

LES ARANEIDES DES SCHORRES DE LA BAIE DU MONT SAINT-MICHEL :
DISTRIBUTIONS ET RELATIONS AVEC LES FACTEURS MESOLOGIQUES

par

Philippe FOUILLET

*Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, associé au
C.N.R.S. UA 0969, Muséum National d'Histoire Naturelle, Université de
Rennes I, Campus de Beaulieu, Av. du Général Leclerc, 35042 Rennes Cédex*

RESUME. - L'évolution de la composition du peuplement d'Aranéides a été étudiée sur les schorres grâce à des transects de pièges d'interceptions orientés dans le sens du gradient d'influence marine. Ceci a permis de définir des groupes d'espèces aux répartitions homologues et d'analyser l'homogénéité des conditions de milieux qu'ils caractérisent. L'originalité du peuplement de ces prés-salés et l'importance relative des facteurs mésologiques sélectifs sont discutées.

SUMMARY. - *Progressives changes in Spider communitie characteristic have been studied on salt marshes using a line of pitfall-traps along gradient of sea influence. Species groups with the same spatial repartition have been determined, as well as the ecological characteristics of their habitats. Originality of salt marshes communities and the relative importance of discriminating environmental factors are discussed.*

Mots-clés : Aranéides, schorre, distribution, gradient mésologique, piège d'interception.

Index entries : Spider, salt marshes, distribution, gradient of environmental factors, pitfall-traps.

INTRODUCTION

Le peuplement en Aranéides des biocénoses littorales des côtes Atlantiques Françaises (prés-salés, marais, dunes) n'a été l'objet que de très peu d'études qui restent essentiellement des inventaires ponctuels (DENIS, 1951; AMANIEU, 1967). Le peuplement des biocénoses naturelles des côtes de la Manche et de la Mer du Nord est mieux connu en grande-Bretagne (DUFFEY, 1968; SUDD, 1972) et en Hollande (HEEDT et BONGERS, 1967; SCHAEFER, 1975 et 1982; HEYDEMANN, 1977 et 1982; WINGERDEN et al., 1982). Les peuplements en évolution rapide qui colonisent les vasières marines poldérisées (atterrissement artificiel) font de même l'objet d'études à long terme (MEIJER, 1977

et 1980). Pour le littoral Atlantique, les variations de composition des peuplements en fonction de la latitude ou, à l'échelle stationnelle, en fonction des gradients mésologiques, restent à analyser. La baie du Mont Saint-Michel, bordée par 4000 ha de prairies halophiles qui n'ont jamais fait l'objet d'inventaire ou d'étude faunistique importante, est un site d'intérêt écologique majeur. L'étalement important du gradient d'influence marine (500 à 1500 m de schorre entre contacts terrestres et vasières nues), la variété des conditions locales (schorres maritimes ou estuariens peu halophiles, zones avec apports d'eau douce ou au contraire substrats filtrants), la présence sur une partie des prés-salés de troupeaux d'ovins ou de bovins, sont autant d'éléments qui concourent à augmenter l'intérêt biologique de ces prés-salés. Cette variété d'habitats est reflétée par la végétation qui présente ici la plus grande diversité phytocoenotique du littoral Français (GEHU et GEHU-FRANCK, 1982).

Dans le cadre d'une analyse pluridisciplinaire des caractéristiques mésologiques, botaniques et faunistiques de ces prés-salés, il a été étudié les étendues de distribution des Aranéides, les compositions des groupements stationnels et leurs rapports avec les gradients mésologiques dominants.

MILIEUX ET METHODES D'ETUDE

Présentation des milieux

Les données analysées ici correspondent à des captures le long de transects. Sept secteurs représentatifs de la diversité des milieux ont été choisis afin d'analyser constitution des peuplements et influences des facteurs du milieu (localisation sur la figure 1).

Le transect N°1 (schorre à l'ouest du Vivier sur Mer) est le plus halophile et correspond à une prairie à *Puccinellia maritima* sur sol hydromorphe (*Puccinellietum* primaire) ayant toujours évolué en conditions naturelles depuis son apparition (trente ans sans pâturage).

Les transects N°2 et N°3 sont situés au contact d'une zone poldérisée depuis 50 ans. Le N°2 ("Polder Bertrand") est un schorre tabulaire couvert d'une pelouse rase et uniforme de *Puccinellia maritima* (2 à 5 cm de hauteur) fortement pâturée par des ovins (*Puccinellietum* secondaire). Le transect N°3 ("Ferme Neuve") traverse au contraire un schorre où la végétation n'est plus pâturée et est essentiellement composée d'obiones (*Halimione portulacoides*), de salicornes annuelles et de puccinellie en zone basse et de fétuque (*Festuca rubra* var. *littoralis*) mélangée avec du chiendent (*Agropyron pungens*) dans le quart supérieur.

Les transects N°4 et N°5 sont situés à l'Est de la baie en zone estuarienne. Le schorre de Roche-Torin (N°4) se compose d'une frange littorale à Puccinellie, broutée par les ovins, d'une zone centrale correspondant à une ancienne dune fixée (pelouse à *Limonium lychnidifolium*, *Festuca rubra* & *Armeria maritima*) et d'une prairie de haut schorre à *Agrostis stolonifera* & *Juncus gerardi*. Le transect N°5 ("Le Mézeray") traverse une prairie faiblement salée bordant le cours estuarien de la Sélune.

Le transect N°6 (schorre de Genêts) contient trois milieux nettement différenciés: une haute-slikke à spartine (*Spartina townsendi*) et salicornes, une partie centrale à puccinellie et obione et un contact terrestre formé d'une roselière à *Phragmites communis* bordée de *Scirpus maritimus*.

Le transect N°7 (schorre du Bec d'Andaine) est une zone d'obione et de fétuque entourée par un système dunaire.

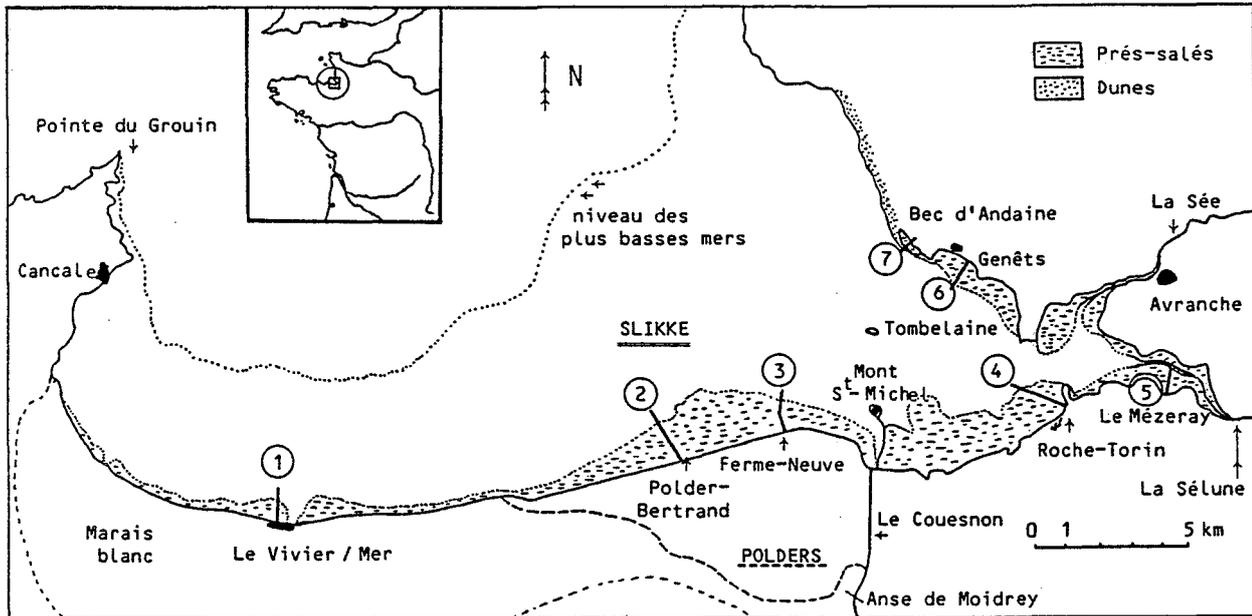


FIGURE 1 : Localisation des zones d'études en baie du Mont Saint-Michel.

Etude mésologique des stations

Sur chacun des secteurs, il a été défini un transect de stations équidistantes, orienté dans le sens du gradient d'influence marine. L'écartement des stations est proportionnel à la longueur des transects (50 m pour un transect de 400 m, 150 m pour 1500). Les stations les plus proches de la mer sont en haute-slikke (transect N°1,2,3,6) ou en très bas schorre. Les stations les plus hautes sont situées sur des zones de contact terrestre (zones atteintes uniquement par les marées de vives-eaux d'équinoxe).

Le tableau N°1 résume les caractéristiques mésologiques et botaniques des stations. Ces données proviennent d'une étude pédologique et floristique simultanée (GUILLON, 1984) dans laquelle ont été analysées diverses variables: texture et structure du substrat, évolution estivale des teneurs en eaux et des salinités des horizons de surface (trois mesures en début mai, juin et août), composition et structures des groupements végétaux.

Les fréquences des submersions marines (nombre de marées recouvrantes sur nombre de marées totales) au niveau de chaque station, ont été déterminées à partir du décompte des inondations des pots-pièges pendant les périodes de non utilisation (marées de vives-eaux).

A fréquences égales l'effet au sol des submersions dépend des capacités de drainage des substrats. Les zones à fétuques ou à obiones parsemées de canaux naturels de drainage sont ressuyées en quelques heures alors que les cuvettes à puccinellies ou agrostis peuvent rester inondées pendant une ou deux semaines. Les niveaux de salinité des horizons de surface sont globalement corrélés avec les gradients d'inondation marine mais au cours de la saison estivale les fourchettes de variation de la salinité superficielle sont importantes et liées aux bilans hydriques des sols, variables avec la pluviosité.

Méthode d'étude des peuplements

Au niveau de chaque station a été placé un piège d'interception au sol,

position du peuplement total, elles permettent cependant de cartographier les étendues de distribution des espèces actives au sol (très majoritaires sur ces prairies). Les variations quantitatives des captures ne peuvent faire l'objet d'interprétation qu'au sein de groupes d'espèces voisines, aux comportements identiques et pour des milieux de mêmes structures (UETZ et UNZICKER, 1976).

La comparaison, pour chaque station, des peuplements capturés les deux années, a été effectuée à partir de coefficients de corrélation de point (présence-absence) et de corrélation de Sperman (corrélation de rangs). Les regroupements des stations en fonction des peuplements capturés les plus similaires ont été obtenus grâce à une classification hiérarchique (critère d'aggrégation: aggrégation par vraisemblance des liens avec réduction globale des similarités; LERMAN, 1981). La confrontation de ces ensembles de stations avec leurs descripteurs mésologiques ou botaniques conduit à analyser leurs homogénéités et donc à évaluer l'importance relative des facteurs du milieu vis à vis des groupements capturés d'Aranéides.

RESULTATS

Caractéristiques générales des peuplements capturés

54 espèces appartenant à dix familles ont été capturées. Les lycosidés dominant sur la majorité des transects (sauf N°2,5,6) en particulier *Pardosa monticola* avec 20 à 60% des captures totales. Le genre *Arctosa* est présent sur la majorité des zones avec une succession de deux espèces: *A.leopardus* et *A.fulvolineata*. Les captures d'espèces des genres *Xerolycosa*, *Pirata*, *Trochosa* et *Alopecosa* restent localisées à des milieux de contacts. Les espèces les plus capturées ensuite ou mêmes dominantes (transects N°2,5,6) sont des Erigonidés: *Erigone longipalpis* (jusqu'à 74% des captures totales) *Oedothorax fuscus* et *O.retusus* (jusqu'à 17% des captures). *Pachygnatha degeeri* (Tétragnathidé) atteint sur le transect N°3 20% des captures totales. Les captures d'immatures correspondent principalement à des Pardoses et des Erigones (au niveau des stations où les adultes sont dominants).

Les Araignées capturées sont caractéristiques des milieux prairiaux, seulement 5 espèces sont particulières aux terrains salés: *Argenna patula* (Dyctinidé), *Arctosa fulvolineata* (Lycosidé), *Silometopus curtus*, *Erigone longipalpis* et *E.arctica* (Erigonidés).

Les nombres d'individus et d'espèces capturés varient entre les stations dans une fourchette de un à dix (de 24 à 256 individus capturés en 1984 pour 2 à 13 espèces par station ; voir la figure 2). Les zones les plus pauvres en espèces et individus capturés correspondent aux hautes-slikkes et aux bas-schorres ainsi qu'au haut schorre maritime pâturé (transect N°2). Les stations les plus riches en espèces correspondent à la prairie des stations R7 à R10 et aux zones de contact (V9 & M7). Les parties centrales et hautes des schorres maritimes aux végétations naturelles donnent des peuplements capturés à la fois riches et diversifiés (stations F2 à F8, V4 à V7).

La variabilité, entre les deux années et pour chaque station, des compositions et des dominances du peuplement capturé, peut être évaluée grâce aux coefficients de corrélation (voir figure 3). Ces calculs montrent que pour les deux tiers des stations les caractéristiques des peuplements capturés changent assez peu (corrélations \geq à 0.600). Les rangs des espèces varient moins que la composition des peuplements (corrélations de point toujours plus faibles). Le doublement du temps de prélèvement en 1984 conduit à une augmentation du nombre d'espèces capturées par station, ce sont celles pré-

Les Aranéides des schorres de la baie du Mont Saint-Michel

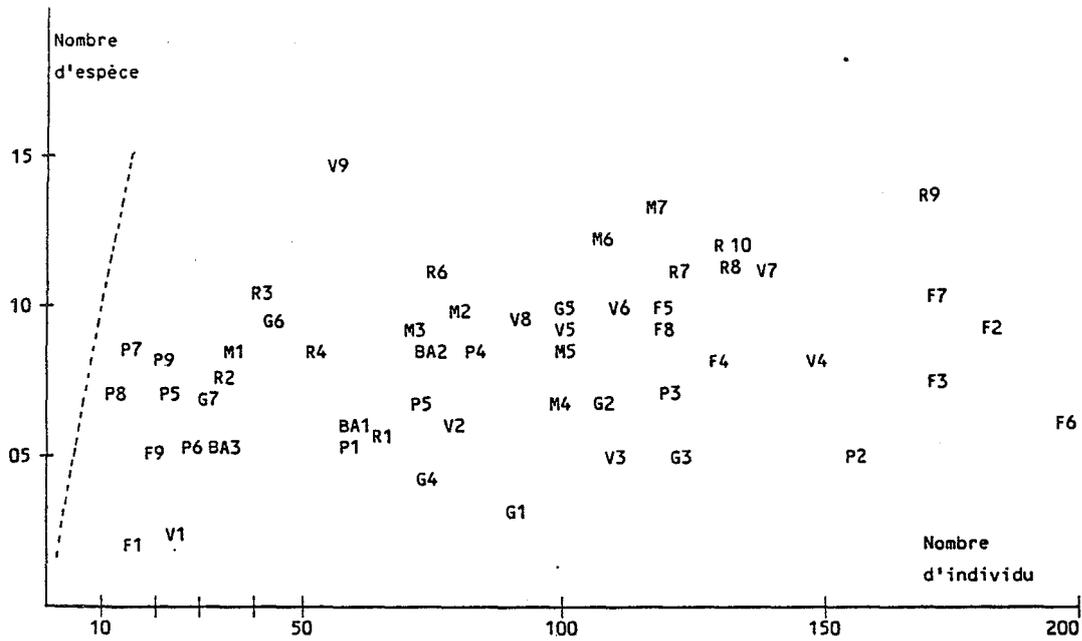


FIGURE 2 : Nombre d'espèces et d'individus capturés en 1984 dans chaque station.

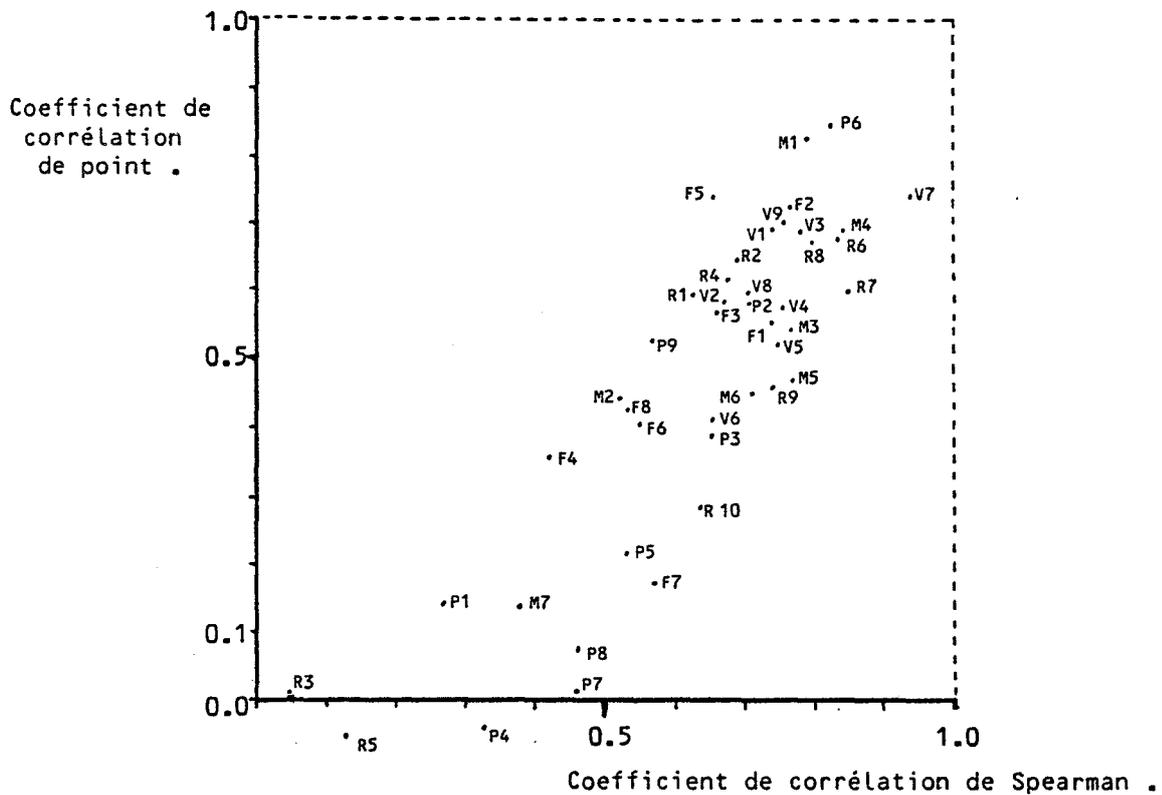


FIGURE 3 : Niveau de corrélation des captures totales de 1983 et de 1984 de chaque station de piégeage.

sentes au niveau des stations voisines pour lesquelles s'agrandissent les aires de présence sur les schorres; par contre les dominances restent inchangées, ce sont les espèces faiblement représentées qui sont capturées dans quelques stations supplémentaires. Les coefficients les plus faibles correspondent à des zones de pelouses rases pâturées où les captures sont peu importantes.

Composition des peuplements capturés en fonction des grands types de phytocoenoses.

Le tableau N°2 récapitule les peuplements qualitatifs observés en fonction des grands types de milieux qu'ils caractérisent et en fonction des familles et des modes de chasses de celles-ci. Les Araignées orbitèles, qui n'ont pas été capturées par piégeage sont intégrées à cette synthèse. Les figures N°4, 5 et 6 permettent une comparaison quantitative des captures des espèces principales le long des transects.

Les captures de Lycosidés permettent de distinguer trois groupes de stations en fonction des espèces présentes:

- zones où *Pardosa monticola* est absente et le peuplement capturé dominé par un Lycosidé d'un autre genre: *Xerolycosa miniata* (stations R3 à R5), et *Pirata piraticus* (stations G6 et G7);

- zones où *Pardosa monticola* est capturée en compagnie d'autres Pardoses: *P. nigriceps* (stations V9 et F9), *P. proxima* & *P. palustris* (stations R6 à R10 et M1 à M7);

- zones où *P. monticola* est la seule Pardose présente (toutes les autres stations).

Le premier cas correspond à des milieux de superficies réduites, situés sur des hauts niveaux, très faiblement influencés par la mer (zones parahalliennes) et caractérisés par des conditions de milieu et des phytocoenoses particulières:

- *Xerolycosa miniata* est localisée aux bourrelets sableux du transect de Roche-Torin (pelouse à *Festuca rubra* & *Limonium*);

- *Pirata piraticus* est liée à la phragmitaie et à la scirpaie du transect de Genêts.

Ces espèces sont capturées en compagnie d'Araignées de même localisées de ces milieux particuliers (voir tableau N°2).

Le deuxième groupe correspond de même à des stations de haut niveau en transition entre schorres et milieux terrestres. La présence de *P. nigriceps* est liée aux formations à *Agropyron pungens* situées au niveau des contacts terrestres (zones atteintes uniquement par les plus grandes marées d'équinoxe. Cette espèce ne colonise pas les formations équivalentes situées sur les schorres mêmes. Il en est de même de toute une série d'espèces compagnes.

La présence de *P. proxima* & *P. palustris* caractérise les schorres estuariens. Le maximum de capture de *P. proxima*, égalant ou surpassant celles de *P. monticola* correspond aux stations du haut schorre du transect N°4 (R7 à R10). On remarque, à ce niveau (figure N°4), une décroissance des captures de *P. monticola* vers les stations les plus terrestres (R9 et R10) où elle est remplacée par *P. proxima*. Les captures de cette espèce dominante correspondent à 60 à 80 individus par station et par an, elles sont accompagnées de celles assez importantes (10-20 ind./st./an) de *Arctosa leopardus*, *Pachygnatha degeeri*, *Oedothorax fuscus* & *O. retusus*, ainsi que de quelques individus de *Pachygnatha clercki*, *Pardosa palustris*, *Arctosa fulvolineata*, *Pirata piraticus* & *P. latitans*. Le peuplement capturé sur cette prairie à Agrostis et Jonc de Gérard, pâturée exclusivement par des bovins (15 pour 50 ha), est donc très diversifié, en particulier en Lycosidés (7 espèces). Parmi les classes de tailles inférieures, les captures des *Oedothorax* sont particulièrement importantes.

Les Aranéides des schorres de la baie du Mont Saint-Michel

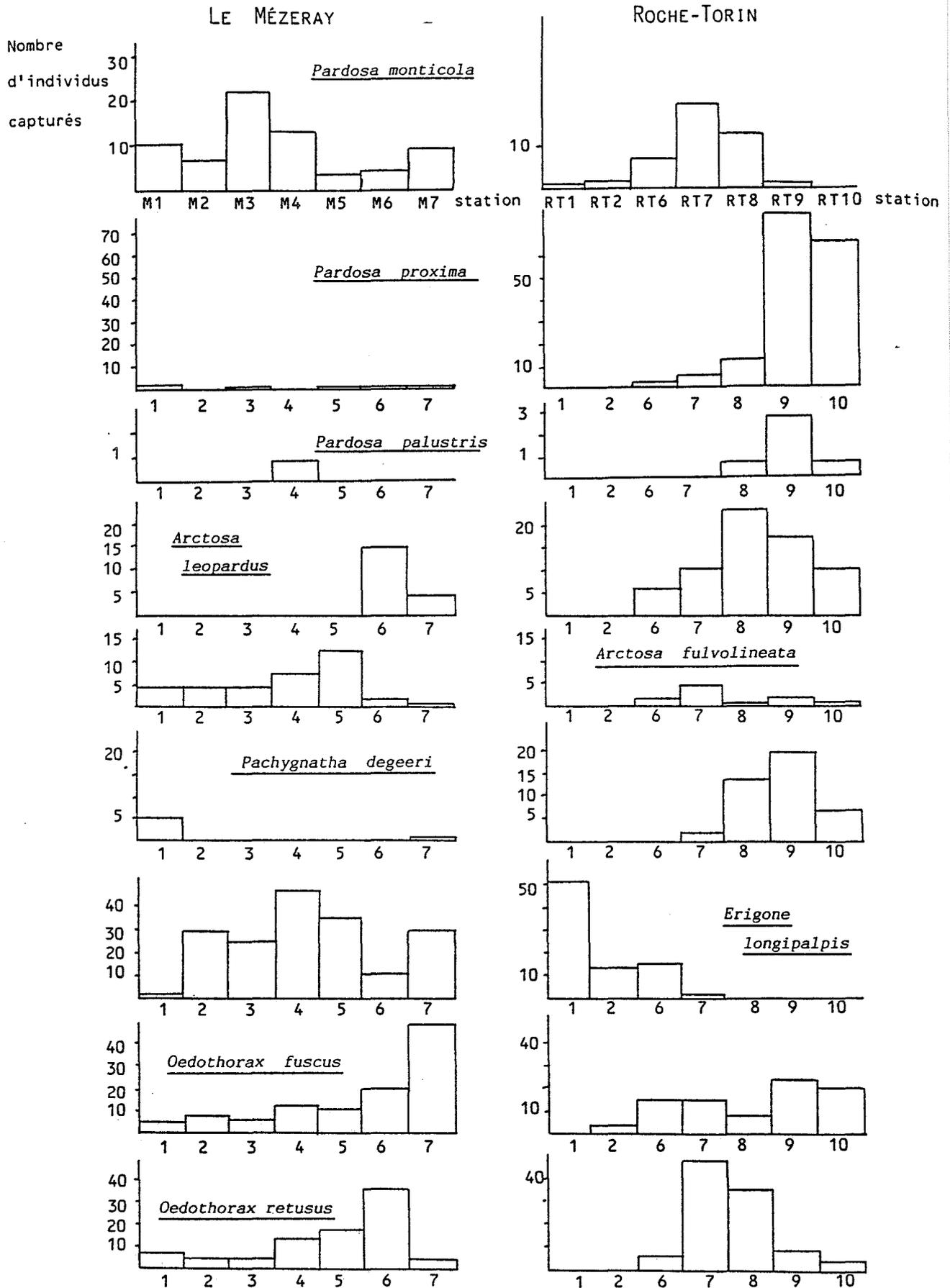


FIGURE 4 : Evolution, le long des transects N°4 et N°5, des captures des principales espèces d'Aranéides (totaux de 1984).

Sur les autres prairies estuariennes à agrostis et puccinellie, pâturées par des ovins et des bovins (transect N°5) ou des ovins seuls (station R6), le même cortège d'espèces se capture (voir figure 4) mais *P. monticola* domine toujours *P. proxima* (dont on n'obtient que quelques individus/st./an). *Arctosa leopardus* reste de même minoritaire par rapport à *A. fulvolineata* et *Pachygnatha degeeri* est absente sauf en M1 où la végétation protégée du pâturage est plus élevée. *Erigone longipalpis* est l'Erigonide la plus capturée (20 à 40 ind./st./an). La station M6 se singularise par la capture de quelques individus de *Erigone arctica* et de *Ostearius melanopygius* ainsi que par un maximum de captures de *A. leopardus*.

Aux niveaux des schorres maritimes recouverts de végétations naturelles non perturbées par le pâturage il ne se capture que deux espèces de Lycosidés *P. monticola* et *A. fulvolineata*. L'évolution qualitative des captures le long du transect N°1 permet de différencier deux zones aux richesses différentes (figure N°5):

- la partie basse (stations V1 à V5) où sont capturées cinq espèces;
- la moitié haute où s'ajoutent aux précédentes cinq autres Araignées.

Les espèces aptes à coloniser le bas-schorre sont liées aux sols salés (*A. fulvolineata*, *E. longipalpis*) ou sans affinités particulières pour ce type de substrat (*P. monticola*, *Erigone atra*, *Oedothorax fuscus*). Si *Erigone longipalpis* n'est pratiquement plus capturé sur les hauts niveaux, les autres espèces présentent leurs maximums de capture en V6 et V7. Sur cette zone *Zelotes lutetianus*, *Oxyptila simplex*, *Pachygnatha degeeri* & *O. retusus* sont capturés en faible nombre (1 à 10 ind./st./an). Ces données permettent de classer les espèces en fonction de leurs aptitudes à coloniser les bas niveaux représentés ici par une prairie à puccinellie, hydromorphe et fréquemment recouverte par la mer. Une comparaison avec les stations G1 à G4 du transect N°6 (figure N°5) montre que les mêmes espèces sont aptes à coloniser une haute-slikke où la végétation est intermittente (stations G1 et G2: recouvrement variant de 20 % à 50 %). Sur les plus bas niveaux (V1, V2, G1, G2) *P. monticola* disparaît progressivement des pièges alors que *E. longipalpis* est la seule espèce à se maintenir (et à se capturer) sur les niveaux les plus bas.

Sur le schorre de Ferme-Neuve (transect N°3) il est possible de distinguer, comme précédemment, deux ensembles d'espèces en fonction des niveaux (voir figure N°6). Les deux tiers inférieurs (*Puccinellietum* primaire et *Halimionetum*) sont caractérisés par la dominance de *P. monticola* accompagnée de *E. longipalpis*, *E. atra*, *A. fulvolineata*, *O. fuscus*, *O. retusus*, *Argenna patula* et *Enoplognatha schaufussi*. C'est donc un peuplement beaucoup plus diversifié que sur le transect N°1 qui colonise ce bas-schorre à obione et puccinellie. Le tiers supérieur correspond à une succession de végétations (F6 et F7: zone d'obiones envahie par la fétuque et le chiendent, F8: prairie haute à fétuque), comme précédemment on y observe le maximum de capture de *P. monticola*, la disparition des Erigonides et la présence de *Pachygnatha degeeri*. De plus, les Clubionidés *Clubiona stagnatilis* et *Agroeca lusatica*, le Thériidiidé *Crustulina sticta* et l'Erigonidé *Silometopus curtus* y sont localisés. Les autres espèces trouvées en bas schorre ainsi que quatre espèces d'Argiopidés (non capturées au piège) sont présentes sur ce haut-schorre. C'est un peuplement très diversifié, à la composition originale, qui caractérise cette prairie à hautes Graminées.

Les stations du transect N°7 correspondent au même milieu et au même spectre de captures (présence de *Silometopus curtus* et de *Agroeca lusatica*).

La comparaison des captures le long des transects N°2 et N°3 (figure N°6) permet d'apprécier, pour deux zones proches subissant le même type d'influence marine, les différences faunistiques liées au passage d'un couvert végétal naturel à une pelouse pâturée très rase. On remarque la faible importance des captures de *P. monticola* (moins de 10 ind./st./an) et à l'opposé

Les Aranéides des schorres de la baie du Mont Saint-Michel

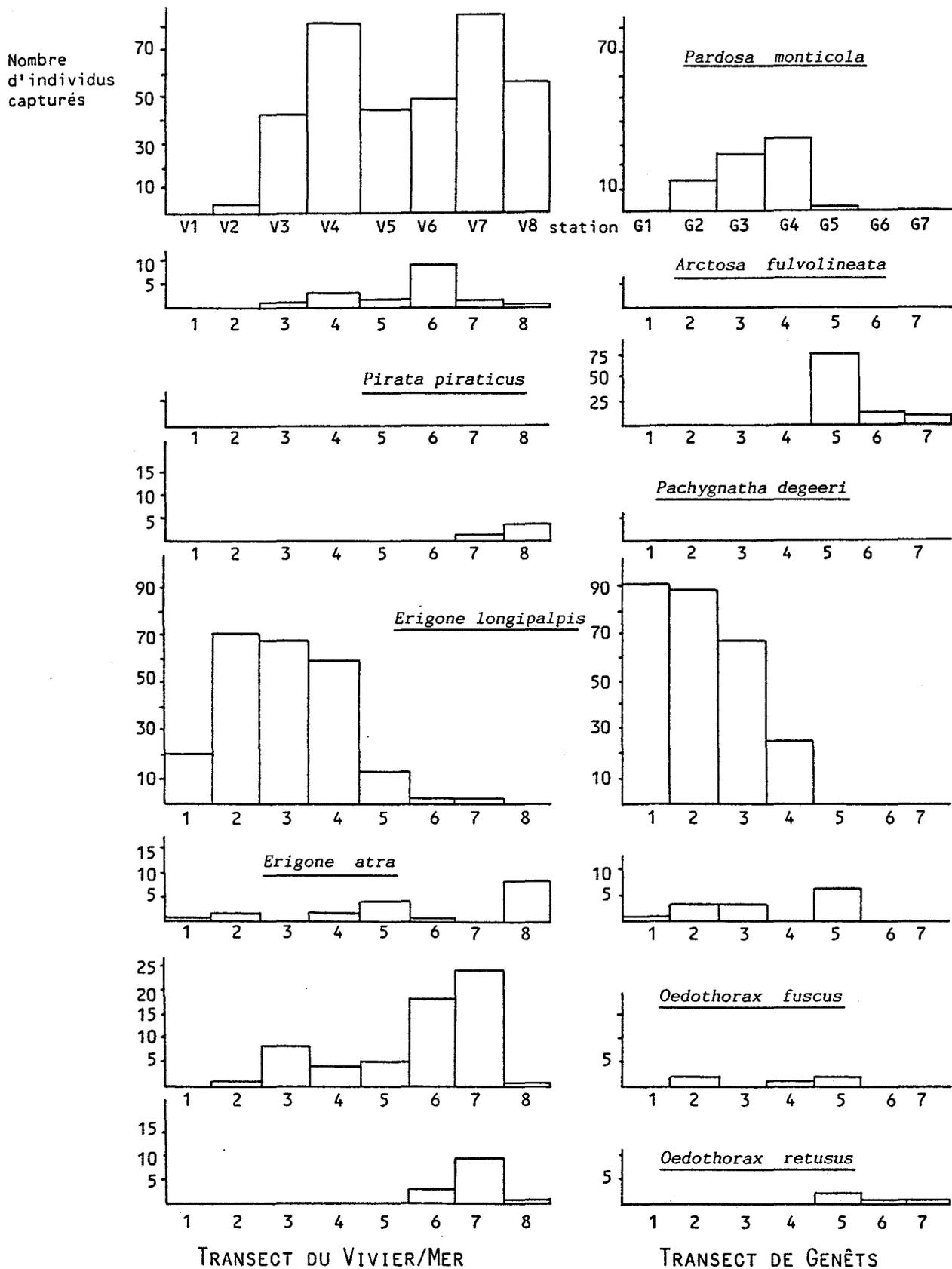
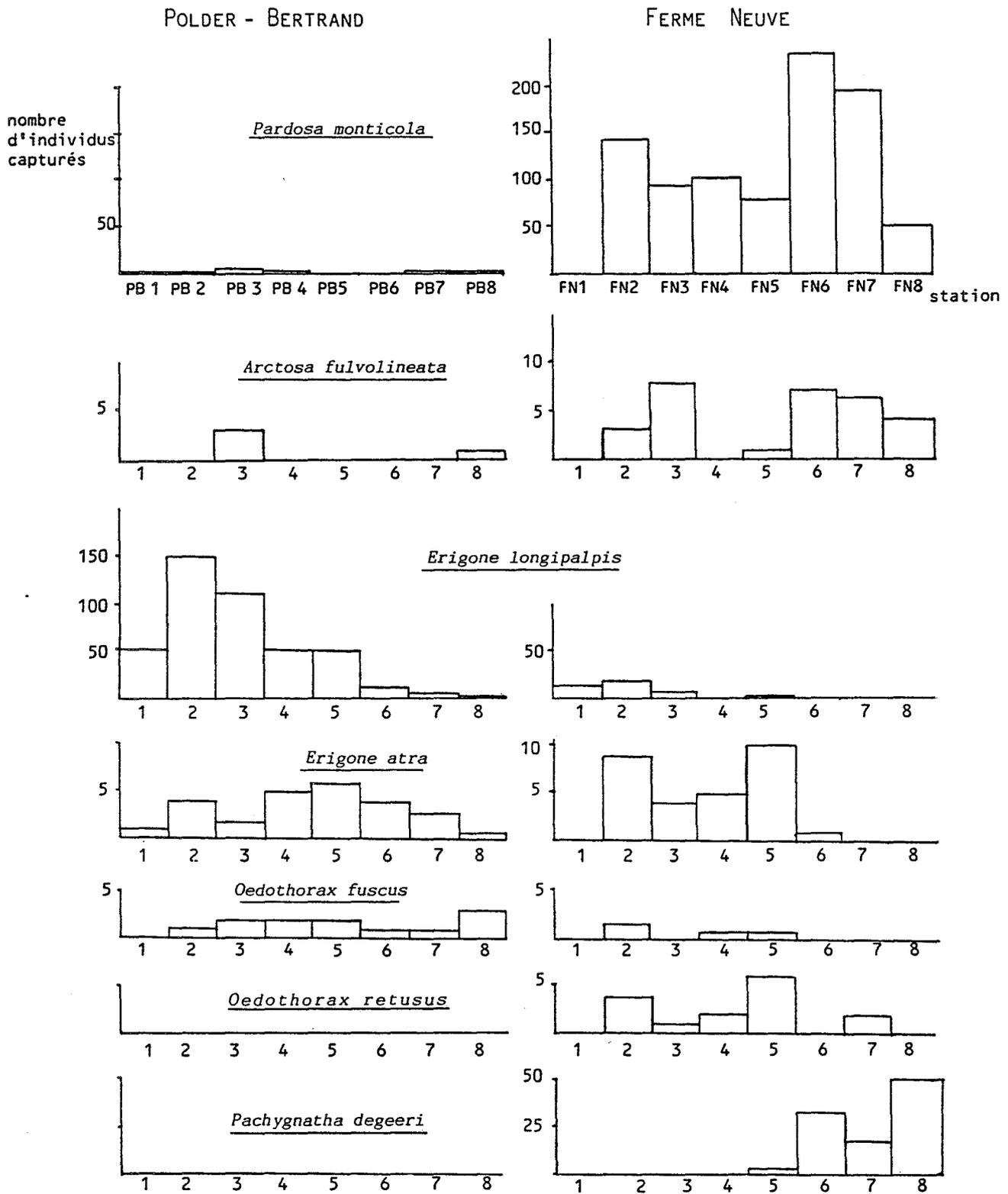


FIGURE 5 : Evolution, le long des transects N°1 et N°6, des captures des principales espèces d'Aranéides (totaux de 1984).



POLDER-BERTRAND : PELOUSE PÂTURÉES FERME NEUVE : PRAIRIES NATURELLES .

FIGURE 6 : Evolution, le long des transects N°2 et N°3, des captures des principales espèces d'Aranéides (totaux de 1984).

TABLEAU 2 : Répartition des Aranéides des schorres en fonction des grands types de milieux, des familles et des modes de chasse des espèces.

TYPE DE MODE DE CHASSE	Phragmitaire de haut-schorre	Schorre sableux à Limonium Lychnidifolium	Contacts halo-nitrophiles à Agropyron pengens	Schorres estuariens pâturés à Agrostis stolonifera, Juncus gerardii & Festuca rubra	Hauts-schorres maritimes à fétuques, obiones et puccinellies	Schorres maritimes moyens et bas : obiones & puccinellies	Hauts-slikkes spartinaies
Errantes nocturnes (Gnaphosidés Clubionidés & Lycosidés)	Clubiona phragmitis	Zelotes electus Haplodrassus dalmat. H. signifer	Zelotes lutetianus Zelotes pedestris Agroeca lusatica Trochosa ruricola	Clubiona stagnatilis	Zelotes lutetianus Agroeca lusatica		
Errantes diurnes (Lycosidés, Zodarionidés , salticidés)	Pirata piraticus	Xerolycosa miniata	Zodariion gallicum Pardosa nigriceps Alopecosa pulverulenta	Pardosa proxima Pardosa palustris Pirata piraticus Pirata latitans Arctosa leopardus	Arctosa fulvilineata Pardosa monticola		
Chasse à l'affût (Thomisidés & Pisauridés)			Myrmecarches formicaria Xysticus cristatus Oxyptila simplex Tibellus maritimus Pisaura mirabilis				
Toiles en réseaux (1) non cribellées Toiles en réseaux cribellées (2)	Theridion instabile Argenna subnigra		Amaurobius erberi		Crustulina stricta Eoploggata schepfussi Argenna patula		
Toiles en nappes (Linyphiidés , Hahnidés , Tétragnathidés)	Antistea elegans Lophomma punctatum Linyphia sp. Tmeticus affinis	Styloctetor romanus Meioneta rurestris Ceratinella brevipies	Bathypantes concolor	Ostearius melanopygius Erigone arctica Meioneta rurestris Scotargus innerans Lophocarenum parallelum Ceratinella brevipies			
	Bathypantes gracilis Lepthyphantes tenuis		Centromerita bicolor Stemonyphantes lineatus		Silometopus curtus Centromerita bicolor Stemonyphantes lineatus Bathypantes gracilis Lepthyphantes tenuis Oedothorax fuscus Oedothorax retusus Erigone atra Erigone vagans & Erigone dentipalpis		
Toiles géométriques (Argiopidés)	Pachygnatha clercki		Hyposinga pygmaea Araneus diadematus Argiope bruennichi Neoscoma adiantum Larinoidea cornutus				

(1) : Theridiidés ; (2) : Dyctinidés & Amaurobiidés.

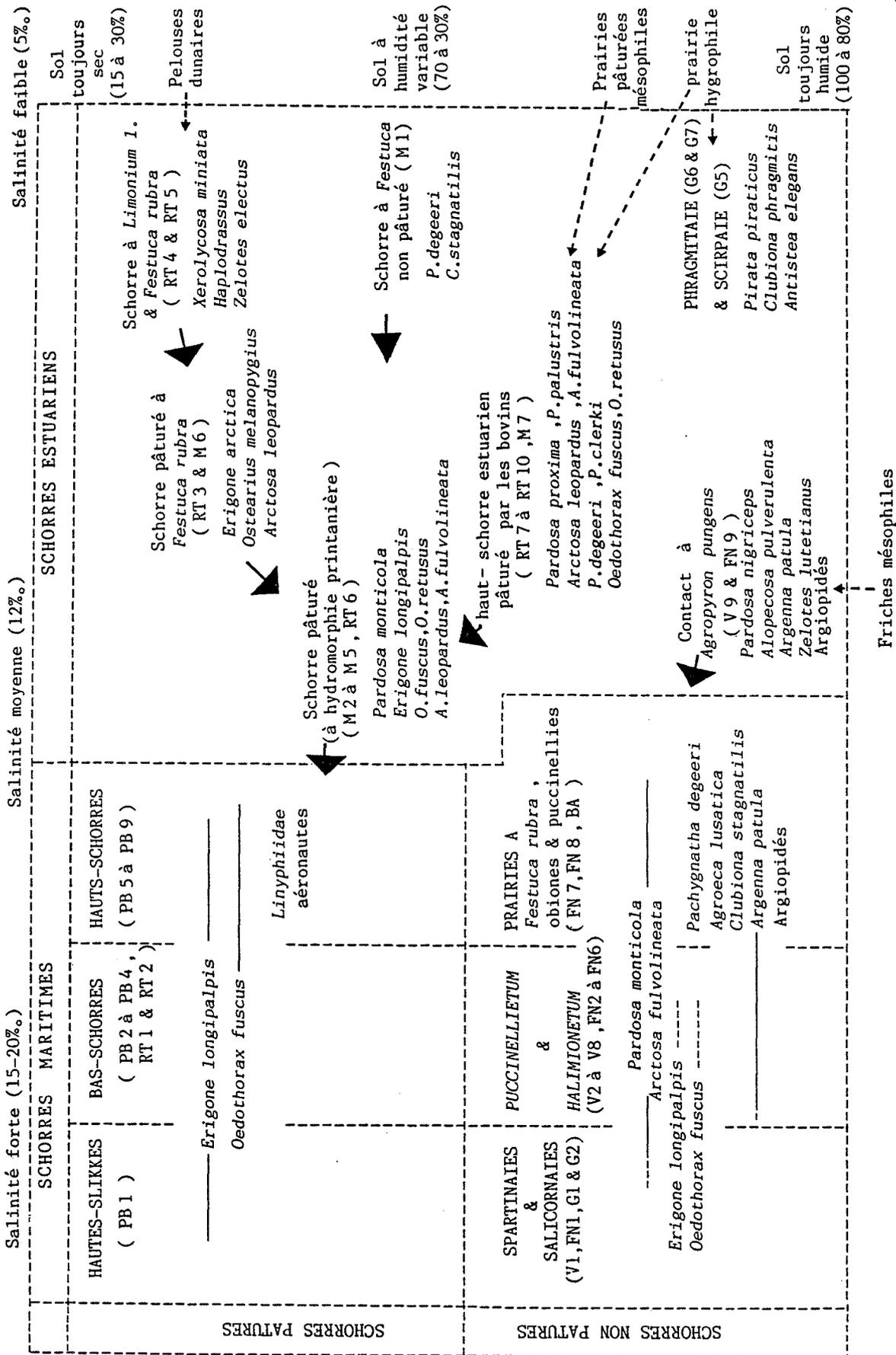


FIGURE 7 : Récapitulation des groupements d'Aranéides capturés au piège d'interception (espèces dominantes ou caractéristiques) en fonction des biocénoses, des stations et des gradients de salinité et d'humidité. Les flèches correspondent aux évolutions le long des transects ou aux équivalences avec des milieux terrestres.

la dominance de *E. longipalpis* (74 % des captures totales et 50 à 150 individus par station et par an). Hormis la présence d'un faible contingent de Pardoses et de *A. fulvolineata* en bas-schorre (P2,P3) ce sont des petites espèces d'Erigonides (*E. atra*, *O. fuscus*) et de Linyphiidés (*Bathyphantes gracilis*, *Lepthyphantes tenuis*) qui caractérisent les captures sur ce transect. Les stations P6 à P9 ne correspondent qu'à de très faibles captures (3 à 4 % par station), *E. longipalpis* bien que dominante sur toutes les stations y est très peu capturée.

Les stations de la base du transect N°4 (R1 et R2) aux mêmes caractéristiques physiologiques (pelouse rase pâturée) déterminent un peuplement capturé de même type que celui du transect N°2 où *E. longipalpis* domine largement (figure 4).

En parallèle au peuplement qualitatif présenté dans le tableau N°2, la figure N° 7 résume l'analyse qualitative et quantitative des peuplements capturés. Les espèces dominantes ou caractéristiques des phytocoénoses ou des biotopes sont placées en fonction des gradients d'influence marine et hydriques. Ceux-ci sont ici pris en compte qualitativement (à l'échelle du paysage), une analyse plus détaillée des relations entre groupements capturés et variables du milieu est développée ci-dessous.

Analyse statistique des groupements capturés

La classification hiérarchique des stations en fonction des caractéristiques des captures totales de 1984 est présentée en figure 8. Les regroupements obtenus sont liés à la dominance d'espèces exclusives (*Xerolycosa*, *Pirata*, *P. nigriceps* ou *P. proxima*) ou aux variations d'abondances des espèces dominantes *P. monticola* et *E. longipalpis*.

Le groupe le plus important et le plus homogène correspond à l'ensemble des stations où *P. monticola* et *E. longipalpis* dominent un peuplement capturé très peu diversifié. Il s'agit d'un ensemble contenant toutes les stations de bas schorres (pâturées ou naturelles) ainsi que celles situées sur les prairies estuariennes pâturées par des ovins (schorre N°5 et stations R1,R2, R6). A ce groupe est rattaché un ensemble hétérogène d'interprétation difficile (P6,M6,G5).

Les stations P7 et P8 du haut schorre maritime pâturé forment avec R3 un ensemble où les facteurs communs semblent être la faible abondance de *P. monticola* et la dominance de *E. longipalpis* sur un peuplement très pauvre.

Les stations où *P. monticola* domine un peuplement diversifié et où *E. longipalpis* est absente ou très peu capturée, forment deux sous-groupes. Le premier rassemble les stations à hautes Graminées y compris M1 seule station estuarienne non pâturée. Le second regroupe les stations à couvert d'obionne au spectre de captures un peu différent.

Ces calculs restent d'une portée limitée dans deux cas :

- individualisation de peuplements déjà qualitativement différenciés et correspondant à des paysages végétaux particuliers;
- formation de groupes, difficilement interprétables, de stations aux captures hétérogènes.

Le regroupement des stations de bas schorres avec celles des pelouses pâturées de schorres estuariens est plus instructif et montre que le lot d'espèces capables de coloniser les zones les plus halophiles est aussi à même de caractériser des conditions de milieux très différentes: prairie faiblement halophile mais fortement pâturée.

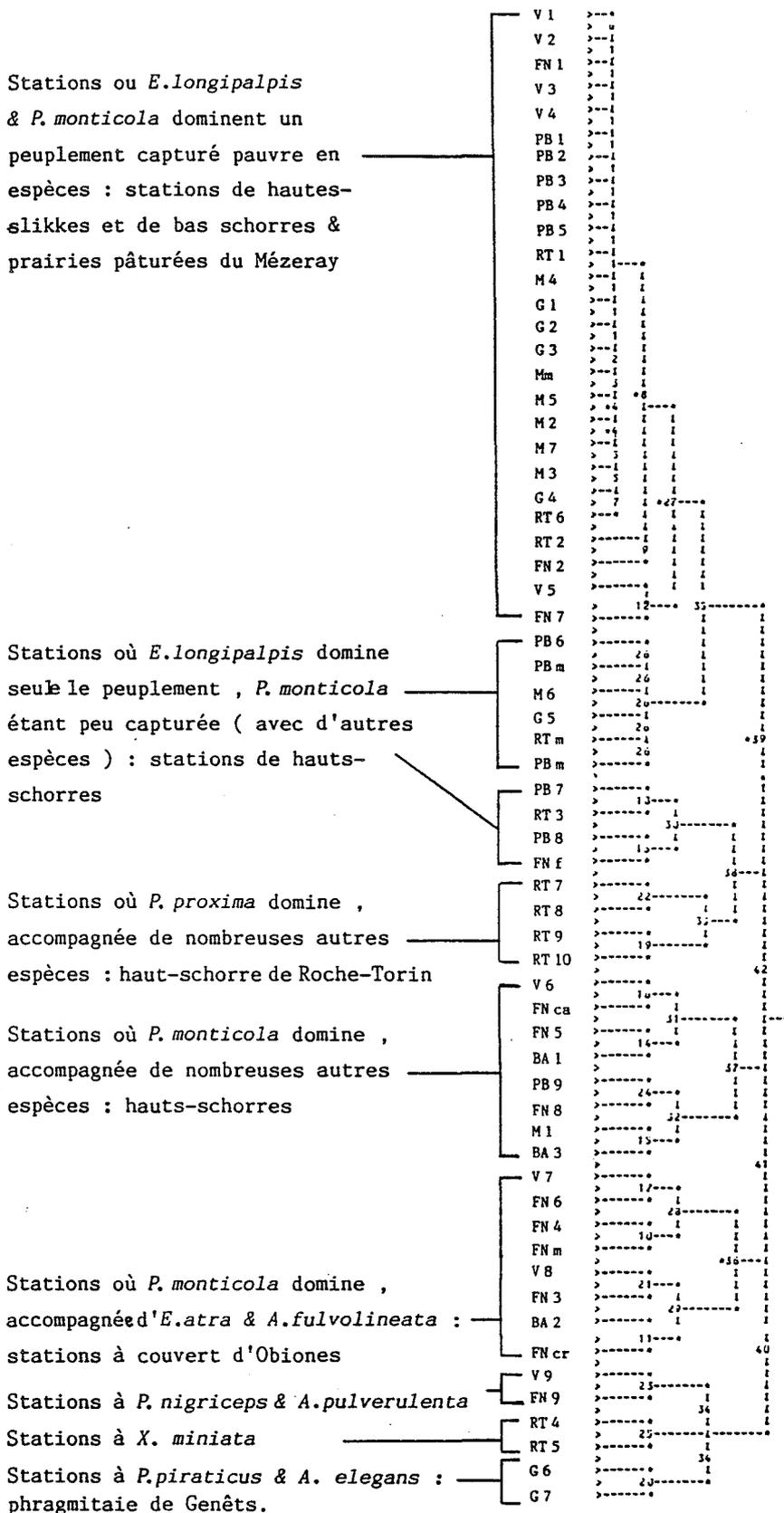
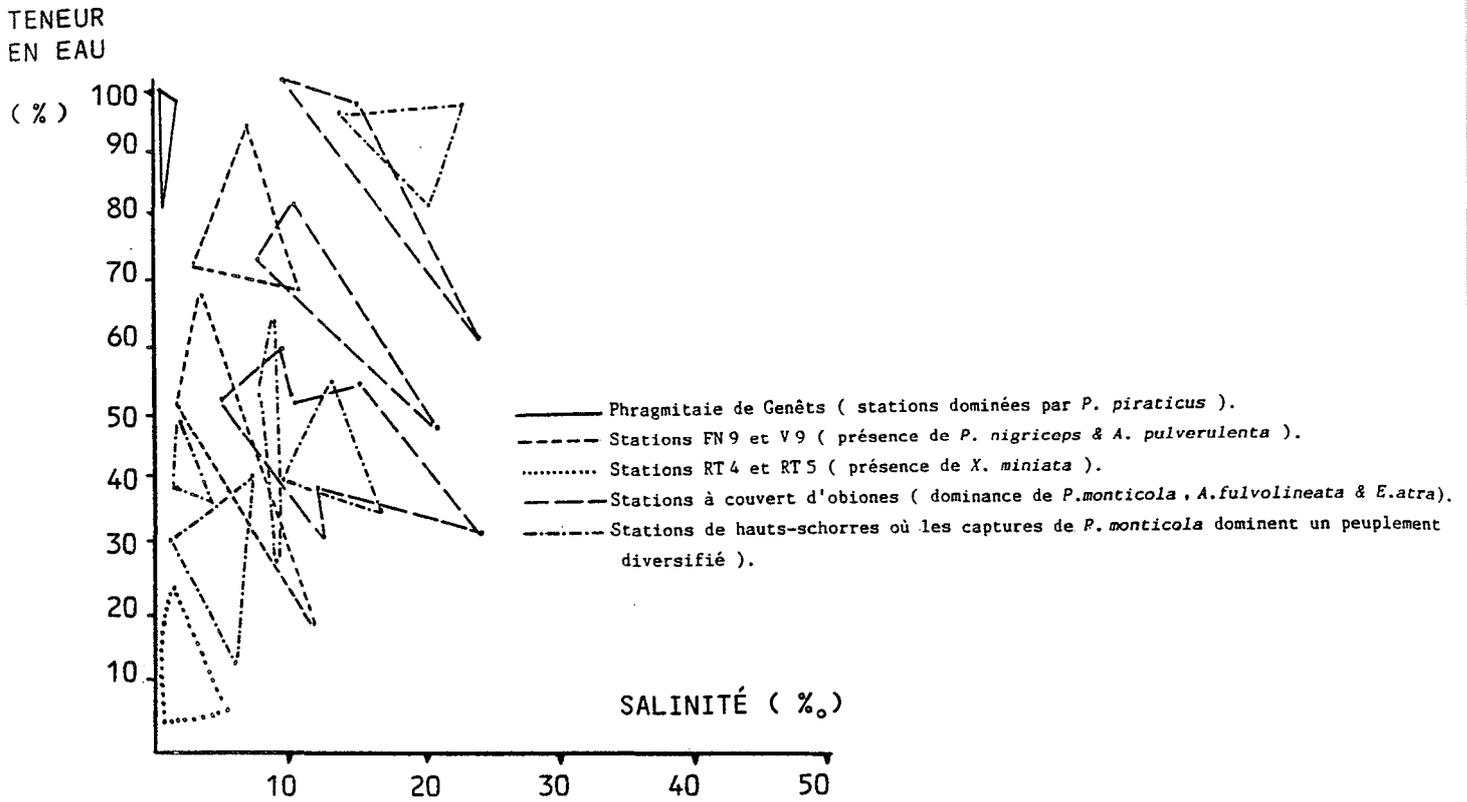


FIGURE 8 : Interprétation de la classification hiérarchique des stations en fonction des captures totales d'Aranéides de 1984. Critère d'agrégation: agrégation par vraisemblance des liens avec réduction globale des similarités et représentation polonaise de l'arbre.

Les Aranéides des schorres de la baie du Mont Saint-Michel



TENEUR EN EAU (%)

- - - Stations du haut-schorre de Roche-Torin (dominance des captures de *P. proxima*).
- Stations pauvres en captures (dominance de *E. longipalpis*).
- Stations aux captures dominées par *E. longipalpis* & *P. monticola* ; bas-schorres et schorres estuariens pâturés .

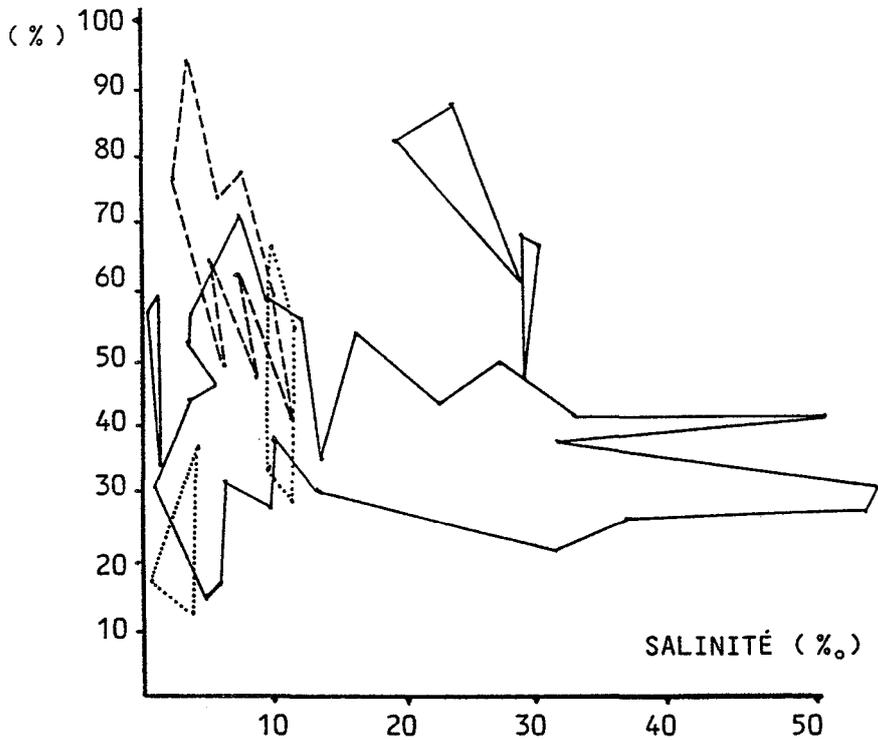


FIGURE 9 : Limites des variations mésologiques estivales des ensembles de stations définis par la classification hiérarchique des captures d'Aranéides.

Caractéristiques mésologiques des groupes de stations définis
par les peuplements capturés

La figure N° 9 permet de visualiser le degré d'homogénéité des conditions édaphiques (salinité et humidité des horizons de surface) des ensembles de stations définis précédemment. Chaque station correspond à trois mesures (trois points correspondant à des relevés de début mai, juin et août) reliées par des traits formant un triangle. Les triangles correspondant aux ensembles de stations définis par la classification hiérarchique sont indiqués avec le même figuré et réunis en un seul polygone lorsqu'ils sont proches ou superposés. Ceci permet d'apprécier les fourchettes de variation des teneurs en eau et en sel au cours de la saison estivale. Les conditions printanières correspondent (dans chaque ensemble) aux salinités faibles et aux humidités les plus élevées et les conditions de milieu d'été aux salinités élevées et aux humidités minimales.

Les groupes définis par la dominance de Lycosidés autres que *P. monticola* se caractérisent de manière évidente par des conditions homogènes et particulières:

- humidité inférieure à 25 % et salinité inférieure à 5 %, pour *Xerolycosa*;
- humidité supérieure à 80 % et salinité très faible pour *Pirata piraticus*;
- humidité estivale supérieure à 50 % et salinité inférieure à 10 %, pour le groupe à *P. proxima* qui correspond de plus aux seules prairies pâturées exclusivement par des bovins et où le couvert végétal est plus hétérogène et élevé (6-10 cm) que sur les zones soumises au pâturage ovin (3-5 cm).

Par contre les stations où se capture *P. nigriceps* présentent des caractéristiques mésologiques et de couvert végétal identiques à celles où *P. monticola* est la seule Pardose (hauts schorres à *Festuca* et *Agropyron*). La position d'écotone des stations où se capture *P. nigriceps* semble seule expliquer la présence temporaire de cette espèce sur le schorre, milieu qu'elle ne peut coloniser même dans les zones à structure végétale a priori favorable (d'après DUFFEY, 1966).

Les stations de hauts schorres, caractérisées par la présence d'un peuplement diversifié (et la dominance de *P. monticola*) correspondent à des évolutions édaphiques très variées: sol très hydromorphe pour le transect N°1 (80 à 60 %) ou plus sec sur le transect N°3 (70 à 30 %) et pour des salinités variables (5 à 20 ‰). Les stations aux couverts d'obiones présentent un éventail de conditions hydriques important pour des salinités plus élevées (10 à 25-30 ‰).

Les deux types de milieux que caractérise le groupe des espèces aptes à coloniser les bas niveaux se différencient nettement:

- bas schorres à salinité élevée (supérieure à 15 ‰), hydromorphie importante (90-70 %) ou variable (60 à 30 %) et couverts végétaux hauts (20-30 cm) ou très bas (2-5 cm);

- schorres estuariens pâturés à couverts très ras (3-6 cm), à salinité faible (toujours inférieure à 10-12 ‰) et humidité présentant de fortes variations (70-60 % à 30-15 %).

Ce groupe d'espèces apparaît apte à coloniser des milieux présentant des fortes contraintes de natures différentes: fortes salinités et submersions marines fréquentes (quelque soit la végétation) ou fortes variations hydriques (hydromorphie printanière et dessiccation estivale) sur des pelouses rases aux salinités faibles.

DISCUSSION

Originalité des groupements observés

Le manque de données faunistiques concernant les schorres du littoral Français de la Manche et de l'Atlantique ou les milieux adjacents (prairies humides, phragmitaies, pelouses sèches péri-dunaires) limite les possibilités d'analyser l'originalité, à l'échelle régionale, des communautés observées. Pour les groupements des hauts niveaux, constitués essentiellement d'espèces provenant de milieux terrestres équivalents, une analyse qualitative, pour chaque biotope, permettrait, dans un premier temps, de définir l'effet sélectif induit par les submersions marines d'équinoxe. L'arachnofaune des près-salés véritables est plus directement comparable avec celle des schorres Anglais ou Hollandais.

La majorité des Araignées non-halophiles colonisant les hauts schorres pâturés sont des espèces communes des prairies pâturées mésophiles ou humides et qui colonisent de même les prairies des hauts schorres des côtes de la Mer du Nord (SCHAEFER, 1982). C'est le cas pour les *Pachygnatha*, les *Oedothorax*, *Arctosa leopardus*, *Pardosa proxima*, *P. palustris* et *Pirata piraticus*; cette dernière espèce colonisant, dans le Nord, de plus grandes portions de schorre qu'en baie du Mont Saint-Michel (d'après les données de SCHAEFER, 1975).

Une comparaison plus locale peut être faite ici avec l'Arachnofaune trouvée au niveau d'une prairie humide non halophile située dans la zone des polders et irrégulièrement inondée par le fleuve Couesnon (lieu noté "Anse de Moidrey" sur la figure 1) (voir tableau N°3 ci-dessous).

TABLEAU 3 : Arachnofaune d'une prairie humide non halophile.

<i>Clubiona stagnatilis</i>	<i>Pardosa amentata</i>	<i>Araneus diadematus</i>
<i>Zelotes lutetianus</i>	<i>Pardosa proxima</i>	<i>Larinoïdes cornutus</i>
<i>Xysticus cristatus</i>	<i>Pisaura mirabilis</i>	<i>Erigone atra</i>
<i>Tibellus maritimus</i>	<i>Theridion bimaculatum</i>	<i>Oedothorax fuscus</i>
<i>Arctosa leopardus</i>	<i>Tetragnatha extensa</i>	<i>Bathyphantes gracilis</i>
<i>Pirata piraticus</i>	<i>Pachygnatha degeeri</i>	
<i>Pardosa pullata</i>	<i>Pachygnatha clercki</i>	

La comparaison avec R6 à R10, F8 et F9 montre que des espèces observées sur les schorres dans trois milieux différents peuvent cohabiter au niveau d'une prairie humide non halophile. Par contre *P. monticola* et *A. fulvilineata* sont spécifiques aux terrains salés. Si la prairie à agrostis est particulièrement favorable aux Lycosidés, la prairie à fétuque contient un peuplement beaucoup plus hétérogène ou cohabitent des espèces halophiles, des espèces de prairies humides, des espèces à répartitions littorales liées aux marais (*Crustulina sticta*; d'après DENIS, 1951) ou aux zones dunaires (*Agroeca lusatica*) ainsi que quatre espèces d'Argiopidés. C'est donc une communauté complexe et très particulière qui caractérise la prairie à hautes Graminées, steppe sur sol salé et stade final de l'atterrissement des schorres maritimes.

Les espèces aptes à coloniser les bas schorres sont peu nombreuses et non spécifiques aux bas niveaux. Si *E. longipalpis* et *A. fulvilineata* sont souvent citées dans ce type de milieux la présence de *P. monticola* est plus inattendue. Elle colonise sur les près-salés des biotopes très différents ce qui implique une certaine indépendance vis à vis de la structure végétale, de la salinité

et de la teneur en eau des sols. Des populations plus ou moins importantes de cette espèce colonisent les prairies graminéennes hautes sur sol sec (fétuque) ou humide (scirpaie), les formations semi-arbustives à obiones, les prairies humides à puccinellies ainsi que les pelouses pâturées. Le spectre d'habitats est beaucoup plus étendu qu'en milieux terrestres. Bien que cette espèce soit souvent notée sur les zones de végétation ouverte du littoral (DUFFEY, 1968; ALMQUIST, 1973), elle est le plus souvent considérée comme xérobionte ou xérophile (TRETZEC, 1952; BRAUN et RABELER, 1969; in CANARD, 1984). Il semble que ces répartitions en milieux terrestres soient la conséquence d'une colonisation de zones ouvertes peu ou pas habitées par les autres Pardoses (VLIJM et KESSLER-GESCHIERE, 1967). La grande adaptabilité de *P. monticola* sur les schorres semble confirmer cette hypothèse; seule Pardose capable de coloniser les terrains salés, elle s'adapte, sans concurrence à des conditions de milieux diverses et très instables (hydromorphie printanière suivie de dessèchement estival).

La présence de *P. monticola* sur d'autres schorres n'est notée par aucun auteur récent; les près-salés Hollandais et Anglais sont colonisés par une espèce voisine, plus nettement confinée aux milieux salés (*P. purbeckensis*) les hauts schorres étant habités par *P. pullata* et *Pirata piraticus* (SUDD; 1972; SCHAEFER, 1975; HEYDEMANN, 1977). Le long du littoral Atlantique, les schorres du bassin d'Arcachon sont habités par *Pardosa amentata* et *P. arenicola* (AMANIEU, 1967). Le manque de données sur des zones intermédiaires ne permet pas de juger actuellement de l'adaptabilité des Pardoses en fonction de la latitude.

Comme pour *P. monticola* la présence de *E. longipalpis* sur les schorres est liée à sa sensibilité à la concurrence des espèces du même genre et à sa capacité à coloniser les terrains salés (BETHGE, 1973). Sa faible taille, son adaptation à la submersion marine et son mode de vie sédentaire lui permettent d'habiter des milieux extrêmes (pelouses rases, fissures des hautes-slikkes).

Les captures les plus importantes correspondent à la pelouse pâturée du bas schorre du transect N°2; des suivis de densité sont ici nécessaire dans différents types de prairies à puccinellies afin de déterminer si ces captures sont liées à des populations plus importantes ou à une activité accrue sous l'influence du dérangement induit par les moutons.

Erigone arctica est l'espèce dominante des schorres à *Agrostis* sur les côtes de la Mer du Nord (WINGERDEN et al., 1982). Les rares individus capturés ici le sont sur des pelouses rases à *Festuca* et *Agrostis*. Des investigations complémentaires sont indispensable afin de caractériser cette population.

Trois espèces de *Oedothorax* ont été capturées sur les schorres, mais *O. apicatus* n'apparaît que sous la forme d'un seul mâle (station V6) alors que plusieurs dizaines de mâles de *O. fuscus* et *O. retusus* ont été capturés sur tous les transects (les femelles n'ont pas été disséquées). Il semble donc que *O. apicatus* ne soit pas une espèce apte à coloniser durablement les zones de schorre prospectées. Ces données contrastent avec les observations de MEIJER (1980) pour qui *O. apicatus* est l'espèce dominante des vasières et où elle présente une importante activité estivale au sol. DENIS (1947) cite les trois espèces au niveau des vases salées à proximité du Mont Saint-Michel.

Sur les transects, les deux espèces présentent des distributions de captures différentes:

- *O. fuscus* colonise la quasi totalité des milieux y compris les pelouses rases et les bas niveaux (pouvoir adaptatif important);
- *O. retusus* présente une répartition limitée aux schorres moyens et hauts (prairies pâturées).

Les Aranéides des schorres de la baie du Mont Saint-Michel

Facteurs mésologiques associés aux groupements d'espèces.

La figure N°10 présente un essai de hiérarchisation de l'influence des facteurs mésologiques et botaniques primordiaux sur les peuplements (tels qu'ils apparaissent au travers du piégeage).

Les espèces aptes à coloniser les plus bas niveaux sont indifférentes aussi bien au taux d'humidité qu'à l'importance du couvert végétal; de plus elles s'adaptent, sur les schorres estuariens, aux zones où les variations hydriques sont les plus importantes (sols saturés en eau en avril puis se desséchant progressivement) et le couvert végétal réduit.

Ceci illustre l'équivalence entre capacité à résister aux fortes salinités (considérée comme une sécheresse physiologique) et aptitude à supporter une dessiccation véritable.

La teneur en eau du sol n'est vraisemblablement pas le meilleur descripteur de l'influence du facteur hydrique, l'évaluation de la variabilité ou de la stabilité du microclimat au sol permettrait d'intégrer les potentialités hydriques des substrats et les effets tampons dus à l'importance du couvert végétal. Sur les hauts schorres, un gradient de milieux à aridité estivale décroissante peut être mis en parallèle avec les capacités des espèces:

- les pelouses les plus rases (1-2 cm) constituent des zones où ne se capturent que les Erigonides et des aéronautes (recolonisation par des espèces à fort pouvoir de dispersion ne pouvant peut-être pas s'y maintenir);
- les zones pâturées par des ovins et des bovins (3-6 cm) retiennent des espèces de milieux ouverts, adaptées à des variations hydriques importantes;
- au niveau des prairies à fétuque, l'effet de la sécheresse du sol est modéré (pour les espèces vivant à la base de la végétation) par un couvert dense;
- sur les prairies à agrostis, l'humidité du sol permet le maintien d'espèces hygrophiles dans un couvert bas.

Ces observations sont surtout à prendre en compte pour les espèces vivant au niveau du sol, les Araignées liées dans leur mode de vie à la structure des strates herbacées déterminent des phénomènes de choix de milieux plus complexes.

L'effet physique des submersions marines (sur les individus et les populations) reste à préciser dans les comparaisons des zones ouvertes ou fermées (en particulier pour les populations de *Pardoses* peut-être sensibles à ce facteur).

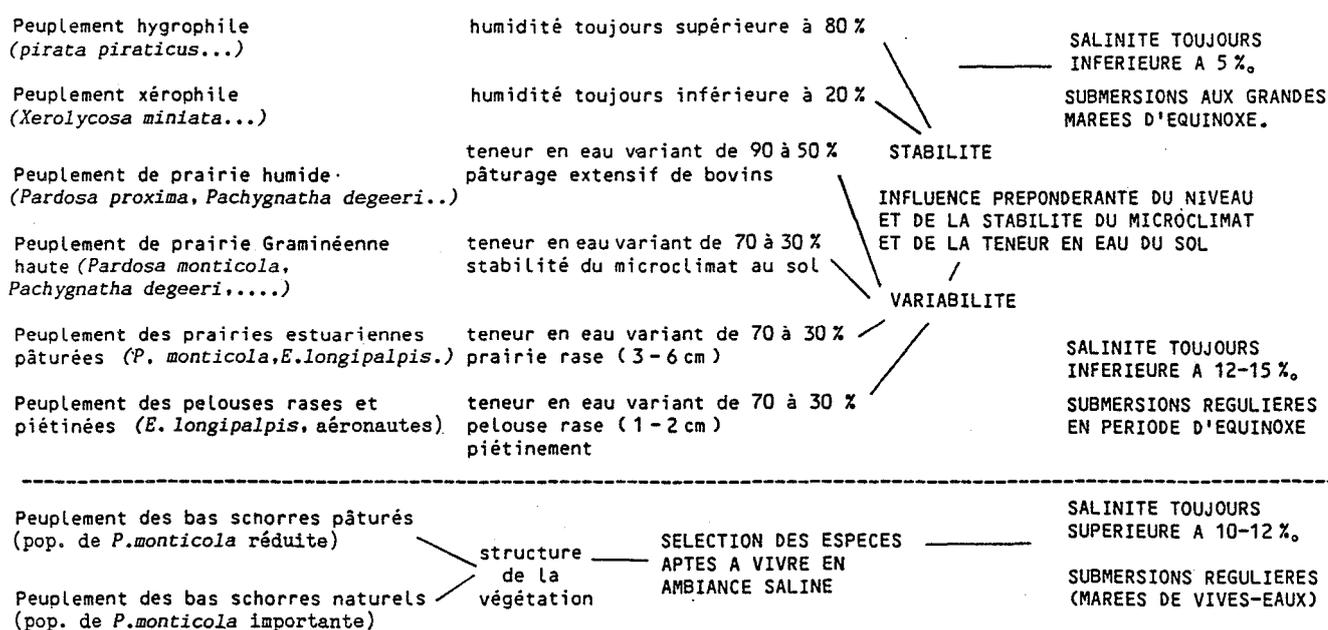


FIGURE 10 : Essai de classement des facteurs influençant les Araignées sur les schorres.

CONCLUSION

L'analyse des répartitions et des dominances des espèces actives au sol est une première étape dans l'étude des peuplements (jusqu'alors méconnus) d'Aranéides des prés-salés. Sur le plan qualitatif, des études faunistiques sont indispensables afin de combler le manque de données concernant les peuplements des biocénoses littorales et en particulier au niveau des grands systèmes de schorres bordant les baies et estuaires des côtes de la Manche et de l'Atlantique. Cette approche biogéographique présente des implications écologiques en permettant d'analyser en fonction de la latitude l'éventail des espèces aptes à coloniser une phytocoenose donnée ou bien le spectre d'habitats utilisables pour chaque espèce.

La caractérisation fine des groupements d'Aranéides, en baie du Mont Saint-Michel, implique l'étude du peuplement densitaire et de ses fluctuations au cours du cycle annuel. Ces données permettront d'analyser en détail les abondances véritables des espèces dominantes (Erigonidés et Lycosidés) et donc d'explicitier les caractéristiques des peuplements actifs.

L'analyse de l'adaptabilité des espèces aux contraintes du milieu, vue sous l'aspect écologique, implique l'étude des microrépartitions en fonction des stades et de leurs relations avec les gradients microclimatiques ainsi que l'évaluation des influences du passage du flot salé sur les évolutions numériques des populations. Les domaines expérimentaux constitués par l'existence de pelouses pâturées ou naturelles, soumises à des conditions comparables, est favorable à ce type d'approche.

BIBLIOGRAPHIE

- ALMQUIST, S. - 1973 - Spider association in coastal sand dune. *Oikos*, 24 : 444-457.
- AMANIEU, M. - 1967 - *Recherches écologiques sur les faunes des plages abritées et des étangs saumâtres de la région d'Arcachon*. Thèse Doctorat, Faculté des Sciences de Bordeaux.
- BETHGE, W. - 1973 - Okologish-physiologische Untersuchungen uber die Bindung Von *Erigone longipalpis* (Aranea, Micryphantidae) an das litoral. *Faun. Okol. Mitt.* 4 : 223-240.
- CANARD, A. - 1984 - *Contribution à la connaissance du développement, de l'écologie et de l'écophysologie des Aranéides des landes Armoricaines*. Thèse Doctorat d'Etat, Univ. Rennes.
- DENIS, J. - 1947 - Notes sur les Erigonides. XI - Les espèces Françaises du genre *Oedothorax* Bertrau. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse.* 82 : 131-158.
- DENIS, J. - 1951 - Captures d'Araignées halophiles et hygrophiles. *Bull. Soc. Entomologique de France.* 46 : 147-152.
- DUFFEY, E. - 1966 - Spider ecology and habitat structure. *Senck. Biol.* 47 : 45-49.
- DUFFEY, E. - 1972 - An ecological analysis of the Spider fauna of sand dune. *J. Anim. Ecol.* 37 : 641-674.
- FOUILLET, P. - 1986 - *Evolution des peuplements d'Arthropodes des schorres de la baie du Mont Saint-Michel: influence du pâturage ovin et conséquences de son abandon*. Thèse 3è cycle, Univ. Rennes.
- GEHU, J.M. GEHU-FRANCK, J. - 1982 - Etude phytocoenotique analytique et globale de l'ensemble des vases et prés salés et saumâtres de la façade

Les Aranéides des schorres de la baie du Mont Saint-Michel

- Atlantique Française. *Bulletin d'Ecologie*. 13 : 357-386.
- GUILLON, L.M. - 1984 - *Les schorres de la baie du Mont Saint-Michel: unités de végétation et facteurs du milieu*. Rapport C.C.E., Ministère de l'Environnement, Lab. d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, M.N.H.N., Rennes.
- HEEDT, P.F. et BONGERS, W. - 1967 - A biocenological investigation of salt marshes on the south coast of the isle of Terschelling. *Tijdschelling voor Entomologie*. 110 : 107-131.
- HEYDEMANN, B. - 1977 - Response to animals to spatial and temporal environmental heterogeneity within salt marshes.- *Ecological processes in coastal environments* (Ed. by R.L. JEFFERIES and A.J. DAVY). pp. 145-163. Blackwell scientifics Publications. Amsterdam.
- HEYDEMANN, B. - 1982 - Ecology of the Arthropods of the lower salt marsh. - *Wadden sea working group reports N°10. Terrestrial and freshwater fauna of the Wadden sea area.* (Ed. by SMIT and Al.). pp. 35-57. BALKEMA. Rotterdam.
- HUBLE, J. et MAELFAIT, J.P. - 1982 - Analysis of the Spider fauna from a North and a South facing slope of a coastal dune (Belgium). *Faun. Okol. Mitt.* 5 : 175-189.
- LERMAN, L. - 1981 - *Programme de classification hiérarchique. I) Méthode de la vraisemblance des liens. II) Méthode de la variance expliquée.* I.R.I.S.A. Pub. Int. N° 148, Rennes.
- LOCKET, G.H. et MILLIDGE, A.F. - 1951 - *British Spiders. Vol. I & II.* Ray Society, London.
- LOCKET, G.H., MILLIDGE, A.F. et MERRETT, P. - 1974 - *British Spiders. Vol. III.* Ray Society, London.
- MEIJER, J. - 1977 - The immigration of Spiders (*Araneida*) into a new polder. *Ecol. Ent.* 2 : 81-90.
- MEIJER, J. - 1980 - The development of some elements of the Arthropod fauna of a new polder. *Oecologia*. 45 : 220-235.
- SCHAEFER, M. - 1975 - Experimental studies on the importance of interspecies competition for Lycosid Spiders in a salt marsh. *Proc. 6th. Int. Arachnol. Congr.* Amsterdam. pp. 86-90.
- SCHAEFER, M. - 1982 - The Arthropod fauna of hight salt marshes. *Wadden sea working group report N°10. Terrestrial and freshwater fauna of the Wadden sea area.* (Ed. by SMIT and al.). pp. 57-67. BALKEMA. Rotterdam.
- SUDD, J.H. - 1972 - The distribution of Spiders at Spurn Head (E.Yorkshire) in relation to flooding. *J. Anim. Ecol.* 41 : 63-70.
- UETZ, G.W. et UNZICKER, J.D. - 1976 - Pitfall trapping in ecological studies of wandering spiders. *J. Arachnol.* 3 : 101-111.
- VLIJM, L. et KESSLER-GESCHIERE, A.M. - 1967 - The phenology and habitat of *Pardosa monticola*, *P. nigriceps* and *P. pullata* (*Araneae, Lycosidae*). *J. Ani. Ecol.* 36 : 31-56.
- WINGERDEN, W.K.R.E., LITTEL, A. et BOOMSMA, J.J. - 1982 - Strategies and population dynamics of Arthropods species from coastal plains and green beaches. *Wadden sea working group report N°10. Terrestrial and freshwater fauna of the Wadden sea area.* (Ed. by SMIT and al.). pp. 101-125. BALKEMA. Rotterdam.