

CHAPITRE X

LA PLACE DES ARAIGNEES DANS LE FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DE LA SAVANE BRULEE

PAR P. BLANDIN ET M.-L. CELERIER

Connaître de façon exhaustive la fonction écologique d'une population suppose que l'on puisse définir qualitativement et quantitativement l'ensemble des relations qu'elle entretient avec la biocénose dont elle fait partie. Si donc on ne peut réduire cette fonction aux seuls transferts trophiques accomplis par la population, ceux-ci n'en constituent pas moins un aspect essentiel. Lors d'une analyse fonctionnelle d'écosystème, l'étude de ces transferts doit même constituer l'axe majeur des recherches, car il est indispensable de déterminer le rôle que joue chaque composante de la biocénose dans la circulation de l'énergie.

Les Araignées formant un ensemble défini tout autant par leur mode d'alimentation que pour de simples raisons taxinomiques, il est justifié de rechercher une estimation globale des transferts assurés par ces prédateurs. Cependant, cette estimation ne peut être obtenue qu'au prix d'un certain nombre d'hypothèses sur les cinétiques démographiques et les modalités de la croissance pondérale, hypothèses qui doivent tenir compte des résultats obtenus à l'échelle des populations.

La combinaison des analyses démographiques et des études de bilans énergétiques individuels ne pouvait être envisagée pour toutes les populations formant un peuplement aussi varié que celui des Araignées de savane: nous nous sommes limités aux trois espèces bien étudiées tant du point de vue démographique qu'énergétique: Orinocosa celerierae, Brevilabus gilloni et Anahita aculeata. A la lumière des résultats obtenus, nous avons établi le bilan énergétique du peuplement pour aboutir à une caractérisation de la place des Araignées dans les flux d'énergie traversant le réseau trophique de la savane brûlée.

A. BILANS ENERGETIQUES A L'ECHELLE DES POPULATIONS

1. Méthodes

Dans tous les calculs décrits ci-dessous, les biomasses ont été exprimées en calories, les résultats seuls étant traduits en Joules selon les normes désormais en vigueur. Les quantités d'énergie ont été calculées en multipliant les quantités de matières sèches sans cendres par les équivalents énergétiques correspondants.

a. Estimation de la production de croissance corporelle

Soit une cohorte d'individus nés à la date t_0 et achevant leur croissance à la date t_n . A la date t_i elle est représentée par N_i individus répartis entre différents stades $X_1, \dots, X_j, \dots, X_m$ avec les fréquences relatives $F_1, \dots, F_j, \dots, F_m$ et ayant pour biomasses individuelles moyennes $\bar{B}_1, \dots, \bar{B}_j, \dots, \bar{B}_m$.

A la date t_{i+1} , l'effectif de la cohorte est N_{i+1} , les individus étant répartis entre stades avec les fréquences relatives $F'_1, \dots, F'_j, \dots, F'_m$.

Les biomasses individuelles moyennes - sans distinction de stade-correspondant à ces deux dates ont pour valeurs:

$$\bar{B}_i = \sum F_j \bar{B}_j \quad \text{et} \quad \bar{B}_{i+1} = \sum F'_j \bar{B}_j$$

La production de croissance corporelle de la cohorte entre les dates t_0 et t_n est alors estimée par la relation classique dite de BOYSEN - JENSEN qui s'écrit ici:

$$P_c = \sum_{i=0}^{i=n} \frac{N_i + N_{i+1}}{2} (\sum F'_j \bar{B}_j - \sum F_j \bar{B}_j)$$

Bien entendu, si les croissances pondérales des mâles et des femelles diffèrent les calculs sont faits séparément pour les fractions de cohortes correspondantes; nous avons alors admis que mâles et femelles ont des effectifs égaux.

Le calcul suppose la connaissance à chaque date des fréquences relatives de chaque stade, or les élevages ont montré qu'il est impossible de connaître le stade d'un individu d'après sa taille. Nous avons donc dû nous contenter de définir des modèles plausibles des structures démographiques.

Dans le cas des espèces monovoltines, nous avons recherché les combinaisons de stades qui donnent une taille individuelle moyenne aussi proche que possible de celle des individus récoltés chaque mois, tout en étant compatibles avec ce que l'on sait des cinétiques démographiques. A titre d'exemple, le tableau CXCIX présente le modèle établi pour la population de O.celerierae.

TABLEAU CXCIX

Etablissement d'un modèle de structure démographique pour la population de Orinocosa celerierae en savane brûlée.

\bar{L} : longueur céphalothoracique moyenne.

MOIS	STADES REPRESENTES	FREQUENCES DES STADES	\bar{L} (mm) calculée	\bar{L} (mm) observée
MAR	1/2	0,50/0,50	1,45	1,43
AVR	2/3/4	0,50/0,25/0,25	2,04	2,06
MAI	3/4/5	0,33/0,33/0,33	2,75	2,79
JUN	5/6/7	0,50/0,25/0,25	3,96	3,91
JUL	5/6/7	0,25/0,25/0,50	4,37	4,41
AOU	6/7/8	0,25/0,25/0,50	5,26	5,36
SEP	7/8/9	0,33/0,33/0,33	6,02	6,07
OCT	8/9/10	0,50/0,25/0,25	6,78	6,81
NOV	9/10/11	0,25/0,50/0,25	8,16	8,00
DEC	9/10/11/12	0,25/0,25/0,25/0,25	8,76	8,89
JAN	11/12/13	0,50/0,25/0,25	10,18	10,11

Pour Anahita aculeata, nous avons admis que chaque cohorte comprend à un instant donné des individus de deux stades successifs en égales proportions ou de trois stades successifs avec des fréquences relatives de 0,25, 0,50 et 0,25 respectivement.

b. Estimation de la production d'exuvies

La mesure de la production d'exuvies d'une cohorte demande que l'on connaisse la cinétique du passage des individus d'un stade au suivant. Les échantillonnages mensuels effectués à Lamto ne permettent pas d'établir cette cinétique avec précision. Dans le cas des espèces pour lesquelles nous avons établi un modèle d'évolution des structures démographiques, il est cependant possible d'obtenir une estimation de la production d'exuvies en transposant la méthode de BOYSEN-JENSEN. L'exemple théorique suivant illustre la procédure adoptée (fig.94).

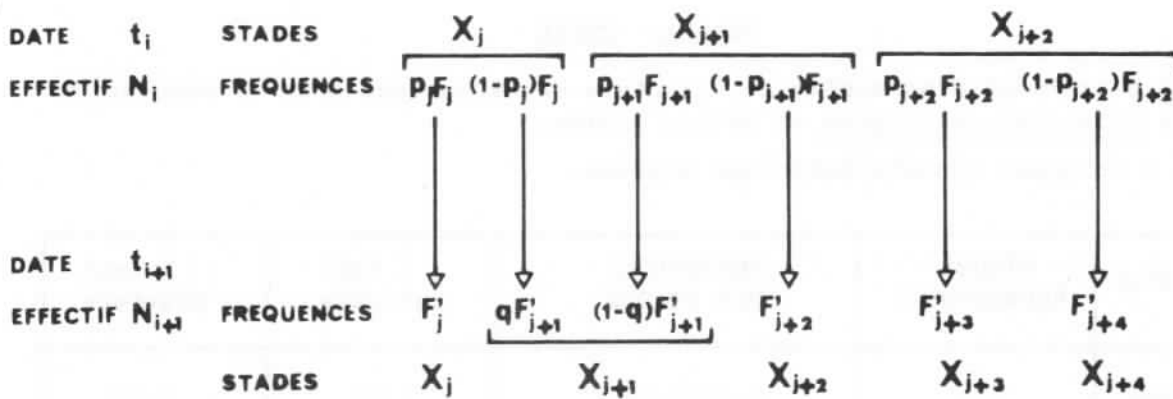


Fig. 94 Modèle de cinétique démographique d'une cohorte.

Les biomasses des exuvies correspondant aux stades X_j , X_{j+1} , X_{j+2} et X_{j+3} étant e_j , e_{j+1} , e_{j+2} , e_{j+3} , la production d'exuvies due aux individus survivant à la date t_{i+1} est égale à :

$$N_{i+1} \left[q F'_{j+1} e_j + F'_{j+2} e_{j+1} + F'_{j+3} e_{j+2} + F'_{j+4} (e_{j+2} + e_{j+3}) \right]$$

Nous admettons que dans l'intervalle t_i, t_{i+1} l'effectif N de la cohorte est une fonction linéaire décroissante du temps et que le nombre d'individus ayant mué (une fois ou deux fois selon le cas) est une fonction linéaire croissante du temps. Dans ces conditions la production d'exuvies due aux individus disparus dans l'intervalle t_i, t_{i+1} est égale à :

$$\frac{N_i + N_{i+1}}{2} \left[(1-p_j) F_j e_j + (1-p_{j+1}) F_{j+1} e_{j+1} + p_{j+2} F_{j+2} e_{j+2} + (1-p_{j+2}) F_{j+2} (e_{j+2} + e_{j+3}) \right]$$

La détermination des coefficients p et q est impossible dans la pratique car elle suppose le suivi en continu de tous les individus de la cohorte. Ces coefficients n'interviennent dans les calculs que si des individus se trouvant au même stade à un moment donné se comportent différemment par la suite comme dans l'exemple ci-dessus, ce qui n'est pas toujours le cas : quand il a été nécessaire de les prendre en compte, nous leur avons systématiquement attribué la valeur de 0,5.

Dans le cas de *Anahita aculeata*, les calculs ont été fait séparément pour les mâles et les femelles à partir de la septième mue.

c. Estimation de la production de soie

Parmi les trois espèces étudiées, seule Orinocosa celerierae produit de la soie de façon non négligeable à partir du stade 6. D'un stade à l'autre, le rapport de la soie produite par une araignée à l'accroissement de sa biomasse varie assez peu: sa valeur moyenne établie pour les stades 6 à 11 est de 0,131 (écart-type:0,018), les deux productions étant estimées en calories. Nous admettons donc que la production de soie de la population de Orinocosa celerierae est donnée par la relation :

$$P_s = 0,131 P'c + P_s \text{ (ad.)}$$

$P'c$ représentant la production de croissance des individus du stade 6 et des stades suivants, P_s (ad.) la production de soie des adultes. Celle-ci est estimée à partir des données du tableau CXXXV (chap.VIII) et des effectifs d'adultes fixés dans le modèle de cinétique de la population.

d. Estimation des productions de maturation et de reproduction

Les modèles de cinétiques démographiques établis pour les trois espèces étudiées fixent les effectifs des femelles adultes et le nombre de pontes qu'elles produisent (chap.IX). Les productions de maturation et de reproduction sont donc calculées directement à partir des données du chapitre VIII.

e. Estimation de l'ingestion

Dans le cadre des hypothèses utilisées pour calculer la production de croissance corporelle et la production d'exuvies d'une cohorte, nous définirons la structure démographique moyenne de celle-ci au cours d'un intervalle t_i, t_{i+1} par les fréquences des individus de chaque stade, soit, pour le stade X_j :

$$\bar{F}_j = \frac{F_j N_i + F_j' N_{i+1}}{N_i + N_{i+1}}$$

Le rapport de la production à l'ingestion $\frac{P_{cj}}{I_j}$ ayant été calculé pour chaque stade, nous admettons que la cohorte est caractérisée dans l'intervalle t_i, t_{i+1} par un rapport $\frac{P_c}{I}(t_i, t_{i+1})$ dont la valeur est donnée par la relation:

$$\frac{P_c}{I}(t_i, t_{i+1}) = \sum \bar{F}_j \frac{P_{cj}}{I_j}$$

$P_c(t_i, t_{i+1})$ ayant été calculé selon la méthode décrite ci-dessus, l'énergie ingérée dans l'intervalle est :

$$I_{(t_i, t_{i+1})} = \frac{P_c(t_i, t_{i+1})}{\sum \bar{F}_j \frac{P_{c_j}}{I_j}}$$

Pour l'intervalle t_{n-1}, t_n au terme duquel tous les individus arrivent à l'état adulte, on doit distinguer l'ingestion correspondant à la croissance de celle qui est le fait des adultes; nous l'avons estimée selon la procédure suivante. Soit par exemple des individus se trouvant au stade X_j à t_{n-1} avec pour effectif $F_j N_{n-1}$ et arrivant à l'état adulte au stade X_{j+2} au temps t_n avec l'effectif $F_{j+2} N_n$. Les rendements écologiques de croissance des stades X_j et X_{j+1} étant $\frac{P_c}{I}(j)$ et $\frac{P_c}{I}(j+1)$ nous écrirons que pour ces individus on a :

$$\bar{F} \frac{P_c}{I}(t_{n-1}, t_n) = \frac{1}{2} \left(\frac{P_c}{I}(j) + \frac{P_c}{I}(j+1) \right) \frac{F_j N_{n-1} + F_{j+2} N_n}{N_{n-1} + N_n}$$

$I(t_{n-1}, t_n)$ est alors calculée à partir de la valeur de P_c établie pour cet intervalle de temps.

Tous ces calculs sont effectués pour les mâles et pour les femelles séparément si nécessaire. L'énergie ingérée correspondant à l'ensemble de la production de croissance corporelle est alors obtenue par sommation des valeurs calculées pour chaque intervalle de temps.

L'énergie ingérée par les adultes est calculée à partir des données du chapitre VIII et des effectifs fixés par les modèles de cinétiques démographiques. En ce qui concerne les mâles, nous avons estimé un ordre de grandeur de l'énergie qu'ils ingèrent en admettant une durée de vie moyenne de un mois, ce qui est en accord avec les données de terrain.

f Estimation des rejecta et de l'assimilation

Les élevages ont permis de connaître pour chaque espèce le pourcentage de l'énergie ingérée retrouvée dans les rejecta d'une part au cours du développement, d'autre part au cours de la vie adulte, en distinguant si nécessaire mâles et femelles. Les valeurs de ce pourcentage ainsi obtenues ont été utilisées pour calculer l'énergie non assimilée à partir des valeurs de l'énergie ingérée fournies par les calculs décrits ci-dessus. L'énergie assimilée a été obtenue par différence.

g. Estimation des dépenses de maintenance

L'étude en élevage de l'intensité respiratoire individuelle a montré que l'estimation des dépenses de maintenance par différence entre l'énergie assimilée et l'énergie consacrée à la production est satisfaisante. A l'échelle des populations nous estimerons donc ces dépenses de la même manière. Le cas de Brevilabus gilloni méritera cependant une discussion particulière, car les bilans individuels ont été établis sur des animaux à développement rapide, alors que dans la nature les développements sont lents.

h. Conclusions

Les tableaux CC, CCI et CCII présentent les modèles utilisés pour établir les bilans énergétiques des populations de Orinocosa celerierae, Brevilabus gilloni et Anahita aculeata. Malgré les nécessaires simplifications intervenues à toutes les étapes de leur mise au point, ces modèles conservent un caractère réaliste qui autorise l'étude comparative des trois espèces.

TABLEAU CC

Modèle utilisé pour établir le bilan énergétique de la population de Orinocosa celerierae. a.f. : avant les feux ; p.f. : après les feux.

MOIS	STADES	FREQUENCES	Ni (ind/100 m ²)	$\bar{B}i$ (cal)	$\frac{Pc}{I}$
FEV	oeuf	1	223,5	3,4	0,326 0,316 0,271 0,263 0,276 0,250 0,232 0,255 0,323 0,355 0,323 -
MAR	1/2	0,50/0,50	134,4	6,4	
AVR	2/3/4	0,50/0,25/0,25	80,9	14,7	
MAI	3/4/5	0,33/0,33/0,33	48,7	31,3	
JUN	5/6/7	0,50/0,25/0,25	29,3	95,4	
JUL	5/6/7	0,25/0,25/0,50	17,6	126,5	
AOU	6/7/8	0,25/0,25/0,50	10,6	161,4	
SEP	7/8/9	0,33/0,33/0,33	6,2	320,4	
OCT	8/9/10	0,50/0,25/0,25	3,4	476,0	
NOV	9/10/11	0,25/0,50/0,25	2,9	865,2	
DEC	9/10/11/12	0,25/0,25/0,25/0,25	2,4	1105,4	
JAN a.f.	11/12/13	0,50/0,25/0,25	2,2	1412,6	
JAN p.f.	11/12/13	0,50/0,25/0,25	0,5 (♀)	1929,6	

TABLEAU CCI

Modèle utilisé pour établir le bilan énergétique de la population de Brevilabus gilloni. a.f. : avant les feux ; p.f. : après les feux.

MOIS	STADES		FREQUENCES		Ni(ind./100 m ²)		Bi (cal.)		Pc/I	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
MAR	oeuf		1		574,0		1,1			
AVR	2		1		460,0		2,6		0,322	
MAI	3		1		368,0		5,1		0,462	
JUN	4/5		0,67/0,33		295,4		12,4		0,520	
JUL	4/5		0,50/0,50		236,7		13,7		0,466	
AOU	6		1		189,7		27,8		0,390	
SEP	6/7		0,75/0,25		152,8		31,4		0,297	
OCT	7		1		121,8		42,1		0,293	
NOV	8/9		0,67/0,33		83,2		71,6		0,283	
DEC	9	9	1	1	33,7	33,7	86,9	90,3	0,279	
JAN a.f.	9	10	1	1	23,0	23,0	86,9	122,8	0,304	0,334
JAN p.f.	9	10	1	1	11,5	11,5	86,9	122,8		
FEV	10	11	1	1	6,6	6,6	92,8	140,3	0,334	0,361
MAR	-	11	-	1	0	5,2	-	161,5	-	-

TABLEAU CCII

Modèle utilisé pour établir le bilan énergétique de la population de *Anahita aculeata*.

MOIS	STADES		FREQUENCES		Ni (ind./100 m ²)		Bi (cal.)		Pc/I	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1ère cohorte										
AVR	oeuf		1		47		1,1		0,208	
MAI	1/2		0,50/0,50		38		1,2			
JUN	2/3/4		0,25/0,50/0,25		31		3,1		0,352 0,355	
JUL	4/5/6		0,25/0,50/0,25		13	13	12,9	13,8		
AOU	6/7/8		0,25/0,50/0,25		10,5	10,5	46,0	54,9	0,379 0,393	
SEP	7/8/9		0,25/0,50/0,25		8,5	8,5	75,2	97,5		
OCT	8/9	9/10	0,50/0,50	0,50/0,50	7	7	85,3	176,6	0,342 0,372	
2ème cohorte										
MAI	oeuf		1		312		1,1		0,208	
JUN	1/2		0,50/0,50		166		1,2			
JUL	2/3/4		0,25/0,50/0,25		88		3,1		0,264	
AOU	3/4/5		0,25/0,50/0,25		47		6,4			
SEP	5/6/7		0,25/0,50/0,25		12,5	12,5	25,4	29,0	0,381 0,387	
OCT	7/8/9		0,25/0,50/0,25		6,5	6,5	75,2	97,5		
NOV	8/9/10		0,25/0,50/0,25		3,5	3,5	121,3	158,5	0,377 0,393	
DEC	9/10	10/11	0,50/0,50	0,50/0,50	2	2	150,7	280,9		
JAN	11	12	1	1	1	1	220,5	387,9	0,320 0,337	
									0,307 0,379	
									0,295 0,511	

TABLEAU CCII (suite)

Modèle utilisé pour établir le bilan énergétique de la population de Anahita aculeata.

MOIS	STADES	FREQUENCES	Ni (ind./100 m ²)		Bi(cal.)		Pc/I	
3ème cohorte								
JUL	oeuf	1	312		1,1		0,208	
AOU	1/2	0,50/0,50	143				0,260	
SEP	2/3/4	0,25/0,50/0,25	65				0,333	
OCT	3/4/5	0,25/0,50/0,25	30				0,379 0,386	
NOV	5/6/7	0,25/0,50/0,25	7	7	25,4	29,0	0,392 0,413	
DEC	6/7/8	0,25/0,50/0,25	3	3	46,0	54,9	0,375 0,342	
JAN	7/8/9	0,25/0,50/0,25	1,5	1,5	75,2	97,5	0,320 0,363	
FEV	9/10 10/11	0,50/0,50 0,50/0,50	0,5	0,5	150,7	280,9	0,295 0,575	
MAR	11 12	1 1	0,3	0,3	220,5	387,9		
4ème cohorte								
OCT	oeuf	1	1092		1,1		0,242	
NOV	1/2/3	0,25/0,50/0,25	490		1,6		0,296	
DEC	3/4/5	0,25/0,50/0,25	220		6,4		0,376 0,378	
JAN	4/5/6	0,25/0,50/0,25	49,5	49,5	12,9	13,8	0,384 0,395	
FEV	6/7/8	0,25/0,50/0,25	22	22	46,0	54,9	0,348 0,371	
MAR	7/8/9	0,25/0,50/0,25	10	10	75,2	97,5	0,314 0,339	
AVR	8/9/10	0,25/0,50/0,25	4,5	4,5	121,3	158,5	0,251 0,463	
MAI	9/10/11	0,25/0,50/0,25	2	2	143,7	205,6		

2. Comparaison des bilans énergétiques des populations de
Orinocosa celerierae, *Brevilabus gilloni* et *Anahita aculeata*

Le tableau CCIII présente les valeurs des différentes composantes des bilans énergétiques obtenues par les méthodes décrites ci-dessus. Dans le cas de *B. gilloni*, les valeurs du rapport Pc/I utilisées pour estimer l'énergie ingérée ont été établies en élevage sur des individus à développement rapide. Sur le terrain, celui-ci est lent et si la production de croissance individuelle ne change pas, les dépenses de maintenance doivent cependant être accrues, puisque le développement dure plus longtemps : l'ingestion doit donc s'en trouver augmentée, comme nous l'ont montré quelques sondages sur des individus à croissance lente (cf. chap. VIII). Afin de tenir compte de ce phénomène, nous avons admis que les dépenses de maintenance sont proportionnelles à la durée du développement ; celui-ci durant en moyenne 335 jours lorsqu'il est lent au lieu de 202 lorsqu'il est rapide, les dépenses de maintenance représenteraient ainsi 123 884,7 J./100 m²/an. Les valeurs de A, de I et de NA doivent être corrigées en conséquence, en respectant les proportions de ces différentes grandeurs (tabl. CCIV).

TABLEAU CCIII

Composantes des bilans énergétiques (Joules/100 m²/an) des populations de *Orinocosa celerierae*, *Brevilabus gilloni* et *Anahita aculeata* en savane brûlée.

	<i>O. celerierae</i>	<i>B. gilloni</i>	<i>A. aculeata</i>
Pc	45 687,3	63 244,2	65 773,7
Pe	4 701,3	6 664,5	3 570,9
Ps développement	4 610,5	ε	ε
Ps vie adulte	2 515,8	ε	ε
Pm	1 002,5	460,7	4 997,6
Pr	3 391,1	2 589,5	8 813,5
Pg = Pc + Pe + Ps	54 999,1	69 908,7	69 344,6
P	61 908,5	72 958,9	83 155,7
I développement	163 804,5	182 009,0	186 372,2
I vie adulte	13 039,6	6 683,8	32 323,5
I	176 844,1	188 692,8	218 695,7
NA développement	8 845,4	39 496,0	13 235,4
NA vie adulte	721,1	1 537,3	4 622,8
NA	9 566,5	41 033,3	17 858,2
A développement	154 959,1	142 513,0	173 136,8
A vie adulte	12 318,5	5 146,5	27 700,7
A	167 277,6	147 659,5	200 837,5
R = A - P	105 369,1	74 700,6	117 681,8

TABLEAU CCIV

Valeurs corrigées de diverses composantes du bilan énergétique de la population de Brevilabus gilloni (Joules/100 m²/an).

R = 123 884,7	I = 251 544,7
A = 196 843,6	I (développement) = 242 634,6
NA = 54 701,1	I (vie adulte) = 8 910,1

En fait, les dépenses de maintenance sont vraisemblablement surestimées par ce procédé de correction. En effet, les dépenses liées à la capture des proies et à la digestion ne doivent pas être proportionnelles au temps, puisque la croissance pondérale est la même, que le développement soit court ou long.

Dans l'ensemble les énergies ingérées, assimilées, investies dans la production et dans la maintenance ont d'une population à l'autre des ordres de grandeurs comparables ; c'est tout particulièrement le cas pour B. gilloni et A. aculeata, ceci en dépit de leurs dynamiques très différentes. Les comparaisons s'en trouvent facilitées, car, compte tenu des approximations effectuées pour établir les bilans, il eut été risqué de comparer des espèces à niveaux d'ingestion et de production trop peu semblables.

Les principaux rendements caractérisant chaque population sont réunis dans le tableau CCV . Pour B. gilloni, ils ont été calculés en utilisant les estimations corrigées ci-dessus.

TABLEAU CCV

Principaux rendements caractérisant les bilans énergétiques des populations de Orinocosa celerierae, Brevilabus gilloni et Anahita aculeata en savane brûlée.

\bar{B} : biomasse annuelle moyenne ; dév. : développement.

	<i>O. celerierae</i>	<i>B. gilloni</i>	<i>A. aculeata</i>
\bar{B} (J/100 m ²)	7 999,7	15 376,0	9 136,3
Pc/ \bar{B}	5,71	4,11	7,20
P/ \bar{B}	7,74	4,74	9,10
Pr/ \bar{B}	0,424	0,168	0,965
Pr/P	0,055	0,035	0,106
Pe/P	0,076	0,091	0,043
Pc/I (dév.)	0,279	0,261	0,353
Pg/I (dév.)	0,336	0,288	0,372
Pr/I	0,019	0,010	0,040
P/I	0,350	0,290	0,380
A/I	0,946	0,783	0,918
P/A	0,370	0,371	0,414
R/I	0,596	0,492	0,538
R/A	0,630	0,629	0,586
R/P	1,702	1,698	1,415

Comme on pouvait le prévoir d'après les élevages, la valeur du rendement écologique de croissance ne varie pas considérablement d'une espèce à l'autre. Elle est sans doute sous-estimée chez B. gilloni, en raison de la surestimation probable qui a été faite de R et donc de I. Nous admettrons donc que la valeur de P/I varie de 0,3 à 0,4.

Les rares valeurs du rendement écologique de croissance établies par d'autres auteurs chez diverses Lycosidae non tropicales sont en général plus faibles que celles que nous avons trouvées : 0,183 chez Geolycosa godeffroyi (HUMPHREYS, 1978), 0,264 chez Pardosa lugubris selon EDGAR (1971) ou 0,291 selon STEIGEN (1975). Ces données sont trop peu nombreuses pour autoriser le moindre commentaire. C'est donc, faute de mieux, sur la base des valeurs de P/I que nous avons trouvées pour trois des espèces importantes du peuplement de Lamto que nous chercherons à établir le bilan de celui-ci.

Seules des analyses démographiques associées à des études complètes de bilans énergétiques permettent de caractériser les unes par rapport aux autres les stratégies démographiques de diverses espèces (BARBAULT et BLANDIN, 1980). De ce point de vue, la comparaison d'espèces qui accomplissent des transferts trophiques du même ordre de grandeur est particulièrement intéressante.

La valeur du rapport Pr/I constitue un bon indicateur de l'effort de reproduction : celui-ci est deux fois plus important chez A. aculeata que chez O. celerierae, dont l'effort de reproduction est lui-même pratiquement le double de celui de B. gilloni. Cette dernière espèce a la biomasse moyenne la plus élevée, et c'est cependant celle qui investit le moins d'énergie pour assurer son renouvellement. Ce résultat doit être évidemment rapproché de ceux de l'analyse démographique, qui a montré que le taux de mortalité est nettement plus faible chez B. gilloni que chez les deux autres espèces.

Les individus de B. gilloni, nous l'avons déjà évoqué, sont sans aucun doute mieux adaptés aux conditions de la savane brûlée que ceux de A. aculeata. Cette espèce se maintient du fait de son important effort de reproduction, déjà mis en évidence à l'échelon individuel (cf. chap. VII), et plus apparent encore à l'échelle de la population : A. aculeata investit plus d'énergie dans sa reproduction que B. gilloni, tout en ne produisant pratiquement pas davantage et en **entretenant** une biomasse moyenne moindre.

Ces deux espèces illustrent donc bien les deux types classiques de stratégies démographiques où dans un cas un effort de reproduction restreint est associé à une probabilité de survie individuelle élevée, tandis que dans l'autre un effort de reproduction important compense les effets d'une forte mortalité.

Il resterait à connaître les phénomènes jouant dans le déterminisme de la probabilité de survie des individus des deux espèces. Nous avons déjà évoqué leur plus ou moins bonne adaptation aux contraintes de la savane brûlée annuellement, en particulier celles qu'impose la saison sèche. Il est par exemple possible que jouent des phénomènes relatifs à la rétention de l'eau, dans lesquels la cuticule intervient sans doute : on s'expliquerait ainsi que B. gilloni investisse en proportion deux fois plus d'énergie que A. aculeata sous forme de cuticule. Il y a certainement là une voie qui mériterait d'être explorée.

B. BILAN ENERGETIQUE DU PEUPEMENT

1. La production

La connaissance des différentes composantes de la production d'un peuplement d'Araignées, définies par les relations $P = P_g + P_m + P_r$ et $P_g = P_c + P_e + P_s$ demande en principe que toutes les espèces soient étudiées en combinant analyse in natura des cinétiques démographiques et mesure en élevage de la croissance corporelle, de la production d'exuvies de soie et de cocons.

Les espèces que nous avons étudiées de cette manière ont mis en lumière les difficultés rencontrées : lourdeur des élevages nécessairement importants, relative imprécision des cinétiques démographiques, même dans le cas simple des espèces monovoltines de taille moyenne ou grande. Cerner la production d'un peuplement comprenant des espèces à cycles biologiques variés et en majorité petites nécessite donc d'autres approches, notamment pour estimer la production de croissance.

a. La production de croissance corporelle

• Méthodologie

Chaque population peut être caractérisée par sa biomasse moyenne \bar{B} établie sur une année grâce à des mesures périodiques. La production de croissance corporelle P_c représente la quantité annuelle de matière investie par la population dans le renouvellement de \bar{B} : le rapport P_c/\bar{B} rend donc compte de façon synthétique de la dynamique de ce processus; sa valeur dépend en effet de la cinétique de la population et des modalités de la croissance corporelle individuelle.

Des études théoriques considérant une cohorte suivie de sa formation à sa disparition ont montré que le rapport P_{co}/\bar{B}_{co} de sa production à sa biomasse moyenne a une valeur rigoureusement déterminée par les modalités de la croissance corporelle et de la survie (WATERS, 1969 ; ALLEN, 1971 ; LEVEQUE et al., 1977).

Considérée au cours d'une année, la structure démographique d'une population varie en fonction de la durée de vie des cohortes qui la composent. Dans tous les cas, le taux de renouvellement annuel de la biomasse de la population P_c/\bar{B} est égal au

quotient du taux de renouvellement P_{co}/\bar{B}_{co} d'une cohorte unitaire par la durée de vie de celle-ci.

Une connaissance correcte de la courbe de croissance pondérale individuelle et des modalités de la survie à l'échelle des cohortes permet donc de déterminer la valeur du taux P_c/\bar{B} : il suffit alors d'obtenir la biomasse moyenne de la population par échantillonnages périodiques pour connaître sa production de croissance corporelle annuelle.

Selon LAMOTTE et MEYER (1978), l'intérêt de cette méthode tient au fait que si les courbes de croissance et de survie sont peu variables d'une espèce à l'autre dans un peuplement défini sur des bases taxinomiques, il devient facile d'obtenir un ordre de grandeur des productions de croissance de chaque population en utilisant une même valeur pour P_c/\bar{B} . L'extrapolation au peuplement devient alors possible si l'on connaît sa biomasse annuelle moyenne et la répartition du nombre des espèces en fonction de leurs cinétiques démographiques.

Cette méthode, qui a l'élégance de la simplicité, a cependant pour inconvénient de s'appuyer sur la connaissance précise de la biomasse moyenne de l'ensemble du peuplement. Dans le cas d'animaux nombreux et de petite taille comme les Araignées cela soulève des problèmes pratiques difficiles à résoudre : la pesée directe est le plus souvent à exclure et certaines catégories de taille sont mal échantillonnées.

Nous avons en conséquence utilisé une méthode analytique de façon à disposer d'approches complémentaires. Elle s'appuie sur le constat que, pour chaque espèce d'Araignée, ce sont les femelles adultes qui sont échantillonnées le plus correctement et sur le fait que les biomasses individuelles peuvent être estimées à partir de la mesure des longueurs céphalothoraciques. Après en avoir exposé le principe, nous en discuterons la validité.

Soit une population en équilibre : chaque couple reproducteur produit un certain nombre d'oeufs qui sont à l'origine d'un nouveau couple reproducteur à la génération suivante. Nous appelons B la biomasse individuelle, B_0 celle d'un oeuf, B_A la biomasse à l'arrivée à l'état adulte, N_0 le nombre d'oeufs produits par un couple reproducteur. Nous posons alors les hypothèses suivantes :

- la croissance corporelle individuelle suit une loi de la forme :

$$B = B_0 e^{\alpha t}$$

- la courbe de survie de la fraction de cohorte donnant un couple reproducteur est de la forme :

$$N = N_0 e^{-\beta t}$$

A l'instant initial, $t = 0$ on a donc $B = B_0$ et $N = N_0$, et au bout du temps T

nécessaire pour atteindre l'état adulte on a $B = B_A$ et $N = 2$.

La production de croissance P_{co} de la fraction de cohorte qui est à l'origine d'un couple reproducteur s'écrit :

$$P_{co} = \int_{B_0}^{B_A} N dB$$

Des relations ci-dessus on tire $\alpha = \frac{1}{T} \text{Log} \frac{B_A}{B_0}$ et $\beta = \frac{1}{T} \text{Log} \frac{N_0}{2}$, d'où :

$$B = B_0 e^{\frac{t}{T} (\text{Log} \frac{B_A}{B_0})} = B_0 \left(\frac{B_A}{B_0} \right)^{\frac{t}{T}}$$

et :

$$N = N_0 e^{-\frac{t}{T} (\text{Log} \frac{N_0}{2})} = N_0 \left(\frac{2}{N_0} \right)^{\frac{t}{T}}$$

Posant $\frac{t}{T} = x$ (x variant de 0 à 1), on peut écrire :

$$dB = B_0 \left(\frac{B_A}{B_0} \right)^x \text{Log} \left(\frac{B_A}{B_0} \right) dx$$

et, par conséquent :

$$P_{co} = N_0 B_0 \text{Log} \frac{B_A}{B_0} \int_0^1 \left(\frac{2B_A}{N_0 B_0} \right)^x dx$$

ce qui donne en intégrant :

$$P_{co} = \frac{N_0 B_0 \text{Log} \frac{B_A}{B_0}}{\text{Log} \frac{2B_A}{N_0 B_0}} \left(\frac{2B_A}{N_0 B_0} - 1 \right)$$

ou :

$$P_{co} = \frac{\text{Log} \frac{B_A}{B_0}}{\text{Log} \frac{2B_A}{N_0 B_0}} (2B_A - N_0 B_0)$$

La quantité $B_r = N_o B_o$ représente le poids des oeufs produits par un couple reproducteur. C'est pratiquement le poids des pontes correspondantes, la soie ne constituant guère plus de 5% de celui-ci (en matière fraîche). La figure 95 montre qu'il existe une nette relation entre le poids d'un cocon et le poids à maturité de la femelle l'ayant produit ($r = 0,959$). L'ensemble des données recueillies à Lamto et dans la littérature permet d'établir la relation empirique :

$$B_r = n 0,44 B_A^{1,06}$$

n étant le nombre de cocons produits par une femelle de poids B_A . L'exposant n'étant pas trop différent de 1, on peut donc admettre qu'en première approximation B_r est proportionnel à B_A :

$$B_r = k B_A$$

La relation donnant la production P_{co} s'écrit alors :

$$P_{co} = \frac{2 - k}{\text{Log} 2 - \text{Log} k} B_A \text{Log} \frac{B_A}{B_o}$$

que nous simplifions sous la forme :

$$P_{co} = K B_A \text{Log} \frac{B_A}{B_o}$$

Dans le cas où $n = 1$, on a $k = 0,44$ et $K = 1,03$; une valeur de P_{co} approchée à quelques pour-cent près est alors obtenue par la relation :

$$P_{co} = B_A \text{Log} \frac{B_A}{B_o}$$

Dans le cadre de nos hypothèses, et en supposant qu'un couple reproducteur produit une seule ponte, P_{co} devient aisément calculable en n'ayant à connaître que le poids à l'état adulte (après la croissance de maturation) et le poids d'un oeuf. Il s'agit alors de caractériser l'incidence de l'imprécision concernant ces grandeurs sur l'estimation de P_{co} ainsi que celle du nombre de pontes effectivement produites. Il convient par ailleurs d'apprécier les effets sur cette estimation de la plus ou moins grande inadéquation des hypothèses à la réalité.

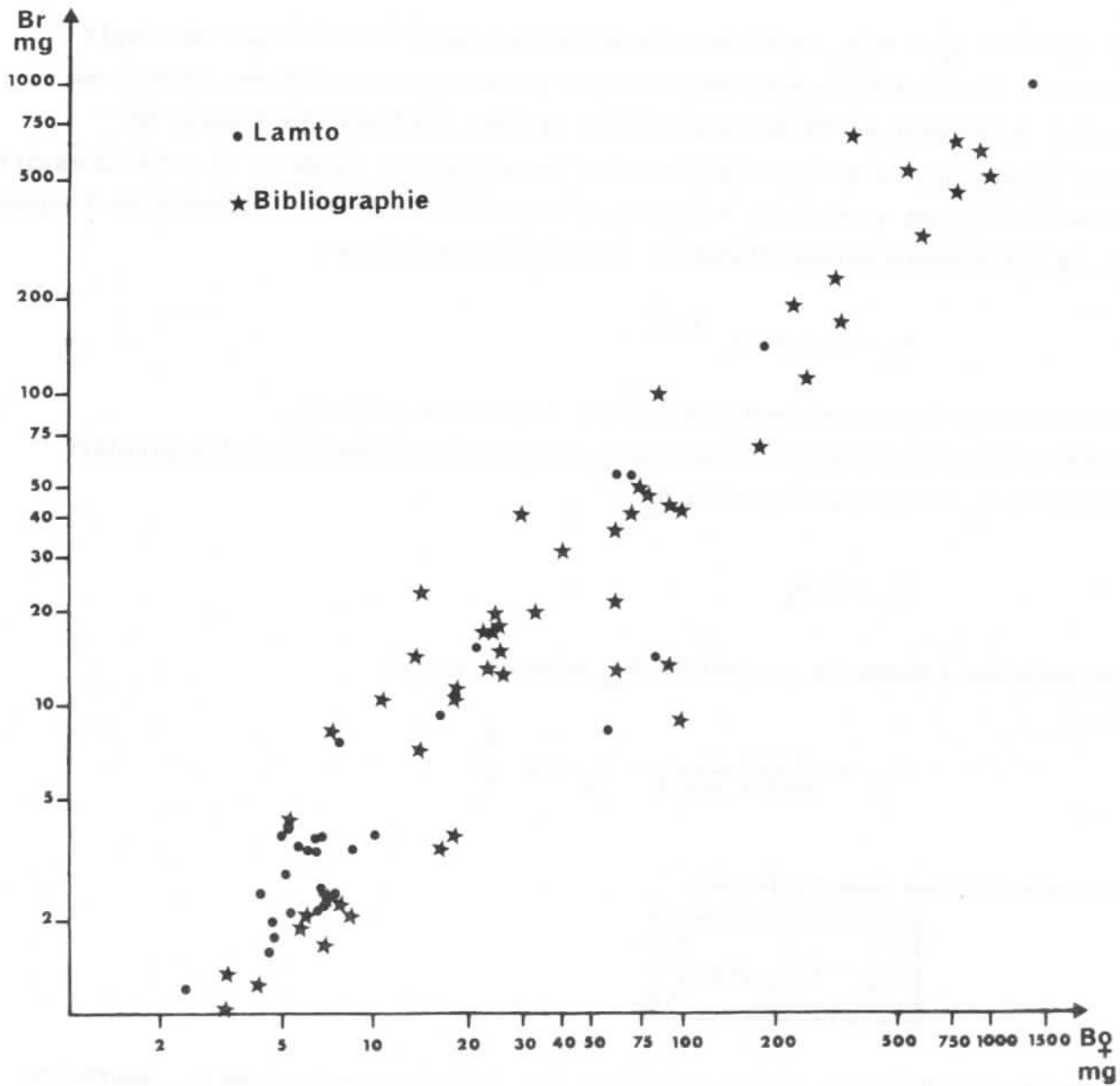


Fig. 95. Relation entre le poids Br (mg. matière fraîche) d'un cocon et le poids B♀ (mg. matière fraîche) de la femelle l'ayant produit chez des Araignées de diverses familles. Données recueillies à Lamto et dans la bibliographie (ENGELHARDT, 1964 ; BREYMEYER, 1967a ; HAGSTRUM, 1970a ; ROBINSON et ROBINSON, 1970 ; EDGAR, 1971a ; KESSLER, 1971 ; CHRISTOPHE, 1974 ; RIECHERT et TRACY, 1975 ; ALBERT et ALBERT, 1976 ; WISE, 1976 ; ANDERSON, 1978 ; HARRINGTON, 1978 ; EBEHARD, 1979 ; WORKMAN, 1977, 1978, 1979).

Le poids à l'état adulte est estimé avec plus ou moins de précision selon les espèces par l'intermédiaire de la mesure de la longueur céphalothoracique (cf. chap. II). Compte tenu de la procédure employée pour établir les relations allométriques entre ces deux grandeurs, nous pouvons admettre que les estimations obtenues représentent très correctement les poids des adultes, non pas à la mue imaginaire, mais après la croissance de maturation.

Pour simplifier les calculs, nous avons admis l'égalité des poids B_m et B_f des mâles et des femelles, ce qui n'est pas toujours vrai. S'il est nécessaire de les distinguer, la production P_{CO} est évidemment obtenue par la relation :

$$P_{CO} = \frac{K}{2} \left(B_m \text{ Log } \frac{B_m}{B_0} + B_f \text{ Log } \frac{B_f}{B_0} \right)$$

L'imprécision sur B_0 a des conséquences très limitée sur l'estimation de P_{CO} : une multiplication par 2 de B_0 entraîne une multiplication de P_{CO} par moins de 1,2 et une multiplication par 10 provoque un accroissement de P_{CO} d'au plus 50%.

Si l'on exclue la Mygale Scodra griseipes, les espèces élevées offrent une gamme de poids d'oeufs allant de 0,27 à 1,95 mg (cf. tab. CXVII). Les données de la littérature existante concernent 40 espèces réparties en 11 familles de Labidognathes : le poids des oeufs va de 0,10 à 1,81 mg, les poids des femelles allant de 3,2 à 980 mg (matière fraîche). La figure 96 montre que dans l'ensemble, les oeufs sont d'autant plus gros que les Araignées sont de plus grande taille. Sauf cas exceptionnel, l'ordre de grandeur du poids d'un oeuf peut donc être connu avec une incertitude suffisamment réduite pour qu'il en résulte une incertitude négligeable sur l'estimation de la production.

La connaissance de la biomasse individuelle d'une femelle permet d'estimer avec une bonne sécurité le poids moyen des cocons qu'elle produit : il suffit alors de connaître le nombre n de ceux-ci pour obtenir B_T , ce qui en réalité n'est pas toujours facile. Le doublement du nombre de cocons se traduit par la multiplication de P_{CO} par 1,5 au plus et un doublement de P_{CO} n'est obtenu qu'à partir du quintuplement du nombre de cocons. L'incertitude sur le nombre de cocons produits dans la nature a donc des conséquences bien moins graves sur l'estimation de la production corporelle que sur celle de la production de reproduction.

Notre méthode constitue donc, au prix d'hypothèses que nous discuterons plus loin, un moyen commode de calculer la production de croissance de la fraction de cohorte correspondant à une femelle reproductrice, à la limite en ne connaissant que son poids à maturité. Le calcul de la production à l'échelle de la population

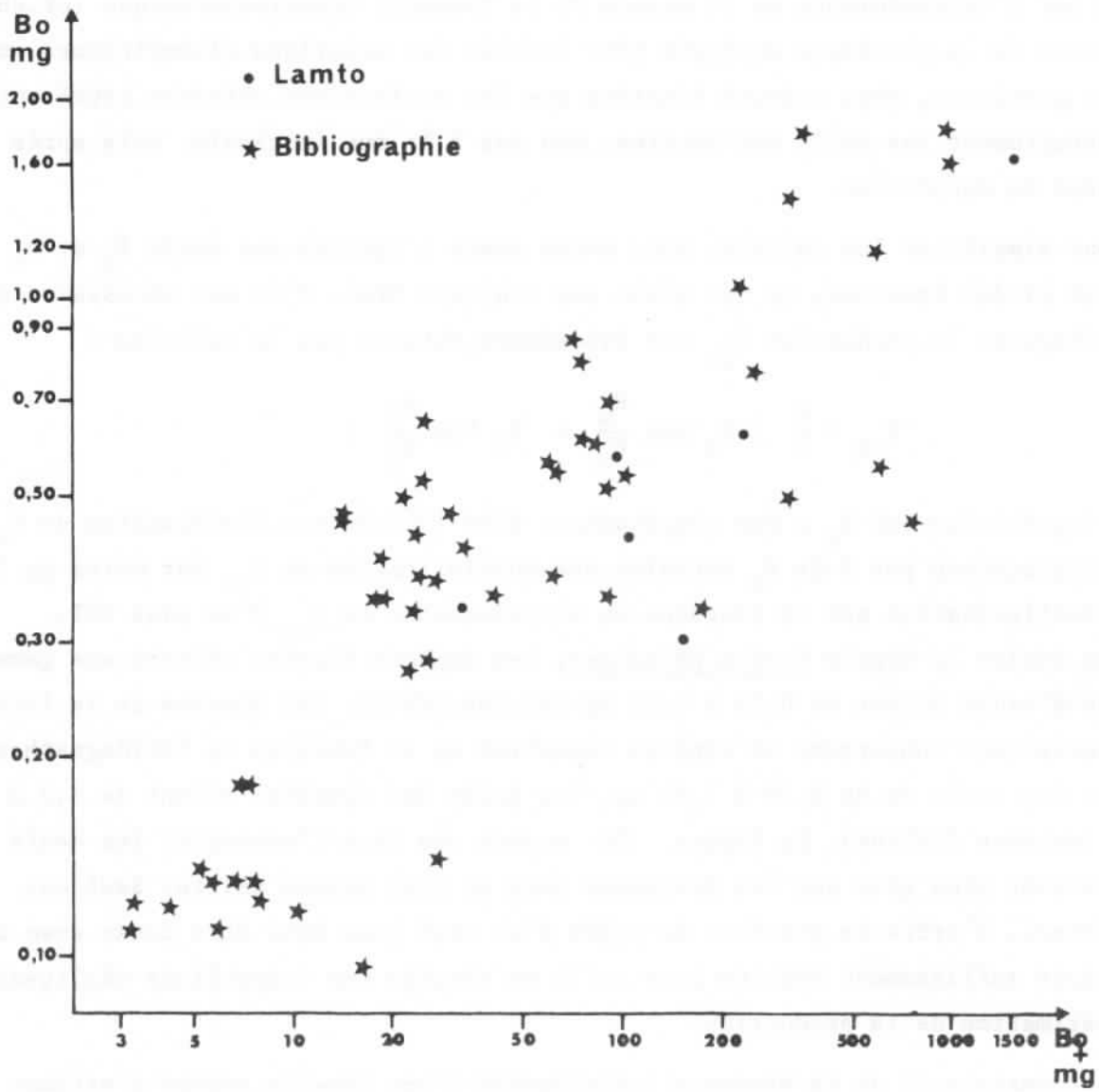


Fig. 96. Relation entre le poids moyen de l'oeuf (B_o , en mg de matière fraîche) et le poids de la femelle ($B_{♀}$, en mg de matière fraîche) chez des Araignées de diverses familles. Données recueillies à Lamto et dans la littérature (cf. fig. 95, p. 464).

suppose donc que l'on connaisse le nombre et les biomasses des femelles adultes produites au cours du cycle annuel. Si nous disposons d'estimations mensuelles m de leurs effectifs par unité de surface et si nous connaissons leur durée de vie moyenne d (en mois), leur effectif réel est estimé (par défaut) à l'aide de la relation :

$$N = \frac{\sum m}{d} = \frac{N_T}{d}$$

N_T représentant le nombre total de femelles adultes récoltées par unité de surface en un an.

Ayant calculé la production P_{co_i} de la fraction de cohorte ayant abouti à chaque femelle i , la production de la population est alors estimée par la relation:

$$P_c = \frac{1}{d} \sum_{i=1}^i = N_T P_{co_i}$$

La somme des valeurs ainsi obtenues à l'échelle des populations donne une estimation de la production de croissance du peuplement.

Les hypothèses que nous avons posées pour établir cette méthode sont évidemment simplificatrices. L'incidence de deux d'entre elles est difficile à cerner.

Nous avons supposé l'équilibre des populations, en d'autres termes la constance des facteurs déterminant les modalités de la survie d'une génération à l'autre : un couple reproducteur serait toujours issu du même nombre d'oeufs. Il est clair que cela n'est pas toujours le cas, ne serait-ce que lorsque certaines cohortes traversent la saison pluvieuse et d'autres la saison sèche, comme chez Anahita aculeata. Encore une fois, cette difficulté ne pourrait être levée que par la connaissance précise des cinétiques démographiques, laquelle de toute manière, rendrait caduques aussi bien la méthode synthétique des taux de renouvellement que notre méthode analytique.

Le problème est le même pour l'hypothèse relative aux courbes de survie. Brevilabus gilloni et Orinocosa celerierae suffisent à montrer qu'il existe une diversité réelle des profils démographiques chez les Araignées d'un même peuplement. Le contraire eut d'ailleurs été surprenant. Chez O.celerierae, il y a une bonne adéquation du modèle exponentiel à la courbe de survie établie empiriquement, alors qu'il y a des différences importantes dans le cas de B.gilloni (fig. 97).

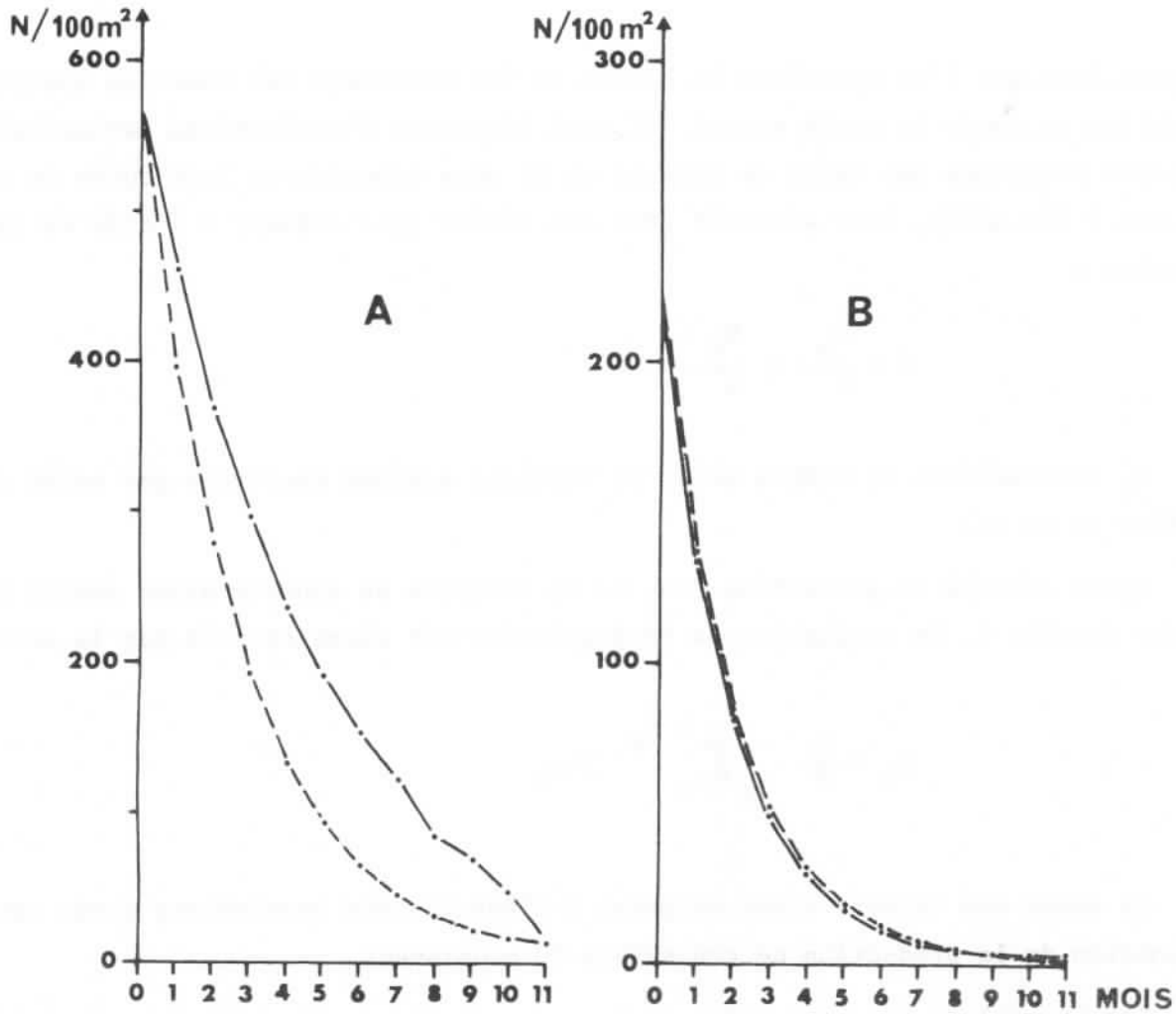


Fig. 97. Comparaison des courbes de survie empiriques (traits pleins) obtenues chez *Brevilabus gilloni* (A) et *Orinocosa celerierae* (B) aux modèles à taux de mortalité constant (tiretés).

Pour cette dernière, la production de croissance corporelle calculée en supposant un taux de mortalité constant est de près de 50% inférieure à la production effective, alors que chez *O.celerierae* la différence est négligeable (0,5%).

Les courbes de croissance que nous avons établies en élevage montrent que, si le taux de croissance varie peu dans la première partie du développement, il diminue par la suite : ici aussi, les hypothèses utilisées rendent imparfaitement compte de la réalité. En fixant arbitrairement les valeurs de N_0 , B_0 et B_A , nous avons calculé P_{CO} dans le cas d'une croissance exponentielle puis pour divers types de courbes correspondant à une phase de croissance exponentielle plus ou moins longue suivie d'une phase à croissance linéaire ; les calculs ont été faits en utilisant un seul modèle exponentiel de courbe de survie. Il apparaît que P_{CO} est sous-estimée par l'emploi du modèle exponentiel de croissance, qui donne des valeurs environ 2 fois inférieures à celles que l'on obtient lorsque la croissance est du type de ce que nous avons observé en élevage.

Une dernière cause d'imprécision vient de la difficulté à connaître la durée de vie effective d des femelles adultes sur le terrain, dont la valeur intervient directement dans l'estimation de la production des populations puisque :

$$P_c = \frac{1}{d} \cdot \sum P_{co_i}$$

La figure 98 présente les variations observées des densités des femelles adultes d'espèces à cycles différents : il n'est pas possible d'en déduire les durées de vie individuelles avec précision. Celles-ci varient vraisemblablement entre 1 et 4 mois selon les espèces et selon les générations.

La méthode que nous proposons comporte donc d'importantes sources d'incertitudes, mais pas davantage que la méthode synthétique utilisant des valeurs supposées des taux de renouvellement des populations. L'une et l'autre peuvent au mieux permettre de définir des intervalles contenant vraisemblablement la valeur réelle de la production de croissance corporelle : nous verrons dans quelle mesure la comparaison de leurs résultats permet ou non d'obtenir de celle-ci un ordre de grandeur satisfaisant.

• Estimation de la production de croissance corporelle

La méthode analytique qui vient d'être exposée a été utilisée pour estimer la production de croissance corporelle du peuplement en savane brûlée. Ont été prises en compte les femelles adultes de toute taille collectées d'octobre 1964 à septembre 1965 dans les relevés de 10 m² ainsi que celles de biomasse égale ou supérieure à 50 mg prises dans les relevés de 25 m² premiers de série (cf.p.41). Les biomasses individuelles B_A ont été calculées à l'aide des corrélations établies entre poids de matière fraîche et longueur céphalothoracique (cf.chap.II). Les productions de croissance P_{co} des fractions de cohortes correspondant à chaque femelle ont alors été calculées à l'aide de la relation :

$$P_{co} = B_A \text{ Log } \frac{B_A}{B_0}$$

Les valeurs de B₀ ont été fixées arbitrairement de façon à ce que l'erreur pouvant en résulter sur P_{co} n'excède pas 10%. La somme des productions partielles ainsi calculées et rapportées à 100 m², si l'on admet une erreur maximale de 10%, se situe dans l'intervalle :

$$150 \leq \sum P_{co} \leq 190 \text{ g/100 m}^2/\text{an (matière fraîche)}$$

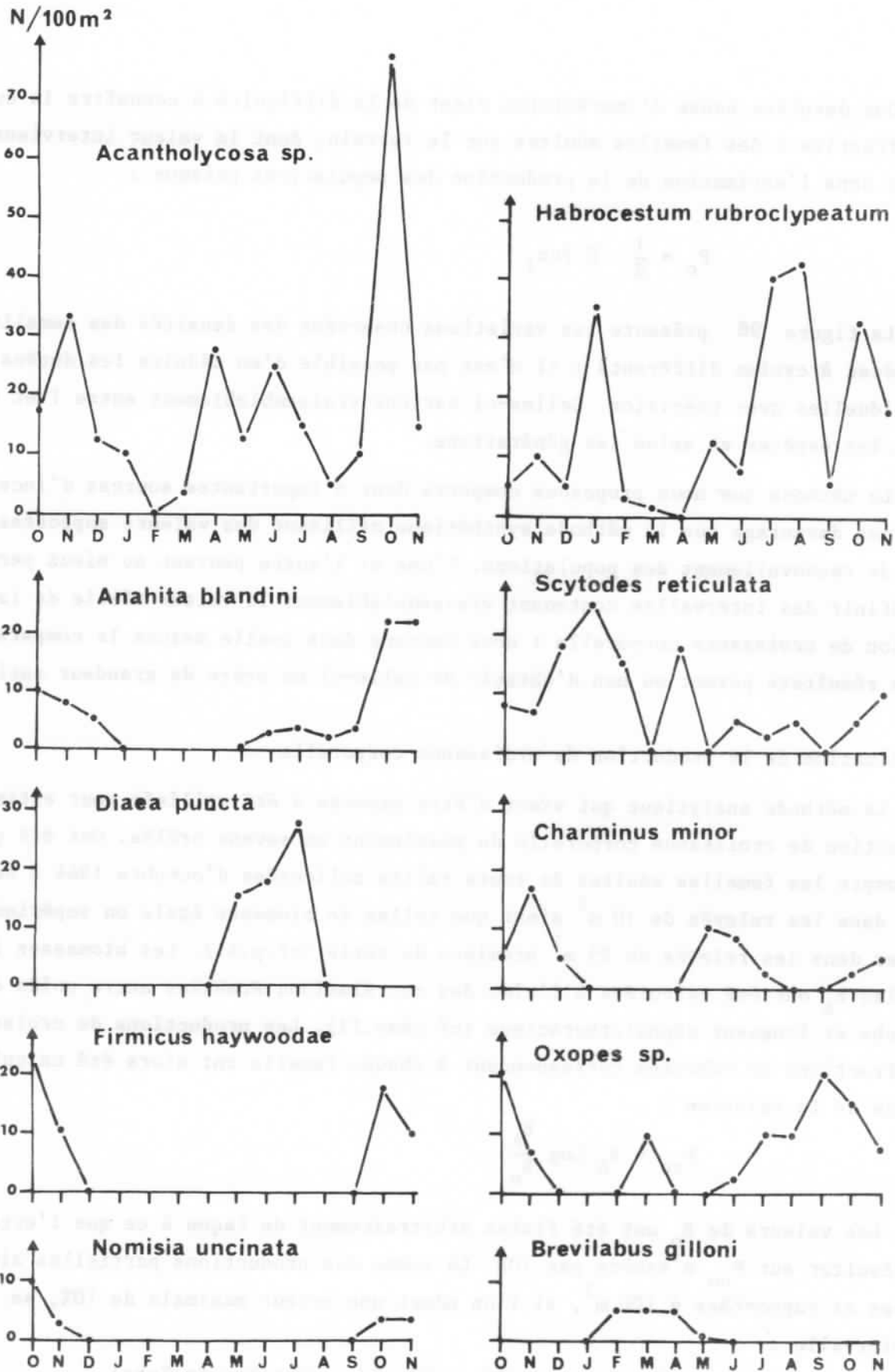


Fig. 98. Variations des densités des femelles adultes d'espèces à cycles biologiques différents.

En fait, les femelles de longueur céphalothoracique inférieure à 3 mm n'ont pas été échantillonnées en totalité (cf. chap. II). Nous admettrons qu'en moyenne la moitié d'entre elles ont été récoltées, ce qui surestime certainement l'erreur commise (cf. chap. V). Les femelles recueillies appartenant à cette catégorie de taille participent pour 30,9% à la production. Dans ces conditions, la valeur réelle de ΣP_{co} se situe dans l'intervalle :

$$200 \leq \Sigma P_{co} \leq 253 \text{ g}/100 \text{ m}^2/\text{an (matière fraîche)}.$$

L'estimation de la production de croissance doit tenir compte des durées de vie des femelles, qui se situent sauf cas exceptionnels entre 1 et 4 mois selon les espèces, ceci indépendamment de l'appartenance taxinomique ou de la taille. La durée moyenne de vie, d , doit donc être de 2 à 3 mois. La production de croissance $P_c = \frac{\Sigma P_{co}}{d}$ se situerait alors dans l'intervalle :

$$65 \leq P_c \leq 127 \text{ g}/100 \text{ m}^2/\text{an (matière fraîche)}$$

La croissance pondérale a été supposée de type exponentiel. Afin de préciser l'incidence de cette hypothèse sur l'estimation de la production de croissance corporelle, nous avons calculé la valeur de P_c pour Orinocosa celerierae, Brevilabus gilloni et Anahita aculeata à l'aide de modèles exponentiels de la croissance, mais sans modifier les variations temporelles des effectifs (cf. tabl. CC à CCII). La relation $P_{co} = B_A \text{ Log } \frac{B_A}{B_0}$ ayant été utilisée en tenant compte seulement des femelles collectées, les modèles de croissance ont été établis en considérant les biomasses B_0 des oeufs et B_A des femelles arrivées à l'état adulte indiquées dans les tableaux CC à CCII. Les valeurs $P_c \text{ exp}$ des productions de croissance ainsi obtenues peuvent être comparées aux valeurs $P_c \text{ emp}$ obtenues précédemment avec les modèles empiriques des croissances pondérales (tabl. CCVI).

Les modèles exponentiels de croissance étant construits en utilisant les biomasses des femelles adultes, il peut y avoir surestimation de la production d'une population si la production des mâles est inférieure à celle des femelles. En revanche, si pendant une partie du développement la vitesse de croissance est plus élevée que ne le prévoit le modèle exponentiel, l'emploi de celui-ci conduit à une sous-estimation de la production. Ces deux phénomènes jouent en sens inverse, mais de façon variable comme le montre le cas de A. aculeata : tout dépend en effet de la façon dont varient l'une par rapport à l'autre la mortalité et la vitesse de croissance.

TABLEAU CCVI

Comparaison des estimations de la production de croissance corporelle des populations de Orinocosa celerierae, Brevilabus gilloni et Anahita aculeata obtenues en utilisant des modèles empiriques des croissances pondérales (Pc emp.) et des modèles exponentiels (Pc exp.)

	<i>O.celerierae</i>	<i>B.gilloni</i>	<i>A.aculeata</i>			
			COHORTE 1	COHORTE 2	COHORTE 3	COHORTE 4
Pc emp. J/100 m ² /an	45687,3	63244,2	10905,8	14941,9	6489,1	33436,9
Pc exp. J/100 m ² /an	29319,9	43247,3	13512,6	14066,5	7523,0	24274,0
$\frac{Pc\ emp.}{Pc\ exp.}$	1,56	1,46	0,81	1,06	0,86	1,38

Chez O.celerierae, les mâles ayant la même croissance pondérale que les femelles, l'emploi du modèle exponentiel n'entraîne pas de surestimation de la production des mâles : seule joue la sous-estimation liée aux différences de vitesse de croissance entre modèle empirique et modèle exponentiel. Chez B.gilloni, ce même effet de sous-estimation est plus important que la légère surestimation de la production des mâles.

A partir de ces observations, nous admettrons que les estimations de production obtenues en supposant la croissance exponentielle doivent être multipliées par un facteur n'excédant sans doute pas 2 dans les cas les plus défavorables. Dans ces conditions, la production de croissance du peuplement se situe dans l'intervalle :

$$65 \leq P_c \leq 254 \text{ g/100 m}^2/\text{an (matière fraîche)}$$

La méthode synthétique utilisant directement la valeur du taux de renouvellement P_c/\bar{B} de la biomasse du peuplement suppose la connaissance de \bar{B} . Sa valeur a été obtenue par l'estimation des biomasses individuelles de toutes les araignées récoltées dans les relevés de 10 m² et confirmée à l'aide du modèle de la structure en taille du peuplement établi par ailleurs : elle est de l'ordre de 13,5 g/100 m² (cf.p.177 et suivantes). Il s'agit d'une valeur sous-estimée en raison du mauvais échantillonnage des individus de très petite taille ; en revanche la valeur de 16,2 g/100 m² obtenue après correction des estimations de densité (cf.p.174) est surestimée en raison des valeurs volontairement élevées attribuées aux coefficients de correction (cf.p.159). Ces deux valeurs nous donnent donc les bornes de l'intervalle où se situe la valeur effective de \bar{B} .

Chez les espèces dont nous avons étudié les populations, les valeurs du taux de renouvellement par cohorte P_{co}/\bar{B}_{co} se trouvent toutes dans l'intervalle 4 - 6,5. Des valeurs extérieures à cet intervalle correspondraient à des modalités de la croissance et de la survie peu vraisemblables pour des Araignées, si l'on en juge d'après les calculs de LAMOTTE et MEYER (1978).

Les cycles biologiques de toutes les espèces n'ont pu être définis avec précision, en particulier pour celles qui ont des densités peu élevées. D'après nos observations le peuplement comprend entre 25 et 40% d'espèces monovoltines, les autres présentant deux périodes majeures de reproduction par an. Il s'agit soit d'espèces bivoltines au sens strict, soit d'espèces qui, comme *Anahita aculeata*, présentent trois groupes successifs de reproducteurs, sans qu'il s'agisse pour autant de générations successives.

La nature du cycle d'une espèce n'étant pas liée à sa taille, nous admettons que la biomasse moyenne du peuplement est répartie entre les espèces monovoltines, bivoltines et "pseudo-trivoltines" proportionnellement à leurs nombres. Il est alors possible, en principe, de calculer le taux de renouvellement de la biomasse moyenne du peuplement, P_c/\bar{B} , en fonction des taux correspondant à ces trois catégories d'espèces. En fait, seules des valeurs limites peuvent être obtenues en considérant des situations extrêmes :

- en admettant que le taux de renouvellement par cohorte P_{co}/\bar{B}_{co} est de 4 pour toutes les espèces et en supposant que celles-ci se répartissent en 40% de monovoltines et 60% de bivoltines, on obtient $P_c/\bar{B} = 6,4$, valeur qui constitue une limite inférieure ;

- en admettant que P_{co}/\bar{B}_{co} est de 6,6 et que le peuplement comprend 25% d'espèces monovoltines et 75% d'espèces bivoltines, on obtient $P_c/\bar{B} = 16,3$, valeur qui constitue une limite supérieure.

Dans ces conditions, compte-tenu des estimations minimales et maximales de \bar{B} , la valeur de P_c se situe dans l'intervalle :

$$86,4 \leq P_c \leq 264,1 \text{ g/100 m}^2/\text{an} \quad (\text{matière fraîche})$$

$$(\bar{B} = 13,5 ; P_c/\bar{B} = 6,4) \quad (\bar{B} = 16,2 ; P_c/\bar{B} = 16,3)$$

Les intervalles obtenus par les deux méthodes se recoupent, ce qui traduit une assez bonne concordance des deux démarches et accrédite les hypothèses utilisées. A chaque étape du raisonnement fixant l'amplitude de l'intervalle contenant la valeur de P_c , nous avons procédé de façon à minimiser la valeur de la borne inférieure et à maximiser celle de la borne supérieure. Par conséquent la valeur de P_c doit se situer dans la partie commune aux intervalles définis par les deux méthodes, soit :

$$85 \leq P_c \leq 255 \text{ g}/100 \text{ m}^2/\text{an} \quad (\text{matière fraîche})$$

La valeur moyenne de $P_c = 170 \text{ g}/100 \text{ m}^2/\text{an}$ constitue la meilleure estimation disponible ; elle est évidemment assortie d'une erreur qui est au maximum de 50%.

Chez les Araignées, la matière sèche représente en moyenne 29% de leur poids de matière fraîche ; elle contient en moyenne 3,7% de cendres (cf. chap.VIII). L'équivalent énergétique moyen de la matière sèche sans cendres étant de 23,38 J/mg, la production de croissance corporelle du peuplement de savane brûlée est donc estimée à :

$$1110 \text{ KJ}/100 \text{ m}^2/\text{an} \quad (\text{intervalle} : 555 - 1665 \text{ KJ})$$

En estimant la biomasse moyenne à $15 \text{ g}/100 \text{ m}^2$, soit $97,9 \text{ KJ}/100 \text{ m}^2$, on obtient pour valeur du taux de renouvellement de la biomasse du peuplement :

$$\frac{P_c}{B} = 11,3 \quad (\text{intervalle} : 5,67 - 17,01)$$

Chez les trois espèces que nous avons étudiées en détail, la valeur du taux de renouvellement par cohorte varie entre 4,11 et 6,17. La limite inférieure de l'intervalle contenant la valeur effective du taux de renouvellement du peuplement correspondrait donc à une communauté pratiquement formée d'espèces monovoltines, ce qui n'est pas le cas. En revanche, la limite supérieure impliquerait que presque toutes les espèces soient trivoltines, ce qui n'est pas davantage le cas.

Il est donc certain que la valeur de P_c se situe dans un intervalle plus étroit que celui qui a été défini ci-dessus : la valeur de $1110 \text{ KJ}/100 \text{ m}^2/\text{an}$ peut donc être considérée comme une estimation entachée d'une erreur sans aucun doute nettement inférieure à 50%.

b. Les autres composantes de la production

• Production d'exuvies

A l'échelle individuelle, le rapport de la production d'exuvies P_e à la production de croissance corporelle P_c varie selon les espèces et selon le sexe : les pourcentages obtenus chez les espèces élevées sont de 9,4 à 18,3%, avec une valeur moyenne de 13% (cf. chap. VIII). A l'échelle des populations, les valeurs obtenus sont évidemment moindres : chez Anahita aculeata, Orinocosa celerierae et Brevilabus gilloni ces pourcentages ont pour valeurs 5,4, 10,3 et 10,5% respectivement. Comme nous l'avons vu, A. aculeata et B. gilloni illustrent vraisemblablement des cas extrêmes : nous estimerons donc la production d'exuvies du peuplement en admettant que celle-ci équivaut en moyenne à 8% de la production de croissance corporelle, soit :

$$P_e = 88,8 \text{ KJ}/100 \text{ m}^2/\text{an} \quad (\text{intervalle} : 44,4 - 133,2 \text{ KJ})$$

• Production de soie

Cette composante de la production est difficile à appréhender étant donné sa variabilité selon les espèces (cf. chap. VIII). Nous avons pu la calculer pour la population de Orinocosa celerierae : elle représente 7,1 KJ/100 m²/an.

Dans le cas de la population de Hippasa lamtoensis, nous avons obtenu une estimation de la production de soie en procédant comme suit. L'étude du cycle biologique a mis en évidence deux groupes successifs d'adultes ayant eu les uns un développement lent, les autres un développement rapide. Les biomasses individuelles des femelles correspondantes ont été estimées à partir des valeurs moyennes des longueurs céphalothoraciques. Connaissant ces biomasses B_A et le poids moyen d'un oeuf B_0 , les productions de croissances corporelles des fractions de cohortes correspondant à une femelle de chaque type ont été calculées par la relation:

$$P_{co} = B_A \text{ Log } \frac{B_A}{B_0}$$

Les élevages ayant permis de connaître les valeurs du rapport de la production de soie au cours du développement, $P_s(\text{dév.})$, à la production de croissance corporelle P_{co} , $P_s(\text{dév.})$ a été calculé en distinguant les animaux à développement lent et à développement rapide. Les élevages ont par ailleurs permis de connaître les productions de soie des adultes. Un ordre de grandeur des densités ayant été fixé à partir des données de terrain, la production de soie par unité de surface a été alors obtenue. Le tableau CCVII récapitule ces opérations.

TABLEAU CCVII

Estimation de la production de soie de la population de Hippasa lamtoensis en savane brûlée.

	$\bar{L} \text{♀}$ (mm)	$B_A \text{♀}$ (mg mat.fr.)	P_{co} (K)	$\frac{Ps(dév.)}{P_{co}}$	Ps (dév.) (KJ)	Ps (adultes) (KJ)	nombre de couples sur 100 m ²	(KJ/100 m ² /an)
individus à déve- loppement lent	4,81	95	3,3	0,425	1,4	0,4	0,3	0,5
individus à déve- loppement rapide	4,30	68	2,2	0,153	0,3	0,4	3,0	2,1

Ce calcul complexe donne un ordre de grandeur, qui est de 2,6 KJ/100 m²/an.

Les Hippasinae sont représentées par deux autres espèces bivoltines mais de petite taille : selon les générations les femelles adultes pèsent en moyenne de 1,82 à 2,11 mg chez l'une et de 7,7 à 16,5 mg chez l'autre (en poids de matière fraîche). Compte tenu des densités observées - de 60 à 100 femelles aux 100 m² chez la première espèce et de 8 à 15 chez la seconde - et en supposant les mêmes caractéristiques de la production de soie que chez H.lamtoensis, cette production a été estimée à environ 4 KJ/100 m²/an pour l'ensemble des deux espèces.

Outre O.celerierae, le genre Orinocosa comprend une espèce un peu plus petite mais aussi nombreuse dont la production de soie peut être estimée à 4,5 KJ/100 m²/an en admettant les mêmes caractéristiques de la production de soie que chez O.celerierae.

Au total, la production de soie de ces cinq espèces serait de l'ordre de 18 KJ/100 m²/an, cette estimation ayant, rappelons-le, un caractère très approximatif.

Les autres Araignées de savane produisant de la soie en quantité non négligeable appartiennent aux Pisauridae (genres Euprosthops et Euprosthopsis), aux Araneidae, Theridiidae et Dictynidae essentiellement. Les Pisauridae, bien que produisant de très grandes toiles, ont une production peu importante en raison de leur très faible densité. Les Theridiidae et Dictynidae ne sont pratiquement représentées que par de très petites espèces peu nombreuses. Quant aux Araneidae, leurs toiles représentent une biomasse très faible en proportion de leurs poids, biomasse qu'elles recyclent régulièrement

au moins en partie (cf. chap. VIII). Au total, il paraît peu vraisemblable que la production de soie de ces Araignées soit plus importante que celle de *Hippasinea* et des Orinocosa : une valeur de l'ordre de $40 \text{ kJ}/100 \text{ m}^2/\text{an}$ nous paraît constituer une estimation haute de la production de soie de l'ensemble du peuplement. Ceci équivaut à moins de 5% de la production de croissance corporelle du peuplement.

- Production de maturation

A l'échelle des populations, la production de maturation ne représente qu'une faible part de la production de croissance : cela va de 0,7% chez *Brevilabus gilloni* à 7,2% chez *Anahita aculeata*. Compte-tenu de l'erreur relative à l'estimation de la production de croissance corporelle, il n'est pas utile de distinguer la production de maturation à l'échelle du peuplement.

- Production de reproduction

La biomasse de l'ensemble des femelles adultes récoltées en un an sur 100 m^2 représente 37,8 g de matière fraîche. Le tiers de cette biomasse correspond aux femelles de petite taille qui ont été au plus sousestimées de moitié. Dans ces conditions, nous obtenons une valeur corrigée de 63 g. La durée de vie des femelles étant en moyenne de 2 à 3 mois, la biomasse réellement produite se situe dans l'intervalle $21,0 - 31,5 \text{ g}/100 \text{ m}^2/\text{an}$ (matière fraîche).

Le poids d'un cocon représentant en moyenne 44% du poids de la femelle qui l'a produit, la production de reproduction se situerait alors dans l'intervalle $9,2 - 13,9 \text{ g}/100 \text{ m}^2/\text{an}$ (matière fraîche), en supposant que chaque femelle ne ponde qu'un cocon. En réalité certaines femelles vivent assez longtemps pour produire 3 pontes, mais beaucoup ont seulement le temps d'en élaborer une. La production de reproduction se situe donc très vraisemblablement dans l'intervalle :

$$9 \leq Pr \leq 28 \text{ g}/100 \text{ m}^2/\text{an} \text{ (matière fraîche)}$$

Des valeurs hors de cette gamme paraissent peu vraisemblables. Une valeur moyenne de Pr égale à $18,5/100 \text{ m}^2/\text{an}$ constitue donc une estimation correcte, affectée d'une erreur ne dépassant probablement pas 50%.

La teneur moyenne des oeufs en matière sèche étant de 33,6% (cf. chap. VIII) et cette matière sèche contenant 3,2% de cendres, la production de reproduction est en moyenne :

$$Pr = 6,0 \text{ g}/100 \text{ m}^2/\text{an} \quad (\text{matière sèche sans cendres}).$$

Cette valeur est obtenue en négligeant le rôle de la soie, dont les teneurs sont différentes, mais qui représente au plus 5% du poids frais d'un cocon.

L'équivalent énergétique des pontes étant de 25,92 J/mg, on a généralement :

$$Pr = 155,5 \text{ KJ} \quad (\text{intervalle : } 75,9 - 236,1 \text{ KJ})$$

La production de reproduction équivaut donc à environ 14% de la production de croissance corporelle.

c. Vue d'ensemble de la production

Le tableau CCVIII rassemble les résultats relatifs aux composantes de la production du peuplement qui sont connues avec une précision définie.

TABLEAU CCVIII

Principales composantes de la production du peuplement d'Araignées en savane brûlée (KJ/100 m²/an).

	Estimation minimale	Estimation moyenne	Estimation maximale
Croissance corporelle	555,0	1110,0	1665,0
Exuvies	44,4	88,8	133,2
Reproduction	75,9	155,5	236,1
TOTAL	675,3	1354,3	2034,3

La production de soie et la production de maturation, sans être totalement négligeables, ne représentent qu'une faible fraction de la la production totale du peuplement, dont on peut prendre pour estimation une valeur de l'ordre de $P = 1400 \text{ KJ}/100 \text{ m}^2/\text{an}$ en sachant que la valeur exacte se situe dans un intervalle de $\pm 50\%$ autour de cette valeur.

2. Les autres composantes du bilan

Les bilans établis à l'échelle des populations montrent que la valeur du rapport de la production à l'ingestion se situe entre 0,3 et 0,4. Nous considérons donc que l'énergie I ingérée par le peuplement se situe dans l'intervalle :

$$1688 \leq I \leq 6781 \text{ KJ}/100 \text{ m}^2/\text{an}$$

en calculant la limite inférieure à partir de l'estimation minimale de P et en prenant $P/I = 0,40$ et la limite supérieure à partir de l'estimation maximale de P et en prenant $P/I = 0,30$.

Nous utiliserons comme valeur moyenne :

$$I = 4234,5 \text{ KJ}/100 \text{ m}^2/\text{an}$$

La valeur du rapport de l'énergie assimilée, A, à l'énergie ingérée, I, varie en fonction de la nature des proies : les élevages ont montré que cette valeur est plus faible lorsque la nourriture est constituée de Drosophiles que lorsqu'elle est constituée de Grillons. Les valeurs obtenues sont ainsi de moins de 0,80 à plus de 0,90. En l'absence de résultats relatifs à un plus grand nombre d'espèces, nous admettrons que la valeur moyenne de A/I est de l'ordre de 0,85, d'où l'estimation de A :

$$A = 0,85 I = 3600 \text{ KJ}/100 \text{ m}^2/\text{an}$$

L'énergie non assimilée NA est en conséquence estimée à :

$$NA = I - A = 634,5 \text{ KJ}/100 \text{ m}^2/\text{an}$$

Les dépenses de maintenance, enfin, sont obtenues par différence entre l'énergie assimilée et la production, soit :

$$R = A - P = 220 \text{ KJ}/100 \text{ m}^2/\text{an}$$

3. Vue d'ensemble du bilan

Il est évident que les valeurs obtenues pour les différentes composantes du bilan du peuplement ne constituent que des ordres de grandeur : à cette échelle, on ne peut espérer travailler avec une précision aussi grande que lors de l'établissement des bilans individuels.

Cependant, malgré la complexité du peuplement, sa production de croissance a pu être déterminée à moins de 50% près. Cette relative précision a été obtenue grâce à l'utilisation complémentaire de deux méthodes ne faisant pas appel aux

mêmes hypothèses de travail ; la discussion de la valeur du taux de renouvellement de la biomasse du peuplement permet même de penser que la précision est meilleure encore.

Quoi qu'il en soit, il est vraisemblable que l'erreur commise à ce niveau n'est pas considérablement amplifiée lors de l'estimation des autres composantes du bilan; Par précaution, nous avons cependant élargi l'intervalle contenant la valeur de l'énergie ingérée en calculant ses bornes : l'erreur associée à cette valeur est de 60%. La figure 99 représente le bilan ainsi établi, chaque valeur étant assortie d'un intervalle de $\pm 60\%$.

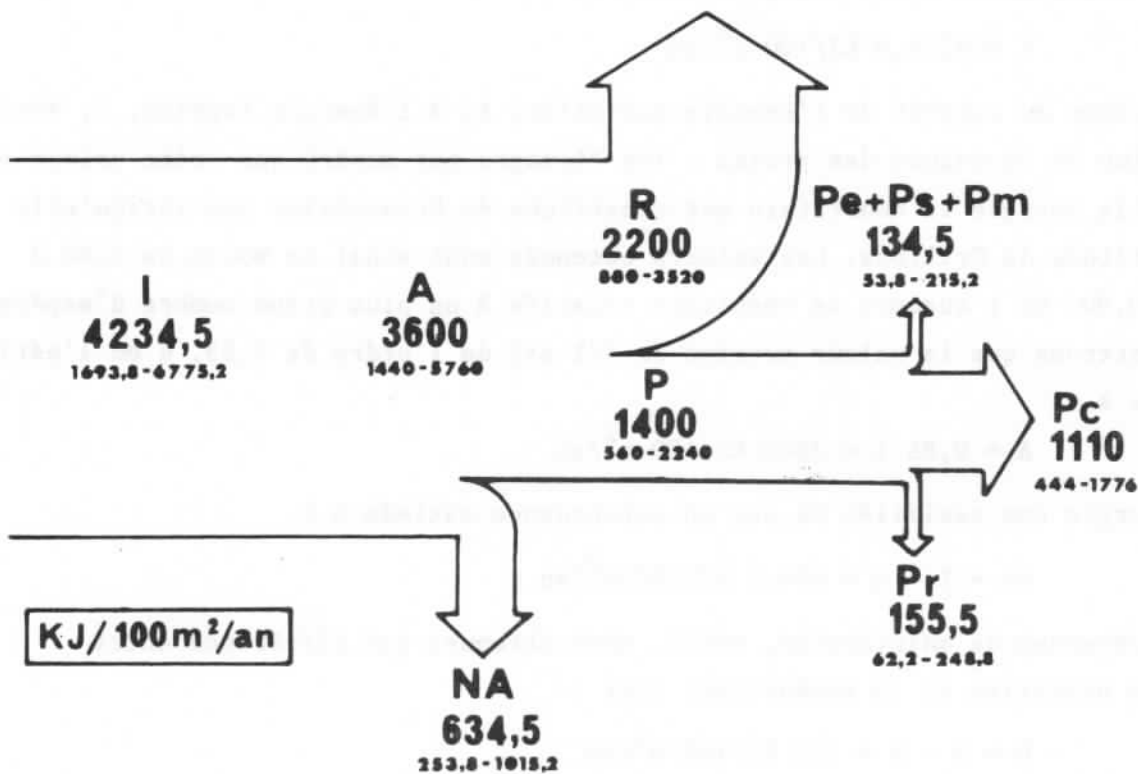


Fig. 99 Bilan énergétique du peuplement d'Araignées en savane de plateau à Loudetia simplex brûlée en janvier.

Dans ce bilan global, il est important d'apprécier la participation des différentes catégories d'Araignées, qu'il s'agisse des familles ou des groupes de taille (tabl. CCIX, CCX et CCXI).

TABLEAU CCIX

Participation (en%) des principales familles d'Araignées à la production de croissance corporelle du peuplement.

LYCOSIDAE	30,2	OXYOPIDAE	3,6
SALTICIDAE	20,7	DYSDERIDAE	2,7
CTENIDAE	11,1	SPARASSIDAE	2,5
THOMISIDAE	6,2	ZODARIIDAE	2,2
PISAUROIDAE	6,1	ARANEIDAE	2,1
GNAPHOSIDAE	5,0	PALPIMANIDAE	1,6
CLUBIONIDAE	4,2	SCYTODIDAE	1,4

TABLEAU CCX

Comparaison des rangs des principales familles d'Araignées dans des classements en fonction de leur effectif moyen (N), de leur biomasse moyenne (\bar{B}) et de leur production de croissance corporelle (P_c).

	Rang des classements en fonction de :		
	N	\bar{B}	P_c
LYCOSIDAE	1	1	1
SALTICIDAE	2	2	2
THOMISIDAE	3	4	4
GNAPHOSIDAE	4	5	6
OXYOPIDAE	5	7	8
PISAUROIDAE	6	6	5
CTENIDAE	7	3	3
CLUBIONIDAE	8	9 ex	7
ARANEIDAE	9	8	12
DYSDERIDAE	10	11	9
PALPIMANIDAE	11	13	13
SPARASSIDAE	12 ex	9 ex	10
SCYTODIDAE	12 ex	14	14
ZODARIIDAE	14	12	11

TABLEAU CCXI

Participation (en %) des différentes catégories de taille des Araignées à la production de croissance du peuplement.

BA : biomasse individuelle des femelles adultes.

BA (mg matière fraîche)	%
1,0 - 4,9	4,9
5,0 - 9,9	9,2
10,0 - 19,9	16,7
20,0 - 49,9	25,5
50,0 - 99,9	24,0
100,0 - 199,9	9,0
≥ 200	10,3

A elles seules, les Lycosidae, les Salticidae, les Ctenidae et les Thomisidae sont à l'origine de plus de 60% de la production de croissance corporelle du peuplement, de même qu'elles forment plus de 60% de la biomasse moyenne de la communauté. Si les Lycosidae et les Salticidae restent en tête des classements par effectifs moyens, par biomasses moyennes et par production, les rangs de plusieurs familles changent notablement d'un classement à l'autre, le cas le plus remarquable étant celui des Ctenidae.

Le problème classique de l'approche quantitative d'un peuplement par les nombres, puis par les biomasses et enfin par les productions est ici concrètement illustré : dans le cas présent, la structure en effectifs donne de la participation des familles au fonctionnement du peuplement une image bien moins satisfaisante que la structure en biomasses : celle-ci pourrait suffire pour des comparaisons préliminaires entre différents peuplements homologues.

Le tableau CCXI montre que la part des grandes espèces (BA ≥ 50 mg de matière fraîche) est plus importante que celles des petites*, beaucoup plus nombreuses. En fait, il faut tenir compte de la sous-estimation des effectifs de celles-ci. Nous avons admis que seulement la moitié des femelles de longueur céphalothoracique L inférieure à 3 mm ont été recueillies lors des prélèvements, ce qui

* BA < 20 mg de matière fraîche

vraisemblablement surestime l'erreur commise. La production réelle des petites espèces serait alors le double de celle qui a été estimée à partir des échantillons, ce qui porte leur part dans la production du peuplement à 47,2%. Le calcul montre que dans ces conditions la sous-estimation de la production réelle du peuplement est d'un peu moins de 25%.

Alors que les individus bien échantillonnés ($L \geq 3$ mm) ne représentent en moyenne que 5,6% des effectifs et 39,9% des biomasses, les espèces dont les femelles adultes ont un céphalothorax d'au moins 3 mm de long réalisent donc plus de 50% de la production du peuplement (tabl. CCXII).

Il ressort de ces constatations que dans un programme de recherche visant seulement à fixer des ordres de grandeur de production, le coût en travail de terrain qu'entraînerait la recherche d'une grande précision dans la collecte des petits individus serait disproportionné en regard du surcroît de précision obtenu dans les estimations.

TABLEAU CCXII

Comparaison en fonction de la taille de la participation des individus à l'effectif moyen (\bar{N}) et à la biomasse (\bar{B}) du peuplement avec la participation des espèces à la production de croissance du peuplement.

L : longueur céphalothoracique.

TAILLE	Participation (en %) des individus à		Participation (en %) des espèces à Pc
	\bar{N}	\bar{B}	
Petite ($L < 3$ mm)	94,4	60,1	47,2
Grande ($L \geq 3$ mm)	5,6	39,9	52,8

C. FONCTIONS TROPHIQUES DES ARAIGNEES

1. Les proies consommées

La détermination du régime peut se faire chez les Araignées par l'étude des restes alimentaires quand ceux-ci peuvent être récupérés, par observations directe de la capture des proies, par utilisation des radionucléides ou par tests immunologiques appliqués aux contenus des tractus digestifs.

Comme le souligne GREENSTONE (1977), en raison des difficultés qu'il y a à marquer spécifiquement chaque espèce de proie, l'utilisation des radionucléides est surtout valable à l'échelle de la communauté, pour des recherches du type de celles de MOULDER et REICHLER (1972). En revanche des méthodes immunologiques comme celles qu'a mise au point GREENSTONE (1977), permettent la détection précise des proies consommées ; cependant, en raison de leur lourdeur, on ne peut guère envisager leur emploi que pour vérifier la prédation exercée par une espèce sur diverses catégories de proies déterminées à l'avance ou pour rechercher les prédateurs d'une espèce donnée.

C'est essentiellement dans le cas d'espèces relativement sédentaires ou constructrices de toiles - pièges que l'observation directe de la capture de proies où l'inventaire de restes alimentaires ont été effectués (TURNBULL, 1960, 1962 ; KAJAK, 1965 ; DABROWSKA-PROT et LUCZAK, 1968 ; LUCZAK et DABROWSKA-PROT, 1970 ; ROBINSON et ROBINSON, 1970 ; TURNER, 1979 ; NENTWIG, 1980 a,b ; UETZ et BIERE, 1980). Dans le cas d'espèces sans toile, la tâche est plus difficile, car il faut prospecter systématiquement le milieu à la recherche d'araignées tenant une proie entre les chélicères (EDGAR, 1969 ; HALLANDER, 1970 ; JACKSON, 1977).

Chez les Araignées, la croissance est assurée par des captures de proies espacées dans le temps, et ce d'autant plus, évidemment, que les proies sont de taille plus grande. Dans le cas d'un peuplement à faible densité, la probabilité de trouver une araignée en train de se nourrir est donc peu élevée, même lors de prospections assez longues. De fait, bien que nous ayons capturé une par une près de 2000 araignées dans la strate herbacée, nous en avons trouvé moins d'une centaine avec une proie. Cette observation est à rapprocher de celle de JACKSON (1977) qui sur plus de 500 captures de la Salticidae Phidippus johnsoni, n'a trouvé que 33 individus avec une proie.

Les araignées que nous avons capturées en train de consommer se répartissent en 11 familles : Salticidae (28,9%), Lycosidae (23,7%), Thomisidae (14,5%), Araneidae (7,9%), Ctenidae (6,6%), Pisauridae (6,6%), Oxyopidae (7,9%), Sparassidae (3,9%), Clubionidae, Theridiidae et Dictynidae (1,3% respectivement). Cet échantillon n'est évidemment pas parfaitement conforme à la composition moyenne du peuplement, mais, comme le montre le tableau CCXIII, il suffit à donner une idée de la diversité des proies consommées par les Araignées.

Bon nombre des animaux capturés appartiennent à divers ordres d'Insectes, mais il est remarquable qu'un quart des proies recensées soient des araignées : la prédation des Araignées par les Araignées n'est pas un phénomène marginal. Cette observation rejoint celle de plusieurs auteurs ayant étudié quantitativement les régimes de diverses Araignées : selon EDGAR (1969), 24% des proies de Pardosa lugubris (Lycosidae) sont des araignées ; pour Pardosa chelata et P. pullata, ce pourcentage est de 34,3 et 38,2 respectivement (HALLANDER, 1970) ; il est de 27,3% chez la Salticidae Phidippus johnsoni (JACKSON, 1977) et de 7,4% chez l'Oxyopidae Peucetia viridans (TURNER, 1979). Chez une espèce de Peucetia formant de petites populations sur des arbustes bas près de la Station de Lamto, nous avons nous même constaté que des araignées forment 11,9% des proies capturées. Les araignées prises se répartissent dans tous les cas en plusieurs familles, mais la prédation intraspécifique est souvent importante.

Comme le montre le tableau CCXIV relatif aux cas de prédation que nous avons observés en savane, des Araignées variées peuvent capturer d'autres Araignées tout aussi variées, probablement au hasard des rencontres.

TABLEAU CCXIII

Répartition systématique des proies d'Araignées collectées dans la strate herbacée.

GROUPE ZOOLOGIQUE	NOMBRE	%
ARAIGNÉES	20	25,3
HYMENOPTERES	18	22,8
ORTHOPTERES	9	11,4
ISOPTERES	7	8,9
COLEOPTERES	6	7,6
DIPTERES	5	6,3
DICTYOPTERES	4	5,1
HETEROPTERES	4	5,1
HOMOPTERES	3	3,8
LEPIDOPTERES	3	3,8

TABLEAU CCXIV

La prédation réciproque chez les Araignées de la strate herbacée : répartition systématique des cas observées.

PREDATEUR	PROIES
SALTICIDAE	PISAUURIDAE, OXYOPIDAE, SALTICIDAE
LYCOSIDAE	CTENIDAE, OXYOPIDAE, SALTICIDAE
THOMISIDAE	SALTICIDAE, CTENIDAE
SPARASSIDAE	SPARASSIDAE, SALTICIDAE
PISAUURIDAE	OXYOPIDAE
CTENIDAE	LYCOSIDAE
OXYOPIDAE	SALTICIDAE

A l'échelle du peuplement, nos données suffisent à prouver l'éclectisme des Araignées. On doit toutefois se demander s'il n'existe pas une spécialisation des régimes à l'échelle des espèces. Il est de fait possible que certaines espèces soient exclusivement myrmicophages, comme peut-être la Thomise Hewittia gracilis et une Salticide myrmécomorphe qui n'a malheureusement pas pu être déterminé (LEDOUX, comm.pers.). Cependant, il ne semble pas que la spécialisation alimentaire soit la règle générale. En revanche, il est possible qu'une certaine différenciation des régimes résulte du partage interspécifique de l'espace dont nous avons montré l'existence (cf.chap.IV). Quelques observations le suggèrent en effet : dans notre échantillon de proies, plus de la moitié des Blattes et Grillons avaient été capturés par des Lycosidae et des Ctenidae, donc par des Araignées vivant à la surface du sol ou dans le bas de la strate herbacée ; au contraire, plus de la moitié des Hétéroptères, Homoptères, Diptères et Hyménoptères (Fourmis exclues) avaient été prises par des Salticidae, qui chassent jusqu'au sommet de la végétation.

L'analyse des coïncidence spatiales entre les Araignées et leurs proies potentielles pourrait ainsi constituer une méthode privilégiée pour cerner la place des premières dans le réseau trophique. C'est ainsi que PASQUET (1980) a cherché à comparer, dans une prairie, la répartition des toiles d'Araneidae et celle des Insectes, échantillonnés essentiellement à l'aide d'assiettes colorées situées à différents niveaux dans la végétation.

Dans les savanes de Lamto, une même approche pourrait être tentée, puisque la répartition verticale de nombreux Insectes a déjà été étudiée avec la même méthode (POLLET, 1972 : DUVIARD et POLLET, 1973). Cependant, le caractère attractif des assiettes colorées introduit un biais difficile à apprécier : attirés par ces pièges, des Insectes peuvent être capturés à un niveau de la végétation où ils ne circulent normalement pas. En outre l'attractivité des assiettes colorées varie considérablement selon les espèces, de sorte que les échantillons obtenus donnent une image très déformée de la composition réelle des peuplements.

DUVIARD et POLLET (1973) ont néanmoins fait ressortir une certaine stratification des Homoptères, des Diptères et des Hyménoptères au sein de la strate herbacée : ce ne sont pas les mêmes espèces qui sont communes près du sol, dans l'épaisseur des herbes et au sommet de celles-ci. Cette opposition est encore plus marquée si l'on tient compte de groupes non échantillonnés par les assiettes colorées, comme les Blattes ou les Grillons qui se déplacent essentiellement à la surface du sol.

Il est donc certain que les différences de distribution verticales que nous avons mises en évidence chez les Araignées doivent se traduire par des différences dans les régimes alimentaires : la Salticidae Hyllus ventrilineatus qui chasse le long des herbes ne consomme certainement pas les mêmes proies que la Lycosidae Brevilabus gilloni qui ne se rencontre que près du sol.

Notre analyse de la distribution spatiale des Araignées a montré que les espèces constructrices de toiles-pièges exploitent des espaces différents et que la stratification des autres espèces s'accompagne d'une exploitation du milieu sans solution de continuité depuis la surface du sol jusqu'au sommet des herbes. Il serait donc illusoire de chercher à placer les Araignées dans un schéma classique de réseau trophique reliant des cases symbolisant des catégories taxinomiques. Il faudrait pouvoir définir des probabilités de rencontre entre proies potentielles et prédateurs, puis des probabilités de capture déterminées notamment par les tailles relatives et les comportements des unes et des autres et enfin des probabilités de consommation effective : dans l'état actuel des connaissances, cela est impossible.

2. La prédation subie par les Araignées

De nombreux Insectes **parasitent** les Araignées (BERLAND, 1932 ; EASON et al., 1967). Nous en avons observé un certain nombre, qu'il s'agisse de parasites de pontes comme certains Hyménoptères ou Névroptères (type Mantispa), ou de parasites externes de type Polysphincta (Hyménoptères) dont nous avons vu des larves fixés à la partie antéro-dorsale de l'abdomen de certaines Lycosidae.

Ces observations, qualitatives, ne permettent pas d'apprécier l'importance des prélèvements effectués par ces divers parasites sur la rproduction des Araignées. A titre d'exemple, citons le cas de la Pisauridae Afropisaura valida, dont nous avons montré que près de 20% des pontes sont consommées par des parasites (BLANDIN, 1979). En revanche, nous n'avons presque pas trouvé de parasites de cocons chez Brevilabus gilloni. Il est donc certain que d'une espèce à l'autre c'est un part très variable de la production de reproduction qui est ainsi consommée ; on sait qu'elle peut être importante (KESSLER et FOKKINGA, 1973 ; PRAKASH et PANDIAN, 1978).

Des Hyménoptères du type des Pélopes effectuent des prélèvements assez importants sur les Araignées. Nous avons inventorié les contenus de 45 nids récoltés au cours de l'année 1971 (tabl. CCXV). Les résultats obtenus confirment ce qui était connu de longue date, à savoir que ce sont essentiellement des Araneidae qui sont capturées par ces Hyménoptères (BERLAND, 1932) ; en outre pratiquement toutes les espèces d'Araignées trouvées sont arboricoles : ces prédateurs ont certainement un impact négligeable sur le peuplement d'Araignées de la strate herbacée.

TABLEAU CCXV

Inventaire des Araignées trouvées dans 45 nids d'Hyménoptères prédateurs (Pélopes) récoltés de mars à novembre 1971 aux environs de la station de Lamto.

FAMILLE	NOMBRE D'INDIVIDUS	POURCENTAGE
ARANEIDAE	352	92,4
SALTICIDAE	9	2,4
THERIDIIDAE	9	2,4
OXYOPIIDAE	3	0,8
PISAURIDAE	2	0,5
SPARASSIDAE	1	0,3
INDETERMINES	5	1,3

Certaines Fourmis consomment des Araignées capturées vivantes, mais celles-ci semblent ne constituer qu'une fraction peu importante de leurs rations alimentaires (LEVIEUX, 1972). Toutefois une Doryline comme Anomma nigricans Illiger peut prendre de nombreuses araignées lors de ses raids de chasse. Parmi des proies de cette espèce prélevées par J.M.LEROUX, nous avons ainsi trouvé à plusieurs reprises des Araignées de savane comme Brevilabus gilloni (Lycosidae), Anahita aculeata, A.blandini et A.pygmaea (Ctenidae), AfroPisaura valida (Pisauridae), Tibellus seriepunctatus (Thomisidae) ou Hyllus ventrilineatus (Salticidae).

En fait, parmi les Invertébrés, les Araignées sont elles-mêmes des prédateurs d'Araignées importants, comme nous l'avons vu plus haut.

Grâce aux travaux de BARBAULT (1974, 1975), on sait que les Araignées constituent une part importante du régime alimentaire de plusieurs Batraciens et Reptiles qui sont les principaux Vertébrés prédateurs d'Araignées en savane. C'est en particulier le cas de deux Ranidae diurnes, Ptychadena macCarthyensis (Anderson) et P.oxyrhynchus (A.Smith) et de deux Scincidae également diurnes, Mabuya buettneri Matschie et M.maculilabris (Gray).

Les contenus stomacaux de 70 P.macCarthyensis, 103 P.oxyrhynchus, 54 M.buettneri et 81 M.maculilabris capturés en saison des pluies et en saison sèche ont été inventoriés. Lorsque leur état le permettait, les 143 araignées trouvées ont été déterminées et leurs longueurs céphalothoraciques mesurées. Les résultats ont été comparés aux caractéristiques moyennes du peuplement d'Araignées de la strate herbacée (cf. chap.V.).

Les Ptychadena et les Mabuya sélectionnent très nettement leurs proies en fonction de la taille (fig. 100). Alors que le peuplement d'Araignées comprend plus de 75% d'individus dont la longueur céphalothoracique est inférieure à 2 mm, celle-ci est égale ou supérieure à 2 mm chez plus de 90% des Araignées capturées. Les Araignées les plus grandes (céphalothorax long d'au moins 4 mm), qui ne forment que 1,3 % du peuplement, soit en moyenne 26 ind./100 m², représentent 34,9% des proies inventoriées.

Par rapport aux Mabuya, les Ptychadena capturent dans l'ensemble des proies plus grandes (tab.CCXVI). La longueur céphalothoracique moyenne des Araignées trouvées chez M.maculilabris est de 3,30 mm (s = 1,10) ; elle est de 3,41 mm (s = 0,94) pour les proies de M.buettneri, de 3,93 mm (s = 1,40) chez celles de P.macCarthyensis et de 4,27 mm (s = 2,02) chez celles de P.oxyrhynchus. Il n'y a donc pratiquement pas de différences entre les espèces de Mabuya ; en revanche, P.oxyrhynchus capture des Araignées souvent un peu plus grandes que ne le fait P.macCarthyensis,

observation qui confirme les résultats de BARBAULT (1974).

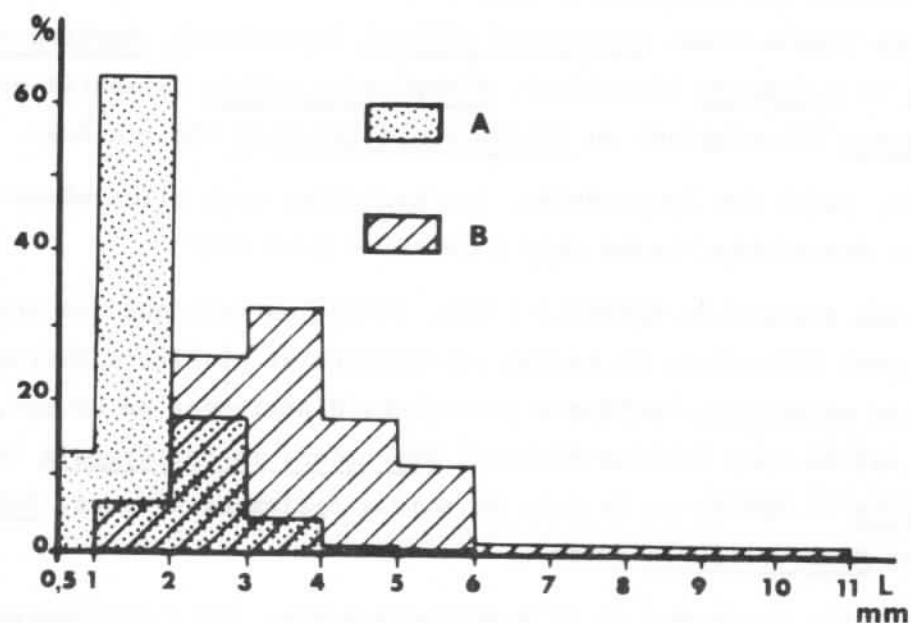


Fig. 100. Comparaison de la structure en tailles du peuplement d'Araignées (A) et de la distribution par tailles dans l'ensemble des Araignées capturées par les *Ptychadena* et les *Mabuya* (B).

L : longueur céphalothoracique.

TABLEAU CCXVI

Comparaison des distributions des tailles des Araignées capturées par les *Ptychadena* et les *Mabuya* à la structure en tailles du peuplement d'Araignées.

Longueur céphalothoracique (mm)	Peuplement	Proies des <i>Ptychadena</i>	Proies des <i>Mabuya</i>
$0,5 \leq L < 1,5$	50,3%	0,0%	0,0%
$1,5 \leq L < 3,5$	47,1%	40,3%	70,1%
$3,5 \leq L < 5,5$	2,4%	40,3%	26,9%
$5,5 \leq L$	0,2	19,4%	3,0%

Dans l'ensemble, les Ptychadena et les Mabuya sont assez éclectiques ; cependant les répartitions par familles de leurs proies diffèrent de la composition moyenne du peuplement et aussi entre elles (tabl. CCXVII). Une première explication de ces différences est à rechercher dans le fait que des Araignées moyennes ou grandes se trouvent plus fréquemment dans certaines familles que dans d'autres. Les plus grandes, qui ont pratiquement toutes été trouvées dans les proies inventoriées, sont en effet des Lycosidae comme Orinocosa celerierae, des Ctenidae comme Anahita aculeata et A. blandini, des Araneidae comme Argiope trifasciata et Paraneus cyrtoscapus, des Salticidae comme Hyllus ventrilineatus et Langona trifoveolata, des Pisauridae comme Afropisaura valida, Perenethis simoni, Maypacius kastneri et Euprostenopsis vuattouxi, des Sparassidae comme Pseudomicrommata vittigerum et des Zodariidae du genre Storena. Parmi les grandes proies inventoriées ont été trouvées également un mâle de Dinopis sp. et quelques Mygales terricoles de la famille des Ctenizidae. Les familles comprenant essentiellement des petites espèces font l'objet de très peu de captures ; chez les Thomisidae, par exemple, les quelques individus trouvés appartiennent aux espèces les moins petites, comme Simorcus coronatus, Monaeses sp. et Tibellus seriepunctatus.

TABLEAU CCXVII

Représentation des principales familles dans le peuplement d'Araignées et dans les proies des Ptychadena et des Mabuya

Familles	% du peuplement	% des proies des <u>Ptychadena</u>	% des proies des <u>Mabuya</u>
LYCOSIDAE	21,0	25,0	18,3
SALTICIDAE	17,0	1,4	32,4
THOMISIDAE	14,2	4,2	2,8
GNAPHOSIDAE	8,4	1,4	2,8
OXYOPIDAE	6,6	1,4	8,5
PISAUROIDAE	6,3	9,7	5,6
CTENIDAE	5,1	22,2	9,9
CLUBIONIDAE	4,5	4,2	5,6
ARANEIDAE	3,0	9,7	1,4
DYSDERIDAE	2,9	2,8	0,0
PALPIMANIDAE	2,1	0,0	0,0
scytodidae	1,8	0,0	2,8
SPARASSIDAE	1,8	1,4	2,8
ZODARIIDAE	1,7	4,2	2,8
Autres familles et indéterminés	3,7	12,4	4,2

Il faut également interpréter ces résultats en tenant compte de la distribution spatiale des Araignées, car les *Ptychadena* chassent au sol ou à la base des herbes, tandis que les *Mabuya* chassent plutôt au dessus, dans l'épaisseur de la couche herbacée (BARBAULT, 1974, 1975). La figure 101 montre que ces derniers peuvent ainsi capturer une plus grande proportion de Salticidae et d'Oxyopidae que les *Ptychadena*, d'autant que les Salticidae vivant près du sol sont surtout des petites espèces, comme *Habrocestum rumbroclypeatum*. Au contraire, les *Ptychadena* trouvent au sol une plus grande proportion de Ctenidae et de Lycosidae ; dans la partie inférieure de la couche herbacée, ils peuvent aussi rencontrer des Pisauridae et de grandes Araneidae comme *P.cyrtoscapus* ; celle-ci s'y tient en effet, bien que sa toile soit construite au dessus des herbes.

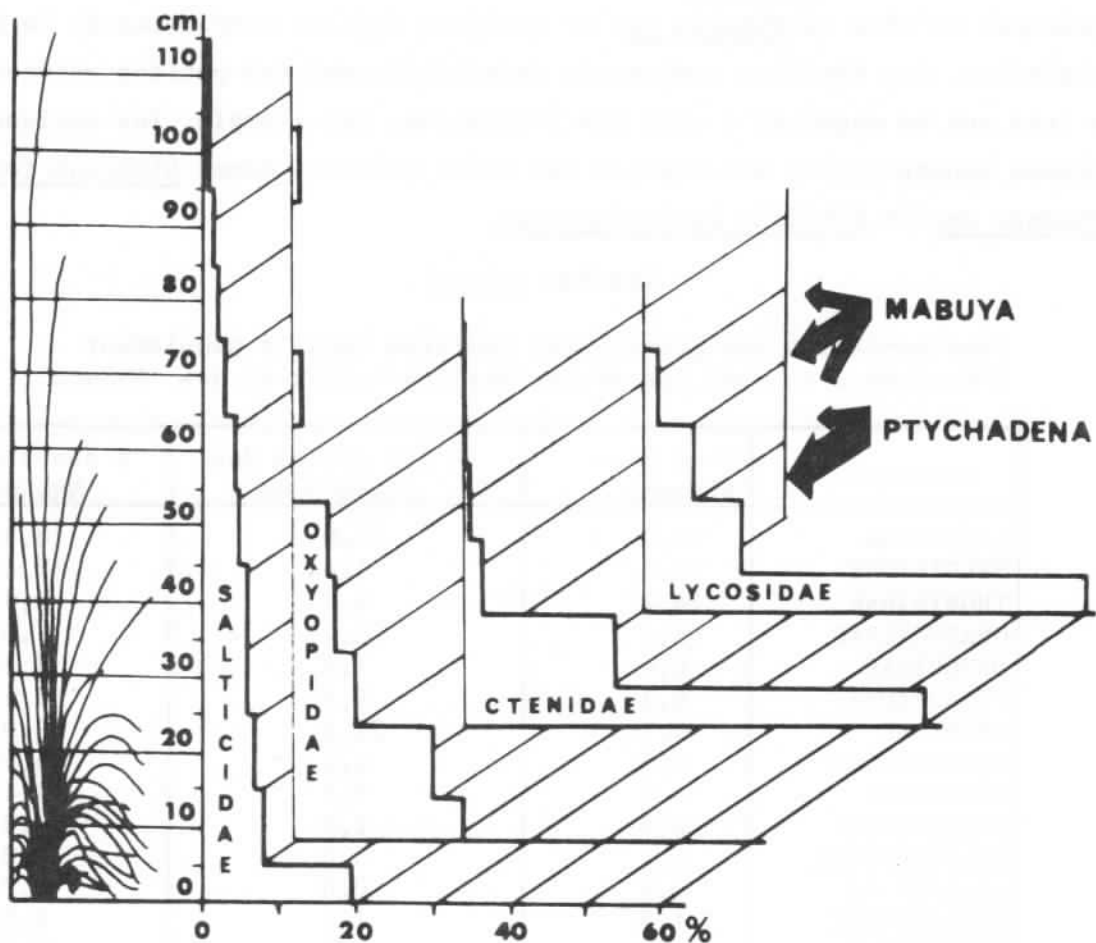


Fig. 101. Structure de la strate herbacée, distributions verticales de quelques familles et niveaux de chasse des *Ptychadena* et *Mabuya*. Les distributions verticales sont représentées en % d'individus trouvés par tranche de hauteur lors des récoltes à vue effectuées en saison des pluies et en saison sèche.

De nombreux Oiseaux sont susceptibles de consommer des Araignées (THIOLLAY, comm.pers.). C'est le cas des Insectivores, Passereaux ou autres, ainsi que de divers Rapaces. Parmi ceux-ci, en effet, plusieurs espèces se nourrissent partiellement ou totalement au niveau de la strate herbacée et capturent effectivement des araignées : dans des estomacs de Milvus migrans, Buteo auguralis, Kaupifalco monogrammicus et Butastur rufipennis, THIOLLAY (1978) a trouvé des araignées généralement d'assez grande taille, mais en petite quantité. THIOLLAY considère que les Araignées sont dans l'ensemble trop petites pour intéresser les Rapaces, car leur indice de présence dans les estomacs des petites espèces chassant en strate herbacée n'est que de 12,6%, alors qu'elles forment le groupe d'Arthropodes le plus nombreux dans ce milieu.

La sélection des Araignées capturées par les Vertébrés en fonction de leur taille doit donc être un phénomène assez général. Les grandes araignées qui supportent ainsi la plus forte pression de prédation sont pour une bonne part des adultes : même si, numériquement, les prélèvements dus aux Vertébrés paraissent peu considérables, leurs conséquences démographiques sont certainement importantes.

3. Place des Araignées dans le flux d'énergie

Apprécier la place des Araignées dans les flux d'énergie soulève le problème de l'importance de l'énergie qu'elles ingèrent sous forme d'Araignées. La part de celles-ci dans l'ingestion doit évidemment être au plus égale à la production correspondant aux autres proies utilisées, c'est à dire à des Insectes.

Si k est la valeur moyenne du rapport P/I , p étant la proportion d'énergie ingérée sous forme d'Insectes et q la proportion de celle qui l'est sous forme d'Araignées (avec $p + q = 1$), la valeur maximum q est telle que :

$$q I = k p I$$

ou :

$$q = k (1 - q)$$

soit :

$$q = \frac{k}{1 + k}$$

P étant égal à 1400 KJ et I à 4234,5 KJ, on obtient :

$$q = 0,2485$$

Ainsi, compte tenu de la valeur moyenne du rendement écologique de croissance des Araignées, la part de l'énergie ingérée par celles-ci sous forme d'Araignées

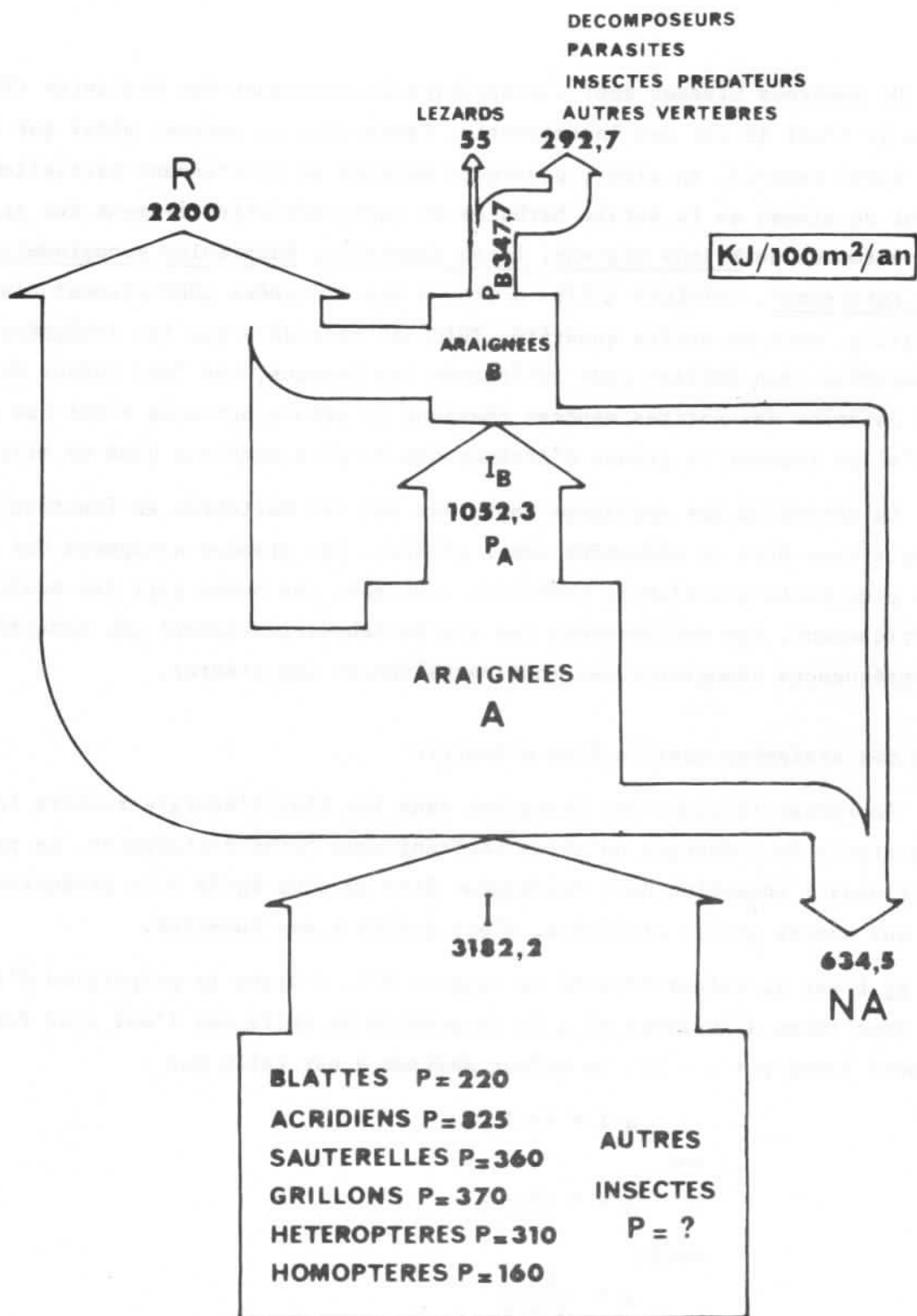


Fig. 102. Transferts trophiques effectués par le peuplement d'Araignées en savane brûlée, dans l'hypothèse où la production d'un premier ensemble A d'araignées est elle-même consommée par d'autres araignées (ensemble B).

Explications détaillées dans le texte.

ne saurait excéder 25%. Nous avons vu que 25% des proies récoltées au hasard sont des Araignées : à moins d'admettre que les Araignées ne capturent que des Araignées en moyenne plus petites que leurs autres proies, il est donc vraisemblable que la production des Araignées élaborée à partir de la consommation d'Insectes est elle-même consommée en très grande partie, sinon en totalité, par des Araignées.

D'après les données présentées par LAMOTTE (1978), tirées des travaux de divers chercheurs, la production des Blattes, Acridiens, Sauterelles, Grillons, Hémiptères et Homoptères serait de l'ordre de 225 000 KJ/ha/an.

Dans l'hypothèse où environ les trois quart de l'énergie ingérée par les Araignées le sont sous forme d'Insectes (ce qui constitue une estimation minimale), cela représente de l'ordre de 318 000 KJ/ha/an, valeur supérieure à la production des groupes envisagés ci-dessus ; il est possible que celle-ci soit largement sous estimée. Il faut cependant tenir compte d'autres groupes d'Insectes utilisés par les Araignées, tels les Diptères et les Hyménoptères capturées notamment par les Salticidae ; on ne dispose malheureusement pas de données sur les bilans d'énergie de ces animaux.

La figure 102 présente de façon schématique la place des Araignées dans les flux d'énergie de l'écosystème, dans l'hypothèse où environ 25% de l'énergie ingérée proviennent d'Araignées. Il apparaît que seulement de l'ordre de 25% de la production des Araignées serait alors disponible pour d'autres prédateurs, ce qui représente à peine plus de 10% de l'énergie prélevée sur les Insectes.

Une part importante de cette production est exploitée par les Lézards. L'énergie ingérée par ceux-ci est estimée à environ 18500 KJ/ha/an (d'après BARBAULT, 1975). Les Araignées représentent environ 35% des proies de Mabuya buettneri, 20% de celles de Mabuya maculilabris et 17% de celles de Panospis nimbaensis (BARBAULT, 1975). Compte-tenu des énergies ingérées par chacune de ces trois espèces, et en admettant que la part de l'énergie fournie par les Araignées est proportionnelle à leur nombre dans les rations alimentaires, cette énergie représenterait de l'ordre de 5500 KJ/ha/an, soit plus de 15% de la production disponible. Le reste est exploité, pour l'essentiel, par les parasites de pontes, ce qui représente vraisemblablement très peu d'énergie consommée - même si leurs effets démographiques sont importants, par divers Vertébrés (Batraciens, Oiseaux, Mammifères Insectivores) et par les Fourmis carnivores, qui ont sans doute l'impact le plus prononcé.

Si les Araignées ne transmettent qu'une faible part de l'énergie qu'elles ingèrent aux niveaux trophiques supérieurs du fait de l'importance du cannibalisme, elles le font sans doute en bonne partie sous forme d'individus de taille assez

grande qui sont préférentiellement capturés par les Vertébrés prédateurs. Dans cette optique, il serait intéressant de voir si le "fonctionnement trophique interne" du peuplement d'Araignées contribue effectivement à favoriser la production d'individus de grande taille.

Comparées aux animaux carnivores, les Araignées jouent un rôle non négligeable, du moins si l'on exclue les Fourmis : selon LAMOTTE (1978), leurs prélèvements sur les proies représenteraient plus que ceux des Oiseaux, des Lézards et des Mantres réunis. Leur rôle est cependant bien moins important que celui des Fourmis, en tout cas d'un point de vue quantitatif, si l'on en juge par les estimations de l'ingestion et de la production de celles-ci (LAMOTTE, 1978).

Nos résultats ne permettent évidemment pas d'apporter de réponse définitive au problème du rôle des Araignées dans la régulation des populations de proies. La connaissance de la production des Insectes vivant dans la strate herbacée est en effet trop incomplète pour pouvoir entreprendre une discussion approfondie. Il convient cependant de souligner que les estimations de la production de quelques uns des groupes majeurs d'Insectes de savane sont au total inférieurs à notre estimation de l'énergie prélevée par les Araignées sur l'entomofaune : même en admettant que la production effectivement exploitable par celles-ci soit quatre ou cinq fois supérieure, l'énergie ingérée par les Araignées équivaldrait au moins au tiers de cette production. S'il en était réellement ainsi, le rôle des Araignées dans la dynamique des proies ne saurait être négligé.

CONCLUSIONS GENERALES

PAR P. BLANDIN ET M.-L. CÉLÉRIER

L'Ecologie est avant tout la science qui étudie la structure, le fonctionnement et l'évolution des écosystèmes. C'est là son originalité.

Certes, "tout objet que considère la biologie représente un système de systèmes", comme l'écrit JACOB dans "la logique du vivant". En ce sens, il n'y a pas de différence de principe entre les branches de la Biologie qui étudient les divers niveaux d'organisation du monde vivant, de la cellule à la biosphère : il s'agit toujours de décrire des structures, de mettre en évidence des interactions fonctionnelles et enfin d'interpréter les systèmes ainsi analysés dans le cadre d'une conception évolutionniste de la vie.

Cependant, de niveau en niveau, les méthodes d'investigation changent avec l'échelle d'observation : dans la pratique, simplement parce que les écosystèmes se placent près du sommet de la hiérarchie des niveaux d'organisation de la biosphère, l'Ecologie ne peut pas procéder comme les disciplines consacrées aux niveaux inférieurs. Il y a en effet un renversement total de perspective lorsque l'on passe de l'échelle individuelle aux populations et aux communautés : tandis que le physiologiste travaille en conditions standard sur des individus qui sont autant de représentants "calibrés" du type d'organisme qui l'intéresse, l'écologiste prélève in situ des échantillons ponctuels, partiels et particuliers au sein d'un écosystème toujours unique, en vue d'en reconstituer l'organisation fonctionnelle. D'une discipline à l'autre, les problèmes de mesure -ou mieux de précision des mesures- ne peuvent donc pas se poser dans les mêmes termes.

Ceci dit, comme celle des autres biologistes, la démarche de l'écologiste reste fondamentalement analytique : les écosystèmes sont décrits en termes de composantes dont on cherche à déceler les éventuelles interactions. Dans les meilleurs des cas, l'analyse envisage trois niveaux d'organisation emboîtés, les peuplements, les populations et les individus.

C'est l'approche qui a été tentée pour décrire l'écosystème des savanes préforestières de Lamto (LAMOTTE, 1967, 1968). Dans ce cadre nous avons pour tâche de définir la place du peuplement d'Araignées dans le fonctionnement de l'écosystème : des travaux antérieurs avaient fait ressortir son importance numérique et par conséquent la nécessité d'en approfondir l'étude (Y. et D. GILLON, 1967b).

Au plan des principes, une telle étude soulève trois problèmes fondamentaux :

- peut-on obtenir en élevage des résultats transposables à la nature ?
- les analyses faites à l'échelle individuelle fournissent-elles les bases d'une extrapolation plausible aux populations puis aux peuplements ?
- le peuplement considéré est-il un regroupement artificiel de populations ou bien a-t-il une réelle signification fonctionnelle ?

Dans tout écosystème, les Araignées constituent une fraction notable des Arthropodes ; elles présentent toutes le même mode général de développement et, au cours de celui-ci, les seuls changements du régime alimentaire sont ceux qu'impose la croissance en taille : du point de vue trophique, les Araignées forment donc un ensemble suffisamment homogène pour justifier l'étude de leurs peuplements.

L'état d'avancement de la systématique des Araignées africaines n'étant pas à la mesure des besoins des écologistes, nous avons été conduits plus d'une fois à travailler à l'échelle des familles. Ce découpage est en partie artificiel. Certes, telle ou telle famille se définit tout autant par des caractères biologiques que morphologiques - ainsi des Salticidae ou des Araneidae par exemple - mais chacune comprend souvent une grande variété d'espèces, différentes par la taille, le cycle biologique, le niveau préférentiel d'activité dans la végétation. La description à l'échelle des familles si elle permet de dégager quelques traits généraux d'un peuplement, doit donc très vite être relayée par l'analyse des populations.

L'étude in situ doit être complétée par la détermination en élevage des bilans énergétiques individuels pour permettre la quantification des transferts trophiques réalisés par les populations naturelles. La problématique de ces recherches de laboratoire n'est pas de démontrer un par un des mécanismes physiologiques : cela exigerait la standardisation aussi bien des animaux d'expérience que celle des protocoles expérimentaux. L'artificialisation qui en résulterait est incompatible avec le but recherché, qui est de définir les gammes de performances individuelles et, par voie de conséquence, de discerner le vraisemblable et l'exceptionnel.

De fait, bien des grandeurs ne peuvent être mesurées dans la nature, en particulier sur des organismes comme les Araignées : l'énergie ingérée, les rejeta, les dépenses de maintenance ne peuvent être estimées que par extrapolation de résultats obtenus au laboratoire. Il faut donc raisonner en termes de vraisemblance et d'ordres de grandeur, d'autant qu'il est indispensable de prendre en compte la plasticité considérable des espèces vis-à-vis des modalités de la croissance. Cette flexibilité porte davantage sur le déroulement du développement -dont toutes les étapes ont des durées éminemment variables- que sur la croissance corporelle, même s'il existe toujours, à stade égal, une nette variabilité individuelle de la taille et du poids. Il y a là un phénomène dont la signification adaptative mériterait d'être approfondie, d'autant que les potentialités révélées en élevage s'expriment différemment, dans la nature, selon les espèces.

La plasticité des performances individuelles interdit toute procédure qui se contenterait de caractériser le bilan énergétique d'une espèce dans des conditions standardisées. La notion de métabolisme de repos, dans le cas d'organismes comme les Araignées, nous paraît en conséquence discutable. L'artificialisation qui résulte de son application à la mesure des dépenses de maintenance et des effets sur celles-ci de divers facteurs pris isolément rend illusoire toute approche de ces dépenses par respirométrie : la démarche d'HUMPHREYS (1978) en est l'illustration.

Malgré son caractère laborieux, c'est évidemment l'utilisation conjointe des mesures de bilans alimentaires et d'intensité respiratoire qui permet de cerner au mieux la réalité et de faire des extrapolations satisfaisantes. On a pu ainsi établir les bilans des populations de trois espèces différant par la taille, par le cycle biologique et par la démographie.

Il apparaît que les gammes de variation des principaux rendements énergétiques se resserrent lorsque l'on passe de l'individu à la population : ce résultat est essentiel, car il rend possible le passage ultérieur à l'échelle du peuplement. A titre d'exemple, le tableau CCXVIII illustre le cas du rendement écologique de croissance.

L'extrapolation faite à l'échelle du peuplement pose le problème de la représentativité de résultats obtenus sur un petit nombre d'espèces : le choix de celles-ci, guidé en partie par des considérations pratiques, n'est évidemment pas parfait. C'est donc là qu'est pris le risque le plus grand. Cependant la comparaison de six espèces différentes à bien des égards montre que le fonctionnement énergétique ne varie pas de l'une à l'autre dans des proportions con-

sidérables ; par surcroît, il est du même type que celui des Araignées non tropicales dont les bilans sont connus : admettre que le fonctionnement énergétique de ces Arthropodes prédateurs est peu variable dans ses caractéristiques générales est donc licite.

TABLEAU CCXVIII

Valeurs du rendement écologique de croissance P/I à l'échelle individuelle et à celle des populations chez Anahita aculeata, Orinocosa celerierae et Brevilabus gilloni.

	Valeurs extrêmes au cours du développement	Rendement global du développement		Vie adulte			Population
		♂	♀	♂	♀		
					Maturation	lère ponte	
<i>Anahita aculeata</i>	0,229 0,541	0,314	0,459	0	0,269	0,493	0,380
<i>Orinocosa celerierae</i>	0,216 0,562	0,417		0,009	0,251	0,606	0,350
<i>Brevilabus gilloni</i>	0,209 0,607	0,324	0,364	0	0,474	0,564	0,290

La connaissance du bilan énergétique à l'échelle du peuplement passe par la détermination directe de la production, les autres composantes du bilan étant ensuite calculées à partir des divers rendements établis à l'échelle des individus et à celle des populations.

Il n'existe pas de méthode qui permette à elle seule d'estimer correctement la production d'un peuplement formé de nombreuses espèces aux cycles biologiques variés. Nous avons dû utiliser deux méthodes différentes pour délimiter, par confrontation de leurs résultats, un intervalle aussi étroit que possible contenant la valeur réelle de la production. A chaque étape du raisonnement, des considérations aux limites ont permis de définir les bornes de cet intervalle de façon à ce que soit obtenue une estimation de la production assortie d'une erreur très probablement surestimée.

Le bilan du peuplement ayant été établi, le rôle des Araignées dans le fonctionnement de la savane brûlée a pu être précisé en tenant compte des informations réunies sur leur place dans le réseau trophique.

Les trois-quarts au moins -mais peut-être guère plus- de l'énergie ingérée par les Araignées sont prélevés sur la production de divers groupes d'Insectes. En savane brûlée, il existe une nette concomitance des variations saisonnières de la biomasse végétale, de la biomasse des Arthropodes consommateurs primaires

et de celle des Arthropodes prédateurs (Y. et D. GILLON, 1967b). La production des proies potentielles des Araignées n'est donc vraisemblablement pas surabondante vis-à-vis des besoins de ces dernières ; au contraire, elle constitue plutôt une ressource limitante.

La production des Araignées correspondant à l'énergie ingérée sous forme d'Insectes est pour l'essentiel consommée au sein du peuplement, du fait de la prédation existant entre Araignées. La production formée à partir de cette consommation interne est ensuite exploitée par les Fourmis carnivores et divers Vertébrés. Au total, le peuplement d'Araignées ne transférerait qu'environ 10 % de l'énergie prélevée sur les Insectes vers les niveaux trophiques supérieurs, en dépit de son rendement écologique de croissance élevé. Ainsi, les prélèvements portent en particulier sur les individus les plus grands, notamment sur des adultes : les conséquences démographiques de cette prédation doivent donc être importantes.

Dans le jeu des transferts trophiques, le peuplement des Araignées est ainsi soumis à trois grands types de contraintes :

- les ressources sont vraisemblablement limitantes ;
- la pression de prédation "interne" est considérable ;
- la pression de prédation "externe" joue également un rôle important du fait de son caractère sélectif.

C'est dans ce contexte qu'il faut tenter d'interpréter la structure du peuplement.

La densité est en moyenne de l'ordre de 2 000 individus par 100 m². Cette valeur relativement faible reflète sans doute le caractère limité des ressources exploitables en savane brûlée -milieu peu favorable aux Arthropodes détritivores et hygrophiles- et l'importance réduite des consommateurs de matière végétale vivante (LAMOTTE, 1978). Bien que la densité soit faible, la richesse spécifique du peuplement est assez élevée, ce qui pose le problème de la coexistence d'espèces nombreuses exploitant des ressources limitées. Cette coexistence s'exprime au travers de l'organisation fonctionnelle du peuplement, dont la structure par tailles, la structure temporelle et la structure spatiale constituent les principaux aspects.

En dépit du fait que sa composition varie au cours du cycle saisonnier, le peuplement possède une structure par tailles stable : il existe des phénomènes de relai, une même classe de taille étant représentée au cours du temps par des espèces différentes, en raison des décalages des cycles biologiques. A une date donnée, toutes les tailles sont ainsi représentées dans des propor-

tions fixes, mais par une combinaison particulière d'espèces qui change au cours du temps. Nous avons émis l'hypothèse que cette structuration par tailles, ainsi associée à une structure temporelle, assure un certain partage interspécifique des ressources, dans la mesure où il existerait une certaine relation entre la taille d'une araignée et celles des proies qu'elle capture préférentiellement (TURNER, 1979). Quoi qu'il en soit, la structuration par tailles rend a priori possible l'exploitation simultanée de proies couvrant elles-mêmes une large gamme de tailles.

A la diversification dans l'exploitation des ressources ainsi réalisée s'ajoute celle que permet la structure spatiale de la communauté. Dans le plan horizontal, en effet, celle-ci s'organise selon une mosaïque dont les motifs correspondent à des combinaisons particulières d'espèces occupant l'espace de façon complémentaire. En outre, il existe une nette stratification du peuplement qui, associée au développement de la couche herbacée, varie évidemment au cours du temps. Toute la hauteur de la strate herbacée est ainsi exploitée, chaque espèce ayant un niveau préférentiel d'activité. Par ailleurs, les différents espaces existant sous les herbes, entre elles et au-dessus sont occupés par des toiles-pièges adaptées à leur configuration.

Au total, il y a un remarquable co-ajustement des espèces qui fait que sur un certain espace et durant un certain laps de temps ne coexistent en réalité que des araignées appartenant à un petit nombre d'espèces, ayant des tailles variées et vivant à des niveaux différents de la strate herbacée : la compétition interindividuelle qui pourrait résulter de l'exploitation de ressources limitées est ainsi considérablement réduite.

L'action des prédateurs "externes" joue sans doute dans le même sens, car la pression subie de leur fait par nombre d'adultes reproducteurs intervient dans la limitation des effectifs et ce, au bout du compte, pour toutes les classes de taille. Cette contrainte a ainsi pour effet de réduire celles que créent les ressources limitées par diminution de la demande trophique du peuplement : selon les conceptions de PAINE (1966), une plus grande richesse spécifique serait alors rendue possible.

La structure d'un peuplement exprime donc son adaptation au jeu subtil des contraintes que lui imposent en amont et en aval le fonctionnement trophique. En savane brûlée, le feu intervient dans ce jeu tout d'abord en réduisant de façon drastique les ressources initiales du réseau trophique et ensuite en détruisant l'espace structuré que constitue la strate herbacée. Il joue par là un rôle essentiel dans l'organisation du peuplement d'Araignées, bien davantage que par son action destructrice directe, en réalité très limitée.

○

○ ○

Au terme de cette approche à la fois qualitative et quantitative du peuplement d'Araignées des savanes de Lamto, il reste un problème d'ordre général qui touche à la finalité même de telles recherches.

L'écologiste explore un écosystème dans sa particularité : il faut alors se demander si les observations faites, les questions qui ont surgi, les interprétations tentées valent pour d'autres peuplements d'Araignées, dans d'autres savanes. Cela n'est pas impossible et de récents travaux le suggèrent : MALAISSE et BENOIT (1979) ont déjà souligné l'existence de profondes analogies entre le peuplement de la strate herbacée d'une forêt claire du Shaba zaïrois et celui que nous avons étudié à Lamto ; de même, les observations de RUSSEL-SMITH (1981) sur les Araignées capturées par piégeage dans des savanes du Botswana mériteraient d'être rapprochées des nôtres.

Analogie ne veut toutefois pas dire identité et, en vérité, les différences sont en Biologie aussi intéressantes que les ressemblances. Ce qu'il faut donc développer à l'avenir, c'est une Ecologie comparée s'appuyant sur des méthodes fidèles : alors seulement l'organisation fonctionnelle des communautés, fruit en chaque lieu d'une coévolution toujours particulière, pourra être véritablement comprise.

BLANDIN, P. et CELERIER, M.-L., 1981. - Les Araignées des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). Organisation des peuplements, bilans énergétiques, place dans l'écosystème. Publ. Lab. Zool., E.N.S., 21, 2 fasc., 586 pp.

Achévé d'imprimer sur les presses du Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure, le 15.12.1981 par Yves Picard

Dépôt légal : 4e trimestre 1981