

CHAPITRE V

LE CYCLE SAISONNIER DU PEUPEMENT EN SAVANE BRULEE

PAR P. BLANDIN

L'analyse phénologique d'un peuplement a pour objet la description des variations des effectifs et des biomasses au cours du cycle saisonnier et, si possible, leur interprétation en fonction des variations du climat et des autres composantes de l'écosystème. Une telle étude ne prend évidemment tout son sens que si l'analyse se situe à l'échelon spécifique : les variations perçues à celui du peuplement résultent en effet de la combinaison des événements démographiques et des modalités de la croissance pondérale de chaque espèce. Il faudrait donc que ces espèces puissent être toutes reconnues, à tous les stades de leur développement, ce qui n'est malheureusement pas le cas des Araignées de Lamto, de nombreux jeunes ne pouvant être attribués avec sécurité à une espèce précise. Ce chapitre n'aborde donc la phénologie du peuplement qu'à l'échelon des familles.

Bien entendu, ce choix conduit à un découpage artificiel, dans la mesure où rien n'autorise à considérer a priori chaque famille comme un ensemble biologiquement homogène. Il permet cependant de dégager quelques caractéristiques générales du peuplement dont la phénologie peut être comparée avec le déroulement du cycle saisonnier.

Les événements observés -variations d'effectifs et de biomasses- sont perçus au travers du filtre que constituent les méthodes de prélèvement. Le chapitre II en a montré les limites : la récolte manuelle présente une précision variable selon la taille des individus échantillonnés, selon aussi l'état de fatigue des récolteurs, qui dépend notamment de la masse d'herbes à prospecter. Il est donc indispensable de connaître la structure en taille du peuplement et ses variations au cours du cycle saisonnier, afin d'apprécier les biais pouvant intervenir dans les estimations des effectifs et des biomasses.

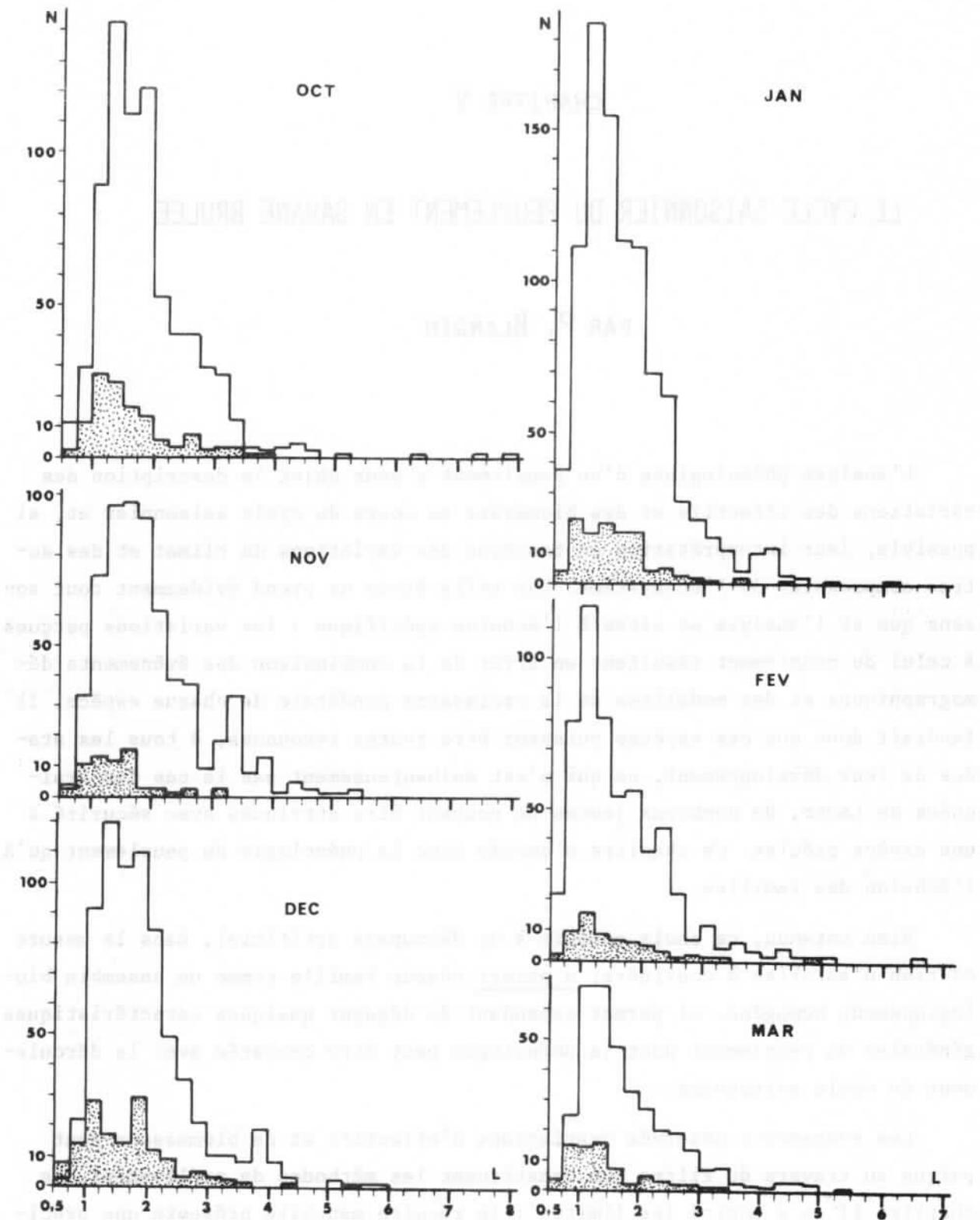


Fig. 41. Structure en taille du peuplement d'Araignées au cours d'un cycle (1ère année) en savane brûlée. L : longueurs céphalothoraciques, en mm ; N : effectifs par classes de taille.

En pointillé : résultats des relevés de 1 m² premiers de séries.
En blanc : résultats des relevés de 10 m².

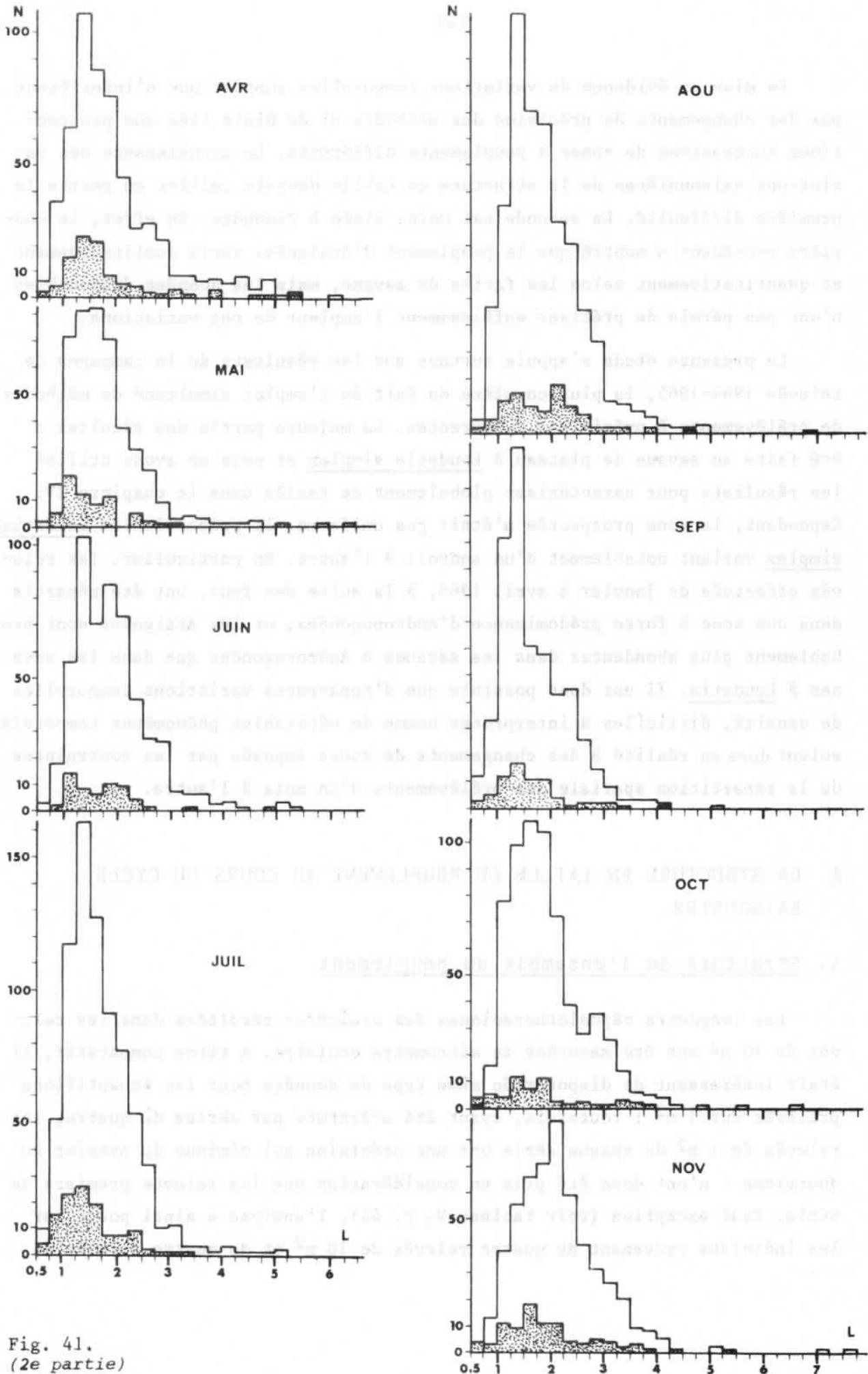


Fig. 41.
(2e partie)

La mise en évidence de variations temporelles suppose que n'interfèrent pas des changements de précision des méthodes ni de biais liés aux prospections successives de zones à peuplements différents. La connaissance des variations saisonnières de la structure en taille devrait pallier en partie la première difficulté. La seconde est moins aisée à résoudre. En effet, le chapitre précédent a montré que le peuplement d'Araignées varie qualitativement et quantitativement selon les faciès de savane, mais les données disponibles n'ont pas permis de préciser suffisamment l'ampleur de ces variations.

La présente étude s'appuie surtout sur les résultats de la campagne de relevés 1964-1965, la plus complète du fait de l'emploi simultané de méthodes de prélèvements à précisions différentes. La majeure partie des récoltes a été faite en savane de plateau à Loudetia simplex et nous en avons utilisé les résultats pour caractériser globalement ce faciès dans le chapitre IV. Cependant, la zone prospectée n'était pas uniforme, la proportion de Loudetia simplex variant notablement d'un endroit à l'autre. En particulier, les relevés effectués de janvier à avril 1965, à la suite des feux, ont été répartis dans une zone à forte prédominance d'Andropogonées, or les Araignées sont probablement plus abondantes dans les savanes à Andropogonées que dans les savanes à Loudetia. Il est donc possible que d'apparentes variations temporelles de densité, difficiles à interpréter comme de véritables phénomènes temporels, soient dues en réalité à des changements de zones imposés par les contraintes de la répartition spatiale des prélèvements d'un mois à l'autre.

A. LA STRUCTURE EN TAILLE DU PEUPLEMENT AU COURS DU CYCLE SAISONNIER

1. Structure de l'ensemble du peuplement

Les longueurs céphalothoraciques des araignées récoltées dans les relevés de 10 m² ont été mesurées au micromètre oculaire. A titre comparatif, il était intéressant de disposer du même type de données pour les échantillons prélevés sur 1 m² ; toutefois, ayant été effectués par séries de quatre, les relevés de 1 m² de chaque série ont une précision qui diminue du premier au quatrième : n'ont donc été pris en considération que les relevés premiers de série. Sauf exception (voir tableau V, p. 44), l'analyse a ainsi porté sur les individus provenant de quatre relevés de 10 m² et de quatre relevés de

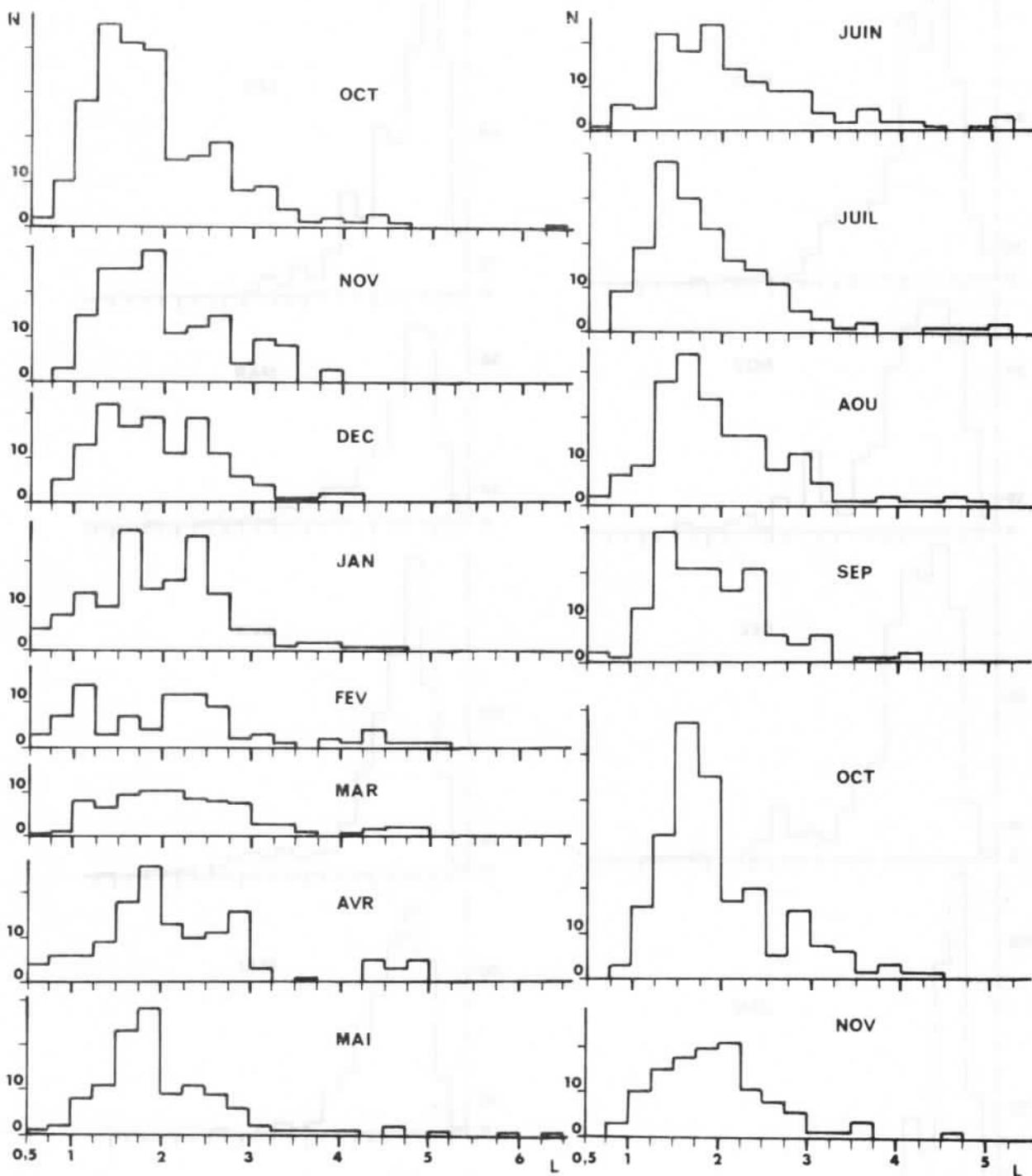


Fig. 42. Structure en taille du sous-ensemble des adultes d'Araignées au cours d'un cycle annuel, en savane brûlée. L : longueurs céphalo-thoraciques, en mm ; N : effectifs par classes de taille.

Résultats des relevés de 10 m².

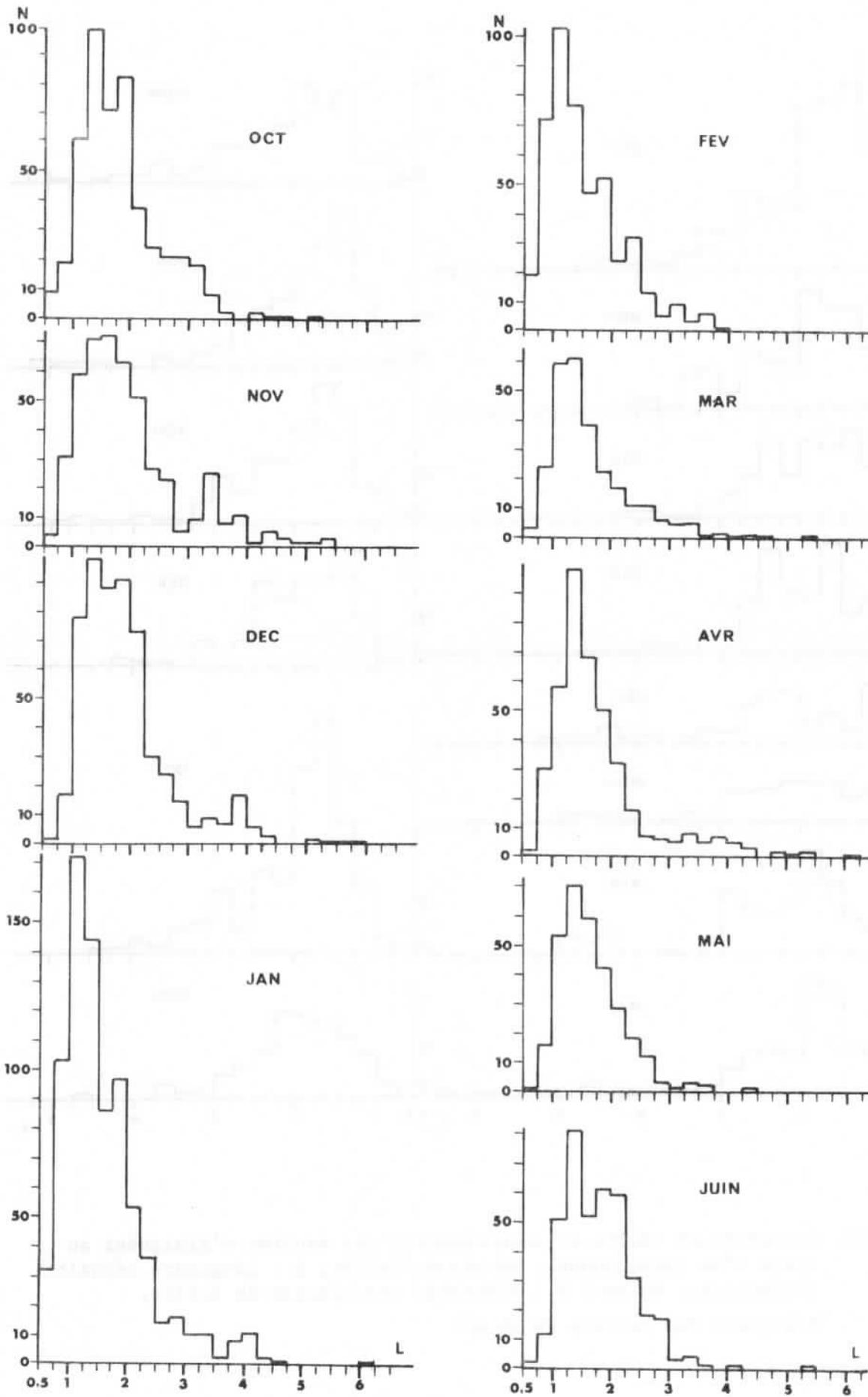


Fig. 43.
(1ère partie)

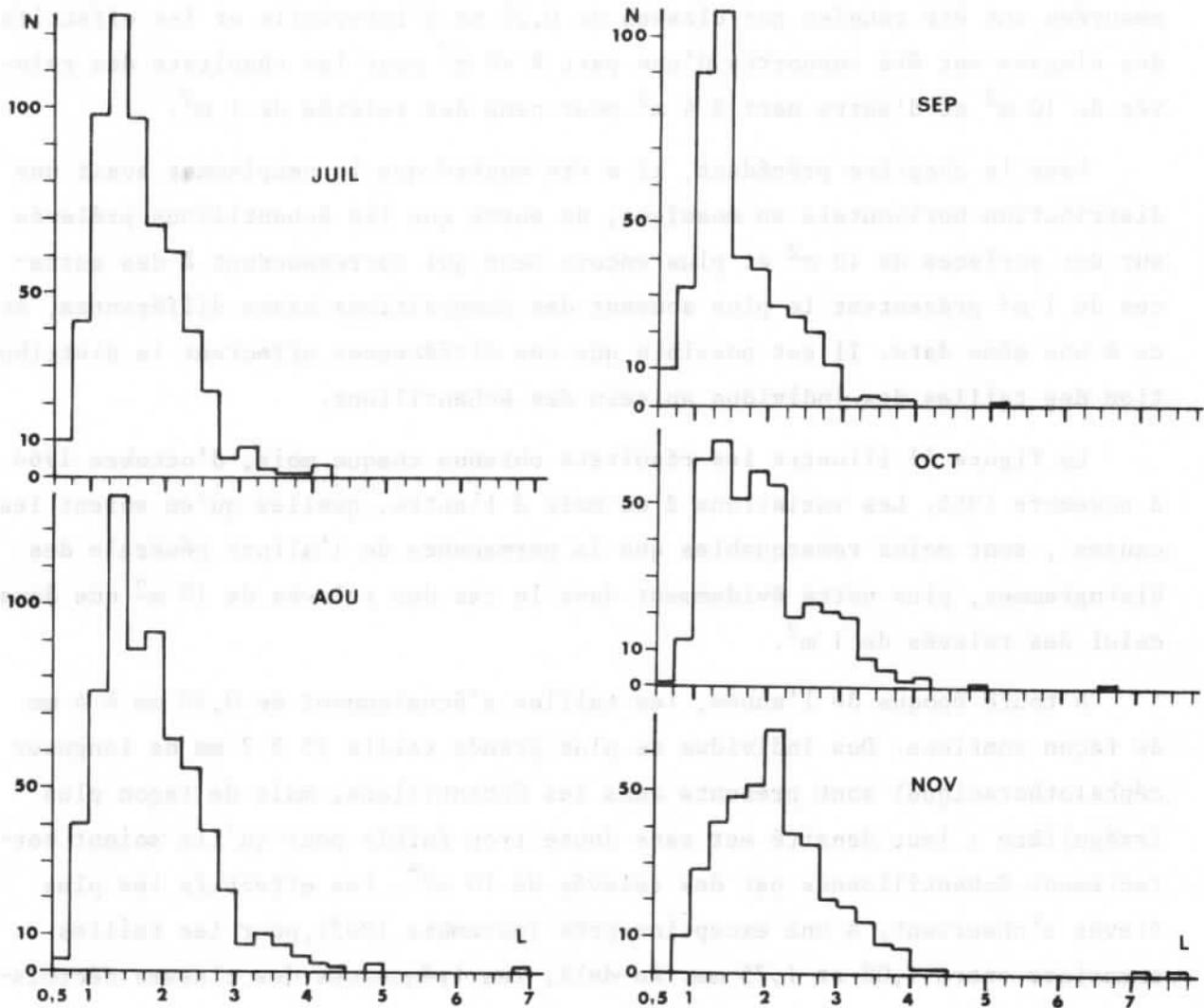


Fig. 43. Structure en taille du sous-ensemble des immatures d'Araignées au (2e par- cours d'un cycle annuel, en savane brûlée. L : longueurs céphalo- thoraciques, en mm ; N : effectifs par classes de taille.

Résultats des relevés de 10 m².

1 m² par mois, soit 8 880 et 1 058 araignées respectivement. Les longueurs mesurées ont été rangées par classes de 0,25 mm d'intervalle et les effectifs des classes ont été rapportés d'une part à 40 m² pour les résultats des relevés de 10 m² et d'autre part à 4 m² pour ceux des relevés de 1 m².

Dans le chapitre précédent, il a été montré que le peuplement avait une distribution horizontale en mosaïque, de sorte que les échantillons prélevés sur des surfaces de 10 m² et plus encore ceux qui correspondent à des surfaces de 1 m² présentent le plus souvent des compositions assez différentes, et ce à une même date. Il est possible que ces différences affectent la distribution des tailles des individus au sein des échantillons.

La figure 41 illustre les résultats obtenus chaque mois, d'octobre 1964 à novembre 1965. Les variations d'un mois à l'autre, quelles qu'en soient les causes, sont moins remarquables que la permanence de l'allure générale des histogrammes, plus nette évidemment dans le cas des relevés de 10 m² que dans celui des relevés de 1 m².

A toute époque de l'année, les tailles s'échelonnent de 0,50 mm à 4 mm de façon continue. Des individus de plus grande taille (5 à 7 mm de longueur céphalothoracique) sont présents dans les échantillons, mais de façon plus irrégulière : leur densité est sans doute trop faible pour qu'ils soient correctement échantillonnés par des relevés de 10 m²*. Les effectifs les plus élevés s'observent, à une exception près (novembre 1965), pour les tailles comprises entre 1,00 et 1,75 mm. Au-delà, les fréquences des classes décroissent très rapidement, ce qui confère aux histogrammes, à droite de leurs modes, une allure exponentielle.

2. Structures des sous-ensembles adulte et immature

De sensibles variations de l'effectif mensuel des adultes se traduisent par des changements de la forme des histogrammes qui, d'octobre à mars, deviennent de plus en plus "aplatis" (fig. 42). Fait remarquable, les tailles restent dans l'ensemble réparties sur le même intervalle : la longueur céphalothoracique s'échelonne presque toujours de façon continue de moins de 1 mm à 4 mm et des individus pour lesquels cette longueur dépasse 4 mm ne sont pas

*Un nombre infime d'araignées à longueur céphalothoracique inférieure à 0,50 mm a été récolté ; de même les captures d'animaux au céphalothorax dépassant 8 mm de long ont été exceptionnelles. Il n'a pas été tenu compte de ces individus dans l'établissement de la figure 41.

rares. Lorsqu'un mode ressort clairement, il est toujours compris entre 1 et 2 mm (sauf en novembre 1965).

En dehors de la période s'étendant de décembre à mars-avril, la distribution des tailles des adultes montre une même allure générale, peu différente de celle qui a été observée pour l'ensemble du peuplement.

Dans le cas des immatures, toujours bien plus nombreux que les adultes, les variations de l'effectif mensuel n'entraînent pas de changements très marqués de la forme des histogrammes d'un mois à l'autre (fig. 43). Toutefois, l'effectif des immatures est particulièrement élevé en janvier et en juillet-août où l'on observe alors une abondance des individus de petite taille plus prononcée que les autres mois. Ceci traduit très vraisemblablement l'existence de deux périodes majeures de reproduction. Cependant il existe toute l'année des adultes et des immatures de petite taille. Il y a donc vraisemblablement toujours reproduction d'une fraction au moins du peuplement, qui se renouvelle ainsi continuellement.

3. La stabilité de la structure en taille du peuplement

La constance de la forme générale des histogrammes de la figure 41 implique que les fréquences relatives des différentes classes de taille varient peu au cours du cycle saisonnier. S'il y avait reproduction à certaines phases de ce cycle seulement et par suite synchronisme de la croissance des espèces, on observerait un décalage progressif du mode de l'histogramme d'un mois au suivant à partir des périodes de reproduction. La stabilité observée de la structure en taille résulte donc vraisemblablement du fait qu'à toute époque de l'année de petites et de grandes espèces sont en période de reproduction.

La forme des histogrammes invite à représenter la distribution des tailles en coordonnées semi-logarithmiques, en portant les logarithmes des effectifs des classes en fonction des points médians de celles-ci.

Le petit nombre des individus de grande taille récoltés dans les relevés de 1 m² et 10 m² a conduit à estimer les effectifs des individus de longueur céphalothoracique égale ou supérieure à 3,50 mm en tenant compte à la fois des relevés de 10 m² et des relevés de 25 m² premiers de séries (tabl. VI, p. 45). Pour les individus encore plus grands (longueur céphalothoracique égale ou supérieure à 6,00 mm) les estimations ont été faites en tenant compte des relevés de 10 m² et de tous les relevés de 25 m². Pour chaque mois, les

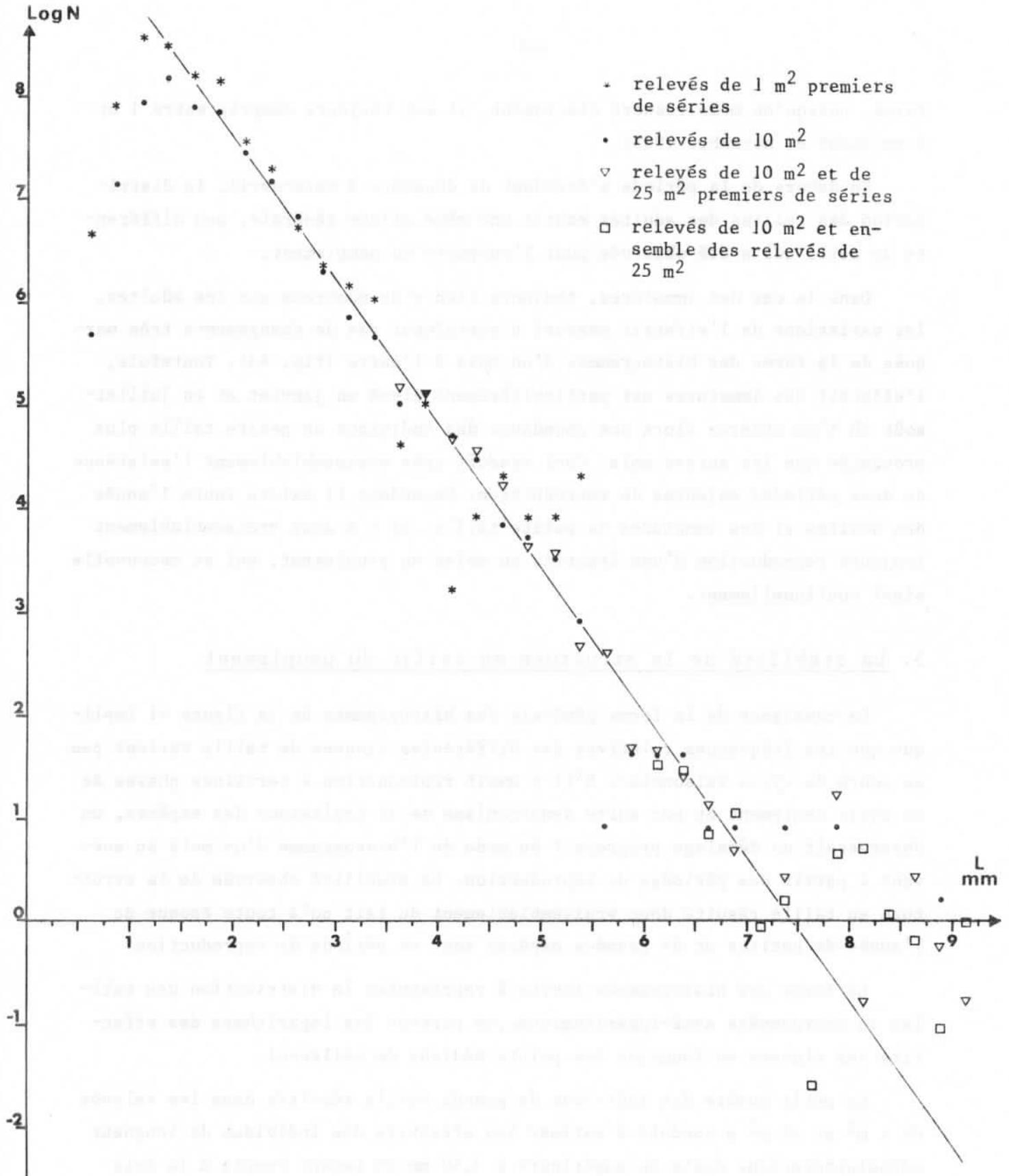


Fig. 44. Représentation semi-logarithmique des effectifs N d'Araignées en fonction de la longueur céphalothoracique (L , en mm). Pour chaque classe de taille, l'effectif N , rapporté à 100 m², correspond à l'ensemble des individus récoltés au cours de 12 séries mensuelles de prélèvements effectués en savane brûlée (octobre 1964 à septembre 1965).

effectifs par classes de taille ont été rapportés à 100 m².

Posant comme hypothèse que l'effectif Ni décroît de façon exponentielle à partir de l'effectif modal, en fonction de la longueur céphalothoracique Li, on a pour un mois m :

$$Ni_m = k_m e^{a_m Li}$$

ou

$$\text{Log } Ni_m = a_m Li + \text{Log } k_m$$

Supposons en outre que la structure en taille soit stable : les rapports des effectifs de deux classes i et j ne changent pas d'un mois m à un mois n :

$$\frac{Ni_m}{Nj_m} = \frac{Ni_n}{Nj_n}$$

Il est facile de montrer que ceci n'est possible que si :

$$a_m = a_n$$

La structure stable se traduit par la constance du coefficient a_m, soit a, et l'on peut écrire :

$$\text{Log } Ni_m = a Li + \text{Log } k_m$$

Si l'on additionne les effectifs mensuels de chaque classe pour un nombre quelconque de mois, on a :

$$\sum_m Ni_m = \sum_m k_m e^{a Li}$$

et

$$\text{Log } \sum_m Ni_m = a Li + \text{Log } \sum_m k_m$$

En coordonnées semi-logarithmiques, la relation (Ni, Li) reste linéaire.

Dans le cas des estimations fournies par les relevés de 1 m², les effectifs croissent pour les classes 0,50-0,74 mm, 0,75-0,99 mm et 1,00-1,24 mm ; ils décroissent ensuite assez régulièrement jusqu'aux classes comprises entre 5,00 et 5,50 m ; au-delà, ils varient très irrégulièrement.

La croissance rapide des effectifs des plus petites tailles traduit vraisemblablement une augmentation de la précision des captures avec la taille des individus. Cette interprétation est renforcée par le fait que dans le cas des relevés de 1 m², plus précis que ceux de 10 m², cette augmentation ne s'observe que pour les trois premières classes.

Les variations irrégulières des effectifs à partir d'une certaine taille, plus faible dans le cas des relevés de 1 m² que dans celui des relevés de 10 m², découlent vraisemblablement du fait qu'à partir d'une certaine taille

-d'autant plus grande que les surfaces unitaires prospectées sont plus vastes- les estimations d'effectifs deviennent très sensibles au hasard de l'échantillonnage, en raison de la faible densité des animaux concernés qui ne sont pas nécessairement répartis de façon très régulière. S'il en est bien ainsi, des prospections sur de plus grandes surfaces doivent améliorer la qualité des estimations, ce qui doit se traduire par une régularisation de la diminution de ces estimations en fonction de l'augmentation de la taille. C'est effectivement ce qui ressort, entre 3,50 et 5,50 mm, de la comparaison des résultats des relevés de 1 m² et de 10 m², entre 3,40 et 7 mm pour les estimations des relevés de 10 m² et tous les relevés de 25 m².

Au-delà de 7,50 mm, les points sont à nouveau dispersés de façon irrégulière : peut-être l'utilisation de relevés plus grands aurait-elle permis d'observer le même phénomène, mais, nous y reviendrons un peu plus loin, cela n'est pas évident.

Ainsi, pour les tailles comprises entre 1,00 et 7,50 mm il existe une diminution régulière des effectifs en fonction de la taille, à condition de tenir compte de méthodes d'estimation des effectifs adaptées aux densités des individus, qui sont d'autant moins élevées que ceux-ci sont plus grands. Considérons alors les estimations fournies par les relevés de 1 m² pour les classes comprises entre 1,00 mm et 3,50 mm, les estimations que donnent les relevés de 10 m² et de 25 m² premiers de séries pour les classes comprises entre 3,50 et 7,00 mm, enfin les estimations résultant des relevés de 10 m² et de tous les relevés de 25 m² pour les classes comprises entre 7,00 et 7,50 mm. Le coefficient de corrélation entre les logarithmes des effectifs N et les longueurs céphalothoraciques moyennes correspondant à chaque classe a pour valeur :

$$r = 0,9968$$

La droite de régression représentant les logarithmes des effectifs N en fonction des longueurs céphalothoraciques L (en mm) a pour équation :

$$\text{Log } N = -1,44 L + 10,58$$

soit

$$N = 39340 e^{-1,44 L}$$

Cette relation constitue un modèle acceptable étant donnée la valeur élevée du coefficient de corrélation. Les hypothèses posées au départ ne sont pas contredites par ces résultats et l'on peut donc admettre qu'à tout moment de

de l'année, la structure en taille du peuplement d'Araignées peut être représentée par une relation de la forme :

$$N = k e^{-1,44 L}$$

la valeur du coefficient k variant au cours du cycle saisonnier.

Ce modèle toutefois, a été établi en ne prenant en considération que les individus pour lesquels :

$$1,00 \text{ mm} < L < 7,50 \text{ mm}$$

Pour les individus dont L est inférieure à 1 mm, les résultats des prélèvements ne permettent pas d'émettre une quelconque hypothèse sur leurs effectifs réels. Pour les plus grands individus (L égale ou supérieure à 7,50 mm), la figure 44 montre que les points ($\log N, L$) sont presque tous au-dessus de la droite de régression (un certain nombre de classes toutefois, ont un effectif nul et n'ont donc pas de points représentatifs). Ces grands individus sont pratiquement tous des Lycoses du genre Orinocosa, en particulier de l'espèce O. celerierae. Il s'y ajoute de rares Euprosthénops proximus s. sp. maximus (Pisauridae) dont un seul grand exemplaire a été pris dans l'ensemble des relevés considérés. Alors que tous les individus de longueur céphalothoracique comprise entre 1,00 et 7,50 mm mesurés sont à mode de vie épigé, les plus jeunes Orinocosa y compris, les Orinocosa plus âgées acquièrent un comportement sédentaire, utilisant des trous du sol comme terriers. Si le modèle établi ci-dessus révèle une structure propre à la fraction épigée du peuplement, il est donc possible qu'il ne rende pas compte des individus à mode de vie différent. Cette hypothèse doit toutefois être émise avec prudence ; rien ne dit en effet que les densités de ces grandes araignées aient été estimées correctement. Par ailleurs le modèle log-linéaire de la structure en taille, s'il paraît empiriquement acceptable, reste à comprendre d'un point de vue théorique : la signification biologique de ce type de modèle de distribution de fréquence est à trouver.

L'analyse de la structure en taille du peuplement, si l'on considère séparément les sous-ensembles d'adultes et d'immatures, montre certaines variations de cette structure au cours du cycle saisonnier, plus prononcées dans le cas des adultes. Toutefois, ces variations ne ressortent guère dans l'ensemble du peuplement, dont la structure en taille présente une stabilité certaine, en dépit des variations de l'effectif total de la communauté.

Pour l'analyse phénologique globale, ce résultat est important : le peu-

plement ayant une structure variant peu, les biais introduits par l'imparfaite précision des méthodes de collecte ne changent pas au cours du temps, ce qui facilite évidemment les comparaisons diachroniques. Toutefois, cette stabilité de la structure en taille n'implique pas pour autant celle de la composition taxinomique : il est indispensable de voir si cette dernière varie au cours du temps et comment : l'analyse phénologique à l'échelon des familles va apporter de premiers éléments de réponse à ces questions.

B. LE CYCLE SAISONNIER DES EFFECTIFS

1. Problèmes posés par l'interprétation des résultats

Comme la précision des méthodes de récolte varie de l'une à l'autre, il est indispensable de comparer de façon critique les données fournies par les différents types de relevés utilisés, à savoir les petits relevés (1 m²) et les grands relevés (10 et 25 m²) dont le caractère complémentaire vient d'ailleurs d'être mis en évidence. Les premiers, en effet, sont d'une précision plus élevée pour l'estimation des effectifs des individus de petite taille. En revanche les araignées de grande taille, qui montrent de faibles densités, sont moins probablement capturées par les petits relevés que par les grands, ce qu'illustre fort bien la figure 41.

On se trouve donc conduit à utiliser conjointement les résultats des deux catégories de relevés. En ce qui concerne les grands prélèvements, nous avons regroupé les résultats des relevés de 10 m² et des relevés de 25 m² premiers de chaque série journalière (cf. p. 45), en raison de leur précision équivalente. Cependant, cet ensemble n'étant pas homogène en ce qui concerne les surfaces unitaires prospectées, il n'est pas possible d'en analyser les résultats à l'aide de méthodes statistiques ; nous avons donc cumulé les résultats des relevés effectués chaque mois, en les exprimant en nombre d'individus par 100 m². Par suite de leur nombre (cf. tabl. V, p. 44), les petits relevés se prêteraient davantage à l'analyse statistique des résultats, mais leur fidélité variable complique le problème : compte-tenu du but recherché, qui est de dégager les principales variations des effectifs d'Araignées au cours du cycle saisonnier, il a paru suffisant de cumuler les résultats des relevés mensuels et de les exprimer également en nombre d'individus par 100 m².

Chaque mois, grands et petits relevés étaient effectués dans une même zone de savane, quatre relevés de 1 m^2 encadrant chaque relevé de 10 m^2 . A priori, les différences dans les estimations de densité fournies par les deux catégories de prélèvements ne doivent donc pas être causées par des changements spatiaux du peuplement d'Araignées, mais traduisent bien des différences de précision. En revanche, comme il a été indiqué au début de ce chapitre, il est possible que des changements de zone de prospection entre séries de relevés fassent apparaître des variations de densité, d'un mois à l'autre, qui en réalité n'ont pas de signification temporelle.

Dans le même esprit, il faut souligner que les relevés de décembre sont faits dans une végétation particulièrement épaisse ; au contraire, les relevés de janvier, effectués aussitôt après les feux, sont bien plus faciles. Les feux provoquant une mortalité immédiate très faible (cf. chap. VI), la précision des relevés de janvier est vraisemblablement bien meilleure que celle des relevés de décembre, d'où une surestimation relative des densités.

2. Etude comparée des résultats des grands et des petits relevés

Pour chaque famille, les mâles, les femelles et les immatures ont été dénombrés séparément et leurs densités mensuelles estimées à partir des résultats des deux types de relevés. Le détail en est donné dans les annexes 2, 3, 4 et 5. La figure 45 illustre les résultats obtenus pour les huit familles les plus abondamment représentées. Dans l'ensemble, les résultats des grands et des petits relevés ne sont pas incohérents mais, dans le détail, les différences sont nombreuses, que l'on considère les adultes ou les immatures.

Les Thomisidae fournissent un exemple particulièrement commode pour apprécier la signification de ces différences, d'autant que, dans cette famille qui comprend une large majorité d'espèces de petite taille, les effets des changements de précision entre grands et petits relevés doivent être particulièrement évidents. Dans le cas des adultes, les estimations de densité restent très voisines et varient dans l'ensemble de façon à peu près parallèle. Les courbes correspondantes ne sont cependant pas systématiquement décalées, mais s'entrecroisent fréquemment, ce qui traduit des précisions de prélèvement très voisines pour les deux catégories. Ceci permet de penser que les différences entre estimations mensuelles peuvent être dues, pour une part au moins, à des variations spatiales de densité probablement liées dans ce cas à la répartition en mosaïque des individus. Dans le cas des immatures, les es-

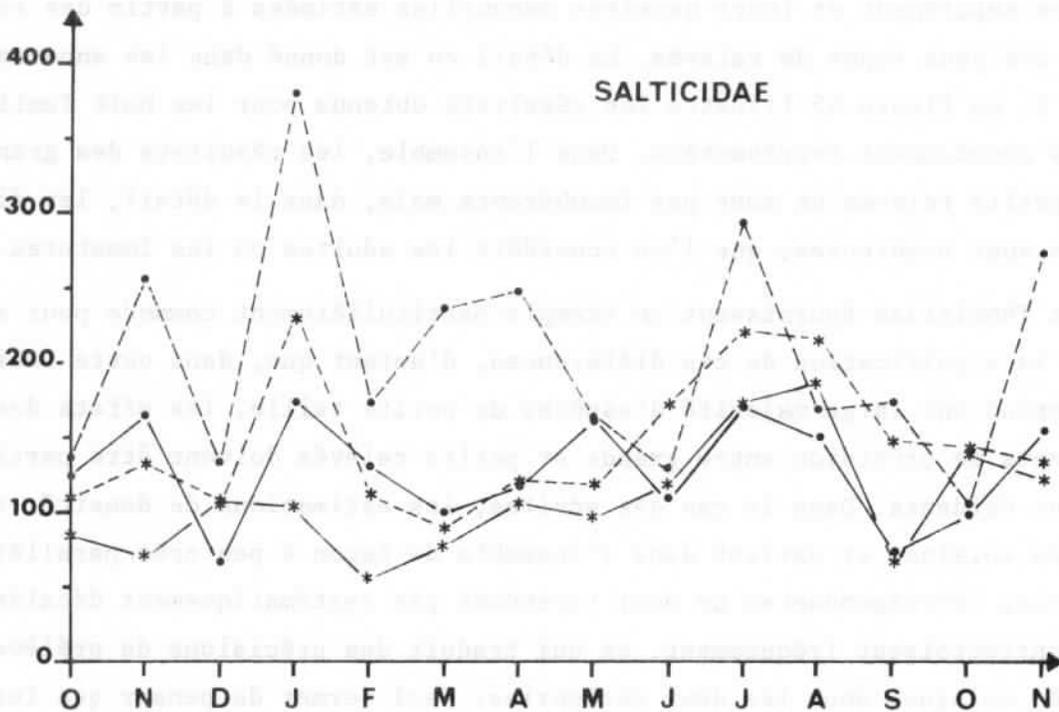
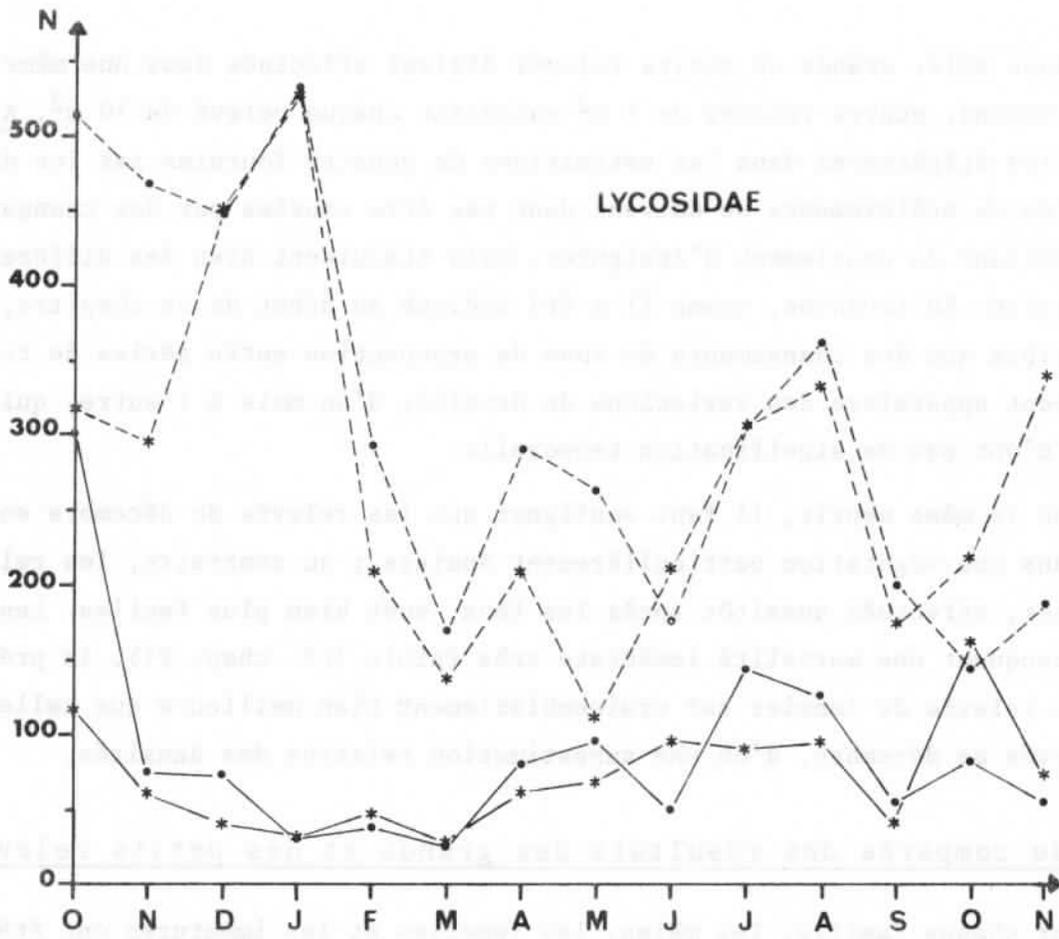


Fig. 45. Variations des effectifs N (nombre d'individus/100 m²) d'Araignées (1ère partie) au cours d'un cycle annuel en savane brûlée (octobre 1964-novembre 1965).

Relevés de 1 m² : —•— adultes ; ---•--- immatures.

Relevés de 10 m² et de 25 m² premiers de séries :

—*— adultes ; ---*--- immatures.

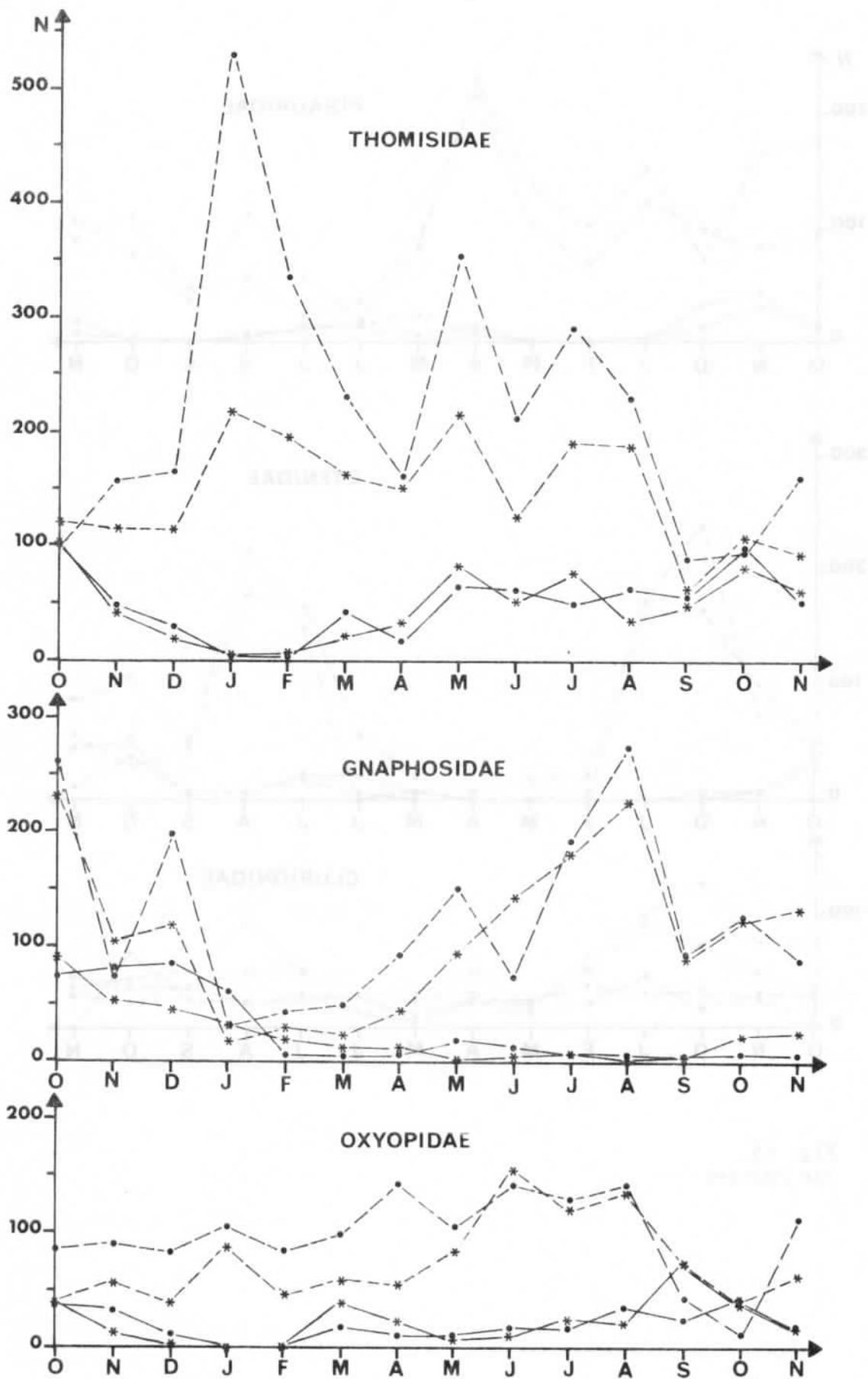


Fig. 45.
(2e partie)

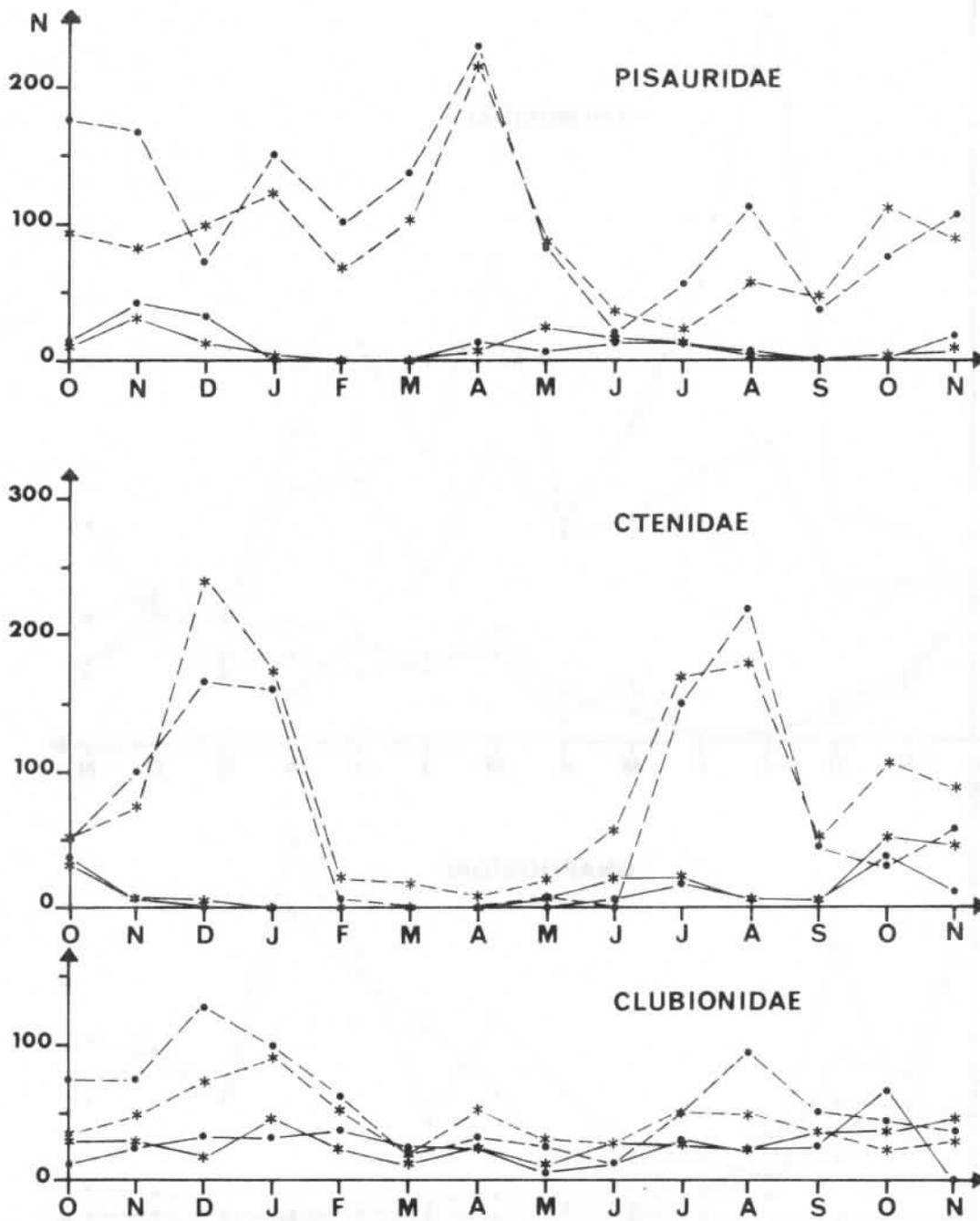


Fig. 45.
(3e partie)

timations fournies par les relevés de 1 m² sont au contraire presque toujours plus élevées que celles que donnent les grands relevés ; les variations d'un mois à l'autre conservent cependant la même allure générale : il est clair qu'ici les différences tiennent pour l'essentiel à la plus grande précision des petits relevés.

Une analyse de même type pourrait être faite pour chaque famille. L'interprétation devrait, dans ces conditions, tenir compte des observations suivantes :

- si, dans le peuplement étudié, la proportion des individus mieux récoltés dans les petits relevés est faible, les différences entre estimations de densité selon les catégories de relevés ne doivent pas être considérables ; si elles le sont, c'est qu'elles traduisent probablement des différences spatiales dues à l'organisation en mosaïque du peuplement ;

- en revanche, plus ce peuplement comprend une proportion élevée de petits individus, plus l'effet des différences de précision doit être important, masquant ainsi les différences dues à l'hétérogénéité spatiale.

Ce qu'il convient de retenir ici, au vu des graphiques, c'est que, dans leurs grandes lignes, les variations des estimations des effectifs de chaque famille présentent le plus souvent la même allure, que ces estimations soient fournies par les grands relevés ou par les petits. Il y a toutefois une gradation depuis un cas particulièrement clair comme celui des Ctenidae jusqu'à des situations bien plus confuses, comme celle des Salticidae. Il est probable que ces différences viennent pour une large part du nombre et de la diversité en taille des espèces composant chaque famille et du degré de synchronisme de leurs cycles biologiques.

3. Description des cycles saisonniers des principales familles et de l'ensemble du peuplement

Ce qui précède montre que les traits majeurs des cycles saisonniers des effectifs peuvent être déduits des résultats des grands comme des petits relevés. Il serait souhaitable, cependant, d'utiliser pour cela les meilleures estimations de densités disponibles.

Bien qu'il ne soit pas exclu a priori que tel ou tel relevé soit fait en un point de concentration exceptionnelle d'animaux et conduise à une surestimation de la densité moyenne, tout ce qui a été vu de la précision des rele-

vés montre qu'en règle générale les densités sont sous-estimées. Lorsque l'on considère le peuplement -ou une fraction de ce peuplement- en un endroit donné, à un moment déterminé, on peut donc admettre que l'estimation de sa densité la plus élevée dont on dispose est la plus proche de la réalité, constituant en quelque sorte une estimation "optimale".

En utilisant ce principe, on peut reconstituer l'évolution saisonnière des effectifs en prenant chaque mois l'estimation optimale. Ceci peut être fait, pour chaque famille, en traitant séparément les adultes et les immatures, puis les estimations ainsi obtenues de chaque fraction du peuplement sont totalisées pour avoir une estimation de l'effectif de l'ensemble. Cette procédure a été suivie en utilisant les estimations fournies par les grands et les petits relevés. On en trouvera les résultats dans les annexes 6 et 7. A partir de ces estimations optimales des effectifs mensuels de chaque famille ont été calculées des estimations optimales des fréquences mensuelles (annexe 8) dont les moyennes sur un an ont été données dans le tableau XI (p. 86) et utilisées dans le tableau XVIII (p. 109).

Une deuxième possibilité d'amélioration des estimations de densité consisterait à définir pour chaque classe de taille un coefficient de correction, sachant que plus les animaux sont petits, plus leur taux de capture est faible. Cette méthode pourrait être appliquée aux résultats des relevés de 10 m², dont tous les individus ont été mesurés et classés, par familles, en adultes et immatures. Toutefois, l'établissement de tels coefficients demande que l'on compare des résultats de relevés à des effectifs réels. Si l'on admet que les relevés de 1 m² premiers de séries journalières atteignent presque l'exhaustivité, la comparaison des estimations qu'ils donnent des effectifs par classe de taille avec celles que fournissent les relevés de 10 m² doit permettre de calculer ces coefficients (cf. annexe 1). La figure 44 montre cependant que pour les classes de longueur céphalothoracique L comprises entre 1,00 et 3,50 mm, les positions relatives des points correspondant aux relevés de 1 m² et aux relevés de 10 m² ne sont pas très régulières, ce qui augure mal de la précision des coefficients correcteurs que l'on pourrait calculer d'après ces données.

Nous avons donc choisi de fixer arbitrairement les valeurs des coefficients correcteurs pour les classes de L comprises entre 1,00 et 3,00 mm (tabl. XXXII). Nous avons en effet admis, d'après ce qui a été vu antérieurement (chap. II, p. 39), que les animaux de longueur céphalothoracique égale ou

supérieure à 3,00 mm sont pratiquement capturés à 100 %. Pour les classes comprises entre 1,00 et 1,75 mm, nous avons choisi des estimations des taux de capture volontairement basses, si l'on en juge par la comparaison des résultats des relevés de 1 m² premiers de série et de 10 m² : pour la classe 1,00-1,24 mm, par exemple, nous avons choisi 30 % de taux de capture, alors que cette comparaison indique un taux de l'ordre de 50 %. Ce choix a été fait en vue de faire ressortir artificiellement les périodes de grande abondance des petits individus. Ceci nous a paru d'autant plus utile que nous n'avons pas tenu compte des plus petites araignées (L < 1,00 mm), estimant qu'elles sont de toute façon trop mal échantillonnées pour que des calculs sur la base des quelques individus récoltés aient un sens.

TABLEAU XXXII

Taux de capture et coefficients correcteurs choisis pour estimer les densités des petites araignées de longueur céphalothoracique L comprise entre 1,00 et 3,00 mm.

L (mm)	Taux de capture	Coefficient correcteur
1,00-1,24	30 %	x 3,3
1,25-1,74	60 %	x 1,7
1,75-2,99	90 %	x 1,1

Les effectifs "corrigés" calculés à partir des résultats des relevés de 10 m² à l'aide de ces coefficients sont réunis dans les annexes 9 et 10. A titre indicatif, l'annexe 11 donne les fréquences mensuelles des familles calculées à partir de ces effectifs.

La figure 46 met en parallèle, pour les familles les plus abondantes, les résultats obtenus par les deux méthodes d'estimation qui viennent d'être exposées. Les familles y sont présentées par ordre d'importance décroissante. Cependant, nous en décrirons les phénologies en commençant par les situations les plus simples.

De ce point de vue, le cas des Ctenidae est particulièrement clair. Les adultes existent sur le terrain à deux périodes de l'année : de mai à août, avec une densité maximale en juin-juillet, et d'octobre à décembre. Ceci suggère bien évidemment l'existence de deux périodes de reproduction distinctes. C'est ce que confirme la courbe représentant l'évolution des effectifs d'im-matures, qui montrent que ceux-ci atteignent des densités élevées à deux reprises, en juillet-août et en décembre-janvier.

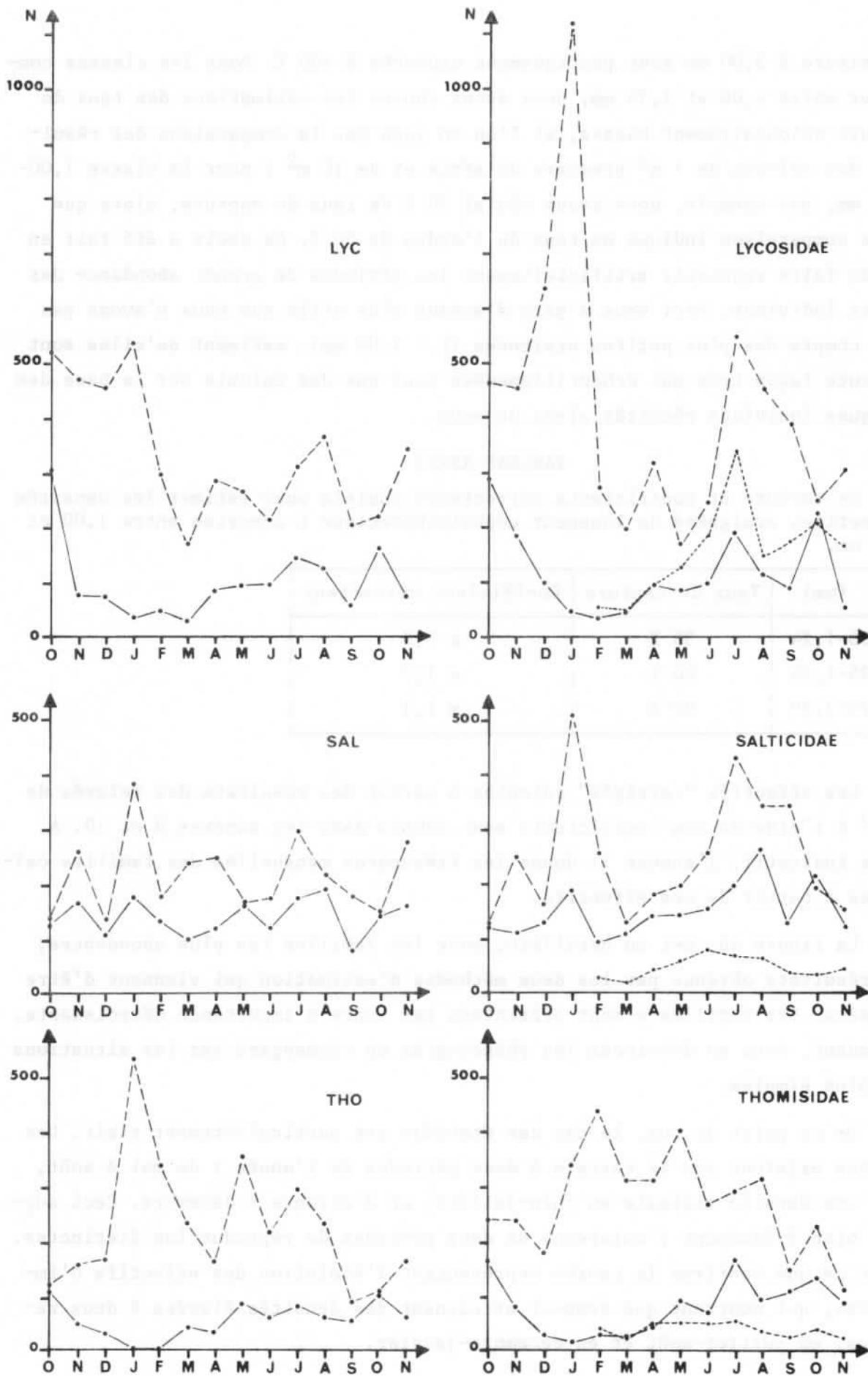


Fig. 46.
(1ère partie)

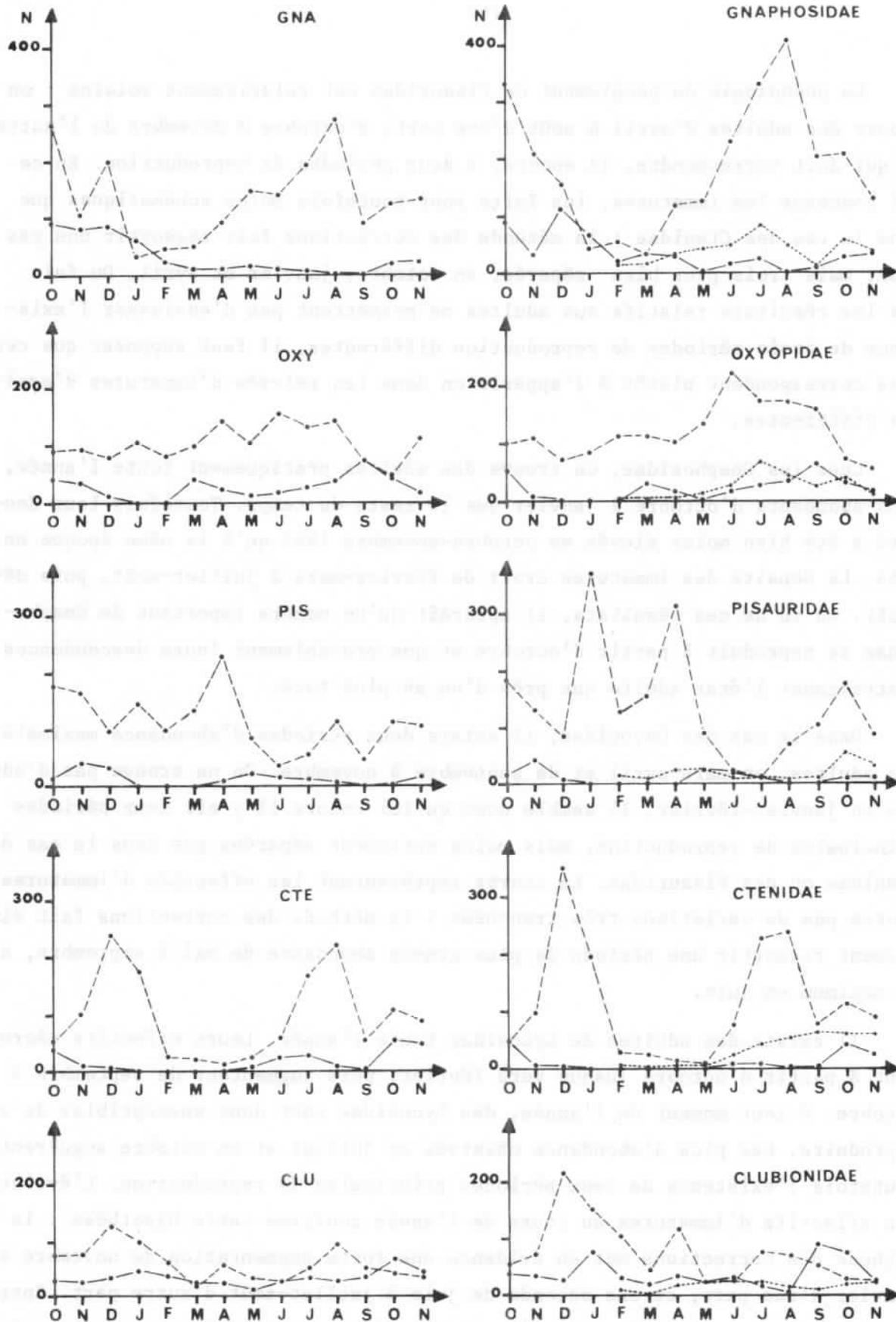


Fig. 46. Variations des effectifs N (nombre d'individus/100 m²) d'Araignées (2e partie) au cours d'un cycle annuel en savane brûlée (octobre 1964-novembre 1965). Comparaison des estimations "optimales" et des estimations "corrigées" (colonnes de gauche et de droite respectivement).

Traits pleins : effectifs des adultes ; tiretés : effectifs des immatures. En pointillé, résultats des relevés de 100 m² (1962), adultes et immatures confondus.

La phénologie du peuplement de Pisauridae est relativement voisine : on trouve des adultes d'avril à août d'une part, d'octobre à décembre de l'autre, ce qui doit correspondre, là encore, à deux périodes de reproduction. En ce qui concerne les immatures, les faits sont toutefois moins schématiques que dans le cas des Ctenidae : la méthode des corrections fait ressortir non pas deux, mais trois pics bien séparés, en octobre, janvier et avril. Du fait que les résultats relatifs aux adultes ne permettent pas d'envisager l'existence de trois périodes de reproduction différentes, il faut supposer que ces pics correspondent plutôt à l'apparition dans les relevés d'immatures d'espèces différentes.

Chez les Gnaphosidae, on trouve des adultes pratiquement toute l'année, plus abondants d'octobre à janvier que le reste du temps. Toutefois leur densité a été bien moins élevée en octobre-novembre 1965 qu'à la même époque en 1964. La densité des immatures croît de février-mars à juillet-août, puis décroît. Au vu de ces résultats, il apparaît qu'un nombre important de Gnaphosidae se reproduit à partir d'octobre et que probablement leurs descendance n'atteignent l'état adulte que près d'un an plus tard.

Dans le cas des Oxyopidae, il existe deux périodes d'abondance maximale des adultes, en mars-avril et de septembre à novembre. On ne trouve pas d'adultes en janvier-février. Il semble donc qu'ici encore il y ait deux périodes principales de reproduction, mais moins nettement séparées que dans le cas des Ctenidae ou des Pisauridae. La courbe représentant les effectifs d'immatures ne montre pas de variations très tranchées ; la méthode des corrections fait simplement ressortir une période de plus grande abondance de mai à septembre, avec un maximum en juin.

Il existe des adultes de Lycosidae toute l'année. Leurs effectifs décroissent à partir d'octobre jusque vers février, puis augmentent de septembre à octobre. A tout moment de l'année, des Lycosidae sont donc susceptibles de se reproduire. Les pics d'abondance observés en juillet et en octobre suggèrent toutefois l'existence de deux périodes principales de reproduction. L'évolution des effectifs d'immatures au cours de l'année confirme cette hypothèse : la méthode des corrections met en évidence une forte augmentation de novembre à janvier d'une part, et une seconde de juin à juillet-août d'autre part. Entre janvier et mars, les effectifs d'immatures diminuent très fortement. Les graphiques montrent en avril-mai un pic secondaire de densité d'immatures qui pose des problèmes d'interprétation sur lesquels nous reviendrons ultérieurement.

Chez les Salticidae, les adultes sont abondants toute l'année. La méthode des estimations optimales fait apparaître quatre pics de densité, en janvier, mai, août et novembre, tandis que la deuxième méthode n'en fait ressortir que trois, en janvier, en août et cette fois en octobre. Dans le cas des immatures, il existe également plusieurs pics de densité d'après les estimations optimales, ceux de janvier et de juillet étant les plus importants, ce que confirme la méthode des corrections. Il est donc possible qu'il y ait chez les Salticidae deux périodes principales de reproduction, mais les faits sont moins nets que chez les Lycosidae.

Dans le cas des Thomisidae, les effectifs d'adultes varient de façon tout-à-fait analogue à ce que l'on observe chez les Lycosidae : ils diminuent d'octobre à janvier puis augmentent jusqu'en juillet, décroissent entre juillet et août puis réaugmentent jusqu'en octobre. Il y a un léger pic en mai, comme dans le cas des Salticidae, d'après les estimations optimales. Les variations des effectifs d'immatures sont d'interprétation plus difficile que dans le cas des familles précédentes : les graphiques montrent trois ou quatre pics selon la méthode considérée, mais la méthode des corrections n'en accentue aucun particulièrement.

La famille des Clubionidae comprend des espèces à faibles densités et dont plusieurs sont de petite ou même de très petite taille puisque la longueur céphalothoracique, chez les adultes de certaines d'entre elles, reste inférieure à 1,00 mm. Cette famille a donc été très certainement mal échantillonnée. Les effectifs d'adultes sont particulièrement faibles de février jusqu'en août. Les immatures sont surtout abondants en décembre-janvier, en avril et en juillet-août.

A titre comparatif, les variations des effectifs globaux des familles déduites des relevés de 100 m² (voir annexe 12) ont été représentées sur les graphiques de la figure 46. Elles apparaissent le plus souvent comme un compromis entre les variations des effectifs des adultes et des immatures observées à l'aide de relevés plus précis ; en outre, elles sont en général considérablement amorties. L'influence de la précision des techniques de récolte est bien illustrée par la figure 47 qui compare, pour l'ensemble du peuplement, les résultats de la méthode des corrections, ceux de la méthode des estimations optimales, ceux de l'ensemble des relevés de 25 m² et enfin ceux des relevés de 100 m² : les méthodes les moins précises, on le voit, conduisent évidemment à d'importantes sous-estimations des densités et entraînent une réduction de



Fig. 47. Comparaison des variations en savane brûlée des effectifs N (nombre d'individus/100 m²) d'Araignées estimées selon différentes méthodes :

- : estimations "corrigées"
- - - : estimations "optimales"
- · - · - : résultats de l'ensemble des relevés de 25 m²
- · · · · : résultats des relevés de 100 m² (1962)

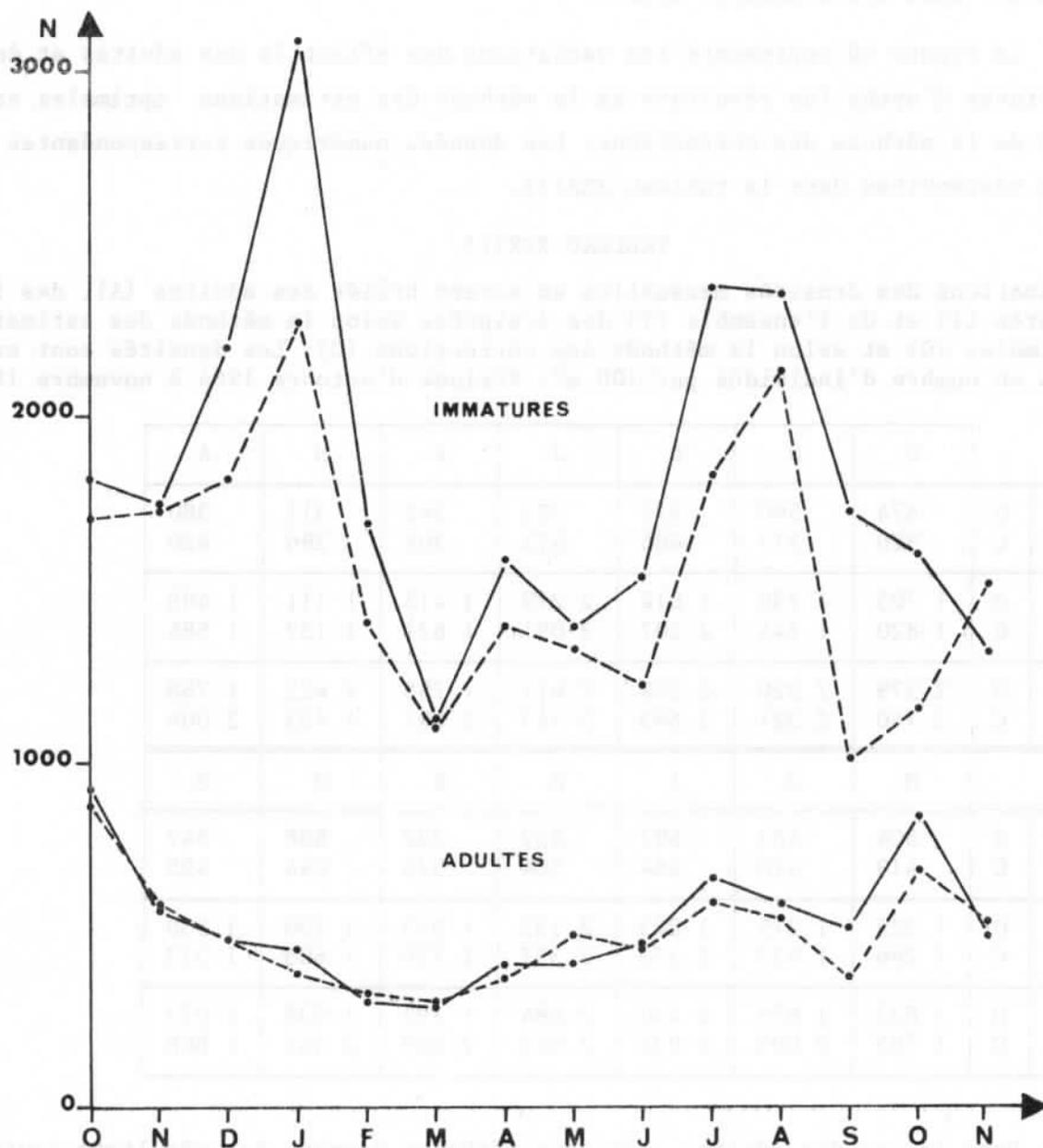


Fig. 48. Variations des effectifs N (nombre d'individus/100 m²) des adultes et des immatures d'Araignées au cours d'un cycle annuel en savane brûlée (octobre 1964-novembre 1965). Comparaison des estimations "optimales" (tiretés) et des estimations "corrigées" (traits pleins).

l'amplitude des variations, sans pour autant déformer totalement les faits, du moins dans leurs grandes lignes.

La figure 48 représente les variations des effectifs des adultes et des immatures d'après les résultats de la méthode des estimations optimales et ceux de la méthode des corrections. Les données numériques correspondantes sont rassemblées dans le tableau XXXIII.

TABLEAU XXXIII

Estimations des densités mensuelles en savane brûlée des adultes (A), des immatures (I) et de l'ensemble (T) des Araignées selon la méthode des estimations optimales (O) et selon la méthode des corrections (C). Les densités sont exprimées en nombre d'individus par 100 m². Période d'octobre 1964 à novembre 1965.

		O	N	D	J	F	M	A
A	O	874	590	477	392	342	311	380
	C	920	577	486	472	306	296	420
I	O	1 705	1 730	1 812	2 279	1 413	1 111	1 408
	C	1 820	1 744	2 207	3 091	1 671	1 137	1 586
T	O	2 579	2 320	2 289	2 671	1 755	1 422	1 788
	C	2 740	2 321	2 693	3 563	2 001	1 433	2 006
		M	J	J	A	S	O	N
A	O	504	463	597	552	380	688	547
	C	419	470	664	584	523	844	495
I	O	1 329	1 215	1 843	2 132	1 013	1 150	1 530
	C	1 286	1 537	2 371	2 357	1 726	1 603	1 313
T	O	1 833	1 678	2 440	2 684	1 393	1 838	2 077
	C	1 705	2 005	3 035	2 941	2 249	2 447	1 808

Dans le cas des adultes, les deux méthodes donnent des résultats tout-à-fait cohérents. Les effectifs diminuent régulièrement d'octobre à mars, sans réduction brutale après les feux de janvier. Ils croissent lentement jusqu'en juillet, diminuent de nouveau puis réaugmentent entre septembre et octobre. Bien que dans l'ensemble les variations des effectifs d'adultes soient très progressives, les deux périodes principales de reproduction notées à propos de plusieurs familles ressortent à l'échelle du peuplement entier, signalées par les maximums de densité de juillet et d'octobre.

En ce qui concerne les immatures, les résultats des deux méthodes sont concordants, sauf entre septembre et novembre 1965. Deux maximums d'effectifs

en janvier et en juillet-août témoignent de l'existence de deux phases principales de production d'immatures correspondant de toute évidence aux périodes de reproduction évoquées plus haut.

Les graphiques montrent un pic secondaire, en avril-mai, qui peut aussi témoigner de l'éclosion récente de jeunes de diverses espèces. Certains arguments qui seront développés à propos des biomasses suggèrent cependant que les relevés ont été faits à cette époque dans une zone de concentration d'animaux, de sorte que ce pic ne traduit peut-être pas un phénomène véritablement démographique.

Selon la méthode des estimations optimales, les effectifs d'immatures croissent entre septembre et novembre 1965, alors qu'ils diminuent d'après la méthode des corrections. Les différentes catégories de relevés pour cette période, ainsi que pour octobre et novembre 1964 donnent pour estimations :

	OCT 64	NOV 64	SEP 65	OCT 65	NOV 65
petits relevés	1 663	1 700	950	819	1 263
grands relevés	1 200	1 401	840	1 112	1 211
relevés de 10 m ² seuls	1 195	1 180	1 020	1 025	970

Les petits relevés comme les grands mettent en évidence une augmentation des effectifs d'immatures entre octobre et novembre. Il est donc logique que les estimations optimales fassent ressortir cette augmentation.

La méthode des corrections a été appliquée aux résultats des seuls relevés de 10 m², or ceux-ci donnent des estimations plus basses en novembre qu'en octobre, ou peu différentes. Comme le montre la figure 43, la proportion de petits individus capturés en novembre 1965 est nettement plus faible qu'en octobre, ce qui explique que les corrections conduisent à une densité estimée bien moins élevée en novembre qu'en octobre. On ne peut malheureusement pas savoir si les différences dans les distributions de tailles observées entre un ou deux mois sont le fait d'un changement de précision des relevés ou s'il s'agit d'un phénomène réel. Toutefois la première hypothèse est d'autant plus plausible qu'il n'y a pas de différences aussi marquées, en octobre et novembre 1964, entre les proportions des immatures de petite taille.

On peut donc admettre que l'augmentation des effectifs d'immatures entre octobre et novembre est le phénomène le plus vraisemblable, dans la mesure où il s'observe en 1964 comme en 1965, aussi bien avec les petits relevés qu'avec les grands.

En conclusion, la phénologie de l'ensemble du peuplement apparaît nette dans ses grandes lignes, bien que les variations observées à l'échelon des familles soient relativement diverses : le caractère biphasique du cycle saisonnier des effectifs peut être considéré comme certain. L'analyse qui vient d'être faite ne permet toutefois pas de saisir la signification de tous les changements d'effectifs observés d'un mois à l'autre. Même des faits majeurs, comme l'existence de deux périodes principales de reproduction, ne pourront faire l'objet d'une interprétation qu'après la caractérisation des cycles biologiques des espèces : rien ne prouve en effet que les adultes se reproduisant en octobre sont nés de parents qui se sont reproduits en juillet.

C. LES VARIATIONS SAISONNIERES DES BIOMASSES

1. Méthodes d'estimation des biomasses

Dans le chapitre II, nous avons montré qu'il était possible d'estimer le poids frais de chaque araignée récoltée à partir de la mesure de sa longueur céphalothoracique. Des tables de correspondance entre longueur céphalothoracique et poids frais ont été établies pour chacun des groupes de familles mis en évidence au chapitre II (annexes 14, 15 et 16).

Les longueurs céphalothoraciques de tous les individus récoltés dans les relevés de 10 m² ayant été mesurées, il est possible de calculer la biomasse de chaque échantillon, ainsi que les fractions correspondant aux adultes et aux immatures de chaque famille. Nous désignerons par la suite cette méthode par l'expression "méthode par calcul direct". Les résultats obtenus sont réunis dans les annexes 18, 19 et 20.

Les échantillons provenant des relevés de 10 m² ayant servi à établir des estimations corrigées des effectifs de chaque classe de taille, il a paru intéressant de voir l'incidence des corrections introduites sur l'estimation des biomasses. Pour chaque classe de longueur céphalothoracique, nous avons donc calculé un poids frais individuel moyen en distinguant évidemment les groupes de familles évoqués ci-dessus. Ces poids moyens sont donnés dans les tables de l'annexe 17. Disposant pour chaque famille, par classes de taille, des estimations corrigées des effectifs des adultes et des immatures, il est alors facile de calculer les biomasses correspondantes. Nous désignerons par la suite cette méthode par l'expression "méthode par calcul indirect". Les résultats en

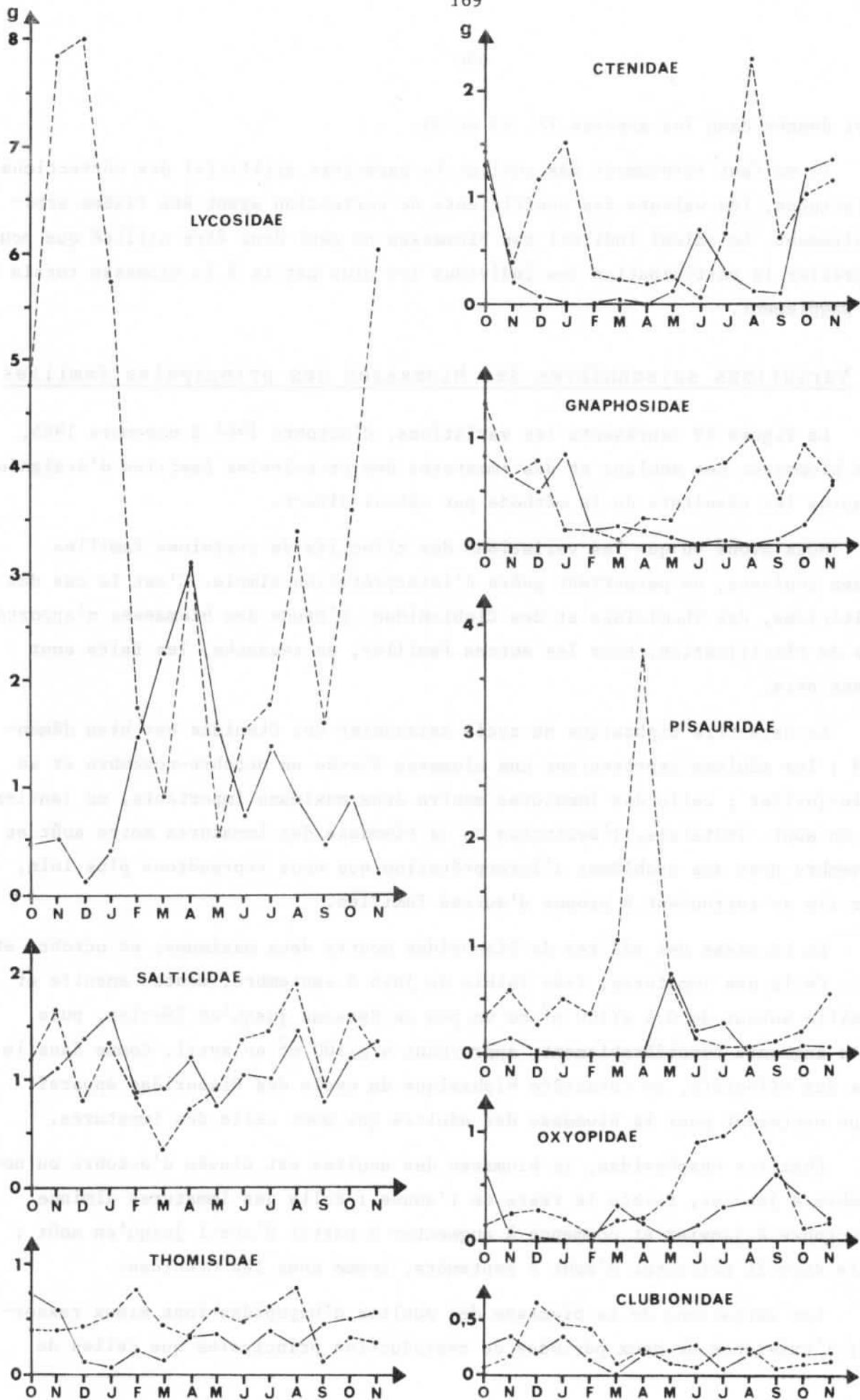


Fig. 49. Variations des biomasses, en g/100 m² (poids frais), des familles d'Araignées, au cours d'un cycle annuel en savane brûlée (octobre 1964-novembre 1965). Adultes en trait plein, immatures en tiretés.

sont donnés dans les annexes 21, 22 et 23.

Il ne faut évidemment pas oublier le caractère artificiel des corrections effectuées, les valeurs des coefficients de correction ayant été fixées arbitrairement. Le calcul indirect des biomasses ne peut donc être utilisé que pour apprécier la participation des individus les plus petits à la biomasse totale du peuplement.

2. Variations saisonnières des biomasses des principales familles

La figure 49 représente les variations, d'octobre 1964 à novembre 1965, des biomasses des adultes et des immatures des principales familles d'Araignées d'après les résultats de la méthode par calcul direct.

Nous avons vu que les variations des effectifs de certaines familles, assez confuses, ne permettent guère d'interprétation simple. C'est le cas des Salticidae, des Thomisidae et des Clubionidae. L'étude des biomasses n'apporte pas de clarification. Pour les autres familles, en revanche, les faits sont assez nets.

Le caractère biphasique du cycle saisonnier des Ctenidae est bien démontré : les adultes représentent une biomasse élevée en octobre-novembre et en juin-juillet ; celle des immatures montre deux maximums importants, en janvier et en août. Toutefois, l'évolution de la biomasse des immatures entre août et novembre pose des problèmes d'interprétation que nous reprendrons plus loin, car ils se retrouvent à propos d'autres familles.

La biomasse des adultes de Pisauridae montre deux maximums, en octobre et mai. Celle des immatures, très faible de juin à septembre, monte ensuite et oscille autour de $0,5 \text{ g}/100 \text{ m}^2$ ou un peu en dessous jusqu'en février, puis elle augmente considérablement, approchant $4 \text{ g}/100 \text{ m}^2$ en avril. Comme dans le cas des effectifs, le caractère biphasique du cycle des Pisauridae apparaît plus nettement pour la biomasse des adultes que pour celle des immatures.

Chez les Gnaphosidae, la biomasse des adultes est élevée d'octobre ou novembre à janvier, faible le reste de l'année ; celle des immatures diminue d'octobre à janvier et commence à augmenter à partir d'avril jusqu'en août ; elle décroît nettement d'août à septembre, comme chez les Ctenidae.

Les variations de la biomasse des adultes d'Oxyopidae font mieux ressortir l'existence de deux périodes de reproduction principales que celles de

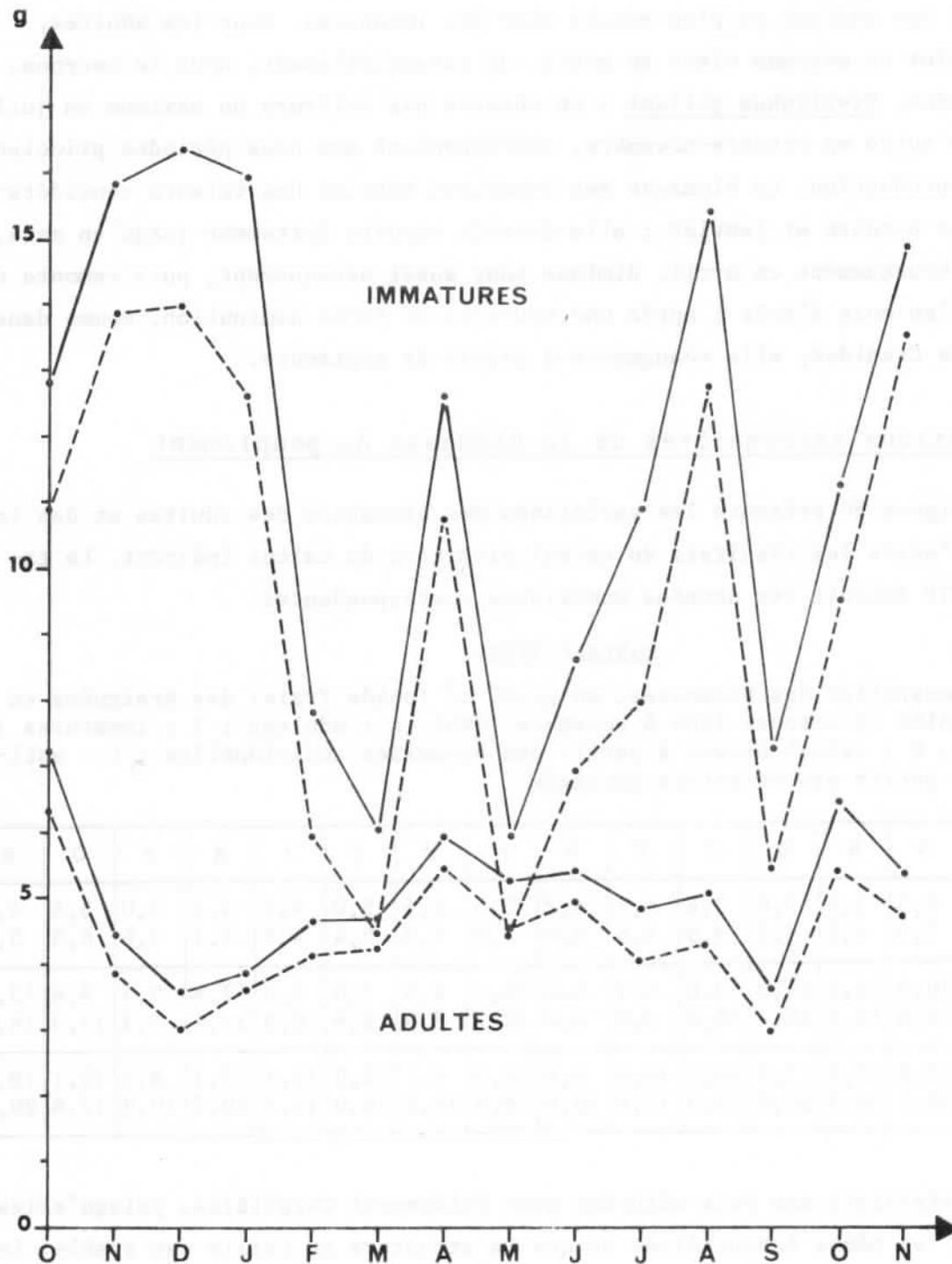


Fig. 50. Variations des biomasses, en g/100 m² (poids frais), des adultes et des immatures d'Araignées au cours d'un cycle annuel en savane brûlée (octobre 1964-novembre 1965). Estimation par calcul direct (tiretés) et à partir des effectifs "corrigés" (trait plein).

leurs effectifs : on observe deux maximums nets, en mars et en septembre. Les variations de la biomasse des immatures sont décalées par rapport à celles des adultes.

Chez les Lycosidae, les variations de la biomasse ont une grande amplitude chez les adultes et plus encore chez les immatures. Pour les adultes, elle atteint un maximum élevé en avril, dû essentiellement, nous le verrons, à une espèce, Brevilabus gilloni ; on observe par ailleurs un maximum en juillet et un autre en octobre-novembre, correspondant aux deux périodes principales de reproduction. La biomasse des immatures atteint des valeurs considérables entre octobre et janvier ; elle décroît ensuite fortement jusqu'en mars, augmente brusquement en avril, diminue tout aussi brusquement, puis remonte de mai jusqu'au mois d'août ; après une nouvelle et forte diminution, comme dans le cas des Ctenidae, elle réaugmente à partir de septembre.

3. Variations saisonnières de la biomasse du peuplement

La figure 50 présente les variations des biomasses des adultes et des immatures d'après les résultats du calcul direct et du calcul indirect. Le tableau XXXIV fournit les données numériques correspondantes.

TABLEAU XXXIV

Valeurs mensuelles des biomasses, en g/100 m² (poids frais) des Araignées en savane brûlée (d'octobre 1964 à novembre 1965). A : adultes ; I : immatures ; T : total. D : calcul direct à partir des biomasses individuelles ; C : estimations à partir des effectifs corrigés.

		O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N
A	D	6,3	3,9	3,0	3,6	4,1	4,2	5,5	4,6	5,0	4,1	4,3	3,0	5,5	4,8
	C	7,3	4,5	3,6	3,9	4,6	4,6	5,9	5,3	5,4	4,8	5,1	3,6	6,5	5,4
I	D	10,9	13,9	14,0	12,6	5,9	4,4	10,7	4,5	7,0	8,0	12,8	5,5	9,6	13,6
	C	12,8	15,8	16,4	16,0	7,8	6,0	12,7	5,9	8,6	10,9	15,4	7,3	11,3	14,9
T	D	17,2	17,8	17,0	16,2	10,0	8,6	16,2	9,1	12,0	12,1	17,1	8,5	15,1	18,4
	C	20,1	20,3	20,0	19,9	12,4	10,6	18,6	11,2	14,0	15,7	20,5	10,9	17,8	20,3

Les résultats des deux méthodes sont évidemment parallèles, puisqu'elles utilisent les mêmes échantillons et que la structure en taille est stable. Le fait intéressant est qu'en moyenne les estimations par calcul direct sont de 16 % moins élevées que les estimations par calcul indirect : ceci donne un ordre de grandeur de la sous-estimation des biomasses résultant du mauvais échantillonnage des petits individus.

En avril les densités d'immatures sont un peu plus élevées qu'en mars et en mai et ceci est vrai pour plusieurs familles. En revanche la biomasse des adultes atteint un maximum en avril, dû surtout aux Lycosidae, mais qui ne représente qu'un accroissement de moins de 50 % de la biomasse par rapport à mars. La biomasse des immatures récoltés en avril représente au contraire plus du double des valeurs estimées en mars et en mai. L'analyse au niveau individuel montre que ceci résulte de la présence dans les échantillons de quelques araignées d'assez grande taille.

Il s'agit tout d'abord d'immatures de Afropisaura valida (Pisauridae), trouvés en avril à raison de 3,5 individus par relevé de 10 m² au lieu de 1,9 en mars et 0,8 en mai ; à eux seuls, ils représentent 2,7 g/100 m², soit un excédent de 1,8 g par rapport à la biomasse de cette espèce en mars ou en mai. Les relevés d'avril contiennent des immatures de Lycosidae qui pèsent en moyenne 15,1 mg chacun, contre 7,5 mg et 5,6 mg pour les immatures récoltés en mars et mai respectivement ; de plus ils ont été collectés à raison de 20 environ par relevé de 10 m² en avril, au lieu de 12,5 en mars et 10 en mai, représentant ainsi plus de 2 g/100 m² d'excédent par rapport aux biomasses d'immatures de Lycosidae en mars et en mai. Enfin, deux gros immatures de Paraneus cyrtoscapus (Araneidae) ont été capturés en avril, pesant à eux deux 480 mg, soit 1,2 g/100 m².

La seule étude de l'effectif des immatures aurait pu faire croire que le maximum secondaire observé en avril correspondait à un recrutement d'individus récemment éclos. L'analyse de la biomasse montre qu'il s'agit plus vraisemblablement d'une concentration locale d'animaux concernant de grandes araignées tout autant que des petites. L'accroissement apparent des effectifs et des biomasses entre mars et avril résulterait ainsi d'un "effet spatial" tel que ceux que nous avons évoqués en introduction.

A priori, les minimums de densité et de biomasse des immatures observés en septembre peuvent paraître normaux, dans la mesure où, entre août et septembre s'observe une évolution parallèle à celle qui a lieu entre janvier et février : dans les deux cas, à la suite d'une importante période de reproduction, les effectifs d'immatures passent par un maximum puis décroissent du fait à la fois de la mortalité et du passage de certains individus à l'état adulte. Cependant, nous avons signalé que, dans quelques cas, la diminution en septembre des effectifs et des biomasses d'immatures semble difficile à interpréter. Nous verrons ultérieurement, notamment à propos d'espèces monovoltines,

que cette baisse d'effectifs ne peut être interprétée comme la résultante d'évènements démographiques, à moins d'invoquer des émigrations compensées ultérieurement par des immigrations, phénomènes dont on n'a pas la moindre preuve.

Si, par conséquent, la diminution des effectifs d'immatrices entre août et octobre est probablement réelle à l'échelle du peuplement, il est possible qu'ici encore un effet spatial ait accentué artificiellement le phénomène, pour peu que les relevés de septembre aient été faits dans une zone où certaines espèces n'avaient pas le même niveau de densité que dans les zones prospectées en août et octobre.

Les méthodes utilisées pour estimer les biomasses donnent des résultats comparables à ceux qu'on obtient Y. et D. GILLON (1967b) par pesée directe des échantillons après leur collecte. Celle-ci cependant, conduit facilement à une sous-estimation des biomasses en raison du dessèchement des animaux intervenant entre leur mort et le moment de la pesée ; selon Y. et D. GILLON, la perte de poids qui en résulte n'excéderait pas 10 %. D'après leurs résultats, la biomasse moyenne du peuplement calculée sur 12 mois (octobre 1964-septembre 1965) est de l'ordre de 11,7 g/100 m². Pour la même période, nous obtenons une biomasse moyenne de 13,5 g/100 m² par la méthode du calcul direct : la pesée directe conduirait donc à une sous-estimation d'environ 13 %, du même ordre de grandeur que celle qui est suggérée par Y. et D. GILLON. Cependant, cette sous-estimation due au dessèchement des animaux s'ajoute à celle qui découle du mauvais échantillonnage des petits individus. D'après la méthode par calcul indirect, la biomasse moyenne du peuplement, pour la période octobre 1964-septembre 1965, est de 16,2 g/100 m² : la pesée directe conduirait cette fois à une sous-estimation de près de 28 %, ce qui montre bien l'importance des petits individus dans l'ensemble du peuplement.

CONCLUSIONS

Dans cette étude d'un cycle saisonnier du peuplement d'Araignées de savane brûlée, la possibilité de tirer des conclusions très précises a été limitée pour deux raisons. En premier lieu, l'analyse n'a pas porté sur les espèces, de sorte qu'il n'est pas possible d'interpréter en détail les phénomènes observés au niveau familial. En second lieu, les estimations obtenues ne rendent pas nécessairement compte de véritables phénomènes temporels dans la mesure où interfèrent avec ceux-ci des biais dus à la nature même des méthodes employées et

à l'hétérogénéité spatiale des zones où les échantillons ont été prélevés.

En dépit de ces difficultés, quelques faits importants ont été dégagés. Le résultat le plus inattendu est sans doute le caractère stable de la structure en taille du peuplement : décelable déjà à l'échelle d'échantillons de 10 m², cette constance de la distribution des tailles dans la communauté est vraisemblablement plus évidente lorsque l'on considère les animaux répartis sur de plus grandes surfaces. Ce fait est d'interprétation difficile. Il est possible qu'une telle structure reflète l'organisation trophique de la communauté : dans la mesure où les Araignées sont généralement éclectiques vis-à-vis de la nature de leurs proies, la taille de chacune doit déterminer en grande partie son régime alimentaire ; la répartition de leurs effectifs en fonction de la taille individuelle traduirait alors une adaptation à la distribution en tailles des proies et peut-être aussi l'optimisation des conditions de coexistence de prédateurs susceptibles d'entrer en compétition.

La stabilité de la structure en taille a évidemment pour conséquence un remarquable parallélisme des variations de l'effectif et de la biomasse du peuplement. Celles-ci présentent un cycle saisonnier nettement biphasique. Même s'il existe à toute époque de l'année des araignées adultes susceptibles de se reproduire, il n'en est pas moins vrai qu'il existe deux périodes principales de reproduction. L'une se situe vers la fin de la grande saison des pluies (juin-août), l'autre à la fin de la petite saison des pluies (octobre-novembre).

Au début de la saison sèche, le peuplement comprend un grand nombre d'immatures, tandis que celui des adultes commence à décroître. Après janvier, les effectifs diminuent considérablement, peut-être en raison des modifications du milieu provoquées par le passage des feux de brousse. Toutefois cette diminution concerne surtout les immatures, la réduction du nombre des adultes ne paraissant pas accélérée à la suite des feux ; c'est pourquoi il n'est pas certain que la mortalité des immatures soit fortement accentuée à la suite de la destruction du couvert herbacé. Nous reviendrons sur ce problème dans le chapitre suivant.

Tandis que commence la saison des pluies et que le tapis végétal se reconstitue, la densité des Araignées augmente, qu'il s'agisse des adultes ou des immatures. Pour les premiers, ceci résulte vraisemblablement du fait que de jeunes araignées atteignent la maturité vers avril-mai ; pour les seconds, l'accroissement de leur nombre est sans doute le résultat de la reproduction

des espèces se trouvant à l'état adulte entre décembre-janvier et mars-avril, puis de celles qui se reproduisent dès le début de la saison des pluies. C'est en juin, juillet et août que les adultes reproducteurs sont les plus nombreux, tandis que les immatures atteignent leur densité maximale en juillet-août.

Les relevés de septembre révèlent un peuplement globalement moins nombreux qu'en août et qu'en octobre. De fait, les adultes sont moins abondants et l'on observe une diminution importante des effectifs des immatures entre août et septembre. Nous avons évoqué la possibilité que les estimations d'effectifs et de biomasses fournies par ces relevés soient anormalement basses, compte tenu de l'état du peuplement observé en août et en octobre : peut-être ces relevés ont-ils été faits dans une zone un peu moins peuplée, mais cela reste hypothétique. Notons que les relevés de 1962, faits dans une zone de savanes à *Andropogonées*, mettent aussi en évidence une diminution des effectifs entre juillet et septembre.

D'octobre à janvier, la biomasse du peuplement, estimée par la méthode du calcul direct, est de l'ordre de 15 à 18 g/100 m² en poids frais, soit environ 4,4 à 5,2 g/100 m² en poids sec. Il s'agit, rappelons-le, d'estimations qui ne prennent pas en compte les très petits individus, non plus d'ailleurs que les pontes. Après janvier, la biomasse diminue presque de moitié : ceci n'est pas le fait d'une disparition sélective des araignées en fonction de leur taille, puisque leur distribution en tailles ne change pas.

A partir de mai, la biomasse augmente et atteint 17 g/100 m² en août. La biomasse très faible observée en septembre 1965, liée évidemment au petit nombre d'individus récolté se comprend mal. En effet, les mois suivants, elle est à nouveau assez élevée (15,1 g/100 m² en octobre, 18,4 g/100 m² en novembre) ; or, si la valeur de la biomasse du peuplement traduit son ajustement global aux disponibilités trophiques du milieu, on voit mal ce qui changerait de ce point de vue, entre août et septembre, alors que les nombres de diverses proies potentielles varient peu ou même augmentent à cette époque, dans le cas des Diptères notamment (Y. et D. GILLON, 1967b). Encore une fois, les données relatives au mois de septembre 1965 soulèvent des questions auxquelles il est malheureusement impossible de répondre de façon satisfaisante.

Il est évident qu'on ne peut tirer de conclusions définitives de l'étude d'un seul cycle annuel, d'autant que l'état du peuplement en octobre et novembre 1965 diffère en partie de celui qui a été observé à la même époque en 1964 : plusieurs familles montrent des densités différentes, comme les Lyco-

sidae, les Gnaphosidae et les Pisauridae par exemple : s'agit-il de différences interannuelles traduisant une certaine plasticité du peuplement ? Il est important de souligner que les résultats obtenus en 1962 dans un autre type de savane avec de très grands relevés (100 m²) montrent une cohérence acceptable avec les résultats obtenus en 1964-1965, malgré leur moindre précision. Il est donc certain que, dans ses grandes lignes, le cycle saisonnier d'un peuplement de savane brûlée est stable, du moins à notre échelle d'observation. L'analyse faite au simple échelon des familles montre qu'au cours de ce cycle, la composition du peuplement se modifie, car elles n'ont pas toutes la même phénologie. C'est évidemment à l'échelon des espèces, en étudiant leurs cycles biologiques, que ce phénomène sera le plus intéressant à aborder.

Même si la composition du peuplement varie ainsi au cours du temps, il n'est pas inutile, au terme de ce chapitre, d'en faire ressortir les caractéristiques moyennes. Le tableau XXXV présente, par familles, les valeurs moyennes des effectifs et des biomasses correspondant à un cycle annuel (octobre 1964-septembre 1965). L'importance des Lycosidae et des Salticidae y apparaît clairement, que l'on considère les effectifs ou les biomasses ; il faut noter aussi que les Ctenidae, qui ne viennent qu'au septième rang pour les effectifs, se situent au troisième pour les biomasses.

TABLEAU XXXV

Valeurs moyennes des effectifs et des biomasses mensuels des Araignées, en savane brûlée, pour la période octobre 1964-septembre 1965.

Familles	Effectif mensuel moyen (ind./100 m ²)	%	Rang	Biomasse mensuelle moyenne (g/100 m ²)	%	Rang
Lycosidae	434	21,0	1	4,55	33,8	1
Salticidae	352	17,0	2	2,24	16,6	2
Thomisidae	293	14,2	3	0,85	6,3	4
Gnaphosidae	173	8,4	4	0,83	6,2	5
Oxyopidae	136	6,6	5	0,68	5,0	7
Pisauridae	130	6,3	6	0,79	5,9	6
Ctenidae	105	5,1	7	1,01	7,5	3
Clubionidae	94	4,5	8	0,46	3,4	9 ex
Araneidae	62	3,0	9	0,49	3,6	8
Dysderidae	61	2,9	10	0,36	2,7	11
Palpimanidae	43	2,1	11	0,19	1,4	13
Sparassidae	38	1,8	12 ex	0,46	3,4	9 ex
Scytodidae	37	1,8	12 ex	0,11	0,8	14
Zodariidae	35	1,7	14	0,31	2,3	12
Autres familles	76	3,7	-	0,15	1,1	-
Total	2 069	100 %	-	13,48	100 %	-

Au total, le peuplement comprend en moyenne environ 2 000 individus par 100 m², pesant à peu près 13,5 g en poids frais (selon la méthode du calcul direct).

Le tableau XXXVI présente les distributions des effectifs et des biomasses dans ce peuplement moyen en fonction de la taille individuelle. Les effectifs ont été calculés à l'aide de la relation :

$$N_i = k e^{-1,44 L_i}$$

En sachant que pour $k = 1$, $\sum_{i=1,12}^{i=7,37} N_i = 0,6593$, on calcule k de façon que $\sum N_i = 2\ 000$, soit $k = 3\ 034$.

TABLEAU XXXVI

Distributions des effectifs et des biomasses par tailles dans un peuplement moyen de 2 000 araignées par 100 m², en savane brûlée.

Longueur céphalothoracique, en mm	Effectif ind./100 m ²	Biomasse individuelle moyenne mg	Biomasse mg/100 m ²
1,00-1,24	604,8	1,2	725,8
1,25-1,49	421,9	2,2	928,2
1,50-1,74	294,4	3,5	1 030,4
1,75-1,99	205,4	5,4	1 109,2
2,00-2,24	143,3	7,9	1 132,1
2,25-2,49	100,0	11,2	1 120,0
2,50-2,74	69,7	15,1	1 052,5
2,75-2,99	48,5	19,9	965,2
3,00-3,24	34,0	26,0	884,0
3,25-3,49	23,7	33,0	782,1
3,50-3,74	16,5	40,0	660,0
3,75-3,99	11,5	49,0	563,5
4,00-4,24	8,0	60,0	480,0
4,25-4,49	5,6	71,0	397,6
4,50-4,74	3,9	84,0	327,6
4,75-4,99	2,7	101,0	272,7
5,00-5,24	1,9	115,0	218,5
5,25-5,49	1,3	130,0	169,0
5,50-5,74	0,9	150,0	135,0
5,75-5,99	0,6	170,0	102,0
6,00-6,24	0,5	195,0	97,5
6,25-6,49	0,3	225,0	67,5
6,50-6,74	0,2	250,0	50,0
6,75-6,99	0,2	275,0	55,0
7,00-7,24	0,1	310,0	31,0
7,25-7,49	0,1	345,0	34,5
Total	2 000,0	-	13 390,9

Les biomasses ont été calculées en utilisant les biomasses individuelles moyennes établies pour les Lycosidae, Salticidae, Ctenidae, etc. (annexe 17A), considérant que les familles pour lesquelles ces biomasses sont valables représentent plus de 85 % de la biomasse totale du peuplement. Le calcul donne, pour 2 000 individus, une biomasse de 13,4 g, valeur très voisine de la valeur moyenne trouvée pour la période d'octobre 1964 à septembre 1965.

Le tableau XXXVII fait ressortir de façon plus synthétique les distributions des effectifs et des biomasses en fonction des tailles. Si l'on se souvient que seules les araignées de longueur céphalothoracique égale ou supérieure à 3 mm sont collectées pratiquement à 100 %, on constate que les méthodes utilisées ne sont totalement efficaces que pour un peu moins de 6 % du nombre des individus et pour environ 40 % de la biomasse du peuplement.

TABLEAU XXXVII

Distributions, en %, des effectifs N et des biomasses B des Araignées de savane brûlée, par classes de longueur céphalothoracique (L, en mm).

L	N	B
1,00 - 1,99	76,3	28,3
2,00 - 2,99	18,1	31,8
3,00 - 3,99	4,3	21,6
4,00 - 4,99	1,0	11,1
5,00 - 5,99	0,2	4,8
L > 6,00	0,1	2,4

A condition d'en soumettre les résultats à une critique détaillée, les méthodes utilisées permettent cependant -malgré leurs défauts- de faire ressortir les traits principaux de la structure du peuplement et de son cycle saisonnier. En cela, elles ont satisfait aux fins qui leur étaient assignées.

CHAPITRE VI

L'ADAPTATION DES PEUPELEMENTS AUX FEUX DE BROUSSE

PAR P. BLANDIN

Les feux annuels jouent un rôle essentiel dans le maintien des savanes de Lamto qui, en leur absence, sont peu à peu colonisées par les essences forestières : les travaux de plusieurs chercheurs montrent que ces savanes sont des formations adaptées aux feux et que le concept de "fire-climax" peut leur être appliqué (chap. I).

L'apparent traumatisme que constitue le passage des feux, transformant une épaisse végétation en tapis de cendres, invite à s'interroger sur ses effets à l'égard des communautés animales, en distinguant les effets immédiats de ceux qui découlent des modifications durables de l'écosystème que les feux ont provoqués.

Une telle perspective, cependant, incite à considérer les feux comme une perturbation et non comme un facteur de maintien des savanes. Il est vraisemblablement plus juste de se demander en quoi les peuplements végétaux et animaux sont adaptés aux feux que de chercher à voir si ceux-ci les perturbent. Dans cette optique, c'est l'absence des feux qui constitue un dérèglement du fonctionnement habituel des savanes.

Nombreuses, occupant de multiples niches au sein de la végétation, ne se déplaçant habituellement que peu ou pas du tout, les Araignées font partie des animaux les plus directement soumis aux flammes et forment donc un groupe particulièrement propice à l'étude de l'adaptation aux feux de brousse. Celle-ci sera sans aucun doute facilitée par l'analyse préalable des changements que montrent les peuplements d'Araignées en l'absence des feux.

A. TRANSFORMATION DES PEUPELEMENTS EN L'ABSENCE DES FEUX

1. Evolution de la densité des Araignées au cours d'un cycle annuel

Chaque année depuis l'installation de la Station de Lamto, certaines zones ont été soustraites à l'action des feux. Des relevés de faune y ont été effectués dont les caractéristiques et la répartition dans le temps sont précisées dans les tableaux IV et V (p. 44).

Des résultats préliminaires, tirés des relevés de 1962, ont été déjà publiés (BLANDIN, 1971b) ; il s'agissait de relevés de 100 m², donc peu précis. Les relevés de 25 m² réalisés de janvier 1965 à janvier 1966, à raison de six par mois, permettent une étude plus approfondie, bien que leur précision soit variable, en raison de l'effet de fatigue et plus encore en fonction de l'importance de la couverture végétale. Ce défaut interdit d'en comparer directement les résultats aux estimations optimales de densité établies pour la savane brûlée.

La figure 51 met en parallèle l'évolution de la densité des Araignées en savane brûlée et en savane protégée des feux au cours de l'année 1965. Les estimations de densité ont été établies à partir des six relevés effectués mensuellement dans chaque type de savane.

Comme cela avait déjà été observé pour l'année 1962, la densité est pratiquement toujours plus élevée en savane non brûlée qu'en savane brûlée. Les moyennes annuelles correspondantes sont de 1 272 à 1 006 ind./100 m² respectivement ; il s'agit toutefois, évidemment, de valeurs largement sous-estimées. Si l'on prend en compte les résultats des seuls relevés premiers de séries journalières, qui ont la meilleure précision, la densité annuelle moyenne serait de 1 811 ind./100 m² en savane non brûlée, soit une valeur de 19,4 % plus élevée que celle qui a été obtenue en savane brûlée avec les relevés de 25 m² et 10 m² de même précision (1 517 ind./100 m²). D'après la méthode des estimations optimales (chap. V), la densité annuelle moyenne serait en réalité de l'ordre de 2 000 ind./100 m² en savane brûlée et donc d'environ 2 400 ind./m² en savane non brûlée, si l'on tient compte du pourcentage calculé ci-dessus.

La figure 51 montre que la phénologie observée en savane soustraite aux feux diffère peu de celle du peuplement en savane brûlée. En particulier, l'existence de deux périodes principales de reproduction est bien mise en évidence par l'accroissement de la densité d'une part de mars à juillet, d'autre

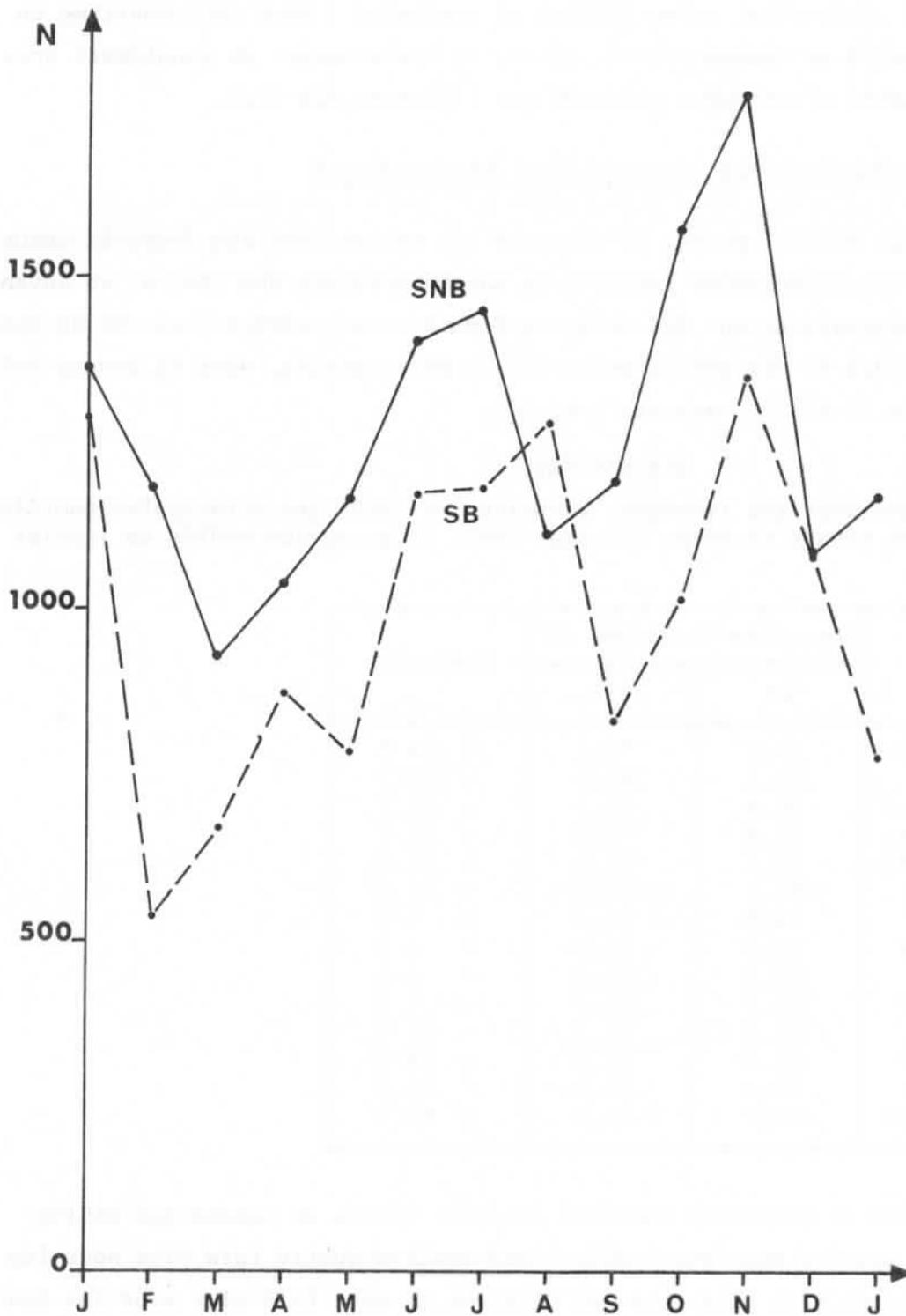


Fig. 51. Comparaison des variations mensuelles de la densité des Araignées en savane brûlée (SB) et en savane soustraite aux feux de janvier (SNB). Période de janvier 1965 à janvier 1966.

part de septembre à novembre. Au contraire, la densité diminue pendant la grande saison sèche ainsi qu'en juillet et septembre : tout ceci confirme ce qui a été observé en savane brûlée. Ainsi, le cycle annuel du peuplement pris dans son ensemble n'est guère perturbé par l'absence des feux.

2. Changements dans la composition taxinomique

Le tableau XXXVIII permet de comparer les estimations des densités annuelles moyennes des principales familles en savane protégée des feux et en savane brûlée. Ces estimations ont été obtenues à partir des premiers relevés de chaque série journalière de six prélèvements sur 25 m², associés, pour la savane brûlée, aux relevés de 10 m² (cf. annexes 5 et 24).

TABLEAU XXXVIII

Comparaison des densités (moyennes annuelles de 1965) des principales familles d'Araignées en savane protégée des feux (SNB) et en savane brûlée en janvier (SB).

Familles	Densités (ind./100 m ²)		Variation
	SB	SNB	
Scytodidae	24,7	99,7	+ 304 %
Ctenidae	109,1	349,3	+ 220 %
Sparassidae	32,9	64,3	+ 95 %
Clubionidae	72,8	97,0	+ 33 %
Palpimanidae	31,4	41,3	+ 32 %
Salticidae	265,1	324,0	+ 22 %
Araneidae	32,5	34,3	+ 6 %
Zodariidae	22,9	24,0	+ 5 %
Lycosidae	339,5	354,3	+ 4 %
Thomisidae	196,9	189,0	- 4 %
Oxyopidae	104,3	82,3	- 21 %
Pisauridae	95,3	59,3	- 38 %
Dysderidae	39,4	23,0	- 42 %
Gnaphosidae	119,7	42,7	- 64 %

La densité de plusieurs familles est plus élevée en savane non brûlée qu'en savane soumise aux feux : elle l'est environ quatre fois plus pour les Scytodidae, trois fois plus pour les Ctenidae et deux fois plus pour les Sparassidae. Le phénomène est inverse pour d'autres familles, le cas le plus remarquable étant celui des Gnaphosidae, dont la densité moyenne diminue de plus de moitié. En revanche, les différences sont négligeables dans le cas des Araneidae, Zodariidae, Lycosidae et Thomisidae.

La structure moyenne du peuplement se trouve donc sensiblement remaniée lorsque la savane n'est pas brûlée (tabl. XXXIX). La figure 52 illustre ces transformations et fait en particulier ressortir l'importance prise par les Ctenidae dans le peuplement.

TABLEAU XXXIX

Composition moyenne, en %, du peuplement d'Araignées en savane protégée des feux (année 1965 ; cf. annexe 25).

Familles	%	Familles	%
Lycosidae	19,6	Pisauridae	3,3
Ctenidae	19,3	Gnaphosidae	2,4
Salticidae	17,9	Palpimanidae	2,3
Thomisidae	10,4	Araneidae	1,9
Scytodidae	5,5	Zodariidae	1,3
Clubionidae	5,4	Dysderidae	1,3
Oxyopidae	4,5	Autres familles et indéterminés	1,3
Sparassidae	3,6		

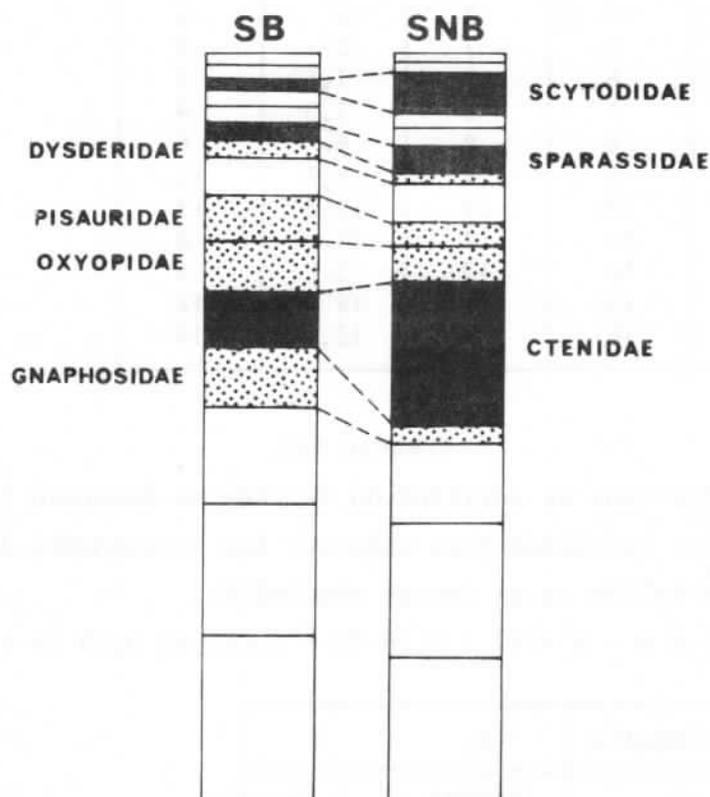


Fig. 52. Comparaison des compositions moyennes (établies sur un an) des peuplements d'Araignées de savane brûlée (SB) et de savane soustraite aux feux de janvier (SNB). Seules ont été indiquées les familles montrant des différences importantes de fréquence relative.

Les résultats relatifs à l'année 1965 ne sont pas tout-à-fait identiques à ceux qui ont été obtenus pour 1962. Cette année-là, en effet, la densité moyenne de toutes les familles, à l'exception des Gnaphosidae, a été plus élevée en savane non brûlée. On ne peut malheureusement savoir si les divergences observées sont dues au fait que les zones prospectées en 1962 et 1963 n'ont pas été les mêmes ou si elles découlent de l'emploi de méthodes de récolte différentes (relevés de 100 m² en 1962, de 25 m² en 1965). Compte tenu de cette difficulté, il est plus intéressant de comparer les rangs des familles que les densités elles-mêmes (tabl. XL et XLI).

TABLEAU XL

Comparaison des rangs des familles d'Araignées, classées par densités moyennes décroissantes, en savane brûlée (SB) et en savane non brûlée, en 1962 et en 1965.

Familles	SB 62	SB 65	SNB 62	SNB 65
Lycosidae	1	1	1	1
Salticidae	2	2	3	3
Gnaphosidae	3	4	9,5	10
Thomisidae	4	3	4	4
Ctenidae	5	7	2	2
Oxyopidae	6	5	7,5	7
Pisauridae	7	6	7,5	9
Clubionidae	8	8	6	6
Zodariidae	9	14	9,5	13
Palpimanidae	10	11	12,5	11
Sparassidae	11	12	11	8
Scytodidae	12	13	5	5
Araneidae	13	10	14	12
Dysderidae	14	9	12,5	14

TABLEAU XLI

Valeurs du coefficient de corrélation de rang de Spearman (r_s) et de

$T = r_s \sqrt{\frac{n-2}{1-r_s^2}}$ calculées pour comparer les classements des familles d'Araignées en savane brûlée et en savane non brûlée.

Limites de T pour $n - 2 = 12$: 2,18 ($\alpha = 0,05$) et 3,05 ($\alpha = 0,01$).

Classements comparés	r_s	T
SNB 62 - SNB 65	0,9283	8,65
SB 62 - SB 65	0,8462	5,50
SB 62 - SNB 62	0,7409	3,82
SB 62 - SNB 65	0,6835	3,24
SB 65 - SNB 62	0,5910	2,54
SB 65 - SNB 65	0,5824	2,48

Les relevés de savane brûlée ont été faits en 1962 en savane à *Andropogonées* et en 1965 essentiellement en savane de plateau à *Loudetia simplex* ; or on sait qu'il existe des différences entre les peuplements d'Araignées de ces deux types de savane (cf. chap. IV). Les structures taxinomiques de ces peuplements ont cependant une affinité assez élevée, tandis que les valeurs du coefficient de Spearman montrent qu'elles ont une affinité moindre avec les structures des peuplements de savane non brûlée. Ces derniers montrent une affinité élevée.

Dans les zones soustraites aux feux, les changements de densité de diverses familles se traduisent par des modifications des classements par ordre d'abondance. Il se peut que les imprécisions dans les estimations de densité, en particulier avec les relevés sur 100 m², soient à l'origine de différences de rang pour certaines familles lorsque l'on compare les peuplements de savane non brûlée de 1962 et de 1965 entre eux et avec les peuplements des zones brûlées. Cependant les changements de rang des Ctenidae, des Scytodidae et des Gnaphosidae, qui se font dans le même sens les deux années, expriment certainement une modification réelle des peuplements en l'absence des feux.

Un sondage effectué en mai 1969 dans un bas-fond brûlé la dernière fois en janvier 1963 montre que certains de ces changements persistent pendant plusieurs années (tabl. XLII) ; la comparaison avec les résultats de 1962 et 1965 est cependant difficile, dans la mesure où ce sondage ne donne qu'une image instantanée du peuplement d'un biotope assez particulier. Il est intéressant en tout cas de noter que les Ctenidae s'y trouvent au deuxième rang et les Gnaphosidae au treizième.

TABLEAU XLII

Classement des familles d'Araignées en fonction des effectifs récoltés le 19 mai 1969 sur 200 m², dans un bas-fond ayant brûlé la dernière fois en janvier 1963 (relevés dus à C. LECORDIER).

Familles	Effectifs	Rang	Familles	Effectifs	Rang
Lycosidae	630	1	Sparassidae	40	8
Ctenidae	321	2	Scytodidae	19	9
Oxyopidae	90	3	Clubionidae	13	10
Salticidae	74	4	Zodariidae	11	11
Thomisidae	73	5	Palpimanidae	9	12
Araneidae	49	6	Gnaphosidae	8	13
Pisauridae	44	7	Dysderidae	1	14

Les divergences entre les peuplements de savane non brûlée et de savane brûlée s'instaurent rapidement après le passage des feux : dans le cas des Ctenidae, Scytodidae et Sparassidae, la fréquence relative moyenne a augmenté dès les premiers mois de 1965 par rapport à ce qu'elle était en décembre en 1964 et, d'un trimestre à l'autre, elle reste plus élevée en savane non brûlée qu'en savane brûlée ; c'est l'inverse qui se produit dans le cas des Pisauridae, des Dysderidae et des Gnaphosidae (tabl. XLIII).

TABLEAU XLIII

Evolution, après décembre 1964, des fréquences relatives de certaines familles d'Araignées en savane brûlée en janvier 1965 (SB) et en savane soustraite aux feux (SNB).

Familles	% XII-1964	Type de savane	% en 1965			
			I-II-III	IV-V-VI	VII-VIII-IX	X-XI-XII
Ctenidae	10,8	SB	3,1	2,4	6,8	8,6
		SNB	12,6	13,4	21,4	26,5
Scytodidae	2,9	SB	2,7	1,2	1,0	2,0
		SNB	3,4	8,1	6,2	4,7
Sparassidae	1,7	SB	1,6	1,3	2,9	2,4
		SNB	2,1	4,3	4,7	3,7
Dysderidae	2,3	SB	2,1	3,3	4,5	3,8
		SNB	0,3	1,2	3,0	0,4
Pisauridae	5,8	SB	7,1	7,6	3,6	6,0
		SNB	4,8	2,5	1,5	3,7
Gnaphosidae	12,5	SB	3,9	8,1	8,7	9,3
		SNB	2,3	3,3	2,3	1,7

Les faits qui viennent d'être décrits à l'échelon des familles résultent évidemment de phénomènes concernant les espèces, dont certaines deviennent plus abondantes en savane non brûlée tandis que d'autres régressent.

Au sein d'une même famille, en effet, toutes les espèces ne se comportent pas nécessairement de la même façon. Chez les Thomisidae par exemple, dont la densité moyenne reste du même ordre de grandeur en savane brûlée et en savane non brûlée, il y a en réalité entre ces deux milieux des différences marquées dans l'importance relative des espèces.

La figure 53 compare les compositions spécifiques des peuplements de Thomisidae établies d'après les résultats des relevés de 100 m² réalisés en 1963 en savane brûlée et en savane protégée des feux deux années de suite. Tmarus

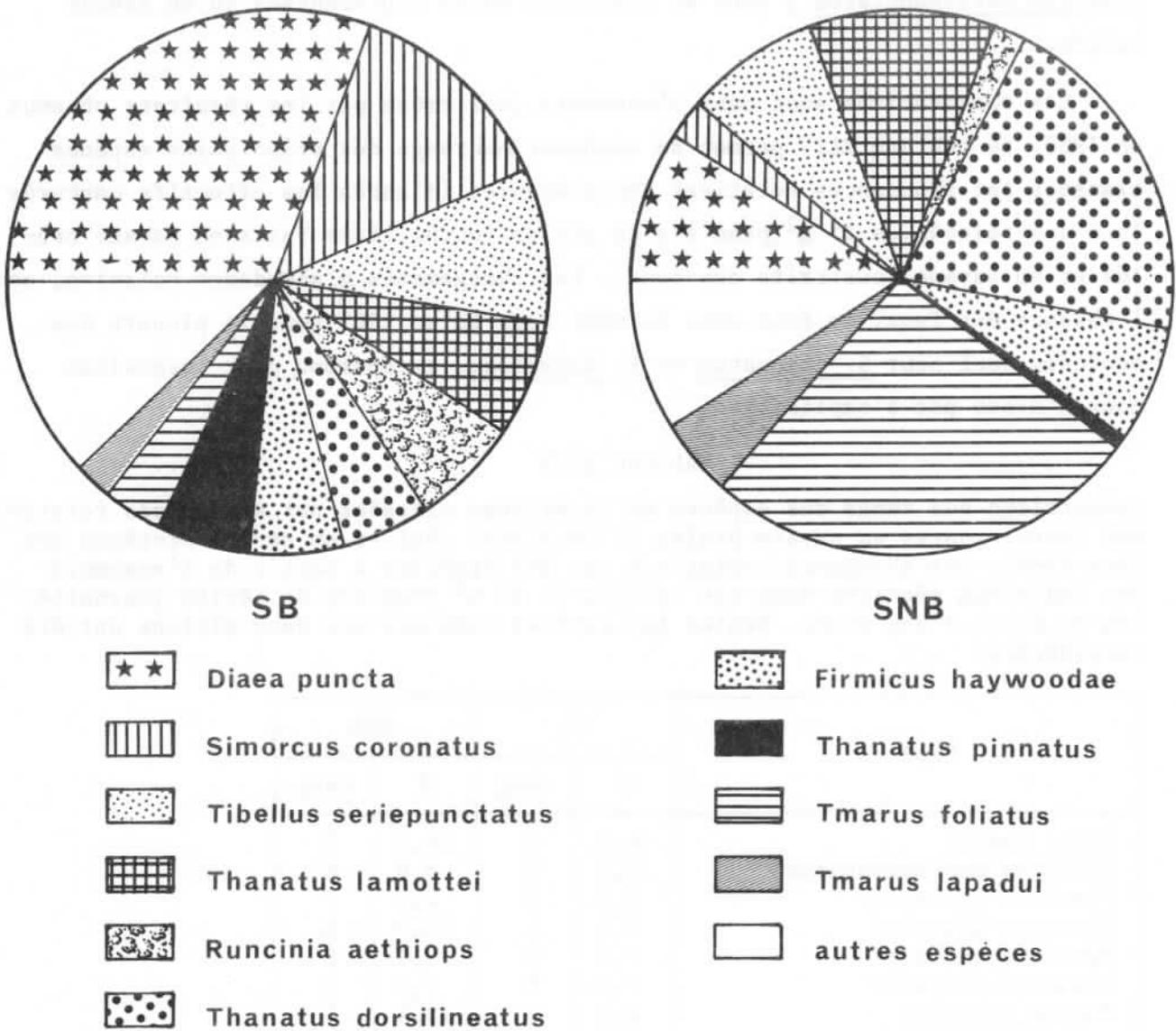


Fig. 53. Comparaison des compositions moyennes (établies sur un an) des peuplements de Thomisidae de savane brûlée (SB) et d'une savane soustraite aux feux de janvier deux années consécutives (SNB),

foliatus, *Thanatus dorsilineatus*, *Thanatus lamottei*, *Tmarus lapadui* et *Firmicus haywoodae* sont proportionnellement plus abondantes en savane non brûlée, tandis que *Diaea puncta*, *Simorcus coronatus*, *Runcinia aethiops*, *Thanatus pinnatus* et *Tibellus seriepunctatus* y sont au contraire moins représentées qu'en savane brûlée.

Ces observations sont dans l'ensemble confirmées par les résultats obtenus en 1965. Le tableau XLIV permet de comparer les rangs des principales espèces classées par abondances relatives décroissantes (d'après les effectifs capturés lors des relevés de 25 m² premiers de séries journalières faits en savane brûlée et en savane soustraite aux feux). Les changements d'abondance relative, en l'absence des feux, se font dans le même sens qu'en 1963 pour la plupart des espèces, sauf pour *S. coronatus* et *F. haywoodae*, exceptions pour lesquelles nous n'avons pas d'explication.

TABLEAU XLIV

Comparaison des rangs des espèces de Thomisidae classées par abondances relatives décroissantes en savane brûlée le 18.I.1965 (SB) et en savane protégée des feux (SNB). Les abondances relatives ont été établies à partir de l'ensemble des individus récoltés dans les relevés de 25 m² premiers de séries journalières au cours d'une année. Seules les espèces communes aux deux milieux ont été considérées.

Espèces	SB		SNB	
	%	rang	%	rang
<i>Diaea puncta</i>	16,2	1	14,2	2
<i>Tibellus seriepunctatus</i>	15,3	2	6,6	6
<i>Firmicus haywoodae</i>	9,8	3	4,2	7
<i>Thanatus lamottei</i>	8,9	4	13,7	3
<i>Runcinia aethiops</i>	7,7	5	3,9	8
<i>Thanatus pinnatus</i>	7,5	6	7,0	5
<i>Tmarus foliatus</i>	6,3	7	12,4	4
<i>Tmarus karolae</i>	5,4	8	3,0	11,5
<i>Thanatus dorsilineatus</i>	5,3	9	19,2	1
<i>Monaeses spp.</i>	4,1	10	3,0	11,5
<i>Hewittia gracilis</i>	2,4	11	0,2	18,5
<i>Tmarus lapadui</i>	1,9	12	3,7	9
<i>Simorcus coronatus</i>	1,3	13	3,3	10
<i>Runcinia sjoestedti</i>	1,0	14	1,1	13,5
<i>Thomisops lesserti</i>	0,8	15	1,1	13,5
<i>Proxysticus egenus</i>	0,6	17	0,4	16,5
<i>Stiphropus niger</i>	0,6	17	0,4	16,5
<i>Oxyptila caenosa</i>	0,6	17	0,6	15
<i>Thomisops cretaceus</i>	0,5	19	0,2	18,5
<i>Parasmodix quadrituberculatus</i>	0,4	20,5	0,2	18,5
<i>Phrynarachne olivacea</i>	0,4	20,5	0,2	18,5

Les diverses espèces de Pisauridae réagissent également de façon variable à l'absence des feux : en 1962, sur des superficies équivalentes, les adultes de Maypacis kastneri ont été récoltés en plus grand nombre en savane non brûlée qu'en savane brûlée (60 contre 7) ; il en a été de même pour Afropisaura valida (57 contre 16), tandis que ce fut le contraire pour Perenethis simoni (2 contre 10) et pour Charminus minor (22 contre 146).

En revanche, chez les Ctenidae, les trois espèces du genre Anabita, A. aculeata, A. blandini et A. pygmaea, se comportent de la même manière, devenant bien plus abondantes en savane protégée des feux qu'en savane brûlée.

Les espèces qui viennent d'être évoquées, même si elles réagissent diversement en l'absence des feux, sont toutes savanicoles. On peut se demander si la composition du peuplement de savane non brûlée ne se modifie pas aussi du fait de la pénétration d'espèces forestières trouvant sous l'épaisse couche herbacée des conditions microclimatiques proches de celles qu'elles connaissent sous couvert forestier. Nous n'avons de certitude que dans un cas, celui de la Mygale terricole Cyphonisia obesa. Cette espèce forestière construit un terrier profond d'un centimètre environ, formé d'une loge s'ouvrant par deux opercules opposés (BLANDIN et CELERIER, 1977). La figure 54 indique les zones de savane où cette Mygale a été récoltée lors des différentes campagnes de relevés effectuées de 1962 à 1966.

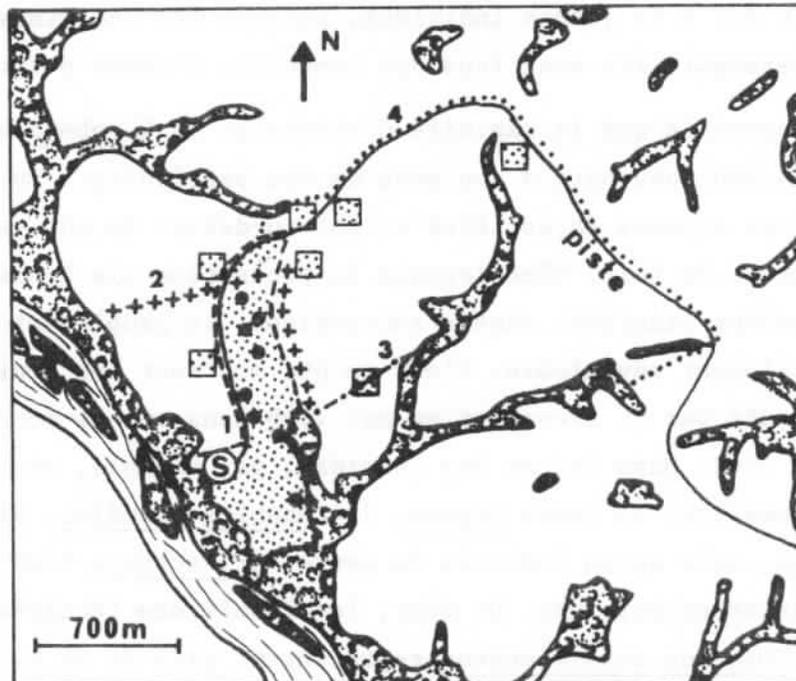


Fig. 54. Zones de récolte (en savane) de la Mygale terricole Cyphonisia obesa dans les environs de Lamto (en pointillés), S : station. Les points indiquent les lieux de capture d'adultes. Limites des feux (lignes 1, 2, 3 et 4) : voir texte.

Les savanes soustraites aux feux chaque année ont été délimitées par des forêts-galeries et des pare-feux. Sur la figure 54, la ligne 1 marque la limite du feu du 31-XII-1961, la ligne 2 celle du feu du 30-I-1963, les lignes 2 et 3 celle du feu du 13-I-1964, la ligne 4 celle du feu du 18-I-1965 ; les zones protégées sont toujours situées au sud de ces lignes.

Pratiquement toutes les récoltes de C. obesa ont été faites dans la zone n'ayant pas brûlé le 31-XII-1961 ; il est remarquable que les adultes trouvés l'aient été dans cette seule zone. Les individus qui ont été trouvés en dehors sont tous des immatures : deux pris l'un en février, l'autre en octobre 1962, à proximité immédiate de cette zone non brûlée, un trouvé en octobre 1963 également à proximité de cette zone, mais à l'est, un autre en mars 1964 pris sur le pare-feu n°3, donc tout près d'une zone non brûlée depuis plus d'un an, un en juillet 1965 et un en janvier 1966 pris dans une partie n'ayant pas brûlé depuis le 13-I-1964, un autre enfin, capturé en mars 1966 très près d'une galerie forestière, dans une zone protégée en 1964 mais brûlée expérimentalement en avril 1965.

Ces faits montrent que C. obesa s'installe effectivement en savane lorsque celle-ci n'est pas soumise aux feux de brousse. Cette installation paraît se faire rapidement : des adultes ont été trouvés en mars et avril 1962 dans une savane non brûlée depuis le début de 1961 ; il semble que l'extension de l'espèce soit due à de jeunes individus, puisque les individus trouvés le plus loin des forêts-galeries sont tous des immatures d'assez petite taille.

Il est possible que la rapidité d'extension de C. obesa en savane non brûlée tienne pour une part à son mode de vie particulier. En effet, il ne semble pas que les espèces forestières vivant au-dessus du sol puissent s'y installer aisément. De fait, même lorsque la protection vis-à-vis des feux est maintenue pendant plusieurs années successives, le peuplement d'Araignées reste fondamentalement savanicole. C'est ce que montrent les deux relevés de 100 m² effectués par C. Lecordier en mai 1969 dans un bas-fond non brûlé depuis janvier 1963. Dans le cas des Ctenidae, par exemple, on y trouve au total, outre sept immatures du genre Ctenus, 164 Anahita blandini, 96 A. aculeata et 54 A. pygmaea, mais aucun individu du genre Africactenus bien représenté dans les forêts-galeries voisines. De même, les Thomisidae récoltées, dont Tmarus foliatus et Thanatus dorsilineatus représentent plus de 60 %, appartiennent sans exception à des espèces savanicoles. Dans ces mêmes prélèvements, 12 C. obesa ont été trouvées, ce qui prouve que les relevés ont été faits dans une zone permettant l'implantation de cette espèce forestière.

3. Conclusions

Lorsqu'une savane régulièrement brûlée est soustraite aux feux de brousse, la phénologie saisonnière du peuplement d'Araignées est peu modifiée dans l'année qui suit.

En l'absence des feux, le peuplement se modifie quantitativement et qualitativement. En effet sa densité est pratiquement toute l'année plus élevée en savane non brûlée qu'en savane brûlée et sa composition se modifie, les espèces réagissant diversement au maintien d'un couvert herbacé important : certaines se révèlent mieux adaptées à la savane protégée des feux que d'autres dont l'abondance diminue. Le peuplement de la surface du sol et de la strate herbacée se transforme ainsi rapidement, ces modifications se réalisant dans l'année qui suit la mise en protection de la savane. Il reste néanmoins fondamentalement savanicole car, même au bout de plusieurs années de protection, il ne semble pas que la savane non brûlée soit colonisée par des espèces forestières, si ce n'est par la Mygale terricole Cyphonisia obesa.

Nos observations portent évidemment sur un petit nombre d'années, ce qui ne permet pas d'avoir des idées précises sur l'évolution à long terme du peuplement d'Araignées de savane non brûlée. Il est évident que le développement de la strate arbustive doit s'accompagner de l'accroissement de la densité des Araignées vivant dans les houppiers et sur les troncs, mais il s'agit toujours d'espèces savanicoles, du moins dans un premier temps. En revanche, la disparition de la strate herbacée sous les bosquets crée un milieu favorable aux espèces forestières, mais il est vraisemblable que celles-ci ne peuvent s'y installer que s'il y a continuité entre ces bosquets et les forêts-galeries.

B. L'ADAPTATION DES ARAIGNEES AU PASSAGE DES FLAMMES

1. Etat du peuplement à la veille et au lendemain des feux

La destruction de la couche herbacée par les flammes facilite évidemment l'exécution des relevés : au lendemain des feux, ceux-ci sont vraisemblablement plus précis que la veille. La comparaison des densités des Araignées estimées avant et après les feux est donc délicate.

Le tableau XLV présente les résultats des relevés de 25 m² effectués la veille et le lendemain de deux feux allumés à la période habituelle et d'un feu tardif.

TABLEAU XLV

Comparaison des densités (ind./100 m²) des Araignées la veille et le lendemain du passage des feux. Résultats des deux premiers relevés de 25 m² effectués chaque jour.

Familles	Feu du 18-I-1965		Feu du 13-I-1966		Feu du 7-IV-1965	
	veille	lendemain	veille	lendemain	veille	lendemain
Lycosidae	482	218	276	200	222	158
Salticidae	298	304	114	142	218	166
Thomisidae	208	144	116	204	226	212
Ctenidae	242	302	60	66	336	122
Gnaphosidae	46	42	40	52	8	16
Pisauridae	114	144	68	148	20	4
Oxyopidae	60	130	76	76	46	20
Clubionidae	140	140	44	30	60	64
Araneidae	6	26	10	14	10	2
Sparassidae	44	38	20	32	20	28
Dysderidae	0	0	8	0	30	36
Zodariidae	14	14	14	6	20	12
Palpimanidae	18	24	4	12	42	14
Scytodidae	40	136	20	34	194	454
Autres familles et indéterminés	22	46	6	36	22	4
Total	1 734	1 708	876	1 052	1 474	1 312

Les estimations de densité faites au lendemain des feux sont, selon le cas, un peu plus faibles que les estimations obtenues la veille ou au contraire supérieures. Les Lycosidae sont toujours moins nombreuses après les feux et les Scytodidae toujours plus abondantes ; pour les autres familles, aucune tendance particulière ne se dégage. Il n'est pas rare que davantage d'individus soient récoltés le lendemain des feux que la veille, ce qui n'est qu'une conséquence de la meilleure précision des relevés faits après les feux, à moins qu'ils n'aient été réalisés à des emplacements où telle ou telle famille se trouvait plus abondamment représentée qu'ailleurs.

Une seule conclusion peut être tirée de ces observations, qui n'en est pas moins importante : même si les flammes détruisent des araignées, il en reste encore un grand nombre après leur passage, appartenant à toutes les familles ; les feux sont subis sans dommages apparents par une fraction importante du peuplement.

2. Comportements au passage des flammes

L'approche du feu est ressentie à plusieurs mètres de distance par de nombreux Insectes qui s'enfuient en volant ou sautant (GILLON et PERNES, 1968). Le comportement des Araignées est évidemment plus discret et c'est seulement lorsque le front des flammes arrive en bordure d'une piste que l'on peut en voir quittant la strate herbacée.

L'utilisation de pièges d'interception apporte des précisions sur les araignées qui présentent un comportement de fuite. Cent pièges disposés en savane de plateau à Loudetia simplex ont ainsi capturé 192 araignées en une dizaine de minutes lors du passage du feu, le 1er février 1974 (cf. tabl. XXX, p. 134). Cet échantillon comprend des représentants de 11 familles, dont 32,8 % d'Oxyopidae, 27,1 % de Salticidae, 13,0 % de Lycosidae, 7,3 % de Sparassidae et 6,3 % de Ctenidae.

Cette expérience montre chez quelles familles il existe des espèces adoptant un comportement de fuite, mais elle ne rend pas compte de la fraction du peuplement qui fuit effectivement devant les flammes. Afin de préciser ce point, l'expérience suivante a été réalisée le 15-II-1974 : un carré de savane de 5 x 5 m a été entouré de gouttières larges de 40 cm remplies d'eau savonneuse, puis le feu a été mis aux herbes à un angle. Les flammes se sont propagées lentement et régulièrement sur l'ensemble de la surface ; lorsqu'elles arrivaient en bordure, on pouvait observer un certain nombre d'araignées en fuite qui tombaient et se noyaient dans les gouttières. Dès l'extinction du feu, elles ont été récupérées, puis le carré a été soigneusement prospecté à partir des côtés ; les araignées trouvées sur place ont été conservées séparément. Le tableau XLVI présente les résultats de cette expérience.

Au total, 741 araignées ont été collectées. Ceci correspond à une densité de près de 3 000 ind./100 m², une valeur assez élevée comprise entre l'estimation optimale et l'estimation corrigée de la densité établies pour le mois de janvier (2671 et 3 563 ind./100 m² ; cf. p. 166). On peut donc penser que le feu n'a détruit qu'un nombre peu important d'araignées.

Les individus restés sur place représentent plus des trois quarts des araignées collectées, mais en réalité cette proportion varie selon les familles : plus de 40 % des Lycosidae et des Oxyopidae, plus de 20 % des Pisauridae ont été prises dans les gouttières, tandis que moins de 20 % des Salticidae et des Ctenidae, moins de 10 % des Thomisidae, Zodariidae et Clubionidae y ont été trouvées.

TABLEAU XLVI

Comparaison des nombres d'araignées restées sur place au passage du feu dans un carré de savane de 5 x 5 m et des nombres d'araignées enfuies.

Familles	Nombres d'individus restés dans le carré	Nombres d'individus enfuis	Total	Individus restés, en %	Individus enfuis, en %
Lycosidae	58	53	111	52,3	47,7
Salticidae	147	29	176	83,5	16,5
Thomisidae	82	6	88	93,2	6,8
Ctenidae	135	17	152	88,8	11,2
Gnaphosidae	6	2	8	75,0	25,0
Pisauridae	13	4	17	76,5	23,5
Oxyopidae	60	46	106	56,6	43,4
Clubionidae	31	0	31	100,0	0,0
Araneidae	5	1	6	83,3	16,7
Sparassidae	1	1	2	50,0	50,0
Dysderidae	2	0	2	100,0	0,0
Zodariidae	29	1	30	96,7	3,3
Palpimanidae	2	1	3	66,7	33,3
Scytodidae	0	0	0	-	-
Autres familles et indéterminés	6	3	9	66,7	33,3
Total	577	164	741	77,9	22,1

Cette expérience confirme les observations faites avec les pièges d'interception. De l'ensemble des résultats obtenus, il ressort que le comportement de fuite existe surtout chez les Lycosidae, les Oxyopidae, les Pisauridae, les Salticidae et les Ctenidae, ainsi que chez les Gnaphosidae et les Sparassidae. Il est bien moins fréquent chez les Thomisidae, les Clubionidae et les Zodariidae, dont presque tous les individus restent sur place.

3. Conclusions

La proportion des araignées qui meurent brûlées ne peut évidemment être mesurée directement. La comparaison des estimations de densité faites la veille et le lendemain des feux, ainsi que les résultats de l'expérience de mesure de la fuite à l'aide du carré entouré de gouttières, permettent de penser que cette proportion est faible.

Le fait que la structure en tailles du peuplement reste stable malgré le passage du feu (cf. chap. V), montre que la mortalité due à l'action directe des flammes n'affecte préférentiellement aucune classe de taille.

Les Araignées présentent deux types de comportement à l'approche du feu. Certaines, les moins nombreuses, s'enfuient ; étant donnée la vitesse de progression des flammes, elles ne leur échappent sans doute que lorsqu'elles rencontrent un abri, trou du sol ou anfractuosité au pied d'un ligneux par exemple. Cette "tactique" est donc vraisemblablement moins efficace que celle que montrent un plus grand nombre d'individus, qui se concentrent sur place à la base des touffes de Graminées et sur le sol. L'élévation de la température y est faible et de courte durée (cf. chap. II) : les grandes quantités d'araignées trouvées vivantes après le passage du feu montrent qu'elle est bien supportée.

A ces deux comportements, s'ajoute celui de certaines araignées à toiles qui utilisent habituellement des trous du sol comme retraites où elles trouvent des abris sûrs au moment du passage des flammes : c'est le cas par exemple d'Hippasa lamtoensis et d'Euprosthénops proximus.

Ces diverses adaptations font qu'au total le peuplement d'Araignées est peu modifié par le passage des feux, comme c'est le cas pour la plupart des Arthropodes mauvais voiliers vivant au sol ou à la base des herbes (GILLON et PERNES, 1968).

C. L'ADAPTATION DU PEUPELEMENT A LA SAVANE BRÛLÉE

1. Le devenir du peuplement en savane brûlée lors de la saison sèche

Les feux, en détruisant la couche herbacée et la litière, suppriment les sources de nourriture de multiples phytophages et détritivores. Cependant la repousse est rapide et l'herbe fraîche attire de nombreux insectes bons voiliers comme des Acridiens, des Homoptères et des Lépidoptères. Le réseau trophique n'est donc pas anéanti mais modifié, aussi bien dans son organisation en espèces que dans son organisation spatiale, les animaux se trouvant regroupés à la surface du sol (GILLON et PERNES, 1968).

A ce niveau, les modifications microclimatiques entraînées par la disparition du couvert herbacé sont considérables (cf. chap. I). Il ne subsiste donc en savane brûlée que des animaux capables de supporter de fortes variations nyctémérales de la température et de l'humidité relative.

Il est possible que le remaniement du peuplement se traduise en particu-

lier par une activité plus importante qu'à l'accoutumée, si certains animaux se déplacent à la recherche d'endroits où les conditions microclimatiques leur sont plus favorables. Dans les trois semaines qui suivent le passage des feux, il se produit effectivement un accroissement du taux de capture par pièges d'interception des Araignées circulant à la surface du sol (fig. 55).

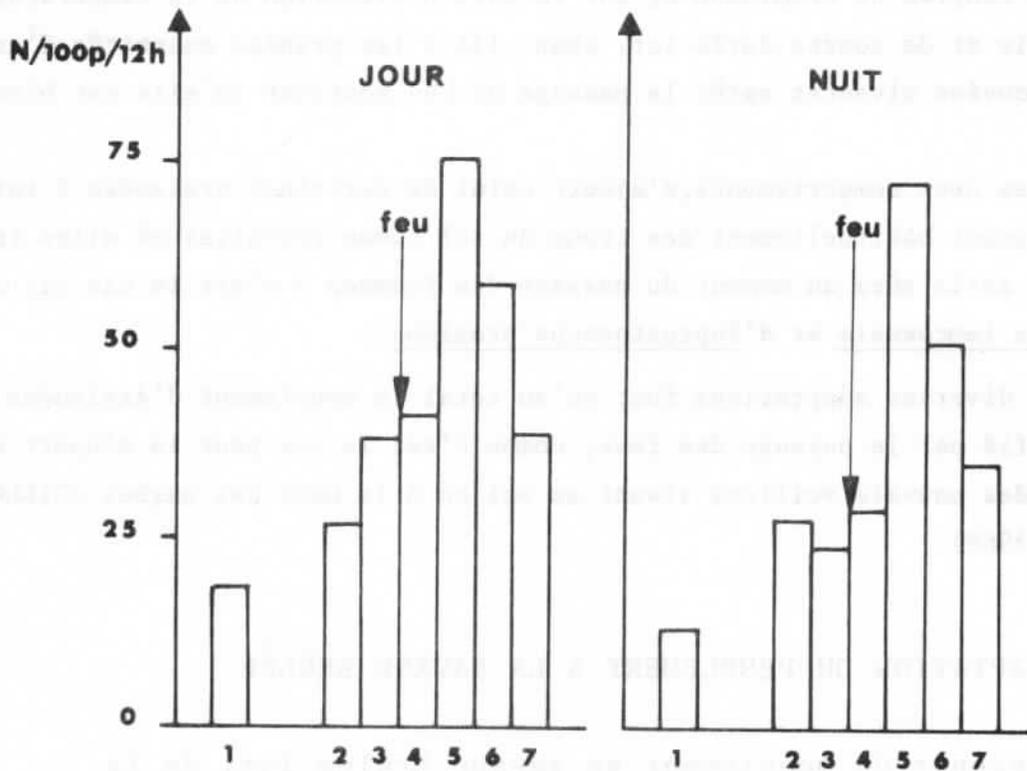


Fig. 55. Taux de capture d'Araignées par pièges d'interception à différentes périodes du cycle annuel. (N : nombres d'individus capturés par 100 pièges en 12 heures). 1 : du 28.V au 28.VII.1973 ; 2 : du 7 au 19.I.1974 ; 3 : du 21 au 26.I.1974 ; 4 : du 4 au 9.II.1974 ; 5 : du 12 au 17.II.1974 ; 6 : du 19 au 24. II.1974 ; 7 : du 26.II au 9.III.1974. Date des feux : 1.II.1974.

L'accroissement du taux de capture doit être interprété en tenant compte des variations de la densité des Araignées : celle-ci diminue fortement au cours du mois qui suit les feux et cette diminution touche davantage les immatures que les adultes (fig. 46 et 48, p. 160, 161 et 165). Il y a donc une augmentation effective de l'activité des Araignées : elles circulent plus fréquemment à la surface du sol après qu'avant les feux (tabl. XLVII).

TABLEAU XLVII

Variations de l'activité de déplacement des Araignées en savane de plateau à *Loudetia simplex* à la suite du passage des feux. D : estimations optimales des densités (cf. tabl. XXXVIII, p. 166). N : nombres de captures par 100 pièges par période de 24 heures. Pour le mois de janvier, on a utilisé les estimations de densité obtenues au lendemain des feux, qui sont des sous-estimations de la densité avant les feux.

	D (ind./100 m ²)		N/100 pièges/24 h		Taux d'activité $\frac{N \times 100}{D}$	
	Janvier	Février	Janvier	Février	Janvier	Février
Adultes	392	342	14,2	49,1	3,6	14,4
Immatures	2 279	1 413	44,2	51,7	1,9	3,7
Total	2 671	1 755	58,4	100,8	2,2	5,7

Le tableau XLVIII montre que l'accroissement d'activité concerne pratiquement toutes les familles et qu'il est parfois important. Il est cependant nécessaire de savoir si ce phénomène est véritablement une conséquence du passage des feux, ou s'il est propre à la saison sèche. Le tableau XLIX permet de comparer les taux d'activité observés à cette saison, avant les feux, à ceux qui ont été mesurés en juillet. Il montre que l'activité en janvier est moindre qu'en juillet dans le cas des Clubionidae, des Scytodidae et des Pisauridae, équivalente dans celui des Thomisidae et effectivement plus importante pour les autres familles, le cas le plus remarquable étant celui des Ctenidae. Alors même que la strate herbacée est encore en place, il semble donc que les conditions de la saison sèche provoquent, directement ou indirectement, une activité plus grande d'un certain nombre d'Araignées. Ce phénomène est seulement accentué après le passage des feux, mais de façon considérable, puisqu'il s'étend même à des familles montrant avant les feux une activité moindre qu'en juillet.

L'accroissement des activités de déplacement à la surface du sol après les feux a vraisemblablement différentes causes. S'il est possible que des araignées se déplacent à la recherche de conditions microclimatiques plus clémentes, il est tout aussi probable que la raréfaction de certaines catégories de proies provoque une intensification des activités de chasse des Araignées.

Le premier phénomène peut expliquer pour partie la diminution de la densité des Araignées dans les semaines qui suivent le passage des feux, dans la

TABLEAU XLVIII

Variations de l'activité de déplacement des différentes familles d'Araignées en savane de plateau à *Loudetia simplex* à la suite du passage des feux.

D : estimations optimales des densités (cf. annexe 7) ; N : nombres de captures par 100 pièges par période de 24 heures. Pour le mois de janvier, on a utilisé les estimations de densité obtenues au lendemain des feux, qui sont des sous-estimations de la densité avant les feux.

Familles	D (ind./100 m ²)		N/100 pièges/24 h		Taux d'activité $\frac{N \times 100}{D}$	
	Janvier	Février	Janvier	Février	Janvier	Février
Lycosidae	562,4	342,5	7,3	24,0	1,3	7,0
Salticidae	556,1	306,3	7,5	7,3	1,3	2,4
Thomisidae	538,9	346,1	0,6	2,3	0,1	0,7
Ctenidae	173,0	23,0	25,4	13,0	14,7	56,5
Gnaphosidae	93,8	65,0	9,2	13,1	9,8	20,2
Pisauridae	153,3	100,0	0,3	1,4	0,2	1,4
Oxyopidae	106,3	81,3	2,3	2,6	2,2	3,2
Clubionidae	147,8	100,0	1,2	8,6	0,8	8,6
Dysderidae	12,5	76,1	0,5	2,7	4,0	3,5
Zodariidae	12,5	15,0	0,2	1,1	1,6	7,3
Palpimanidae	19,1	13,6	0,7	3,0	3,7	22,1
Scytodidae	102,8	48,6	0,6	2,2	0,3	4,5
Autres familles et indéterminés	192,2	237,8	2,3	10,5	1,2	4,4

TABLEAU XLIX

Comparaison des activités de déplacement des différentes familles d'Araignées en juillet et en janvier, avant les feux, dans une savane de plateau à *Loudetia simplex*. D : estimations optimales des densités (cf. annexe 7) ; N : nombres de captures par 100 pièges par période de 24 heures.

Familles	D (ind./100 m ²)		N/100 pièges/24 h		Taux d'activité $\frac{N \times 100}{D}$	
	Juillet	Janvier	Juillet	Janvier	Juillet	Janvier
Lycosidae	449,9	562,4	4,1	7,3	0,9	1,3
Salticidae	465,9	556,1	3,9	7,5	0,8	1,3
Thomisidae	373,6	538,9	0,5	0,6	0,1	0,1
Ctenidae	193,0	173,0	0,5	25,4	0,3	14,7
Gnaphosidae	203,1	93,8	3,5	9,2	1,7	9,8
Pisauridae	68,8	153,3	0,3	0,3	0,4	0,2
Oxyopidae	159,0	106,3	2,1	2,3	1,3	2,2
Clubionidae	81,3	147,8	1,6	1,2	2,0	0,8
Dysderidae	56,3	12,5	0,4	0,5	0,7	4,0
Zodariidae	93,8	12,5	0,9	0,2	1,0	1,6
Palpimanidae	48,4	19,1	0,5	0,7	1,0	3,7
Scytodidae	21,7	102,8	0,3	0,6	1,4	0,3
Autres familles et indéterminés	225,3	192,2	1,8	2,3	0,8	1,2

mesure où il se traduirait par une émigration effective ou par la concentration temporaire d'individus dans des abris non prospectés lors des relevés, tels des troncs creux de palmiers couchés sur le sol. Cette diminution, cependant, paraît surtout imputable à la mortalité qui affecte en particulier les immatures. Sans doute ceux-ci, notamment les plus petits, sont-ils la proie des araignées les plus grandes, mais en réalité cette mortalité existe aussi en savane non brûlée, quoique moins accentuée (fig. 51). Ici encore, il apparaît que les feux ont pour conséquence l'accentuation d'un phénomène normal : on observe effectivement une diminution importante du nombre des immatures après chacune des deux périodes principales de reproduction (juin-juillet et octobre-novembre) en savane brûlée comme en savane non brûlée.

A partir du mois de mars, la densité du peuplement de savane brûlée augmente assez régulièrement, peut-être en raison d'immigrations à partir de zones de refuge, mais vraisemblablement surtout du fait de la reproduction des araignées adultes restées sur place. En effet, si l'on ne peut exclure a priori l'existence d'une certaine immigration, il est probable qu'il s'agit d'un phénomène d'ampleur très limitée, tout comme l'est sans doute l'émigration à la suite des feux. Il est d'ailleurs difficile de dire que cette augmentation de densité révèle un phénomène de reconstitution du peuplement, puisqu'elle est parallèle à ce qui se passe en savane non brûlée (fig. 51). Toutefois, entre les deux périodes principales de reproduction, certaines espèces mieux adaptées à la savane protégée des feux se développent en savane brûlée à la faveur de la reconstitution de la couche herbacée : c'est ainsi que la densité des Ctenidae adultes passe d'un peu plus de 20 ind./100 m² en juin-juillet à environ 50 ind./100 m² en octobre-novembre.

Les feux, s'ils perturbent le biotope, n'ont ainsi sur le peuplement d'Araignées que des effets restreints, sans doute parce que l'adaptation de ce peuplement à la saison sèche, pendant laquelle les variations journalières du microclimat sont importantes, constitue ainsi, dans une certaine mesure, une préadaptation aux conditions abiotiques de la savane brûlée.

2. Les effets d'un feu tardif

Si les feux interviennent habituellement à un moment où le peuplement d'Araignées est effectivement préadapté aux conditions de la savane brûlée, il est intéressant de voir comment ce peuplement réagit lorsqu'il est soumis au feu à un autre moment du cycle saisonnier. Ce type d'expérience a été réa-

lisé en 1965 : une savane qui avait brûlé en janvier 1964 a été protégée des feux du 18.I.1965 et brûlée le 7.IV.1965, après le commencement de la saison des pluies (GILLON et PERNES, 1968).

La figure 56 permet de comparer l'évolution de la densité des Araignées dans cette savane à ce qui a été observé en savane brûlée à la période normale et en savane protégée des feux. Ici encore, la densité a été estimée à partir des séries journalières de six relevés effectués chaque mois.

Dans les semaines qui suivent le passage du feu, la densité diminue de plus de la moitié. Elle augmente ensuite rapidement mais, pendant la première grande période de reproduction, reste inférieure à la densité du peuplement de savane brûlée ; en revanche, de septembre à décembre, elle est du même ordre de grandeur. Bien que la savane expérimentale n'ait pas été rebrûlée en janvier 1966, la densité des Araignées y diminue de décembre à février, ce qui confirme encore, s'il en était besoin, le caractère normal de cette diminution au cours de la saison sèche.

Considéré globalement, le peuplement de la savane brûlée se retrouve donc dans l'état du peuplement d'une savane normalement brûlée en janvier dès le mois de septembre, mais il en diffère toutefois quelque peu par sa composition moyenne (tabl. L). Les Lycosidae, les Gnaphosidae, les Pisauridae et les Araneidae, notamment, y sont proportionnellement moins nombreuses, tandis que les Ctenidae, les Oxyopidae, les Clubionidae et les Scytodidae y ont au contraire des fréquences relatives plus élevées.

TABLEAU L

Comparaison des compositions moyennes (établies sur 1 an) des peuplements d'Araignées d'une savane brûlée tardivement le 7.IV.1965 (SBT) et d'une savane brûlée normalement le 8.I.1965.

Familles	% en SBT	% en SB	Familles	% en SBT	% en SB
Lycosidae	17,6	21,0	Sparassidae	1,8	1,8
Salticidae	17,2	17,0	Dysderidae	2,3	2,9
Thomisidae	13,7	14,2	Zodariidae	1,6	1,7
Ctenidae	8,0	5,1	Palpimanidae	1,8	2,1
Gnaphosidae	4,2	8,4	Scytodidae	5,5	1,8
Pisauridae	4,8	6,3	Autres familles et indéterminés	1,1	3,7
Oxyopidae	11,4	6,6			
Clubionidae	7,4	4,5			
Araneidae	1,6	3,0	Total	100 %	100 %

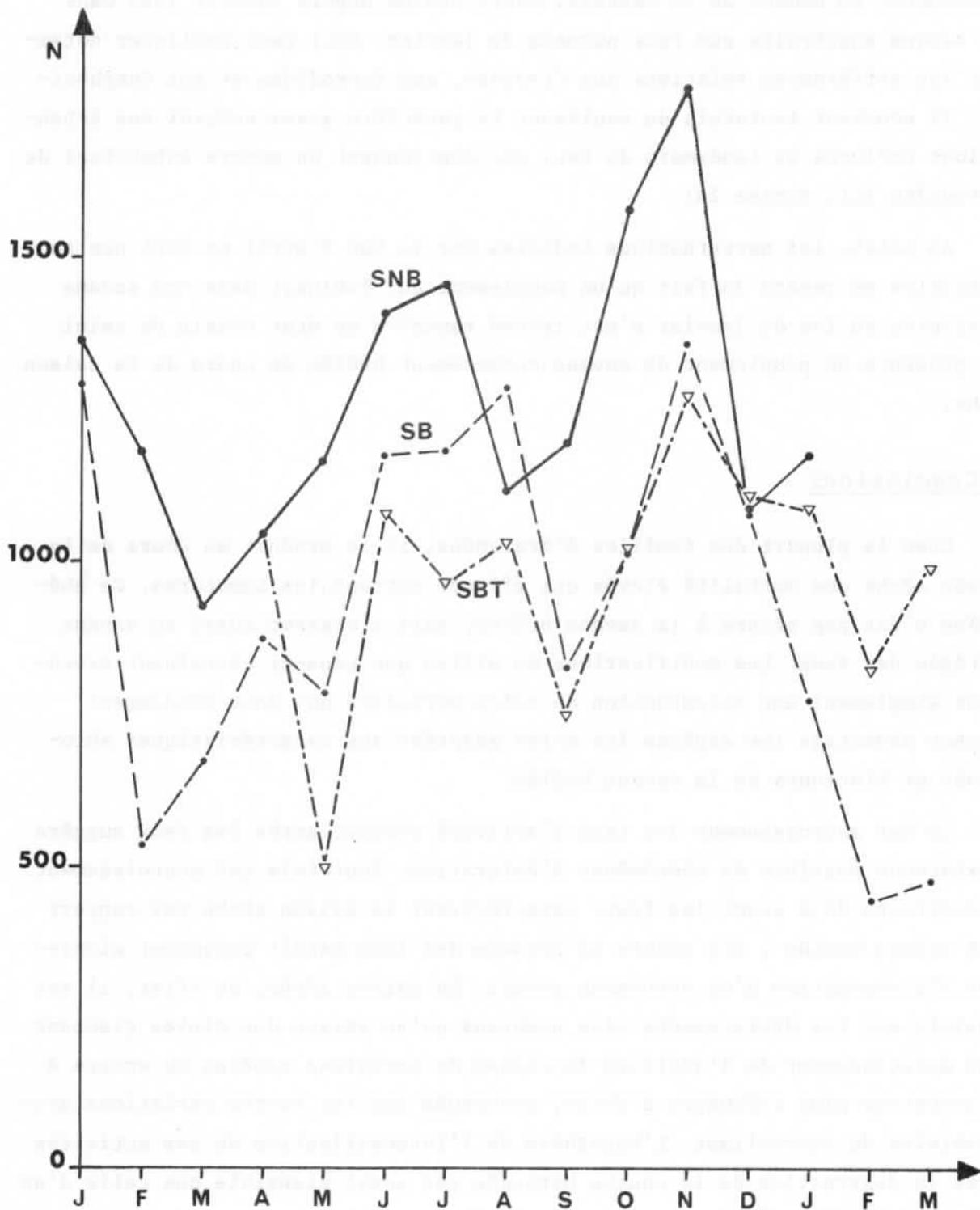


Fig. 56. Comparaison des variations mensuelles de la densité des Araignées dans une savane brûlée tardivement le 7.IV.1965 (SBT), d'une savane normalement brûlée le 18.I.1965 et le 13.I.1966 (SB) et d'une savane soustraite aux feux de janvier (SNB).

Ces différences peuvent traduire l'existence de perturbations du peuplement liées à la période anormale du passage du feu, mais aussi le fait que le peuplement, au moment de ce passage, avait évolué depuis janvier 1965 dans une savane soustraite aux feux normaux de janvier. Ceci peut expliquer notamment les différences relatives aux Ctenidae, aux Scytodidae et aux Gnaphosidae. Il convient toutefois de souligner le caractère assez spécial des échantillons prélevés au lendemain du feu, qui contiennent un nombre inhabituel de Scytodidae (cf. annexe 26).

Au total, les perturbations induites par le feu d'avril ne sont pas considérables en regard du fait qu'un peuplement qui évoluait dans une savane soustraite au feu de janvier s'est trouvé ramené à un état voisin de celui que présente un peuplement de savane normalement brûlée au cours de la saison sèche.

3. Conclusions

Chez la plupart des familles d'Araignées, il se produit au cours de la saison sèche une mortalité élevée qui affecte surtout les immatures. Ce phénomène n'est pas propre à la savane brûlée, mais s'observe aussi en savane protégée des feux. Les modifications du milieu que ceux-ci entraînent provoquent simplement une accentuation de cette mortalité qui doit évidemment toucher davantage les espèces les moins adaptées aux caractéristiques abiotiques et biotiques de la savane brûlée.

Le net accroissement des taux d'activité observé après les feux suggère l'existence possible de phénomènes d'émigration. Toutefois cet accroissement se manifeste déjà avant les feux, caractérisant la saison sèche par rapport à la saison humide ; ici encore le passage des feux paraît provoquer simplement l'accentuation d'un phénomène normal. En saison sèche, en effet, il est possible que les déplacements plus nombreux qu'en saison des pluies tiennent à un accroissement de l'activité de chasse de certaines espèces ou encore à la recherche plus fréquente d'abris, provoquée par les fortes variations nycthémérales du microclimat. L'hypothèse de l'intensification de ces activités après la destruction de la couche herbacée est aussi plausible que celle d'un phénomène d'émigration.

L'évolution ultérieure du peuplement de savane brûlée est parallèle à celle du peuplement de savane non brûlée ; elle en diffère par le fait que

la densité y reste plus faible. Même un feu tardif ne perturbe qu'assez peu le peuplement : sa phénologie ne change pratiquement pas et, après la première période principale de reproduction, sa densité est du même ordre de grandeur qu'en savane brûlée en saison sèche.

Le peuplement d'Araignées savaniques se révèle ainsi adapté aux transformations périodiques du milieu que provoquent les feux et se montre même capable de supporter sans grands dommages leur passage occasionnel en dehors de la saison sèche.

CONCLUSIONS GENERALES

Les Araignées de savane ont des potentialités adaptatives variées que met en lumière la comparaison du peuplement vivant en savane régulièrement brûlée avec celui que l'on trouve en savane soustraite aux feux. Dans celles-ci, le peuplement devient plus nombreux et il s'y développe certaines espèces auxquelles l'épaisse couche d'herbes et de litière fournit un habitat plus favorable que le sol dénudé par le feu. En réalité, ceci ne fait que prolonger un processus déjà entamé en savane brûlée, car la reconstitution de la strate herbacée recrée peu à peu des conditions meilleures pour ces espèces. Le peuplement de savane brûlée est ainsi le siège d'un remaniement progressif de sa composition jusqu'au moment où les feux viennent à nouveau transformer profondément le biotope.

Plutôt que comme une perturbation, les feux, du fait de leur périodicité, apparaissent ainsi comme un phénomène régulateur qui maintient le peuplement dans un état dont autrement il s'écarterait invariablement (GILLON et PERNES, 1968). De ce point de vue, c'est bien la suppression des feux qui constitue une perturbation en ce sens qu'elle interrompt un processus cyclique.

Il n'est donc pas étonnant que les feux n'aient que des effets à la limite qualifiables d'anodins ; pendant et après leur passage -du moins en saison sèche- on n'observe en effet aucun événement catastrophique : relativement peu d'araignées meurent dans les flammes et si la mortalité est importante par la suite, il s'agit seulement de l'accentuation d'un phénomène normal. Ainsi, l'analyse de ce qui se passe au moment même du feu comme celle de l'évolution ultérieure du peuplement montrent que celui-ci est globalement adapté au feu et à ses conséquences.

Cette adaptation globale, il faut le redire, cache en fait des différences interspécifiques importantes qu'il serait intéressant d'étudier d'un point de vue écophysiological et sans aucun doute aussi en comparant cycles biologiques et stratégies démographiques.