelques relevés effectués en savane brûlée montrent une certaine affinité avec les relevés 599 et 600. Pour les relevés 601 et 604, ce fait est dû probablement à la proximité de zones non brûlées, le premier ayant été fait à 50 m environ du bas-fond non brûlé, le second au voisinage immédiat d'une zone non brûlée depuis deux ans. En ce qui concerne les Araignées, le relevé 601 est cependant plus proche des relevés 598 et 602, bien que les Zodariidae y soit plus nombreuses. Dans le cas du relevé 604, la communauté d'Araignées y présente plusieurs traits caractéristiques des peuplements de zone non brûlée, notamment l'abondance des Ctenidae, Clubionidae, Theridiidae et Zodariidae. Certaines espèces doivent donc recoloniser les zones brûlées à partir d'endroits restés à l'abri des flammes. Ce phénomène se produit sans aucun doute de façon irrégulière, en fonction des espèces qui se sont maintenues dans les zones refuges, et son importance dépend de la plus ou moins grande proximité de celles-ci : les nettes différences entre les relevés 601 et 600, distants de 50 m seulement, suggèrent que ces mouvements de recolonisation doivent être assez limités.

D'après l'étude des Carabiques, la savane boisée de lisière (R606) constitue le biotope le plus original, sans affinité aucune avec les autres milieux étudiés. Bien que cette savane ait été parcourue par les feux, il y règne des conditions voisines de celles de la galerie forestière qu'elle prolonge : on y trouve de fait des espèces forestières, comme la Mygale terricole Cyphonisia obesa (Barychelidae), abondante dans le relevé 606. Cette espèce est d'ailleurs capable de s'installer rapidement en savane même peu boisée lorsqu'en l'absence des feux la litière maintient au-dessus du sol une ombre et une humidité suffisantes (BLANDIN et CELERIER, 1977). Cette savane boisée se révèle également favorable, comme une zone non brûlée, à diverses espèces savanicoles, comme par exemple les Ctenidae Anahita blandini et Anahita pygmaea, l'une et l'autre également nombreuses dans le relevé 604.

Le relevé 607, effectué en savane très peu arbustive à 50 m du relevé 606 n'a pas d'affinité avec celui-ci, alors qu'il en montre avec plusieurs autres, réalisés aussi bien en zone brûlée que non brûlée (fig. 35). Ces résultats tirés de l'étude des Carabiques, sont corroborés par ceux qui concernent les Araignées déjà à l'échelle des familles : la faible importance des Ctenidae ou, au contraire, la relative abondance des Gnaphosidae rapprochent ce relevé des prélèvements de savane brûlée, tandis que les effectifs des Palpimanidae, des Sparassidae et des Zodariidae suggèrent un rapprochement avec les relevés de zone non brûlée. Par ailleurs, l'abondance inhabituelle des Thomisidae confère une nette originalité à ce relevé, encore qu'elle soit due surtout à Simorcus coronatus, espèce également bien représentée dans les relevés 604 et 596, effectués comme R607 dans des savanes à Andropogonées.

Le peuplement de la savane arbustive dense de haut de pente (R597) est assez difficile à interpréter. De tous les relevés faits en savane brûlée, c'est le relevé 597 qui contient le plus de Carabiques, tant en nombre d'espèces qu'en nombre d'individus (LECORDIER, 1975). En revanche, les Araignées y ont une abondance du même ordre que dans les relevés faits en savane brûlée à strate arbustive réduite ou nulle. La faible densité des Ctenidae et des Zodariidae, notamment, rapproche également ce peuplement de ceux des zones ouvertes voisines, mais il en diffère par l'abondance des Clubionidae et des Sparassidae.

Dans les quatre relevés 596, 601, 602 et 598 réalisés dans des savanes brûlées peu ou pas arbustives, à Andropogonées ou à Loudetia, les densités des Araignées sont du même ordre de grandeur (fig. 35). Cependant, d'après les résultats relatifs aux Carabiques, les savanes de plateau à Loudetia simplex s'individualisent nettement des savanes à Andropogonées : le relevé 598 n'a d'affinité qu'avec le relevé 602 ; celui-ci, effectué dans une zone de transition présente en revanche des affinités en particulier avec le relevé 601, fait dans une savane à Andropogonées. Les savanes de plateau à Loudetia simplex et les savanes à Andropogonées à faciès ouvert couvrant la plus grande partie du territoire de Lamto, il importe de voir dans quelle mesure leurs peuplements d'Araignées diffèrent par leurs compositions, sinon par leurs densités.

Les savanes à Andropogonées à faciès arbustif ouvert ont été étudiées en 1962 à l'aide de relevés de 100 m² moins précis que les relevés de 10 et 25 m² utilisés en 1965 pour la prospection des savanes de plateau à Loudetia simplex : dans les savanes brûlées, la densité mensuelle moyenne mesurée en 1962 est d'environ 430 ind./100 m², tandis qu'en 1965, les meilleures estimations condui-

sent à une densité mensuelle moyenne de l'ordre de 2 000 ind./100 m². Ces différences de précision rendent les comparaisons difficiles, aussi a-t-il paru nécessaire de considérer les résultats fournis par les prélèvements de 1965 les moins précis. Il s'agit des relevés de 25 m² effectués en dernier lors des séries journalières de 6 relevés (cf. chap. II) ; ils conduisent à une estimation de la densité mensuelle moyenne de l'ordre de 680 ind./100 m², ce qui permet de penser que leur précision n'est pas trop différente de celle des relevés de 100 m². Le tableau XVIII permet de comparer la composition moyenne du peuplement d'Araignées observée en savane à Andropogonées (colonne A) à celles du peuplement de savane de plateau déduites d'une part des moins bonnes (colonne B), d'autre part des meilleures estimations de densité (colonne C).

TABLEAU XVIII

Comparaison des fréquences mensuelles moyennes et des rangs des principales familles d'Araignées en savane à Andropogonées (faciès arbustif ouvert) et en savane de plateau à Loudetia simplex brûlées en saison sèche.

Familles	A %	B %	C %	A rang	B rang	C rang
Lycosidae	33,8	24,7	20,5	1	1	1
Salticidae	11,0	19,9	17,4	2	2	2
Thomisidae	9,3	11,3	14,5	3	3	3
Gnaphosidae	9,1	7,9	8,0	4	5	4
Ctenidae	6,9	6,0	4,6	5	6	7
Pisauridae	5,3	5,1	6,4	6	7	6
Oxyopidae	4,4	8,0	7,0	7	4	5
Clubionidae	3,8	3,1	4,5	8	9	8
Zodariidae	3,3	2,0	1,6	9	11 ex aeq.	15
Palpimanidae	3,0	1,8	2,1	10	13	12
Sparassidae	2,5	2,7	1,9	11	10	13
Dysderidae	2,5	3,7	3,2	12	8	9
Scytodidae	2,3	1,4	1,7	13	14	14
Araneidae	1,9	2,0	3,1	14	11 ex aeq.	10
Theridiidae	0,2	0,3	2,2	15	15	11

La comparaison des colonnes B et C montre que les mêmes familles, comprenant en moyenne 86 % des individus récoltés, occupent les 9 premiers rangs, avec des changements qui n'excèdent pas un rang en plus ou en moins. Ces variations sont faibles, compte tenu du fait que les différences de précision dans les techniques de récolte peuvent entraîner des changements relatifs de rang lorsque certaines familles comprennent, en proportion, plus de petits individus que d'autres. Les 9 premières familles paraissant, quant à leurs rangs, peu sensibles à ces phénomènes, ce sont elles qui fournissent les bases de comparaison

les plus solides. On constate ainsi un certain nombre de différences entre savane de plateau à Loudetia simplex et savane à Andropogonées : les Oxyopidae et les Dysderidae sont relativement moins abondantes dans cette dernière, passant respectivement du 4e au 7e rang et du 8e au 12e, tandis qu'au contraire les Zodariidae y ont un rang plus élevé. Parmi les familles de moindre importance, les différences les plus nettes concernent les Palpimanidae et les Araneidae ; comme les Zodariidae, les Palpimanidae ont un rang plus élevé en savane à Andropogonées, tandis que les Araneidae y sont proportionnellement moins nombreuses.

Ces faits appellent quelques commentaires permettant d'en mieux saisir la signification. Il faut tout d'abord souligner que les familles de rang supérieur à 9 ne représentent guère que 15 % des individus récoltés ; en raison de leurs faibles abondances, il est possible que les différences de précision entre relevés aient pour conséquences d'importantes variations de leurs rangs : c'est en tout cas ce que suggère la comparaison des colonnes B et C. Au regard des structures générales des peuplements étudiés, les différences de rang, dans la mesure où elles sont véritablement significatives, restent de toute façon relativement secondaires.

Les Dysderidae posent un problème particulier : terricoles, ces Araignées ne sont collectées correctement que si les premiers centimètres du sol sont convenablement fouillés, ce qui a été mieux fait en 1965 qu'en 1962 : leur abondance en savane à Andropogonées est très probablement sous-estimée, ce qui explique au moins partiellement la différence de rang observée.

En revanche, les Oxyopidae, qui vivent dans la couche herbacée, sont de capture facile et leur fréquence mensuelle moyenne plus élevée en savane à Loudetia qu'en savane à Andropogonées constitue sans doute, à l'échelle des familles, la différence la plus importante entre les deux peuplements considérés. Autrement, à cette échelle, les similitudes sont grandes : dans les deux cas, Lycosidae, Salticidae et Thomisidae dominent dans cet ordre, les Gnaphosidae y occupent le 4e ou le 5e rang, suivies dans l'ordre par les Ctenidae et les Pisauridae.

La composition moyenne en familles rend compte de la structure globale des peuplements. Ce qui précède montre que les peuplements de savane à Andropogonées et de savane à Loudetia sont assez voisins de ce point de vue, ce qui ne signifie pas qu'il en soit de même à l'échelle des espèces.

Parmi les familles les plus importantes, seule celle des Thomisidae com-

prend de nombreuses espèces pratiquement toutes déterminables et permet donc des comparaisons fines. Pour chaque milieu, les espèces de la strate herbacée ont été caractérisées par leur rang dans un classement par densités mensuelles moyennes des adultes décroissantes. Le tableau XIX met en évidence de profondes différences entre les deux peuplements.

TABLEAU XIX

Comparaison des peuplements de Thomisidae d'une savane à Andropogonées (faciès arbustif ouvert) et d'une savane de plateau à Loudetia simplex, brûlées en saison sèche.

Espèces	Rang en savane à Andropogonées	Rang en savane à <i>Loudetia</i>
<i>Diaea puncta</i>	2	1
<i>Tmarus foliatus</i>	4	2
<i>Runcinia aethiops</i>	8	3
<i>Firmicus haywoodae</i>	5	4 ex aequo
<i>Thanatus pinnatus</i>	1	4 ex aequo
<i>Hewittia gracilis</i>	16	6
<i>Thanatus lamottei</i>	10	7
<i>Parasmodix quadrituberculatus</i>	-	8
<i>Tmarus karolae</i>	7	9
<i>Simorcus coronatus</i>	3	10
<i>Thomisops cretaceus</i>	20 ex aequo	11
<i>Tmarus lapadui</i>	9	12
<i>Monaeses spp.</i>	11	13
<i>Tibellus seriepunctatus</i>	13	14
<i>Stiphropus niger</i>	15	15
<i>Oxyptila caenosa</i>	6	16
<i>Runcinia erythrina</i>	-	17
<i>Proxysticus egenus</i>	18	18
<i>Thanatus dorsilineatus</i>	14	19
<i>Runcinia sp.</i>	-	20
<i>Thomisops lesserti</i>	12	+
<i>Tibellus demangei</i>	17	+
<i>Runcinia sjoestedti</i>	19	+
<i>Phrynarachne olivacea</i>	20 ex aequo	+

Les signes + indiquent les espèces uniquement représentées par des juvéniles, les signes - les espèces absentes dans l'un des milieux.

Trois espèces récoltées en savane à Loudetia ne l'ont pas été en savane à Andropogonées : Parasmodix quadrituberculatus, Runcinia erythrina et Runcinia sp. En revanche quatre espèces ne sont représentées dans les échantillons de savane à Loudetia que par quelques immatures, alors que des adultes ont été trouvés en savane à Andropogonées : Thomisops lesserti, Tibellus demangei, Runcinia sjoestedti et Phrynarachne olivacea.

Dans la majorité des cas, les espèces les plus abondantes occupent des rangs parfois très différents d'une savane à l'autre, comme Runcinia aethiops, Hewittia gracilis, Simorcus coronatus ou encore Oxyptila caenosa. Les différences de rang sont parfois si considérables qu'il n'est pas possible de désigner un "groupe de tête" qui comprendrait dans les deux peuplements les mêmes espèces dominantes.

Ces résultats confirment le caractère original de la composition des peuplements de savane de plateau à Loudetia simplex décelé à propos des Carabiques par LECORDIER (1975). Cette originalité, toutefois, est bien plus prononcée à l'échelle des espèces qu'à celle des familles. Les communautés d'Araignées vivant dans les savanes ouvertes ou à couvert arbustif nul apparaissent ainsi comme des assemblages pouvant associer des espèces différentes ou les mêmes espèces dans des ordres différents, mais ayant une structure d'ensemble qui varie peu, en ce sens que la composition en familles est assez stable.

3. Les peuplements au contact de la savane et de la forêt : intrication ou apposition ?

Sur le territoire de Lamto, il existe quelques savanes à couvert arbustif dense qui prolongent directement des formations forestières : les peuplements de forêt et de savane, nous l'avons vu, s'y mélangent partiellement. Dans la plupart des cas, cependant, ce sont des savanes herbeuses qui viennent au contact des forêts-galeries, les lisières étant de la sorte très tranchées. Ces lisières séparent-elles également des peuplements d'Araignées différents entre lesquels n'aurait lieu aucun échange ?

Grâce à des prélèvements sous biocénomètre de 1 m² effectués de part et d'autre de telles lisières, POLLET (1972) a déjà montré qu'en forêt les Araignées sont en moyenne plus grosses et moins nombreuses qu'en savane.

Le tableau XX et la figure 36 permettent de comparer la composition moyenne du peuplement de la partie superficielle du sol et de la végétation basse de forêt à celle d'un peuplement de pleine savane (savane de plateau à Loudetia)*. Dans le peuplement forestier domine largement une espèce de la famille des Pholcidae, dont les toiles en cloche évasée abondent à quelques dizaines de centimètres au-dessus du sol. Les Zodariidae sont proportionnellement beaucoup

*Le peuplement forestier a été étudié à partir de 89 relevés de 1 m² effectués de novembre 1972 à octobre 1973.

plus abondantes en forêt qu'en savane. En revanche, les Lycosidae, les Salticidae, les Thomisidae, les Oxyopidae et les Pisauridae, familles importantes en savane, ont des fréquences mensuelles moyennes bien moins élevées en forêt, tandis que les Gnaphosidae y manquent totalement.

TABLEAU XX

Comparaison des fréquences mensuelles moyennes des familles d'Araignées en forêt-galerie et en savane herbeuse (peuplements de l'hypergaïon, de l'épigaïon et de la couche superficielle du sol).

Familles	Fréquences mensuelles moyennes en %		Familles	Fréquences mensuelles moyennes en %	
	forêt-galerie	savane herbeuse		forêt-galerie	savane herbeuse
Pholcidae	36,2	< 1	Sparassidae	1,5	1,9
Zodariidae	17,7	1,6	Barychelidae	1,4	< 1
Lycosidae	10,7	20,5	Theraphosidae	1,1	< 1
Ctenidae	5,5	4,6	Pisauridae	1,1	6,4
Clubionidae	4,7	4,5	Theridiidae	1,0	2,2
Salticidae	3,8	17,4	Dinopidae	1,0	< 1
Araneidae	3,5	3,1	Hersiliidae	< 1	< 1
Dysderidae	2,6	3,2	Scytodidae	< 1	1,7
Oxyopidae	2,5	7,0	Mimetidae	< 1	< 1
Palpimanidae	2,5	2,1	Uloboridae	< 1	< 1
Thomisidae	2,2	14,5	Gnaphosidae	0	8,0

Ainsi, les peuplements forestiers et savaniques diffèrent considérablement. Des échanges entre les deux communautés pourraient néanmoins avoir lieu lors de déplacements individuels de part et d'autre des lisières. Afin d'en apprécier l'importance, des pièges d'interception ont été disposés par cinq, en lignes parallèles : en forêt à 8 m en retrait d'une lisière, à la lisière même et à 5 et 10 m en savane. Ces pièges, relevés régulièrement, ont fonctionné pendant 66 jours en saison des pluies (mai à juillet 1973). La figure 36 illustre les résultats obtenus.

Les Lycosidae sont bien plus fréquemment capturées en savane qu'en forêt, au contraire d'autres familles, comme les Salticidae, les Zodariidae et les Oonopidae. Les quelques Oxyopidae capturées l'ont été uniquement en savane et sur 8 Thomisidae prises, une seule l'a été en forêt.

Bien qu'au total les individus récoltés aient été peu nombreux, cette simple analyse à l'échelle des familles révèle des différences dans les captu-

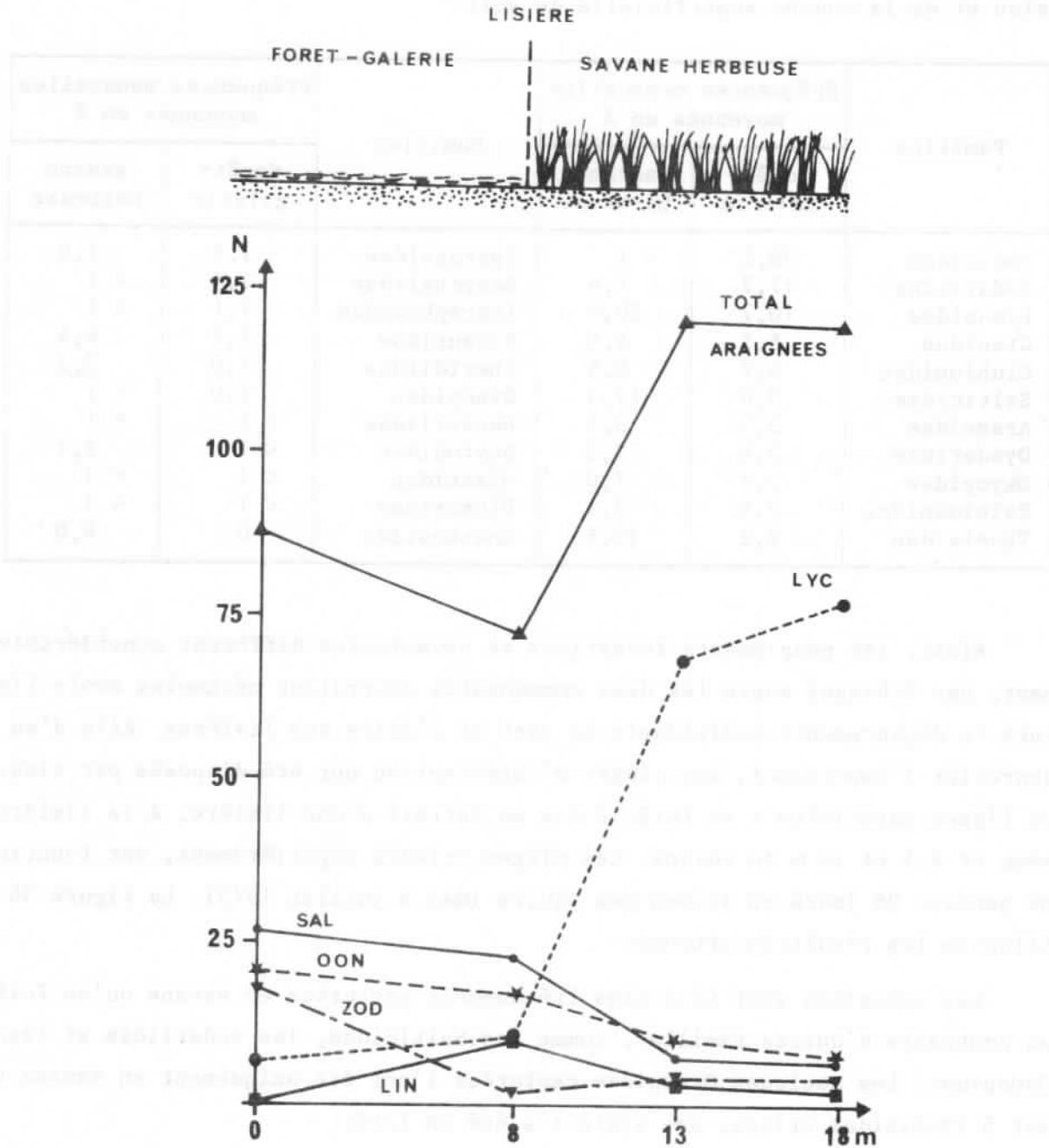
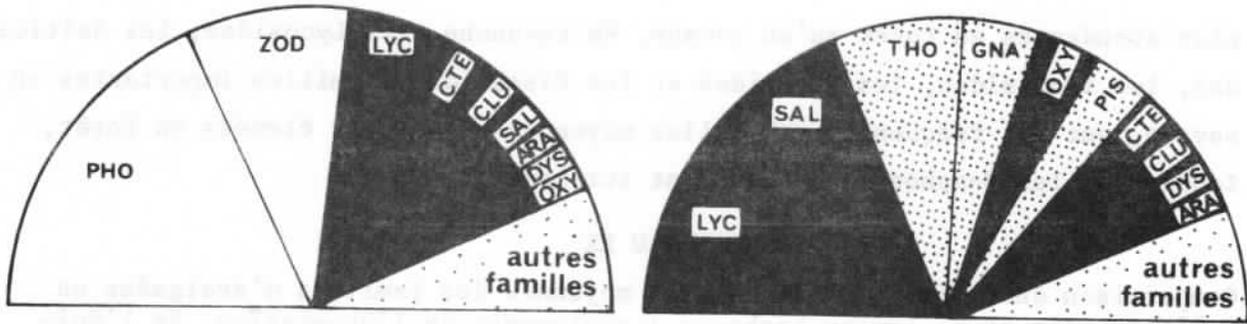


Fig. 36. Le contact des peuplements d'Araignées de forêt-galerie et de savane. En haut : proportions des principales familles dans les deux peuplements. En bas : effectifs N d'Araignées capturées par pièges d'interception en forêt-galerie, en lisière et en savane. LYC : Lycosidae ; SAL : Salticidae ; OON : Oonopidae ; ZOD : Zodariidae ; LIN : Linyphiidae.

res qui ne sont guère compatibles avec l'hypothèse de l'existence d'échanges réguliers entre les deux peuplements. Quelques observations à l'échelon spécifique renforcent cette impression. Ainsi, les 4 Ctenidae capturées en forêt, à l'intérieur comme en lisière, sont des Africactenus, tandis que les 6 individus pris en savane appartiennent tous au genre Anahita. Ceci confirme de façon très concrète ce que l'on sait des aires de distribution de ces genres, le premier étant forestier et le second périforestier (cf. chap. III). Par ailleurs, les Salticidae capturées en forêt appartiennent à une seule espèce, inféodée à la surface du sol et purement forestière. De même les Lycosidae capturées de part et d'autre de la lisière appartiennent à des espèces différentes.

Forêt et savane sont donc habitées par des communautés d'Araignées différentes qui vivent au contact l'une de l'autre sans interpénétration notable là où les lisières sont tranchées. Certes, la capture en savane d'un mâle de la Mygale Cyphonisia obesa montre que certains individus peuvent s'écarter de leur biotope normal, mais cela reste un phénomène occasionnel probablement sans conséquence. Il ne peut y avoir une certaine interpénétration des peuplements que dans les zones où des arbustes de savane forment un couvert dense dans le prolongement direct d'un biotope forestier. Encore faut-il souligner que si les conditions régnant sous de tels couverts arbustifs sont favorables à l'extension de certaines espèces forestières au-delà de leur milieu habituel, elle ne permettent pas, en revanche, la pénétration en forêt d'espèces savanicoles.

B. DISTRIBUTION VERTICALE DANS LA STRATE HERBACÉE

1. Toiles de capture et discontinuités de la végétation

De nombreuses espèces d'Araignées construisent des toiles de capture dans la strate herbacée. Il s'agit principalement de Dictynidae, Theridiidae, Araneidae, Pisauridae et Lycosidae.

Les toiles des Dictynidae et des Theridiidae sont irrégulières, faites de fils entrecroisés entourant par exemple l'extrémité de hampes florales de graminées : on trouve ainsi des Dictynidae à plus de 1 m au-dessus du sol.

Les Araneidae sont représentées par plusieurs espèces, parmi lesquelles Paraneus cyrtoscapus, Argiope trifasciata et la Gastéracanthe Isoxya cicatricosa. Les toiles régulières les plus grandes, d'un diamètre moyen pouvant at-

teindre 50 cm, sont placées au-dessus de la partie dense de la couche herbacée ; elles sont fixées par exemple à de hautes tiges de graminées. Il s'agit de toiles dont le plan est à peu près vertical ou légèrement oblique. Des toiles de taille moindre, également subverticales, sont installées plus bas, au niveau où les herbes, tout en étant peu serrées, fournissent des points de fixation suffisamment rapprochés ; en savane herbeuse, ce niveau se situe à peu près entre 25 et 50 cm (cf. fig. 11, p. 21).

Les jeunes de Paraneus cyrtoscapus, jusqu'au stade subadulte, construisent des toiles assez particulières, déjà signalées au Ghana par J. EDMUNDS (1978). En forme de cône plus ou moins surbaissé, ces toiles sont le plus souvent placées au-dessus des vides que laissent parfois entre elles les touffes de graminées. Le sommet de ces toiles est relié par quelques fils à des herbes proches et peut se trouver à plus de 30 cm au-dessus du sol. Les individus, jeunes et adultes, se tiennent dans la partie la plus épaisse de la végétation, en moyenne vers 11 cm (33 mesures effectuées) ; ils sont reliés à leurs toiles par un "fil avertisseur".

La toile de la grande Pisauridae Euprosthénops proximus maximus se modifie également au cours du développement, mais de façon continue. Dans le cas des individus proches de l'état adulte ou l'ayant atteint, cette toile se repère de loin : accrochée aux plus hautes herbes, au-dessus de la masse de la végétation, elle forme une nappe oblique qui peut mesurer près d'un mètre de long. Un tube de soie traverse la végétation et rejoint une cavité du sol servant d'abri, par exemple un trou creusé par un petit mammifère. Les toiles des individus plus jeunes sont placées plus bas : leur sommet se situe entre 25 et 50 cm au-dessus du sol, la moyenne étant voisine de 35 cm (d'après 11 mesures). La nappe oblique est proportionnellement plus courte et il existe en dessous une petite nappe subhorizontale qu'on ne retrouve pas dans les toiles des grands individus. Chez les plus jeunes, la partie supérieure de la toile forme simplement une sorte de dôme d'une dizaine de centimètres de diamètre ; cette petite toile est placée dans un "creux" de la végétation, entre des touffes peu ou pas imbriquées.

La Lycose Hippasa lamtoensis construit une nappe horizontale, placée en moyenne à environ 30 cm au-dessus du sol (d'après 57 mesures effectuées en savane de plateau à Loudetia et en savane non brûlée) : elle se trouve donc au-dessus de la partie la plus dense de la végétation. En savane non brûlée, les feuilles mortes, couchées, forment un tapis sur lequel la nappe de H. lamtoensis est parfois di-

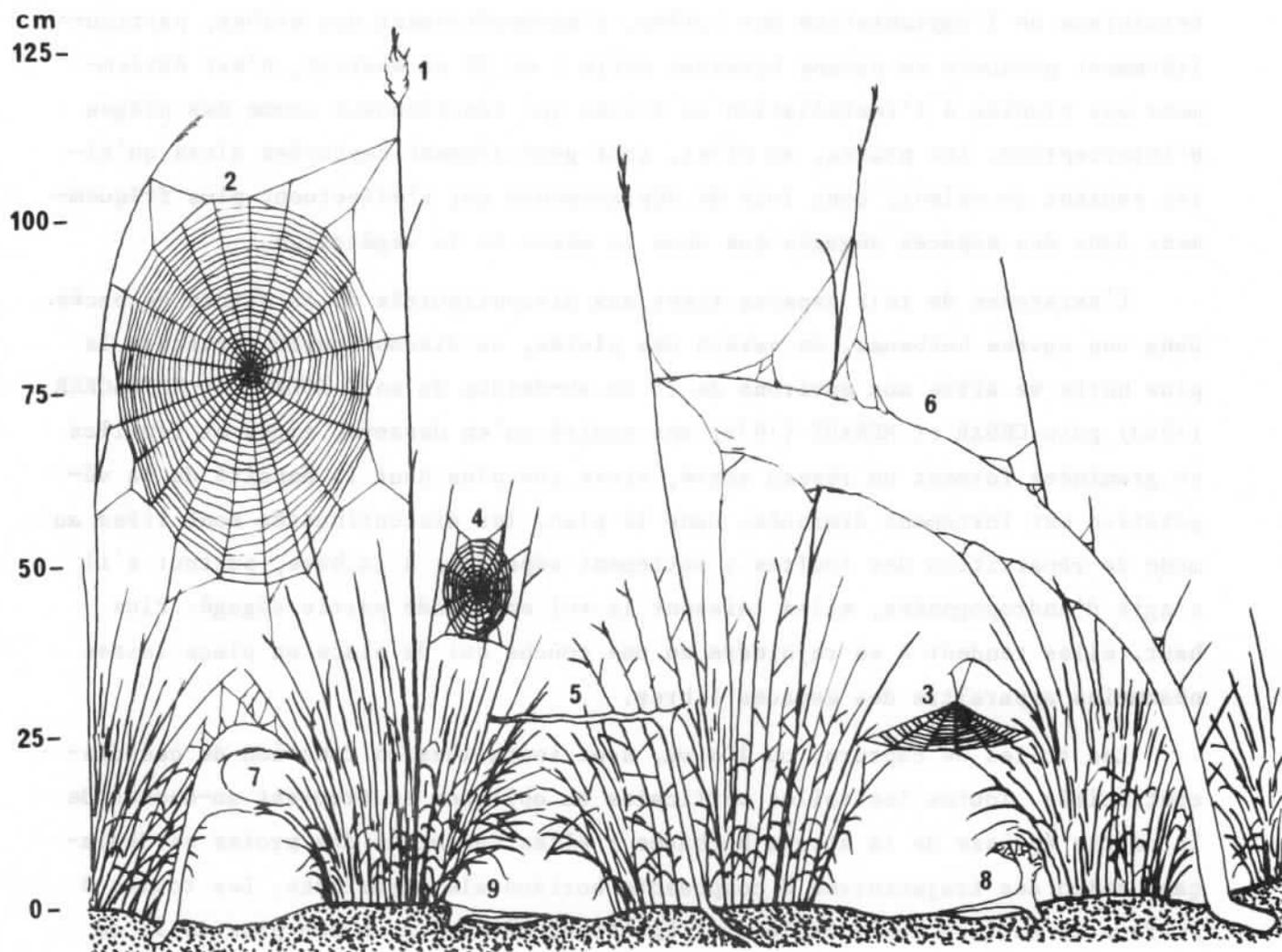


Fig. 37. Répartition des toiles de capture dans la strate herbacée. 1 : Dictynidae (diverses espèces) ; 2 et 3 : *Paraneus cyrtoscapus*, femelles adultes et juvéniles ; 4 : Araneidae (diverses espèces) ; 5 : *Hippasa lamtoensis* ; 6 et 7 : *Euprosthops proximus*, femelles adultes et juvéniles ; 8 : *Euprosthops vuattouxi*, juvéniles ; 9 : Hippasinae (deux espèces indéterminées).

rectement posée. Un tube de fuite s'enfonce dans la végétation, conduisant souvent à un trou du sol, par exemple l'orifice d'une galerie de Fourmi-Cadavre (*Palathyreus tarsatus*).

Au sol, l'emprise des touffes de graminées est faible : elles laissent d'importantes surfaces libres au-dessus desquelles certaines espèces installent des toiles à nappe horizontale. C'est le cas des jeunes *Euprosthops vuattouxi* (Pisauridae) et celui de petites Lycoses de la sous-famille des Hippasinae qui tendent parfois leurs toiles à même le sol.

La figure 37 présente, de façon schématique, la structure et l'emplacement de quelques unes des toiles qui viennent d'être évoquées. Elle fait en même temps ressortir l'importance que doit avoir l'architecture de la végétation dans le dé-

terminisme de l'implantation des toiles. L'enchevêtrement des herbes, particulièrement prononcé en savane herbeuse entre 5 et 25 cm environ, n'est évidemment pas propice à l'installation de toiles qui fonctionnent comme des pièges d'interception. Les proies, en effet, sont généralement capturées alors qu'elles sautent ou volent, donc lors de déplacements qui s'effectuent plus fréquemment dans des espaces dégagés que dans la masse de la végétation.

L'existence de tels espaces tient aux discontinuités de la strate herbacée. Dans une savane herbeuse, en saison des pluies, la discontinuité verticale la plus nette se situe aux environs de 25 cm au-dessus du sol. ROLAND et HEYDACKER (1963) puis CESAR et MENAUT (1974) ont montré qu'en dessous, tiges et feuilles de graminées forment un réseau serré, alors que plus haut la densité de la végétation est fortement diminuée. Dans le plan, les discontinuités sont liées au mode de répartition des touffes : nettement séparées, à la base, surtout s'il s'agit d'Andropogonées, elles laissent le sol en grande partie dégagé. Plus haut, elles tendent à se rejoindre en une couche qui de place en place laisse néanmoins apparaître des espaces libres.

Les toiles de capture, on l'a vu, sont installées en fonction de ces discontinuités. Toutes les toiles verticales ou obliques se trouvent au-dessus de la partie épaisse de la strate herbacée ; elles capturent des proies se déplaçant selon des trajectoires à composante horizontale importante. Les toiles à surface de capture horizontale sont également situées à un peu plus de 25 cm de hauteur, souvent au niveau des espaces laissés libres par la couche herbacée ; au contraire des toiles précédentes, elles capturent des proies se déplaçant plutôt verticalement. Au sol enfin, ou juste au-dessus, les nappes horizontales construites par quelques espèces capturent des proies circulant entre les touffes d'herbes.

Ainsi ces divers types de toiles apparaissent comme autant d'adaptations à la structure spatiale de la végétation, assurant des exploitations différentes mais complémentaires de l'espace et par conséquent des proies.

2. Le continuum vertical des espèces sans toiles-pièges

Le peuplement de la strate herbacée est formé en majorité d'espèces qui ne construisent pas de toiles de capture, mais chassent à l'affût ou en se déplaçant. Afin de caractériser la répartition verticale de ces animaux, plus de 1 000 individus ont été capturés, pour lesquels on a noté la hauteur où ils

se trouvaient au moment où le collecteur les repérait. Ces observations ont été faites en savane protégée des feux depuis plusieurs années et en savane de plateau à Loudetia simplex brûlée en janvier ; les captures effectuées en saison des pluies et en saison sèche ont été distinguées. Le tableau XXI présente les résultats relatifs à l'ensemble des Araignées.

TABLEAU XXI

Distribution verticale des 1 166 captures d'araignées non sédentaires faites à vue dans la strate herbacée en 1973 et 1974. SB : savane de plateau à Loudetia simplex brûlée en janvier ; SNNB : savane protégée des feux depuis plusieurs années.

Hauteur au-dessus du sol (cm)	Saison des pluies				Saison sèche			
	SB		SNNB		SB		SNNB	
	nombres de captures	%	nombres de captures	%	nombres de captures	%	nombres de captures	%
0-5	143	53,0	246	45,9	53	58,2	147	54,6
6-15	86	31,9	138	25,7	21	23,1	90	33,5
16-25	19	7,0	66	12,3	7	7,7	15	5,6
26-35	10	3,7	34	6,3	3	3,3	5	1,9
36-45	5	1,9	18	3,4	3	3,3	4	1,5
46-55	3	1,1	10	1,9	2	2,2	2	0,8
56-65	2	0,7	11	2,1	1	1,1	0	0,0
66-75	0	0,0	6	1,1	1	1,1	3	1,1
76-85	1	0,4	3	0,6	0	0,0	0	0,0
86-95	0	0,0	2	0,4	0	0,0	3	1,1
96-105	1	0,4	0	0,0	0	0,0	0	0,0
106-115	0	0,0	2	0,4	0	0,0	0	0,0
Totaux	270	100 %	536	100 %	91	100 %	269	100 %

La méthode employée n'est pas exempte de critiques. Il est tout d'abord très difficile de répartir équitablement le temps de prospection entre les différents niveaux de la strate herbacée : la surface du sol et la partie inférieure de la végétation ont probablement été plus intensément prospectées que le sommet des herbes. Il est par ailleurs évident que certaines araignées peuvent s'être déplacées à l'approche du récolteur avant que celui-ci ne les repère ; le plus souvent, il s'agit de déplacements vers le bas de la végétation. Ces deux défauts d'échantillonnage ont pour conséquence le même type de biais, à savoir une sous-estimation de la proportion des individus se trouvant normalement dans les niveaux supérieurs de la strate herbacée.

En savane brûlée comme en savane protégée des feux, en saison humide comme en saison sèche, la répartition verticale des captures présente la même allure générale : dans tous les cas, plus de 80 % des individus ont été récoltés entre 0 et 25 cm, les autres ayant été pris parfois jusqu'à plus de 1 m au-dessus du sol. Les biais liés à la méthode utilisée explique sans doute en partie la faible proportion des captures effectuées au-dessus de 25 cm. Quoiqu'il en soit, les résultats obtenus suffisent à montrer que des araignées se trouvent à tous les niveaux de la strate herbacée.

Dans le cas de la savane non brûlée, on constate qu'en saison sèche, 88,1 % des captures ont été effectuées en dessous de 16 cm, au lieu de 71,6 % en saison des pluies. Ceci tient probablement au fait que l'épaisse litière suspendue accumulée dans ce type de savane entretient une humidité relative élevée même en saison sèche, maintenant ainsi des conditions favorables à de nombreuses espèces. En revanche, ce phénomène doit être moins prononcé en savane à Loudetia régulièrement brûlée. En effet les pourcentages des captures effectuées dans ce milieu en dessous de 16 cm en saison des pluies et en saison sèche sont très voisins (84,9 % et 81,9 % respectivement).

Malgré ses défauts, la méthode de mesure des hauteurs des captures met en évidence de nettes différences de répartition verticale en taxons. La figure 38 présente les distributions de diverses espèces, établies en utilisant toutes les captures, sans distinction de saison ni de biotope. Ces distributions s'arrangent selon une gradation très progressive, depuis le cas de Salticidae comme Baryphas jullieni et Hyllus ventrilineatus jusqu'à celui de la Lycosidae Brevilabus gilloni ou celui de la Zodariidae Storena sp.

Des faits du même ordre s'observent à l'échelle des familles, comme le montre la figure 39. Les Salticidae, par exemple, sont presque uniformément distribuées entre 16 et 65 cm, surtout en saison des pluies : plusieurs espèces chassent le long des tiges ou des feuilles de graminées dépassant la strate herbacée. Au contraire, plus de 50 % des Lycosidae sont capturées entre 0 et 5 cm et très peu d'individus sont trouvés au-dessus de 25 cm. Les distributions des Thomisidae et des Ctenidae sont d'un type voisin, alors que les Oxyopidae et les Sparassidae montrent des répartitions de type intermédiaire.

Afin de disposer d'effectifs suffisants pour construire la figure 39, les mesures faites en savane brûlée et en savane protégée des feux ont été regroupées, mais la distinction des captures en fonction des saisons a été conservée. Dans le cas des six familles envisagées, on observe en saison sèche

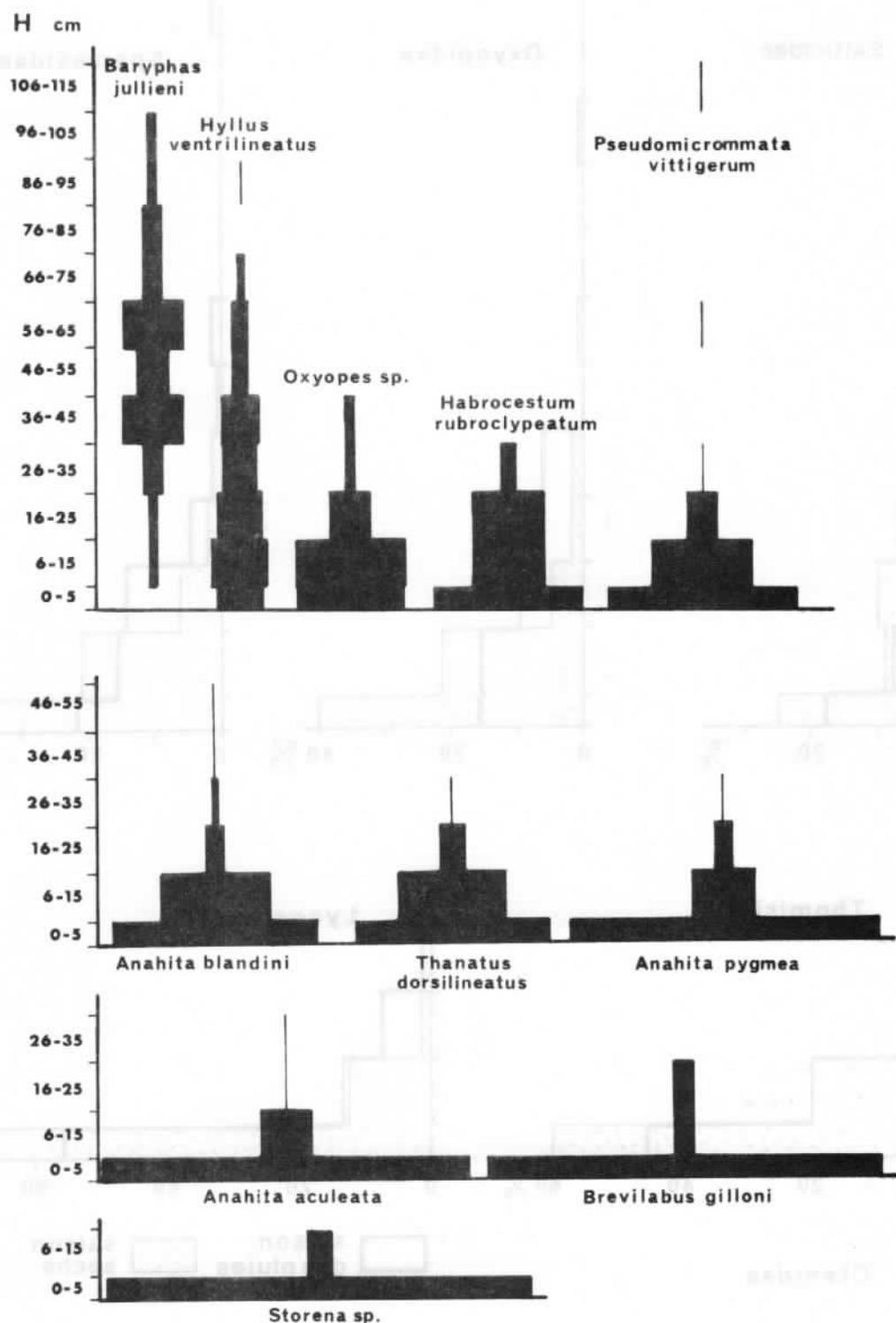


Fig. 38. Distributions verticales des captures de quelques espèces dans la strate herbacée. Dans chaque cas la surface correspond à 100 captures.

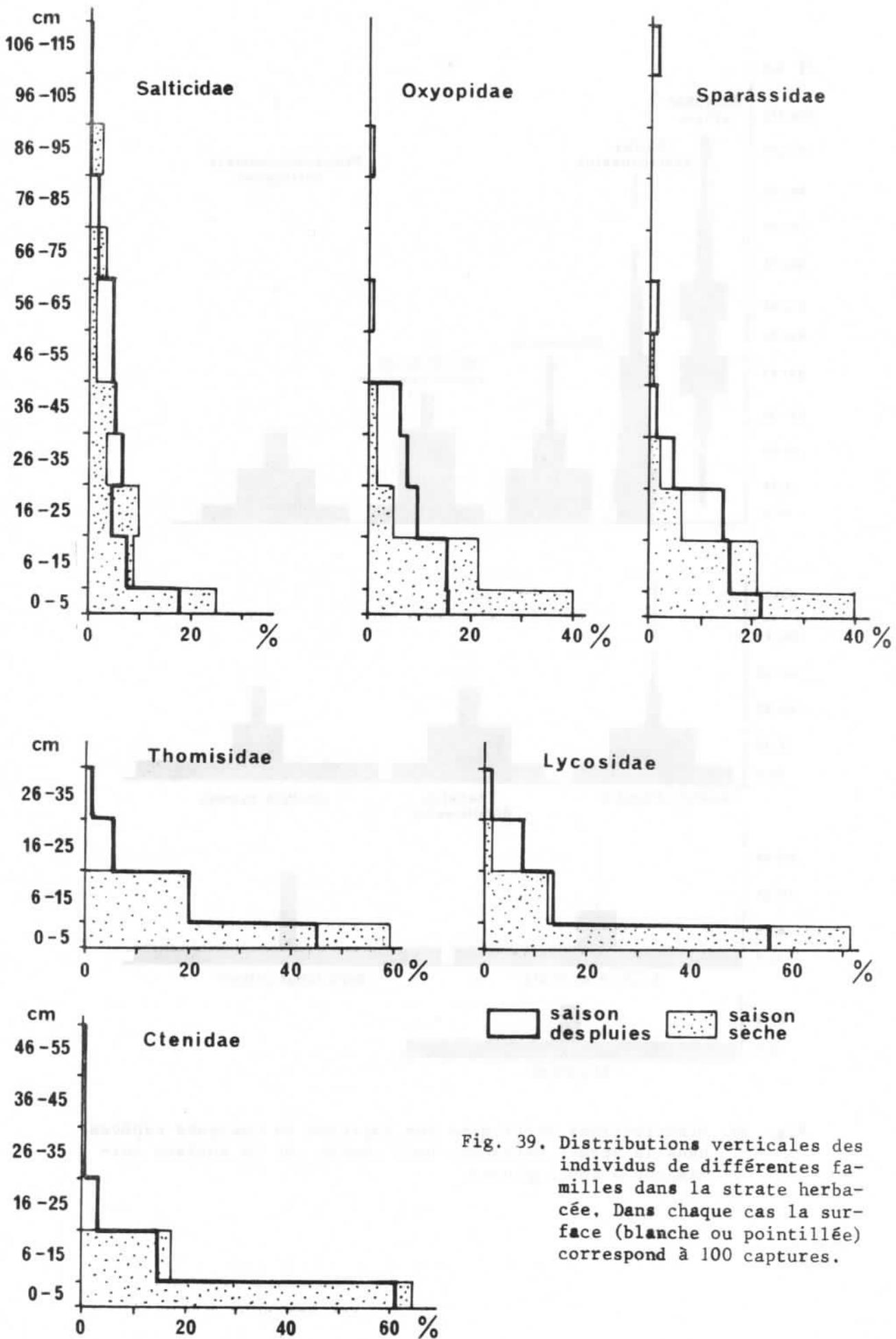


Fig. 39. Distributions verticales des individus de différentes familles dans la strate herbacée. Dans chaque cas la surface (blanche ou pointillée) correspond à 100 captures.

une augmentation du pourcentage des captures effectuées à faible hauteur ; il faut toutefois rappeler que le phénomène n'est prononcé qu'en savane non brûlée.

La comparaison d'échantillons obtenus par récolte manuelle sur quadrats, par fauchage et par piégeage confirment le caractère stratifié du peuplement, en même temps qu'elle apporte des précisions et des informations complémentaires (tabl. XXII).

TABLEAU XXII

Comparaison des échantillons d'Araignées obtenus par récolte manuelle sur quadrats, par fauchage et par piégeage en savane de plateau à Loudetia simplex brûlée en janvier. Résultats exprimés en % du nombre total de captures effectuées.

Familles	Saison des pluies			Saison sèche		
	récoltes par quadrat (mai- juillet 1965)	fauchage (mai- juillet 1973)	piégeage (mai- juillet 1973)	récoltes par quadrat (décem- bre 1964)	fauchage (janvier 1974)	piégeage (janvier 1974)
Lycosidae	18,7	< 1	22,5	22,9	0,0	15,7
Thomisidae	18,3	24,4	< 1	10,4	46,3	< 1
Salticidae	18,2	20,5	22,5	8,7	20,0	17,7
Gnaphosidae	8,9	0,0	17,1	12,5	< 1	10,9
Oxyopidae	7,6	4,0	12,6	4,1	2,9	4,8
Ctenidae	5,1	< 1	< 1	10,8	0,0	39,1
Pisauridae	3,9	12,7	0,0	5,8	9,7	< 1
Clubionidae	3,0	1,2	4,5	7,0	5,1	2,8
Araneidae	2,9	24,5	< 1	2,6	7,4	< 1
Dysderidae	2,9	0,0	1,5	2,3	0,0	0,0
Palpimanidae	2,5	0,0	< 1	2,6	0,0	< 1
Zodariidae	2,3	0,0	2,7	2,1	0,0	0,0
Sparassidae	2,1	< 1	< 1	1,7	0,0	0,0
Theridiidae	1,8	3,5	< 1	3,2	3,4	< 1
Scytodidae	< 1	< 1	< 1	2,9	0,0	< 1
Dictynidae	< 1	5,8	0,0	< 1	1,1	0,0
Oonopidae	< 1	< 1	7,8	< 1	0,0	1,2
Ctenizidae	< 1	0,0	< 1	< 1	0,0	< 1
Uloboridae	< 1	< 1	0,0	< 1	2,9	0,0

Les pièges d'interception rendent compte de la fraction du peuplement circulant à la surface du sol, tandis que le filet-fauchoir, ne pénétrant guère en dessous de 30 cm dans la végétation, capture uniquement des individus se tenant dans les niveaux supérieurs de la strate herbacée.

Alors que les Salticidae et les Oxyopidae sont bien capturées par les deux méthodes, certaines familles ne sont que faiblement représentées dans les échantillons obtenus par fauchage, ou même ne le sont pas du tout, alors qu'elles le sont dans les pièges ; il s'agit des Lycosidae, Gnaphosidae, Ctenidae, Dysderidae, Zodariidae et Oonopidae. Au contraire, les Thomisidae et les Pisauridae sont davantage capturées au filet-fauchoir, de même que des espèces constructrices de toiles-pièges appartenant aux Araneidae, Theridiidae, Dictynidae et Uloboridae. Dans le cas des Thomisidae, les individus récoltés au filet sont en grande majorité des juvéniles de très petite taille : ces animaux ayant été pour cette raison très rarement capturés à vue, la proportion des Thomisidae se tenant à faible hauteur au-dessus du sol a été surestimée à partir des mesures de hauteur de capture.

La composition de la communauté des araignées non constructrices de toiles-pièges varie verticalement de façon graduelle, de sorte que les peuplements de la surface du sol et des parties hautes des herbes sont très différents. Cette communauté, cependant, forme un continuum, en ces sens que des araignées se rencontrent à tous les niveaux de la strate herbacée et sont susceptibles d'y capturer les proies passant à leur portée ; de ce point de vue, elles exploitent un espace qui est en quelque sorte complémentaire de celui qu'utilisent les espèces constructrices de toiles de capture.

3. Mouvements verticaux au cours du nyctémère

A quatre reprises dans le courant de la saison des pluies des séries de prélèvements ont été effectuées au filet-fauchoir, toutes les 4 heures, dans une savane de plateau à Loudetia simplex brûlée en janvier. Chaque série comprend 5 prélèvements, correspondant chacun à 100 coups de filet, sauf la série réalisée à 2 heures le 28.VII.1973, qui ne comporte que 3 prélèvements. Le tableau XXIII rassemble les résultats obtenus et la figure 40 en donne une représentation graphique. Les nombres totaux d'araignées collectées ont été comparés, d'une période du nyctémère à l'autre, par le test non paramétrique de Mann-Whitney (test U).

Les effectifs capturés augmentent significativement (risque pris : 5 %) de 10 h à 14 h, puis de 14 h à 18 h, et diminuent significativement de 22 h à 2 h puis de 2 h à 6 h. Dans la mesure où le fauchage a été exécuté de façon aussi fidèle que possible dans un même type de savane, il ressort de ces résultats que le nombre d'araignées susceptibles d'être capturées par le filet

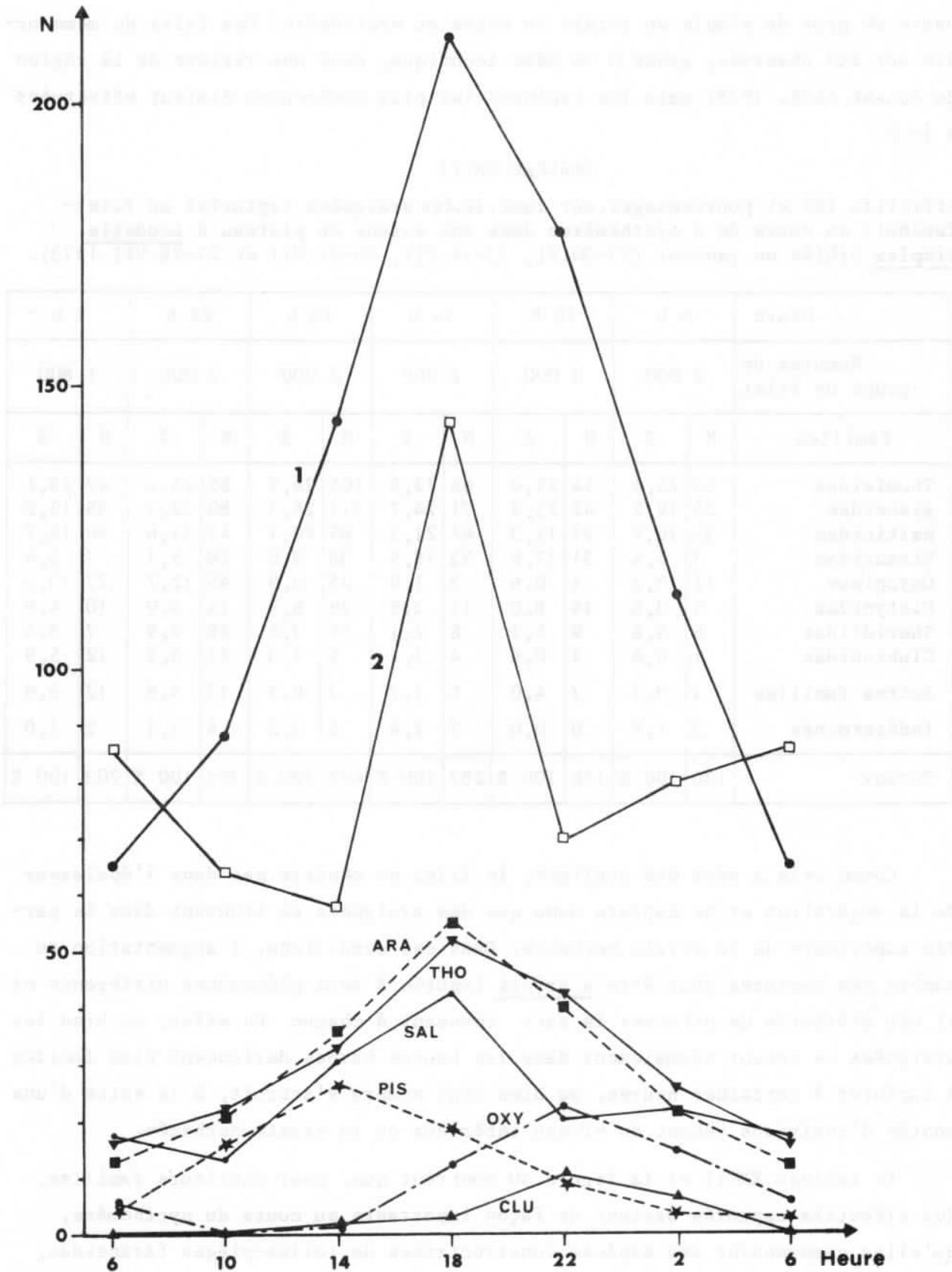


Fig. 40. Variations des effectifs d'Araignées capturées au filet-fauchoir au cours du nyctémère. Les effectifs N sont rapportés à 1 000 coups de filet. 1 : saison des pluies ; 2 : saison sèche. Les variations en saison des pluies sont détaillées pour quelques familles ; ARA : Araneidae ; THO : Thomisidae ; SAL : Salticidae ; PIS : Pisauridae ; OXY : Oxyopidae ; CLU : Clubionidae.

varie en gros du simple au triple au cours du nyctémère. Des faits du même ordre ont été observés, grâce à la même technique, dans une rizière de la région de Bouaké (LOR, 1978) mais les captures les plus nombreuses étaient effectuées à 14 h.

TABLEAU XXIII

Effectifs (N) et pourcentages, par famille, des araignées capturées au filet-fauchaioir au cours de 4 nyctémères dans une savane de plateau à *Loudetia simplex* brûlée en janvier (29-30.VI, 13-14.VII, 20-21.VII et 27-28.VII.1973).

Heure	6 h		10 h		14 h		18 h		22 h		2 h	
Nombres de coups de filet	2 000		2 000		2 000		2 000		2 000		1 800	
Familles	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Thomisidae	33	25,4	44	25,0	66	23,0	105	24,9	85	24,1	47	23,2
Araneidae	25	19,2	42	23,9	71	24,7	111	26,3	80	22,7	39	19,2
Salticidae	35	26,9	27	15,3	61	21,3	85	20,1	41	11,6	40	19,7
Pisauridae	7	5,4	31	17,6	53	18,5	38	9,0	18	5,1	7	3,4
Oxyopidae	12	9,2	1	0,6	3	1,0	25	5,9	45	12,7	27	13,3
Dictynidae	5	3,8	14	8,0	11	3,8	29	6,9	14	4,0	10	4,9
Theridiidae	6	4,6	9	5,1	6	2,1	15	3,6	28	7,9	7	3,4
Clubionidae	1	0,8	1	0,6	4	1,4	6	1,4	21	5,9	12	5,9
Autres familles	4	3,1	7	4,0	5	1,7	3	0,7	17	4,8	12	5,9
Indéterminés	2	1,5	0	0,0	7	2,4	5	1,2	4	1,1	2	1,0
Totaux	130	100 %	176	100 %	287	100 %	422	100 %	353	100 %	203	100 %

Comme cela a déjà été souligné, le filet ne pénètre pas dans l'épaisseur de la végétation et ne capture donc que des araignées se trouvant dans la partie supérieure de la strate herbacée. Dans ces conditions, l'augmentation du nombre des captures peut être a priori imputée à deux phénomènes différents et il est difficile de préciser la part revenant à chacun. En effet, ou bien les araignées se tenant normalement dans les hautes herbes deviennent plus faciles à capturer à certaines heures, ou bien leur nombre s'accroît, à la suite d'une montée d'individus venant du niveau inférieur de la strate herbacée.

Le tableau XXIII et la figure 40 montrent que, pour plusieurs familles, les effectifs capturés varient de façon importante au cours du nyctémère, qu'elles comprennent des espèces constructrices de toiles-pièges (Araneidae, Dictynidae, Theridiidae) ou des espèces chassant à l'affût ou en se déplaçant (Thomisidae, Salticidae, Pisauridae, Oxyopidae, Clubionidae). Les maximums de capture se situent à 14 h pour les Pisauridae, 18 h pour les Thomisidae, Ara-

neidae, Salticidae et Dictynidae, à 22 h pour les Oxyopidae, les Theridiidae et les Clubionidae. Ainsi, les échantillons prélevés au cours du nycthémère ne diffèrent pas seulement quantitativement, mais aussi qualitativement. Des faits du même ordre ont été observés en savane protégée des feux, grâce à la même technique du fauchage semi-quantitatif. L'opérateur n'ayant pas été toujours le même, il a paru préférable d'exprimer les résultats uniquement sous forme de pourcentages (tabl. XXIV).

TABLEAU XXIV

Composition des récoltes d'araignées faites au filet-fauchoir à différentes périodes du nycthémère dans une savane protégée des feux depuis plusieurs années (saison des pluies, 1973).

Périodes	7-9 h	10-12 h	14-15 h	18-19 h	21-23 h
Nombres de coups de filet	3 000	3 000	3 000	3 000	3 000
Effectifs totaux récoltés	290	570	910	665	898
Araneidae	15,9 %	32,6 %	26,2 %	21,3 %	31,2 %
Salticidae	48,6 %	29,1 %	22,4 %	21,8 %	9,8 %
Pisauridae	6,9 %	9,6 %	16,2 %	18,6 %	7,8 %
Thomisidae	6,2 %	8,8 %	12,3 %	11,9 %	10,4 %
Oxyopidae	8,6 %	4,7 %	4,6 %	13,4 %	16,0 %
Dictynidae	3,8 %	6,5 %	11,1 %	5,3 %	3,7 %
Theridiidae	4,5 %	4,7 %	4,2 %	4,2 %	3,7 %
Clubionidae	1,0 %	0,4 %	0,3 %	1,5 %	8,9 %
Autres familles	1,7 %	2,5 %	1,6 %	1,4 %	8,4 %
Indéterminés	2,8 %	1,1 %	1,1 %	0,6 %	0,1 %

Il est donc certain que les augmentations d'effectifs récoltés ne résultent pas uniquement d'un phénomène de facilitation des captures au filet qui affecterait également toutes les espèces et qui resterait à préciser ; elles traduisent aussi des variations nycthémerales de l'activité d'un certain nombre d'araignées.

La méthode employée n'informe évidemment pas sur la nature de ces variations d'activité qui diffèrent sans doute d'une espèce à l'autre, en particulier selon qu'il s'agit ou non d'espèces construisant des toiles-pièges. Les Araneidae, par exemple, sont capturées en plus grand nombre lorsqu'elles se trouvent sur leurs toiles que lorsqu'elles se tiennent dans des abris ménagés dans les herbes. En revanche, dans le cas de familles comme les Salticidae,

les Thomisidae, les Oxyopidae, ou les Clubionidae, les augmentations d'effectifs capturés sont probablement dues à une migration d'individus du bas de la végétation vers sa partie haute. Il resterait à savoir si de tels déplacements périodiques sont effectivement liés aux activités de chasse et dans quelle mesure il existe alors un réel partage du temps -donc des ressources alimentaires- entre espèces.

C. DISTRIBUTION HORIZONTALE DANS LA STRATE HERBACEE

1. La faiblesse des densités

En savane de plateau à Loudetia simplex brûlée en saison sèche, la densité moyenne du peuplement d'Araignées, calculée pour une période d'un an (octobre 1964-septembre 1965) est de l'ordre de 20 ind./m². C'est en mars 1965 que la densité moyenne a été la plus faible (14 ind./m²) ; la valeur la plus élevée a été observée en août 1965 (27 ind./m²).

Ces valeurs correspondent au type de savane où les Araignées sont les moins nombreuses : en effet, dans des savanes à Andropogonées également brûlées, la densité peut être deux à trois fois plus élevée (cf. fig. 35).

Il n'existe guère de données concernant d'autres milieux herbacés tropicaux. Dans une savane de plaine à Andropogonées, en Haute Guinée, la densité des Araignées est de l'ordre de 24 ind./100 m² en saison des pluies (LAMOTTE, 1947). Dans les savanes d'altitude du Massif du Nimba, à la même saison, la densité moyenne des Araignées est d'environ 40 ind./m² (LAMOTTE et ROY, 1962) : ces densités sont du même ordre que celles qui ont été observées dans les savanes de Lamto. Dans une formation sahélienne du nord du Sénégal, en revanche, D. et Y. GILLON (1974) ont montré que la densité des Araignées est environ quatre fois plus faible qu'à Lamto en savane de plateau.

Les différences avec les peuplements d'Araignées de milieux herbacés tempérés sont considérables : le tableau XXV montre que des densités 20 à 30 fois plus élevées qu'à Lamto ont été observées dans diverses formations.

TABLEAU XXV

Densités des peuplements d'Araignées de diverses formations herbacées tempérées.

Formations à :	Densités extrêmes ou densités moyennes observées	Auteurs
<i>Dactylis glomerata</i>	171-560 ind./m ²	BRISTOWE, 1939
<i>Festuca rubra</i>	623 ind./m ²	DUFFEY, 1962
<i>Brachypodium pinnatum</i>	248 ind./m ²	DUFFEY, 1962
<i>Deschampsia</i> sp.	652 ind./m ²	DUFFEY, 1963
<i>Juncus squarrosus</i>	213-470 ind./m ²	CHERRET, 1964
<i>Festuca</i> et <i>Nardus</i>	283-482 ind./m ²	CHERRET, 1964

La notion de continuum a été évoquée plus haut pour rendre compte du fait que des araignées peuvent être capturées à tous les niveaux de la strate herbacée ; il est cependant évident qu'en raison de leur faible densité, elles forment en réalité un réseau dont la maille est très grande par rapport à leur taille moyenne.

2. L'organisation en mosaïque

En savane de plateau à *Loudetia simplex*, le nombre des familles répertoriées dans les relevés de 25 m² effectués d'octobre 1964 à novembre 1965 varie de 13 à 17 (seuls ont été considérés les 20 relevés indiqués dans le tabl. VI, chap. II, p. 45). Neuf des 15 familles qui constituent en moyenne 98,7 % du peuplement (tabl. XI, p. 86) sont présentes dans tous ces relevés, les 6 autres étant représentées dans 16 à 19 d'entre eux. Sur des surfaces de 25 m², le peuplement montre donc une structure taxinomique globale stable au cours du temps.

Si l'on compare la représentation de ces 15 familles dans les relevés de 10 m² et de 1 m², on constate de notables différences (tabl. XXVI).

Dans les prélèvements sur 10 m², on trouve de l'ordre de 13 familles représentées, la différence moyenne entre effectifs extrêmes récoltés le même mois étant de l'ordre de 3. Dans les prélèvements de 1 m², on trouve de l'ordre de 7 familles, mais la différence moyenne est également voisine de 7 : la variabilité est bien plus importante dans les prélèvements de 1 m² que dans ceux de 10 m².

Ainsi, même en ne tenant compte que de sa composition en familles, le peuplement d'Araignées se montre très hétérogène à l'échelle de surfaces de

1 m², tandis qu'il paraît déjà nettement plus uniforme à celle des relevés de 10 m². Il se présente par conséquent comme une mosaïque d'éléments de petite dimension différant par leur composition en familles, mais dont l'assemblage donne une composition uniforme à partir d'une superficie suffisamment grande, probablement de l'ordre de 25 m².

TABLEAU XXVI

Représentation des 15 familles d'Araignées dominantes dans les échantillons prélevés sur 10 m² et 1 m². N : nombre de relevés étudiés.; F_{mx} et F_{mn} : nombres maximum et minimum de familles observées dans les relevés ; \bar{F} : nombre moyen de familles par relevé.

Mois	Relevés de 10 m ²					Relevés de 1 m ²				
	N	F _{mx}	F _{mn}	F _{mx} - F _{mn}	\bar{F}	N	F _{mx}	F _{mn}	F _{mx} - F _{mn}	\bar{F}
Décembre 1964	4	15	13	2	14,25	15	13	4	9	8,8
Janvier 1965	4	15	13	2	13,75	16	11	5	6	8,8
Février	4	15	14	1	14,50	16	10	4	6	6,9
Mars	8	15	9	6	11,50	16	10	2	8	5,8
Avril	4	13	8	5	10,75	16	10	3	7	6,4
Mai	4	13	9	4	11,75	16	10	3	7	6,4
Juin	4	15	13	2	13,75	16	8	4	4	6,1
Juillet	4	15	13	2	13,75	16	11	5	6	8,4
Août	4	15	13	2	14,25	16	13	7	6	10,1
Septembre	4	15	12	3	13,50	16	10	4	6	6,6
Octobre	4	15	10	5	13,00	16	11	4	7	7,4
Novembre	4	15	12	3	13,75	16	13	3	10	7,1
Moyennes		14,7	11,6	3,1	13,20		10,8	4	6,8	7,4

La famille des Thomisidae, qui comprend de nombreuses espèces de petite taille, permet de compléter ces observations (tabl. XXVII). Dans les prélèvements de 1 m², le nombre moyen d'espèces représentées est de l'ordre de 2, mais les variations d'un relevé à l'autre sont très importantes, l'écart moyen entre valeurs mensuelles extrêmes étant voisin de 5. Dans les prélèvements de 10 m², le nombre d'espèces représentées est de l'ordre de 8, mais on n'observe pourtant pas encore d'uniformisation prononcée de la composition des échantillons : l'écart moyen entre valeurs mensuelles extrêmes est supérieur à 5. La répartition horizontale des Thomisidae se présente donc comme une mosaïque dont un échantillonnage ne donnerait sans doute une image uniforme que si les prélèvements étaient effectués sur des surfaces largement supérieures à 10 m².

TABLEAU XXVII

Nombres d'espèces de Thomisidae dans les échantillons prélevés sur 10 m² et 1 m². N : nombres de relevés étudiés ; S_{mx} et S_{mn} : nombres maximum et minimum d'espèces observées dans les relevés ; \bar{S} : nombre moyen d'espèces par relevé.

Mois	Relevés de 10 m ²					Relevés de 1 m ²				
	N	S _{mx}	S _{mn}	S _{mx} - S _{mn}	\bar{S}	N	S _{mx}	S _{mn}	S _{mx} - S _{mn}	\bar{S}
Décembre 1964	4	10	5	5	6,75	15	6	0	6	1,7
Janvier 1965	4	11	8	3	10,00	16	7	1	6	3,4
Février	4	16	8	8	11,50	16	5	0	5	2,4
Mars	8	11	5	6	8,38	16	6	0	6	2,1
Avril	4	9	2	7	6,75	16	3	0	3	1,6
Mai	4	12	7	5	9,50	16	6	0	6	2,8
Juin	4	9	2	7	6,00	16	4	0	4	2,2
Juillet	4	11	9	2	10,25	16	4	0	4	2,3
Août	4	13	4	9	9,00	16	6	0	6	2,4
Septembre	4	10	4	6	7,25	16	4	0	4	1,3
Octobre	4	11	8	3	8,75	16	4	0	4	1,5
Novembre	44	8	5	3	7,25	16	4	0	4	1,7
Moyennes		10,9	5,6	5,3	8,45		4,9	0,1	4,8	2,1

Ces quelques résultats suffisent à montrer qu'au sein d'un milieu d'apparence aussi uniforme que la savane de plateau à *Loudetia simplex*, la composition du peuplement d'Araignées varie considérablement d'un point à un autre lorsqu'on l'observe sur des surfaces de 1 m² ou même de 10 m².

Autant que l'on puisse en juger, la densité de ce peuplement est faible et l'on peut se demander dans quelle mesure des ressources alimentaires limitées en seraient la cause. La richesse spécifique est pourtant assez élevée : plus de 60 espèces sont régulièrement représentées. L'organisation en mosaïque du peuplement réaliserait alors pour une part le partage de l'espace entre ces diverses espèces, partage qui favorise une utilisation optimale des ressources alimentaires.

Dans de telles conditions, aucune population n'atteint une densité moyenne élevée, mais toutes présentent une répartition discontinue : cette situation est bien illustrée par le degré de présence des espèces de Thomisidae dans les relevés de 1 m² (tabl. XXVIII).

On n'observe pas pour autant de distributions en agrégats importants. Dans le cas des Thomisidae, par exemple, les maximums observés dans des rele-

vés de 1 m² sont de 7 individus pour Diaea puncta, 5 pour Firmicus haywoodae et Tmarus karolae, 4 pour Hewittia gracilis, Tibellus seriepunctatus et Thanatus pinnatus, 3 pour Runcinia aethiops et Parasmodix quadrituberculatus. De même, dans plus de 90 % des relevés de 1 m², les Lycosidae sont représentées au plus par 7 individus qui, en général, ne sont pas tous de la même espèce.

TABLEAU XXVIII

Présence des principales espèces de Thomisidae dans les prélèvements de 1 m². Pour chaque espèce sont indiqués mois par mois les nombres d'échantillons où elle est représentée.

Mois	XII 1964	I 1965	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	Moyen- nes
Nombre d'échan- tillons prélevés	15	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	
<i>Diaea puncta</i>	4	10	10	6	8	10	5	1	0	1	2	0	4,8
<i>Firmicus haywoodae</i>	0	3	0	4	5	10	8	9	9	3	2	0	4,4
<i>Thanatus pinnatus</i>	5	6	4	2	1	4	4	3	2	2	5	4	3,5
<i>Runcinia aethiops</i>	4	5	1	2	3	3	2	2	4	2	5	1	2,9
<i>Hewittia gracilis</i>	1	2	2	3	3	4	2	1	1	1	1	5	2,2
<i>Tibellus serie- punctatus</i>	1	3	5	0	1	2	0	0	1	1	1	5	1,7
<i>Tmarus karolae</i>	0	9	5	0	0	1	0	2	2	0	0	1	1,7
<i>Tmarus foliatus</i>	2	1	0	0	0	0	2	4	3	0	2	3	1,4
<i>Simorcus coronatus</i>	2	2	2	1	0	0	4	0	1	1	1	2	1,3
<i>Thanatus lamottei</i>	1	1	1	2	1	0	0	0	4	3	1	1	1,3
<i>Thomisops cretaceus</i>	1	0	1	0	2	2	1	1	1	3	1	0	1,1
<i>Runcinia sjoes- tedti</i>	0	0	1	3	0	1	0	0	1	0	2	5	1,1
<i>Thanatus dorsili- neatus</i>	0	4	0	0	2	0	0	2	1	2	0	0	0,9

3. Errance et sédentarité

Le tableau XXIX présente les résultats des captures faites par pièges d'interception en savane de plateau à Loudetia simplex, d'une part en saison des pluies, d'autre part en saison sèche, avant les feux. Des familles très diverses sont représentées dans les échantillons, mais beaucoup ne le sont que par un très petit nombre d'individus. Seules des Lycosidae, Salticidae, Gnaphosidae, Oxyopidae, Oonopidae, Clubionidae et Ctenidae sont assez fréquemment capturées.

TABLEAU XXIX

Effectifs des araignées capturées par pièges d'interception dans une savane de plateau à Loudetia simplex en saison des pluies et en saison sèche (avant les feux). Les effectifs N sont rapportés à 100 pièges fonctionnant pendant 12 h.

Familles	Saison des pluies (mai-juillet 1973)			Saison sèche (janvier 1974)		
	Jour N/100 p. /12 h	Nuit N/100 p. /12 h	Témoins N/100 p. /12 h	Jour N/100 p. /12 h	Nuit N/100 p. /12 h	Témoins N/100 p. /12 h
Lycosidae	4,17	2,72	0,15	5,10	2,70	0,76
Salticidae	4,17	0,39	0,05	5,75	1,70	0,57
Gnaphosidae	3,17	2,89	0,87	3,55	5,60	2,29
Oxyopidae	2,33	0,28	0,00	1,55	0,70	0,00
Oonopidae	1,44	1,39	0,31	0,40	1,75	0,38
Clubionidae	0,83	1,56	0,26	0,90	0,30	0,00
Zodariidae	0,50	0,61	0,00	0,00	0,15	0,00
Dysderidae	0,28	0,22	0,00	0,00	0,50	0,00
Ctenidae	0,17	0,72	0,00	12,70	12,65	5,90
Palpimanidae	0,17	0,33	0,05	0,30	0,40	0,00
Thomisidae	0,17	0,17	0,00	0,30	0,30	0,00
Ctenizidae	0,11	0,28	0,00	0,15	0,00	0,00
Theraphosidae	0,06	0,17	0,05	0,00	0,00	0,00
Scytodidae	0,06	0,17	0,00	0,30	0,00	0,19
Pisauridae	0,00	0,61	0,00	0,30	0,00	0,00
Autres familles et indéterminés	0,78	0,55	0,25	1,2	1,15	0,57
Totaux	18,41	13,06	1,99	32,5	27,9	10,66

Certaines espèces sont capables de se glisser sous les plaques de fermeture des pièges, pour peu que celles-ci ne soient pas parfaitement jointives : des individus peuvent donc être capturés alors que les pièges sont en position fermée. La comparaison des nombres d'individus trouvés dans les pièges-témoins, fermés en permanence, aux captures diurnes et nocturnes, montre que ce compor-

tement est particulièrement fréquent chez les Gnaphosidae, les Oonopidae et les Ctenidae, mais existe aussi, dans une mesure moindre, chez d'autres familles. Dans ces conditions, les contenus des pièges "de jour" et des pièges "de nuit" ne rendent pas uniquement compte de déplacements effectivement diurnes ou nocturnes. Le tableau XXIX montre cependant que les Lycosidae, les Salticidae et les Oxyopidae sont davantage capturées le jour que la nuit.

La technique des pièges d'interception a été très utilisée, en particulier par de nombreux auteurs européens (CHRISTOPHE *et al.*, 1979). Les effectifs capturés par piège et par unité de temps à Lamto semblent moins élevés que dans beaucoup de milieux tempérés, mais les différences sont d'interprétation difficile : les études combinant piégeage et mesure de densités sont rares et par ailleurs les modèles de pièges et les protocoles de piégeage varient d'un auteur à l'autre.

Pour savoir si les déplacements observés à Lamto concernent ou non une fraction importante du peuplement, les 100 pièges utilisés ont été laissés ouverts au passage des feux, le 1er février 1974. Le front de flammes a traversé les lignes de pièges en une dizaine de minutes et le contenu de ceux-ci a été immédiatement récupéré et dénombré par familles (tabl. XXX).

TABLEAU XXX

Araignées capturées par 100 pièges, en 10 minutes, au passage des feux (1er février 1974).

Familles	Effectifs	Familles	Effectifs
Oxyopidae	63	Gnaphosidae	7
Salticidae	52	Thomisidae	3
Lycosidae	25	Araneidae	3
Sparassidae	14	Clubionidae	2
Ctenidae	12	Theridiidae	1
Pisauridae	9	Indéterminé	1

Dans le mois qui précédait les feux, le taux de capture était, de jour, de 32,5 ind./100 p./12 h, soit 0,45 ind./100 p./10 mn ; au passage des flammes, en 10 mn, les 100 pièges ont capturé 192 araignées : cette différence est d'autant plus considérable que les déplacements provoqués par l'approche du feu sont relativement orientés, tandis qu'en fonctionnement normal, les pièges sont susceptibles de capturer des animaux se déplaçant dans toutes les directions. Ceci montre bien qu'il n'y a habituellement que peu d'araignées à circuler à la surface du sol.

Des déplacements horizontaux ont lieu lors de la chasse, en période de reproduction ou lors de la dispersion des jeunes après les éclosions. Le tableau XXXI montre qu'en saison des pluies les adultes, en particulier les mâles, sont proportionnellement plus nombreux dans les piégeages que dans les prélèvements globaux sur quadrat : une part importante des déplacements est donc vraisemblablement liée à la reproduction. Au coeur de la saison sèche, la reproduction ne concerne qu'une moindre fraction du peuplement : les adultes sont en proportion moins nombreux dans les piégeages qu'en saison des pluies.

TABLEAU XXXI

Proportions des adultes et des immatures dans les prélèvements sur quadrat et dans les piégeages.

	Saison des pluies (mai-juillet 1973)			Saison sèche (janvier 1974)		
	quadrats	pièges		quadrats	pièges	
		jour	nuît		jour	nuît
Mâles	8,1 %	30,3 %	35,0 %	6,0 %	11,3 %	12,1 %
Femelles	18,7 %	22,3 %	25,4 %	12,3 %	12,0 %	14,1 %
Immatures	73,2 %	47,4 %	39,6 %	81,7 %	76,7 %	73,8 %

De l'ensemble de ces résultats il ressort que les déplacements horizontaux sont le fait d'une fraction peu importante du peuplement et qu'en période de reproduction ils sont dus au moins pour moitié à des adultes, en particulier des mâles. Les pièges d'interception, cependant, ne mettent en évidence que les déplacements ayant lieu à la surface du sol, et il faut tenir compte du fait que des individus peuvent circuler au sein de la couche herbacée. Toutefois, si l'on considère les Lycosidae, qui sont les Araignées les plus nombreuses et qui se tiennent sur le sol ou très bas dans la végétation, on constate qu'elles sont peu capturées par les pièges d'interception ; cette famille comprend pourtant des formes classiquement considérées comme errantes, en particulier les Pardosinae.

La notion d'errance se trouve donc dans une certaine mesure remise en cause. BERLAND écrivait en 1932, à propos des Araignées errantes : "elles chassent un peu à l'aventure : constamment courantes, elles prennent ce qui passe à leur portée, plutôt qu'elles ne cherchent spécialement une proie". Il est certain que de nombreuses araignées ne capturent leurs proies que lorsque

celles-ci se trouvent pratiquement à leur contact, la probabilité d'en rencontrer augmentant avec l'intensité des déplacements. Dans la savane étudiée, cependant, il ne semble pas que les déplacements continuels "à l'aventure" soient importants. Il est probable qu'un grand nombre d'araignées chassent en fait à l'affût, attendant que des proies viennent à elles. Ainsi la sédentarité n'est pas le fait des seules espèces constructrices de toiles de capture ou de certaines Thomises, mais elle caractérise pour une large part le comportement de nombreuses espèces, qui minimisent ainsi le coût énergétique de la prise de nourriture.

CONCLUSIONS

Les communautés d'Araignées de savane, bien différentes du peuplement de forêt-galerie, sont formées de trois composantes majeures, associées aux trois strates végétales arborée, arbustive et herbacée. Les peuplements vivant dans le Palmier Rônier et dans les arbustes diffèrent nettement de celui de la strate herbacée, formant des ensembles largement autonomes. Dans les formations ouvertes, à faible couvert arbustif, le peuplement de la strate herbacée constitue à lui seul la majeure partie des communautés.

Les même quinze familles constituent partout l'essentiel des peuplements et neuf d'entre elles y dominant sans grandes variations de leurs abondances relatives : la structure globale des peuplements est assez uniforme. La comparaison d'une savane de plateau à Loudetia simplex et d'une savane à Andropogonées montre qu'en revanche la composition spécifique peut varier largement. Si les espèces sont en grande majorité les mêmes dans les deux formations, leurs abondances relatives changent parfois considérablement de l'une à l'autre.

Au sein de la strate herbacée, l'organisation spatiale du peuplement conditionne probablement dans une forte mesure le partage des ressources alimentaires, du moins pour les espèces à large spectre de proies. Tandis que différentes toiles de capture sont placées dans les espaces dégagés existant en dessus, en dessous et dans la strate herbacée, de multiples espèces se répartissent à tous les niveaux, depuis la surface du sol jusqu'au sommet des herbes : il n'est pas d'endroit où l'on ne puisse trouver des araignées. Cependant, en raison de la faible densité du peuplement, le filet que forme celui-ci a une très large maille.

Sans qu'on puisse l'expliquer par des variations spatiales évidentes des facteurs mésologiques, la composition du peuplement varie d'un point à l'autre dans une même savane. Le peuplement se présente ainsi comme une mosaïque. C'est à l'échelle du mètre carré que ces variations sont les plus prononcées, mais elles sont encore marquées pour des surfaces de 10 m². La structure du peuplement ne paraîtrait sans doute uniforme que si l'on considérait des surfaces sensiblement supérieures à 25 m².

Certaines araignées effectuent des déplacements le long des herbes, entre les parties inférieure et supérieure de la strate herbacée, déplacements qui montrent une rythmicité nyctémérale. En revanche les déplacements horizontaux sont peu importants et le peuplement se caractérise ainsi par une remarquable sédentarité. Ce phénomène doit évidemment jouer un rôle important dans le maintien d'une distribution horizontale non uniforme.

Même en savane de plateau à Loudetia simplex, formation où les Araignées sont les moins abondantes, la richesse spécifique est relativement élevée, le peuplement comprenant probablement plus de 60 espèces. La stratification et l'organisation en mosaïque de ce peuplement peuvent alors être interprétées comme des adaptations structurales assurant une exploitation optimale des ressources alimentaires et limitant en même temps la compétition interspécifique.