

Considérations concernant l'abondance relative des araignées errantes et des araignées à toile vivant au niveau du sol

par R. JOCQUÉ*

Summary

Considerations concerning relative abundance of soil dwelling web and hunting spiders.

The study of spiders of the soil fauna reveals that relative abundance of hunting spiders increases towards the equator whereas web spiders tend to dominate in northern regions. The phenomenon is well illustrated by the negative correlation between the number of Linyphiidae on one hand, Salticidae on the other, in a global north-south transect. It has been explained as the result of exploitation competition between representatives of both groups, the Salticidae being in superior position when one approaches the equator.

However, comparison of the spider fauna of diverse habitats in the temperate zone and in the tropics, and analysis of the variations during complete year cycles, indicate that the distribution of hunting spiders is limited by low temperatures, at which they lose speed and hunting efficiency. Many soil inhabiting web spiders on the other hand, build small and delicate webs and are therefore likely to be in interference competition with representatives of other groups, most likely ants which increase in number going southward.

Résumé

En étudiant la faune du sol, on constate que les araignées errantes deviennent relativement plus abondantes vers le sud tandis que les araignées à toile sont plus nombreuses dans les régions septentrionales. Le phénomène est bien illustré par la corrélation négative entre le nombre d'espèces de Linyphiidae d'une part, de Salticidae d'autre part, connues de différentes régions situées sur un axe nord-sud. On a toujours prétendu que le phénomène est dû à la compétition d'exploitation entre les membres des deux groupes. Plus on se rapproche de l'équateur, plus les Salticidae seraient en une position de force et vice versa pour les Linyphiidae.

* Adresse de l'auteur : Musée royal de l'Afrique centrale, B.1980 Tervuren (Belgique).

Toutefois, la comparaison des arachnofaunes de plusieurs biotopes en régions tempérées et tropicales et l'analyse des variations durant les cycles annuels, démontrent que les araignées errantes sont restreintes dans leur répartition par les températures basses, probablement parce qu'elles perdent de la vitesse dans ces circonstances. D'autre part, la majorité des araignées à toile vivant au niveau du sol construisent des toiles fines et fragiles. Il est acceptable que leur nombre soit limité par la compétition d'interférence avec les représentants d'autres groupes, qui sont plus nombreux au sud, comme par exemple les fourmis.

Introduction

Dans beaucoup de groupes du règne animal, il y a des familles dont on trouve la plupart des représentants en région tropicale tandis que pour d'autres familles du même groupe, on trouve beaucoup plus d'espèces dans les régions à climat tempéré ou froid, ce que nous appellerons une distribution déséquilibrée. Etant donné que le phénomène a surtout été étudié dans le cadre de la zoogéographie, il a souvent été expliqué comme étant le résultat d'un centre de spéciation qui demeurera aussi la région la plus riche en espèces. La distribution peut être modifiée ultérieurement sous l'influence de facteurs bioclimatologiques. Il y a pourtant peu de cas de distribution déséquilibrée que l'on peut vraiment expliquer de cette manière parce que la paléoclimatologie utilise elle-même la distribution des organismes pour soutenir certaines de ses propres hypothèses.

On a vraisemblablement perdu de vue que de simples caractéristiques biologiques ou écologiques peuvent expliquer l'abondance d'une certaine famille dans l'une ou l'autre région.

Distribution du type «déséquilibré» chez les araignées

Des cas bien connus chez les araignées sont ceux des Salticidae et des Linyphiidae (au sens large, donc incluant les Erigoninae). La première, d'ailleurs la plus riche en espèces de toutes les familles d'araignées, est mieux représentée sous les tropiques que sous un climat tempéré et vice versa pour les Linyphiidae (fig. 1).

ENDERS (1975) a essayé de donner une explication du phénomène. Dans un graphique, il présente les données concernant les Salticidae et les Linyphiidae du Nouveau Monde. Les corrélations de l'abondance des deux familles par rapport à la latitude sont donc opposées, ce qui pourrait donner l'impression qu'il y a une interférence directe entre les deux et que leurs nombres sont complémentaires. C'est vraisemblablement ce qu'a cru ENDERS qui a voulu expliquer pourquoi il y a une corrélation négative entre les deux. Il suppose qu'il y a compétition d'exploitation entre les représentants des deux familles qui se nourrissent, suppose-t-il, tous les deux de Collemboles et de petits Diptères. Déjà, ce point de départ est assez contestable: les Salticidae, comme on le sait, sont des araignées qui utilisent leurs yeux bien développés pour chercher leurs proies. Elles vivent dès lors dans les endroits bien éclairés, tandis que les Linyphiidae vivent surtout dans les lieux sombres, réduits comme ils sont à

leurs organes tactiles pour repérer leurs proies. Par conséquent, on trouve rarement les Linyphiidae et Salticidae ensemble, bien qu'il y ait des Salticidae qui vivent exclusivement au niveau du sol. Les cas de compétition directe entre les représentants des deux familles doivent donc être rares. Mais en supposant qu'il y ait quand-même compétition entre les deux, pourquoi les araignées sauteuses seraient-elles favorisées quand on se rapproche de l'équateur?

ENDERS suppose qu'un prédateur qui se déplace est favorisé par rapport à un prédateur immobile lorsque les proies sont peu nombreuses et peu mobiles. Il émet donc deux suppositions pour expliquer que les Salticidae sont plus nombreux sous les tropiques: 1, que les proies, Collemboles et petits Diptères, y sont peu mobiles, et 2, que leurs populations y sont moins denses que dans les régions tempérées.

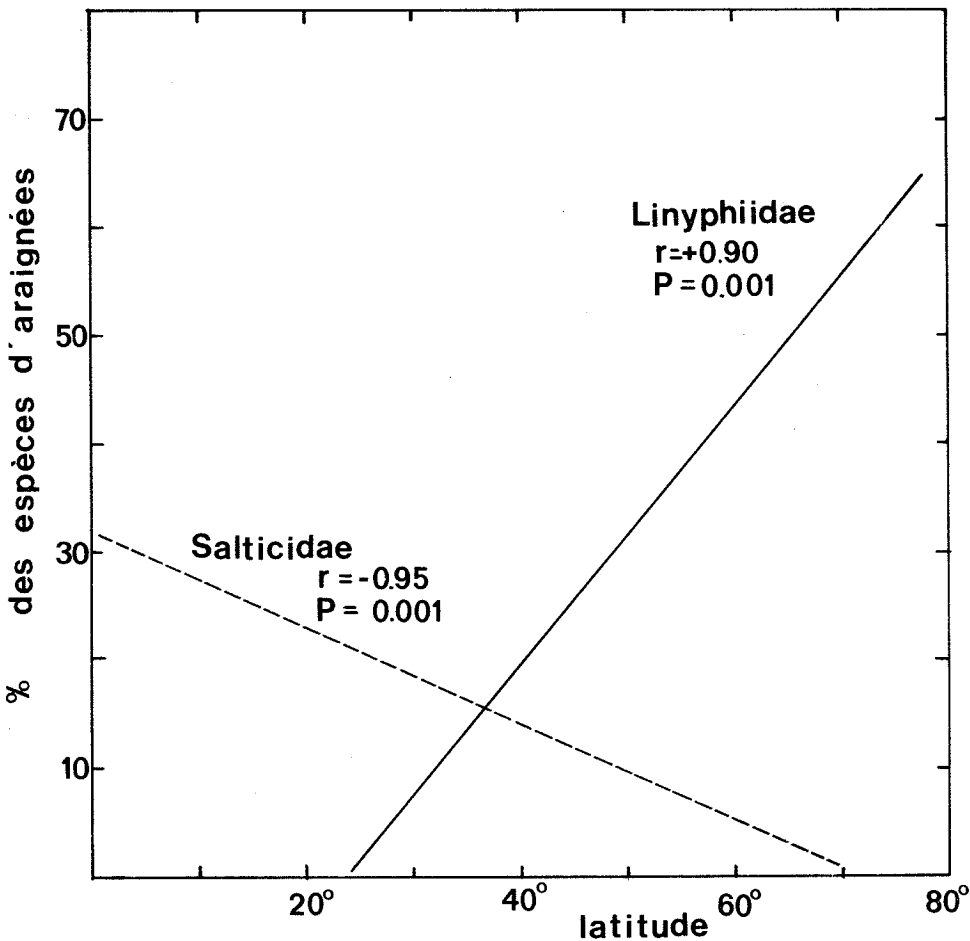


Figure 1. — Abondance relative des Linyphiidae et des Salticidae dans un gradient nord-sud, exprimée comme pourcentage des espèces de l'aranéofaune. Données du nouveau monde (d'après Enders 1975).

1. Il n'y a aucune donnée qui pourrait indiquer que les Collemboles et les petits Dipères sont peu mobiles ou en tout cas moins mobiles en région tropicale. On les capture en grand nombre à l'aide de pièges de Barber, aussi bien en région tempérée qu'en région tropicale, ce qui démontre leur mobilité.

2. Pour prouver que les proies seraient moins nombreuses sous les tropiques, ENDERS utilise trois arguments :

A. En forêt tropicale, la litière disparaît complètement à certaines époques, et avec elle, les proies des Linyphiidae. Il est vrai que dans certains types de forêts tropicales, la litière disparaît, bien que ce soit rarement le cas (LELEUP 1965). Mais aussi en forêt de zone tempérée, la litière disparaît quasi totalement, notamment là où il y a un humus du type «mull», mais les Collemboles y restent nombreux (VAN DER DRIFT, 1961, 1963).

B. Le deuxième argument est fort douteux : l'auteur suppose que la croissance et la respiration sont des processus compétitifs chez les poïkilothermes, et en déduit que, lors d'un flux d'énergie comparable, la biomasse serait plus importante là où les nuits sont froides : les organismes devraient alors respirer moins, et plus d'énergie pourrait être déviée en croissance. WIGGLESWORTH (1965, p. 613), travail dont ENDERS cite l'édition de 1950, suggère pourtant que la croissance est plus rapide, surtout dans les stades inactifs mais vraisemblablement aussi dans les stades actifs, lorsque la température est plus haute.

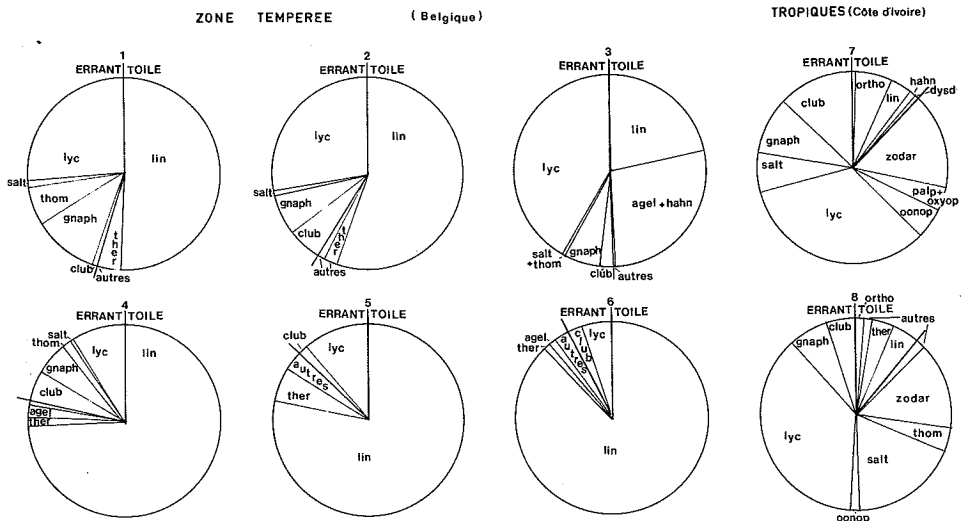


Figure 2. — Abondance relative des araignées (individus) de différentes familles groupées selon leur mode de chasse prépondérant. Les proportions sont calculées sur les prises en pièges de Barber pendant un cycle annuel complet. — 1. Dunes. — 2. Bruyères à *Calluna*. — 3. Gradient : bord de fagne à *Ericetum*. — 4. Bruyère à *Calluna* brûlée. — 5. Taillis. — 6. Hêtraie. — 7. Forêt secondaire. — 8. Savane (pour les méthodes et les données plus détaillées, voir JOCQUÉ 1973, 1980, 1981).

C. Le troisième argument de ENDERS est que, étant donné que la production journalière moyenne sous les tropiques et en région tempérée est du même ordre de grandeur, les populations des proies doivent être moins denses, en d'autres mots plus diluées en région tropicale, puisque la forêt y est plus haute.

Ceci pourrait être vrai pour les proies des araignées vivant dans la strate arbustive ou dans les arbres, où d'ailleurs une compétition entre les Salticidae et les araignées à toile comme les Araneidae serait plus plausible, mais ces dernières ne sont nulle part aussi abondantes que sous les tropiques. L'argument n'est d'ailleurs certainement pas valable pour les proies d'araignées vivant au sol qui sont pour la plupart limitées à ce niveau-là qu'on peut considérer comme n'ayant que deux dimensions et pour lequel la hauteur des arbres ne joue aucun rôle. Dans les savanes où il y aurait beaucoup moins de dilution, la proportion Salticidae/Linyphiidae est encore plus en faveur des premiers.

Si on applique les arguments de ENDERS à la faune de la zone tempérée, il devrait y avoir plus de Salticidae dans les forêts que par exemple les bruyères à *Calluna*, les premières étant en moyenne plus froides et plus hautes. Les araignées sauteuses devraient également être plus abondantes que les Linyphiidae en hiver puisqu'alors les proies sont certainement moins mobiles et moins abondantes, ce qui devrait favoriser les Salticidae. Nous allons voir que dans chacun de ces cas le contraire est vrai. Nous croyons donc qu'il faut recourir à une autre hypothèse pour expliquer les distributions déséquilibrées de ces deux familles d'araignées.

Influence de la température

Pour essayer d'expliquer le phénomène, nous avons traité nos données, résultats de plusieurs années de piégeage, comme suit : les familles furent groupées d'après leur mode de chasse prédominant en araignées à toile et araignées errantes (fig. 2). Ceci est une subdivision assez grossière et n'est que partiellement valable en quelques cas. Certains Lycosidae de savane par exemple tissent une toile ; ceux des forêts que nous avons étudiés sont tous du type errant.

L'origine des données, résultats de piégeage, incite à une grande précaution lors de son interprétation. Il se pourrait que les araignées de chasse, comme les Lycosidae, soient plus actifs sous les tropiques, à cause d'un plus grand besoin de nourriture. Toutefois, le fait que dans tous les piégeages les adultes sont plus fréquents que les juvéniles, révèle que ce ne soit pas l'activité lors de la chasse, mais plutôt celle en connexion avec la reproduction, qui est d'une importance primordiale pour les captures au piège. On suppose dès lors qu'en grandes lignes, les données de plusieurs régimes climatologiques restent comparables.

On constate que dans les forêts des régions tempérées, à peu près un huitième seulement de la prise est constituée d'araignées errantes. Il y en a un peu plus dans la bruyère brûlée. Dans les autres biotopes à bruyère, il y a à peu près autant d'araignées à toile que d'araignées errantes. Dans les deux biotopes tropicaux, la situation est inversée, et les araignées errantes sont largement en majorité (fig. 2).

Nous avons ici une première indication du fait que les araignées errantes vivant au niveau du sol deviennent relativement plus abondantes vers le sud. Le facteur le

	Araignées à toile		Araignées errantes		Proportion à toile/errantes		Température moyenne °C*
	espèces	spécimens	espèces	spécimens	espèces	spécimens	
Norvège (Hauge 1976)	44	1658	17	690	2,59	2,40	9,8
Suède (Almquist 1973)	58	1623	25	1337	2,32	1,21	11,4
Belgique (Jocqué 1980)	48	2877	36	1419	1,33	2,02	13,3
Angleterre (Merrett 1967, 1968, 1969, 1976)	81	567	64	797	1,23	0,71	14,2

* Origine: Anonymus, 1972

Tableau I. — Proportion des araignées errantes et des araignées à toile dans des bruyères à *Calluna* en rapport avec la situation et la température moyenne journalière maximale.

plus évident pour expliquer cette tendance est la température. On pourrait pourtant supposer qu'il s'agit là d'une coïncidence due aux caractéristiques des biotopes. Mais les résultats de piégeage dans différentes bruyères à *Calluna* (tableau 1) indiquent aussi que c'est une question de température. Il y a en effet peu de biotopes aussi semblables et variant aussi peu en structure qu'une bruyère à *Calluna* à maturité. Nous constatons une augmentation très nette de la proportion des araignées errantes allant du nord au sud, vers des régions de plus en plus chaudes, comme indiqué par la température journalière moyenne. L'influence de la température devient encore plus claire quand nous analysons les résultats de chaque cycle annuel.

Les figures 3 à 9 nous donnent la proportion relative des deux types d'araignées durant toute une année. Dans les biotopes forestiers de la région tempérée, les araignées à toile sont toute l'année en majorité. Dans une forêt tropicale, par contre, nous avons une situation inverse: les araignées errantes sont dominantes pendant toute l'année. Mais nous constatons que, dans les bruyères, il y a une inversion au cours de l'année. Pendant la moitié chaude de l'année, les araignées errantes ont tendance à dominer, tandis que les araignées à toile sont plus nombreuses pendant la période froide. Nous en déduisons que dans nos forêts, où les températures de litière dépassent rarement les 17°C, les araignées à toile sont favorisées par rapport aux araignées errantes, qui sont en majorité dans les forêts tropicales où la température est rarement en dessous de 18°C. Dans les biotopes de la zone tempérée où la végétation est basse, le sol est chauffé par insolation, et les araignées errantes y sont favorisées pendant la moitié chaude de l'année.

Nous supposons en effet que les araignées errantes qui doivent pouvoir faire des mouvements rapides ne savent pas chasser d'une manière efficace quand la température descend en dessous d'un certain seuil, probablement parce que les mouvements

sont trop ralentis. Les araignées à toile par contre peuvent se permettre d'être moins agiles, puisque leur toile peut aider à immobiliser les proies.

Beaucoup de groupes de prédateurs poïkilothermes du type à l'affut («sit and wait») sont limités aux régions chaudes: les Mantidae, les Mantispidae, les Chamaeleonidae. Mais d'autres types de prédateurs comme les Odonates silvicoles (*Phaon*, *Umma*) ne sont trouvés que sous les tropiques.

Compétition d'interférence

Il nous reste à expliquer pourquoi les araignées à toile vivant au niveau du sol sont si rares dans les régions tropicales, bien que les araignées à toile des autres strates y soient très abondantes.

Pour expliquer ce phénomène, l'abondance des fourmis en région chaude est invoquée. Un symptôme de cette abondance est le fait que les pièges de Barber puissent être remplis de fourmis en une période d'une dizaine de jours. Il s'agit alors de fourmis du genre *Anomma* qui se déplacent en colonne, ce qui explique leur abondance en piège. Mais les autres types de fourmis sont également capturés en grand nombre dans ces pièges, et le nombre d'espèces connues de différents endroits est révélateur.

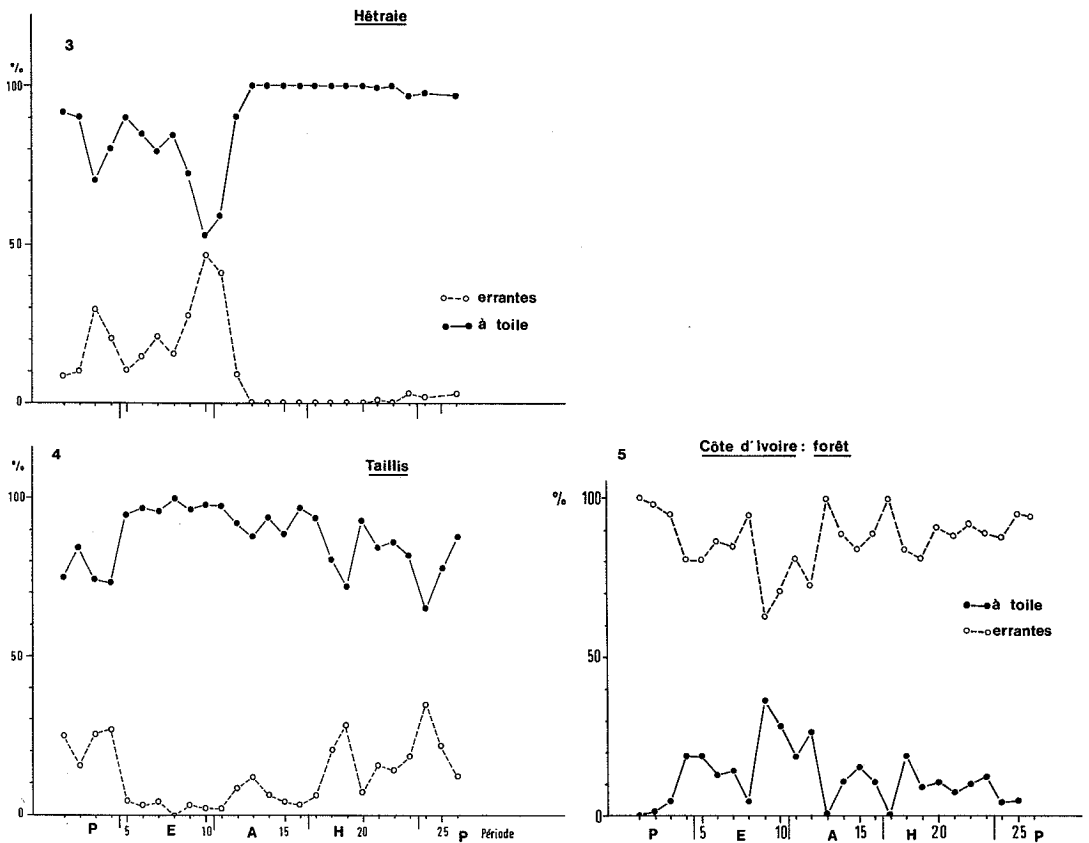
En Belgique, il y a exactement 56 espèces, tandis qu'en Côte d'Ivoire, on estime que le nombre doit dépasser les 1000. Nous supposons que les fourmis sont en compétition d'interférence avec les araignées qui font de petites toiles comme les Linyphiidae. On peut imaginer qu'une grande fourmi passant à travers une toile de Linyphiidae la détruit complètement. Cette manière de se procurer des proies à l'aide de toiles fines et fragiles peut donc devenir tout-à-fait inefficace compte tenu de la densité des fourmis.

Pourtant, il y a pas mal de Linyphiide en région tropicale, entre autre en Côte d'Ivoire (JOCQUÉ, 1979, JOCQUÉ & BOSMANN, sous presse) et on peut se demander comment ils y subsistent.

La figure 10 représente la distribution de fréquence de la largeur du céphalothorax des espèces actuellement connues de Côte d'Ivoire (14) et de toutes les espèces (50) capturées dans une hêtraie en Belgique. La différence est nette: les Linyphiidae de basse altitude de la région tropicale sont très petits par rapport à ceux de la région tempérée. Ceci est probablement une adaptation à la vie dans les petits interstices de la litière où les grandes fourmis ne peuvent pas pénétrer et où le risque de voir détruire la toile est donc restreint.

Le plus grand des Linyphiidae de Côte d'Ivoire (*Tybaertiella peniculifer*) vit dans un habitat spécial, à savoir les petites accumulations de détritiques dans les rigoles d'érosion en savane. Ceci est supposé être un endroit où peu de fourmis passent.

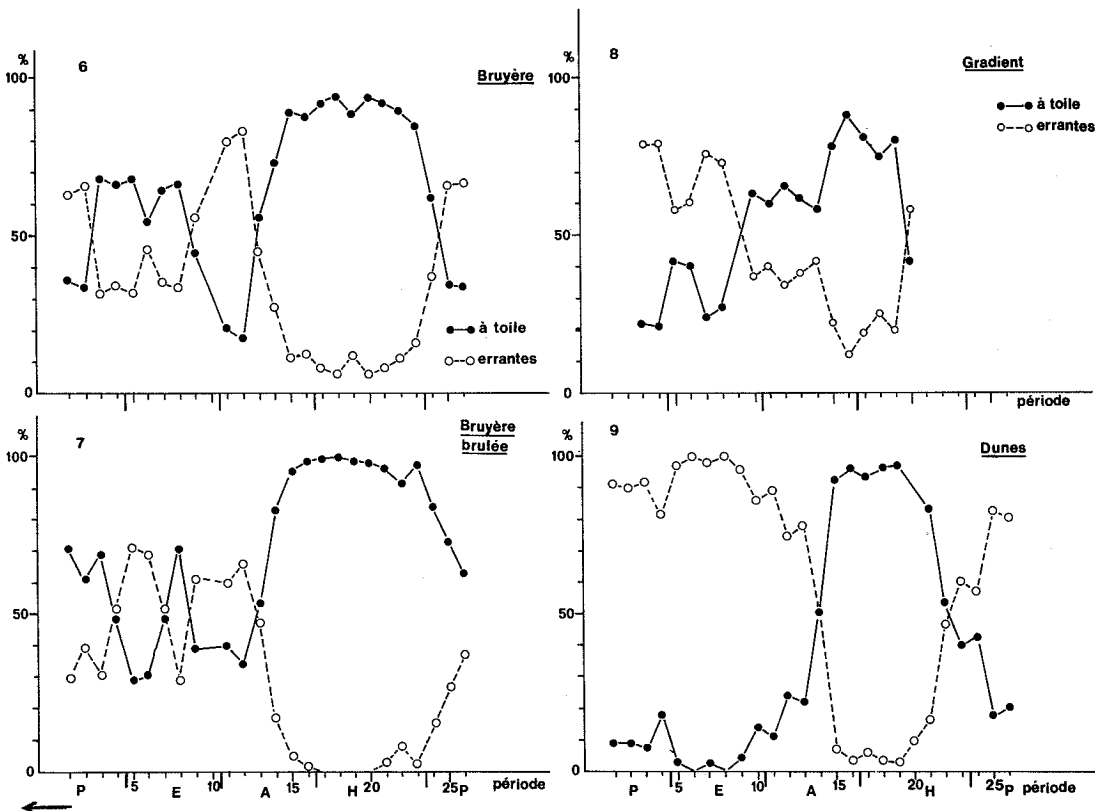
Il y a d'autres endroits comme les bords des marécages, qui hébergent des Linyphiidae mais peu de fourmis. La plupart des Linyphiidae tropicaux vivent en altitude (DENIS, 1962) où la densité des fourmis est progressivement moins forte.



Figures 3-9. — Proportion des araignées à toile et des araignées errantes (individus) capturés au piège de Barber en périodes de quinze jours pendant un cycle annuel (P = printemps, E = été, A = automne, H = hiver). Pour l'origine des données, voir fig. 2.

Discussion

Nous avons présenté ici deux hypothèses, l'une pour expliquer le fait que les araignées errantes deviennent plus nombreuses quand on se rapproche de l'équateur, la deuxième pour expliquer la tendance inverse pour ce qui est des araignées à toile. Il est évident que ces deux hypothèses ne suffiront pas pour expliquer isolément le cas de chaque espèce ou même de certaines guildes d'araignées comme celle des araignées errantes nocturnes. Leur présence, voire abondance, en zone tempérée ne peut être expliquée par les hypothèses émises ici mais fera l'objet d'une publication ultérieure. Le fait est que, même compte tenu de cette guildes d'araignées, les données pour les zones tempérées soutiennent notre hypothèse pour la température. D'autres données le font également : BAERT (1981) a trouvé que dans une clairière en forme d'allée, par-



tie de la même hêtraie où nous avons travaillé, l'araignée dominante était *Pirata hygrophilus* Thorell. Ceci s'explique par le fait qu'en ce biotope la radiation solaire peut chauffer le substrat et le rend parfaitement approprié pour les araignées errantes. Dans n'importe quel bois naturel où la présence de clairières est normale à cause des arbres morts, les araignées errantes sont d'ailleurs beaucoup plus fréquentes qu'elles ne le sont dans la hêtraie sombre où nous avons travaillé.

HUHTA (1971) a essayé d'expliquer l'abondance des araignées errantes après déboisement comme un effet de la température, mais suppose que ce sont les extrêmes plus prononcés qui favorisent ce type d'araignée pour des raisons physiologiques. La plupart des Linyphiidae sont en effet très susceptibles de dessèchement entre autre à cause de leur taille réduite. Mais le fait que ces araignées n'aient pas développé une résistance aux températures élevées et à la sécheresse doit avoir une autre raison, puisque certaines araignées errantes de la même taille l'ont fait.

COYLE (1981), en étudiant également l'effet de déboisement sur les araignées, constate aussi l'augmentation de l'importance des araignées errantes après cette opération. Après avoir cité le travail de ENDERS (1975), il émet l'hypothèse que le nombre plus important de proies dû aux quantités de matière organique en voie de décomposition, pourrait expliquer la dominance des araignées errantes. Ceci est contraire à

l'hypothèse de ENDERS qui suppose justement qu'un prédateur qui se déplace est favorisé par rapport à un prédateur immobile quand les proies sont peu abondantes. Un autre argument avancé par COYLE dans ce contexte est à peine plus convaincant : «many hunting spiders live on or close to the ground where the climate is relatively stable». Ceci devrait de nouveau expliquer en partie la dominance des araignées errantes après déboisement. Mais un grand nombre d'araignées à toile vivent également au niveau du sol. Seulement, les araignées errantes prennent le dessus quand les circonstances deviennent moins stables comme l'a démontré HUHTA (1971). Il est peut-être vrai que la possibilité par ces deux dernières de se déplacer plus facilement est un avantage en milieu mosaïque comme une forêt déboisée, mais la question reste si les araignées à toile sont pour cette raison-là moins aptes à vivre dans les circonstances pareilles. Il est en effet plus probable que les températures plus hautes après déboisement rendent la stratégie des araignées errantes plus efficace que celle des araignées à toile.

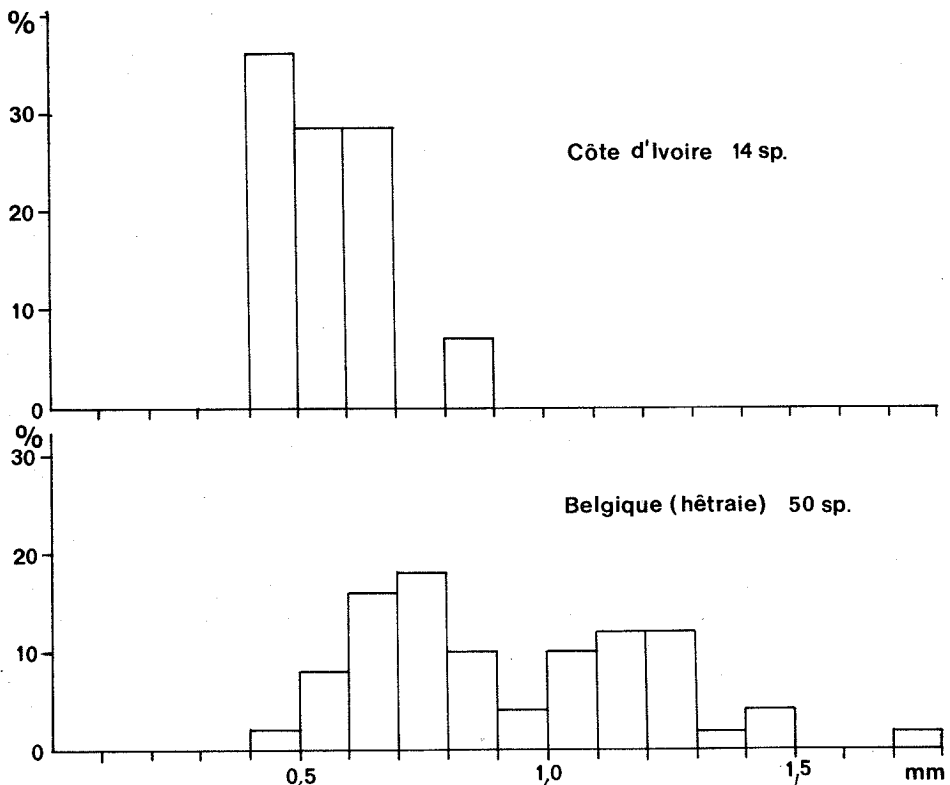


Figure 10. — Distribution de fréquence de la largeur du céphalothorax (moyennes des deux sexes) de toutes les espèces de Linyphiidae connues de Côte d'Ivoire et de toutes les espèces de la même famille capturées en hêtre en Belgique (données JOCQUÉ & BOSMANS, sous presse; JOCQUÉ 1980).

Conclusions

Les données concernant la proportion d'araignées errantes et araignées à toile indiquent que les premières sont favorisées quand les températures sont hautes aussi bien comme résultat d'une chaleur ambiante que par un chauffage sous l'influence de l'insolation. Les araignées à toile vivant au niveau du sol sont moins nombreuses en région chaude probablement parce qu'elles sont en compétition d'interférence avec les fourmis qui y sont plus abondantes.

Bibliographie

- ALMQUIST, S., 1973. — Spider associations in coastal sand dunes. — *Oikos*, **24** : 444-457.
- ANONYMUS, 1972. — Tables of temperature, relative humidity, precipitation and sunshine for the world. Part III. Europe and the Azores. 228 pp. *Meteorological office 856 e London, Her Majesty's Stationary Office*.
- BAERT, L., 1981. — Synoecologie van de spinnenfauna van boshabitaten. Deel I. Kenmerkende spinsoorten van de verschillende bemonsterde boshabitaten. — *Bull. Ann. Soc. r. belge Ent.*, **117** : 45-68.
- COYLE, F.A., 1981. — Effects of clearcutting on the spider community of a southern Appalachian forest. — *J. Arachnol.*, **9** : 285-298.
- DENIS, J., 1962. — Notes sur les Erigonides. XX. Erigonides d'Afrique orientale avec quelques remarques sur les Erigonides éthiopiens. — *Rev. Zool. Bot. Afr.*, **65** : 169-203.
- ENDERS, F., 1975. — The influence of hunting manner on prey size, particularly in spiders with long attack distances (Araneidae, Linyphiidae and Salticidae). — *Amer. Nat.*, **109** : 737-763.
- HAUGE, E., 1976. — Spiders of a West Norwegian Calluna Heath. — *Norges Amenityenskapelige Forskningsrad rapport*, **20** : 1-98.
- HUHTA, V., 1971. — Succession in the spider communities of the forest floor after clearcutting and prescribed burning. — *Ann. Zool. Fennici*, **8** : 483-542.
- JOCQUÉ, R., 1973. — The spider-fauna of adjacent woodland areas with different humus types. — *Biol. Jb. Dodonaea*, **41** : 153-178.
- JOCQUÉ, R., 1979. — Description of *Tybaertiella peniculifer* n. gen., n. sp. and *T. minor* n. sp., Erigonid twin species from Ivory Coast (Araneida, Erigonidae). — *Rev. Zool. afr.*, **93** : 751-759.
- JOCQUÉ, R., 1980. — Verspreidings-, activiteits- en groeipatronen bij spinnen (Araneida) met speciale aandacht voor de arachnofauna van de Kalmthoutse heide. Thèse de doctorat, Université de l'Etat de Gand, 181 pp., 96 fig.
- JOCQUÉ, R., 1981. — On reduced size in spiders from marginal habitats. — *Oecologia*, **49** : 404-408.
- JOCQUÉ, R. & BOSMANS, R., 1983. — Linyphiidae (Araneae) from Ivory Coast with the description of three new genera. — *Zool. Med.*, **57** : 1-18.

- LELEUP, N., 1965. — La faune entomologique cryptique de l'Afrique intertropicale. — *Ann. Mus. r. Afr. centr.*, ser. in 8°, Sci. zool., **141** : 1-186.
- MERRETT, P., 1967. — The phenology of spiders on heathland in Dorset. I. — *J. anim. Ecol.*, **36** : 363-374.
- MERRETT, P., 1968. — The phenology of spiders on heathland in Dorset. II. — *J. Zool. London*, **156** : 239-256.
- MERRETT, P., 1969. — The phenology of linyphiid spiders on heathland in Dorset. — *J. Zool. London*, **157** : 287-307.
- MERRETT, P., 1976. — Changes in the groundliving spider fauna after heathland fires in Dorset. — *Bull. British Arachnol. Soc.*, **4** : 366-376.
- VAN DER DRIFT, J., 1961. — Oorzaken en gevolg van verschillen in bodemfauna in verschillende typen eikenbos. — *Ned. Bosbouw tijdschr.*, **33** : 90-108.
- VAN DER DRIFT, J., 1963. — The disappearance of litter in mull and mor in connection with weather conditions and the activity of the macrofauna. In: J. DOEKSEN & J. VAN DER DRIFT (ed.), Soil organisms, pp. 125-133. *North Holland Publ. Co., Amsterdam*.
- WIGGLESWORTH, V.B., 1965. — The principles of insect physiology. 741 pp. *Methuen & Co., London*.