

La compétition interspécifique a-t-elle joué un rôle dans l'évolution de la phénologie du cycle vital et du choix de l'habitat chez les araignées

J. P. MAELFAIT¹ — T. VANBIERVLIET¹ — J. HUBLÉ¹
P. DE WINNE²

INTRODUCTION

Résumé

A l'aide de pièges de Barber des araignées ont été échantillonnées dans 5 stations de la réserve naturelle le «Westhoek» (2 dunes, 3 combes).

Entre les membres de chaque couple d'espèces possible la similarité dans la phénologie et la similarité dans la préférence de l'habitat ont été calculées.

Les espèces écologiquement plus voisines (même famille, même genre, même taille) ne sont pas plus différentes dans l'emploi de ces deux dimensions de la niche que les espèces écologiquement moins voisines.

Ces résultats suggèrent que la phénologie du cycle vital et la préférence de l'habitat ne sont pas modélées par la compétition interspécifique.

Resumen

Mediante trampas de Barber se han recolectado muestras de arañas en cinco estaciones de la reserva natural de «Westhoek» (dos dunas y tres vallejitos).

Se ha calculado el parecido fenológico y el parecido en la preferencia de hábitat, entre los miembros de cada posible pareja de especies.

Las especies ecológicamente más próximas (misma familia, mismo género e igual talla) no presentan más diferencias, en el empleo de estas dos dimensiones de su nicho, que las especies ecológicamente más alejadas.

Estos resultados sugieren que la fenología y la preferencia del hábitat no son modificados por la competición interespecífica.

Summary

By means of Barber traps, several spiders have been collected in five stations of the natural reserve of «Westhoek» (2 dunes and 3 little vales).

Between the possible couples of each species, the phenological similarity and the similarity of the habitat's preference, have been calculated.

The species which are more related ecologically speaking (same family, same genus and same size), don't show more differences in the use of these two dimensions of their ecological niche, that the species which are less related in the ecological sense.

The results suggest that, the phenology and the preference for the habitat, are not modified by the interspecific competition.

Le principe de GAUSE ou le principe d'exclusion compétitive dit que deux espèces qui utilisent une même ressource du milieu, limitante pour les deux espèces, ne peuvent cohabiter.

1 Laboratorium voor Oecologie des Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud Ruksuniversiteit. Ledeganckstraat 35, B-9000 - Gent. Belgique.

2 Seminaire voor Hogere Meetkunde, Krijgslaan 271, B-9000 - Gent. Belgique.

La validité de ce principe a été démontrée mathématiquement par LOTKA (1925) et VOLTERRA (1926); GAUSE (1934) et PARK (1962) l'ont fait au laboratoire et CONNELL (1961) l'a prouvé expérimentalement dans la nature.

Le principe implique que pour que deux espèces puissent cohabiter elles doivent posséder certaines différences écologiques.

Dans cet esprit de nombreux chercheurs se sont efforcés de trouver des mécanismes d'isolation, grâce auxquels des espèces écologiquement voisines peuvent coexister sans entrer en compétition (cfr. SCHÖNER, 1974).

Les particularités morphologiques, écologiques et éthologiques divergentes, qu'on peut constater, sont alors interprétées comme des adaptations évolutives qui permettent aux espèces voisines d'exploiter le milieu de manière différente, qui évitent donc que ces espèces entrent en compétition.

Pourtant il arrive que deux ou plusieurs espèces, employant les mêmes ressources du milieu, cohabitent (CONNELL, 1961; HUTCHINSON, 1961).

Ce ne sont pas des exceptions sur le principe de GAUSE, étant donné que la ressource commune ne devient jamais limitante, car les espèces n'atteignent pas une grande densité.

Il y a eu quelques publications arachnologiques où est abordée la compétition interspécifique comme: ENDERS (1975, 1976); TURNER & POLIS (1979) et UETZ (1977). Dans ces études on constate des différences dans la phénologie et le choix de l'habitat chez les araignées qui sont très voisines taxonomiquement ou qui ont beaucoup d'espèces de proies en commun ou qui ont à peu près la même taille ou qui ont un cumul de ces affinités.

Ces différences en phénologie et ces différences dans la préférence de l'habitat sont interprétées comme des adaptations évolutives pour éviter la compétition interspécifique.

Plusieurs auteurs (SCHÖNER, 1974; PETERS, 1976; PIANKA, 1978) ont remarqué que les seules constatations des différences entre des espèces voisines cohabitantes ne suffisent pas à prouver que ces différences soient les résultats d'une adaptation évolutive pour éviter la compétition interspécifique.

Pour contrôler si la compétition interspécifique a provoqué des glissements phénologiques ou des glissements dans le choix de l'habitat, nous avons formulé l'hypothèse de travail suivante:

Si la compétition interspécifique est à la base des différences phénologiques et des différences dans le choix de l'habitat, il faudrait s'attendre à trouver un pourcentage beaucoup plus petit d'espèces qui sont très comparables quant au choix de l'habitat et à la phénologie pour les espèces taxonomiquement et écologiquement très voisines, que le pourcentage auquel on s'attendrait pour les espèces écologiquement moins voisines.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

À l'aide de pièges de BARBER, des araignées ont été échantillonnées dans 5 stations (6 pièges par station) de la réserve naturelle le «Westhoek», située

TABLE I

	STATION A (dune interne)	STATION B (combe)	STATION C (combe)	STATION D (combe)	STATION E (dune côtière)
Recouvrement du substrat par végétation tot.	70 %	100 %	90 %	100 %	35 %
Strate arbustive	—	—	60 % Hippophae rhamnoides	30 % Hippophae rhamnoides (5-25 %)	—
				Ligustrum: vulgare (5-25 %)	
Strate herbacée	65 %	100 %	60 %	90 %	35 %
	Ammophila arenaria (25-50 %)	Carex riparia (50-75 %)	Senecio jacobaea (5-25 %)	Calamagrostis epigeios (50-75 %)	Ammophila arenaria (5-25 %)
	Senecio jacobaea (5-25 %)	Calamagrostis epigeios (25-50 %)	Carex arenaria (5-25 %)	Rubus spec. (5-25 %)	Cirsium arvense (5-25 %)
			Geranium molle (5-25 %)	Holcus lanatus (5-25 %)	Sedum acre (5-25 %)
		Lysimachia vulgaris (5-25 %)	Erodium glutiniosum (5-25 %)	Galium aparine (5-25 %)	
				Ranunculus repens (5-25 %)	
				Poa pratensis (5-25 %)	
Humidité	Sèche	Très humide	Assez sèche	Assez humide	Sèche

TABLE 2. *Captures*

<i>Gnaphosidae</i>	♂ ♂	♀ ♀
<i>Drassodes cupreus</i>	152	52
<i>Haplodrassus dalmatensis</i>	82	21
<i>Zelotes electus</i>	126	89
<i>Zelotes serotinus</i>	51	13
<i>Clubionidae</i>		
<i>Agroeca cuprea</i>	295	278
<i>Agroeca lusatica</i>	23	46
<i>Agroeca proxima</i>	664	192
<i>Clubiona compta</i>	29	9
<i>Clubiona lutescens</i>	27	17
<i>Clubiona reclusa</i>	16	4
<i>Clubiona subtilis</i>	28	26
<i>Lycosidae</i>		
<i>Alopecosa accentuata</i>	39	22
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	144	43
<i>Pardosa amentata</i>	16	9
<i>Pardosa nigriceps</i>	1316	751
<i>Pardosa pullata</i>	166	53
<i>Pirata latitans</i>	875	602
<i>Pirata piraticus</i>	16	11
<i>Trochosa terricola</i>	570	101
<i>Erigoninae</i>		
<i>Baryphyma pratensis</i>	16	40
<i>Ceratinella brevipes</i>	33	32
<i>Ceratinella brevis</i>	307	90
<i>Dicymbium nigrum</i>	80	35
<i>Erigone atra</i>	50	5
<i>Erigone dentipalpis</i>	34	3
<i>Gnathonarium dentatum</i>	109	139
<i>Gonatium rubens</i>	63	69
<i>Gongylidiellum vivum</i>	240	28
<i>Maso sundevalli</i>	679	68
<i>Metopobactrus prominulus</i>	27	8
<i>Pelecopsis mediocris</i>	52	56
<i>Pocadicnemis pumila</i>	1103	697
<i>Tapinocyba praecox</i>	603	42
<i>Troxochrus scabriculus</i>	100	50
<i>Walckenaera antica</i>	35	12
<i>Walckenaera melanocephala</i>	161	80

Walckenaera monoceros	88	31
Walckenaera nudipalpis	40	7
Walckenaera unicornis	180	41

Linyphiinae

Agyneta conigera	330	14
Bathyphantes gracilis	413	95
Bathyphantes parvulus	958	446
Centromerita concinna	589	214
Centromerus expertus	49	20
Centromerus sylvaticus	884	257
Kaestneria pullata	20	24
Lepthyphantes ericaeus	109	29
Lepthyphantes pallidus	63	32
Lepthyphantes tenuis	312	186
Linyphia clathrata	36	30
Meioneta saxatilis	24	8
Stemonyphantes lineatus	106	82
Tapinopa longidens	25	6

(Nomenclature: Locket, Millidge, Merrett, 1974.)

TABLE 3

Linyphiidae	Plus Voisines	Moins Voisines
P(+) H(+)	20 %	20 %
P(+) H(-)	15 %	13 %
P(-) H(-)	36 %	35 %
P(-) H(+)	29 %	32 %

TABLE 4. *Araignees errantes*

Divisions		Nombre de Couples	Nombre de Couples		% P(+) H(+)
			P(+)	H(+)	
1) Même famille	Qui	55	13		24 %
	Non	116	22		19 %
2) Même famille + même taille	Qui	20	5		25 %
	Non	151	30		20 %
3) Même genre	Qui	15	4		27 %
	Non	156	31		20 %
4) Même genre + même taille	Qui	6	2		33 %
	Non	165	33		20 %

à l'extrémité ouest du littoral belge, au contact de la frontière franco-belge (340 hectares). Pour une description des stations voyez table 1.

Pendant deux années les pièges ont été vidés tous les quinze jours. Toutes les araignées ont été déterminées, sexées et comptées par période de capture et par station. Nous n'avons utilisé que les données d'une année (3-IV-73 - 2-V-74).

Seules, les espèces abondantes des Linyphiidae (Erigoninae et Linyphiinae), Clubionidae, Gnaphosidae et Lycosidae ont été considérées (voir Table 2).

Respectivement pour les Linyphiidae et les Araignées errantes nous avons calculé l'index de similarité de PIANKA (1974) entre les membres de chaque couple d'espèces possible.

1.°) pour la distribution des captures des mâles par quinzaine ce qui nous donne une mesure variant entre 0 et 1 pour la similarité dans la phénologie entre les membres des couples (cfr. MAELFAIT & BAERT, 1975)

2.°) pour la distribution des captures par station; ceci nous donne une mesure pour la similarité de la préférence de l'habitat (cfr. MAELFAIT & BAERT, 1975).

En considérant les valeurs de similarité obtenues nous pouvons classer chaque couple dans une des catégories suivantes:

1.°) P(+), H(+): la valeur de sa similarité phénologique est plus grande que la moyenne des valeurs de cette mesure obtenues pour toute les couples possibles; c'est aussi le cas pour sa similarité dans le choix de l'habitat.

2.°) P(+), H(—).

3.°) P(—), H(—).

4.°) P(—), H(+).

RÉSULTATS

I. LINYPHIIDAE

— On peut former 630 couples d'espèces.

— La moyenne des similarités phénologiques est 0.232; la moyenne des similarités dans le choix de l'habitat est 0.472.

— Pour les 630 couples formés nous pouvons distinguer:

1.°) 315 combinaisons entre des espèces très voisines c-à-d des couples constitués d'une espèce d'Erigoninae et d'une deuxième espèce d'Erigoninae ou des couples d'une espèce de Linyphiinae et d'une deuxième espèce de Linyphiinae.

2.°) Nous avons 315 combinaisons entre des espèces moins voisines c-à-d entre une espèce d'Erigoninae et une espèce Linyphiinae.

Le pourcentage par catégorie a été calculé pour les deux groupes de couples (table 3). Le pourcentage de couples P(+) H(+) n'est pas plus petit chez les Linyphiidae plus voisines que chez les Linyphiidae moins voisines, étant chaque fois 20 %.

II. ARAIGNÉES ERRANTES

- On peut former cent soixante onze (171) couples d'espèces.
- La moyenne des similarités phénologiques est 0,318; la moyenne des similarités dans le choix de l'habitat est 0,411.
- Nous avons considéré les divisions suivantes (table 4).
 - 1.°) Une groupe de couples dont les membres sont de la même famille, avec 55 couples et une groupe de couples dont les membres ne sont pas de la même famille avec 116 couples.
 - 2.°) Une groupe «même famille et plus ou moins même taille» et une groupe, «PAS même famille et même taille» («plus ou moins même taille»: le taux des deux tailles $\leq 1,30$, cfr. HUTCHINSON, 1959; SCHÖNER, 1965).
 - 3.°) Même genre ou *pas*.
 - 4.°) Même genre et même taille ou pas.

Naturellement, les pourcentages entre parenthèses ne sont pas très justifiables mais en tout cas on peut conclure que le pourcentage de P(+) H(+) chez les couples les plus voisins n'est pas plus petit que ce pourcentage chez les couples les moins voisines.

DISCUSSION

Les résultats nous permettent de conclure que la phénologie du cycle vital et la préférence d'habitat des araignées que nous avons étudiées, c'est à dire des araignées d'écosystèmes des dunes ne sont pas modelées par la compétition interspécifique.

Alors reste à savoir si la compétition a mené à une séparation écologique pour d'autres dimensions de la niche, par exemple la stratification verticale ou, si le principe d'exclusion compétitive, n'est pas applicable pour ces populations d'araignées.

La grande diversité dans la phénologie du cycle vital et du choix de l'habitat chez les araignées nous permet de conclure que ce sont là des caractéristiques écologiques très susceptibles d'un glissement évolutif.

Il serait donc étonnant que justement ces caractères très variables ne soient pas influencées par la compétition interspécifique. Nous estimons donc que la dernière possibilité est la plus vraisemblable, c'est à dire le principe de GAUSE ne serait pas applicable pour les populations considérées.

En employant la même méthode, des écosystèmes plus stables devraient maintenant être examinés.

Pourtant nous supposons déjà que le principe d'exclusion compétitive n'a pas joué dans l'évolution des caractéristiques écologiques des araignées en général. Pour cela nous considérons que chez les couples les plus voisins n'est pas plus petit que ce pourcentage chez les couples les moins voisines.

- 1.°) En d'autres écosystèmes des espèces très similaires se présentent en

même temps et dans le même micro-habitat (KESSLER-GESCHIERE, 1971, TURNER et POLIS, 1979, POST et RIECHERT, 1977).

2.º) A cause de la prédation inter et intraspécifique les densités des populations d'araignées sont à une grande distance de la charge maximale du milieu, charge maximale imposée par la quantité de proies disponibles (DUFFEY, 1962; GREENSTONE, 1978; KAJAK, 1965; TURNER et POLIS, 1979).

Ainsi nous supposons qu'aussi dans le passé peu de situations se sont produites pour lesquelles une ressource commune de deux espèces était limitante. Il n'y avait donc pas de compétition interspécifique et donc pas d'adaptation évolutive provoquée par cette compétition.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Fonds National de la Recherche Scientifique de la Belgique, qui nous a donné la possibilité d'assister au Vè. Colloque d'Arachnologie d'expression française.

Bibliographie

- CONNELL, J. H., 1961. Effects of competition, predation by *Thais lapillus* and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecol. Monogr.* 31, 61-104.
- DUFFEY, E., 1962. A population study of spiders in limestone grassland, the field layer fauna. *Oikos* 13, 15-34.
- ENDERS, F., 1975. The influence of hunting manner on prey size, particularly in spiders with long attack distances (Araneidae, Linyphiidae and Salticidae). *Am. Nat.* 109, 737-763.
- ENDERS, F., 1976. Size, food finding and Dyar's constant. *Envir. Entomol.* 5, 1-10.
- GAUSE, G. F., 1934. The struggle for existence. Hafner, New York.
- GREENSTONE, M.H., 1978. The Numerical Response to Prey Availability of *Pardosa ramulosa* (McCook) (Araneae: Lycosidae) and its Relationship to the Role of Spiders in the Balance of Nature. *Symp. zool. Soc. London Na.* 42, 183-193.
- HUTCHINSON, G. E., 1959. Homage to Santo Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Amer. Natur.* 93: 145-159.
- HUTCHINSON, G. E., 1961. The paradox of the plankton. *Amer. Natur.* 95: 137-145.
- KAJAK, A., 1965. An analysis of food relations between the spiders *Araneus cornutus* Clerk and their prey in meadows. *Ekol. pol.* 13, 717-762.
- KESSLER-GESCHIERE, A. M., 1971. Distribution and interspecific competition of congeneric species of spiders in a series of marshy habitats. *Arachnologorum congressus internationalis V*, BRNO.
- LOCKET, G. H., MILLIDGE, A. F. & MERRETT, P., 1974. British Spiders. Vol. III, *The Ray Society*. London.
- LOTKA, A. S., 1925. Elements of physical biology. *Williams and Wilkins*, Baltimore.
- MAELFAIT, J. P. & BAERT, L., 1975. Contribution to the knowledge of the arachnoid and entomofauna of different woodhabitats. *Biol. Jb. Dodonaea* 43: 179-196.
- PARK, T., 1962. Beetles, competition and populations. *Science* 138: 1369-1375.
- PETERS, R. H., 1976. Tauutology in Evolution and Ecology. *Amer. Nat.* 110: 1-12.

- PIANKA, E. R., 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci USA* 71: 2141-2145.
- PIANKA, E. R., 1978. *Evolutionary Ecology*, Second Edition, Harper & Row, New York.
- POST, W. M. & RIECHERT, S. E., 1977. Initial investigation into the structure of spider communities. I. Competitive effects. *Journ. Anim. Ecol.* 46, 729-749.
- RIECHERT, S. E., 1978. Energy-Based Territoriality in Populations of the Desert Spider *Agelenopsis aperta* (Gertsch). *Symp. zool. Soc. Lond.*, No. 42, 211-222.
- SCHOENER, T. W., 1965. The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. *Evolution* 19: 189-213.
- SCHOENER, T. W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- TURNER, M. & POLIS, G. A., 1979. Patterns of co-existence in a guild of raptorial spiders. *Journ. Anim. Ecol.*, 48, 509-520.
- UETZ, G. W., 1977. Coexistence in a guild of wandering spiders. *J. Anim. Ecol.*, 46, 531-542.
- VOLTERRA, V., 1926. Variazione e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi, *Mem. Acad. Lincei* 2: 31-113.