

Remarques sur la répartition des araignées dans un marais de plaine

par
Olivier Villepoux

Résumé: Le peuplement d'araignées du marais de Lavours (plaine alluviale du Rhône) a été étudié en 1989 par l'application de divers modes de capture dans les différents groupements végétaux hygrophiles présents. L'analyse de ces résultats, ainsi que leur comparaison avec des prélèvements réalisés trois ans auparavant, permettent de dégager certaines tendances dans l'évolution de la faune du marais. L'exemple cité porte sur trois milieux: la cladiaie, la cariçaie mésotrophe et la phragmitaie. D'importantes modifications dans les peuplements de ces biotopes sont constatées et on en analyse les causes possibles. L'instabilité du site, due à des inondations, semble jouer un rôle prépondérant. Un second exemple met en évidence quelques caractéristiques dans la répartition fine de certaines espèces ou groupes d'espèces en fonction de microhabitats particuliers présents dans la cladiaie. Des conclusions quant à l'utilisation des araignées en tant que bioindicateurs en sont tirées.

1. INTRODUCTION

La réserve naturelle du Marais de Lavours a été créée en 1984. Elle est située au nord du lac du Bourget, dans la plaine alluviale du Rhône, entre la terminaison méridionale du Jura et les chaînes subalpines. Ce vaste ensemble de milieux humides s'organise en séries hygrophiles et mésophiles autour d'une large zone axiale de tourbières alcalines.

Dans le cadre de l'inventaire et de la gestion de cette réserve naturelle, nous avons effectué la première étude des araignées de Lavours en 1986. Après quelques compléments en 1987, une seconde étude plus approfondie a été réalisée en 1989.

L'exploitation de ces données est encore en cours, toutefois deux aspects du peuplement aranéologique du Marais, qui illustrent des problèmes ayant trait à l'utilisation des araignées en bioindication, peuvent déjà être relatés.

2. SITE D'ETUDE ET METHODES

La partie principale de la réserve du Marais de Lavours s'étend sur 424 ha de terrains tourbeux ou limoneux. De vastes surfaces de cladiaies tourbeuses (à *Cladium mariscus* et *Schoenus nigricans*) sont entourées de cariçaies sur tourbe et limon (à *Carex elata* et *Molinia coerulea*) puis de phragmitaies à carex (*Phragmites australis* dominant) sur sol encore plus limoneux. Des cariçaies eutrophes à hautes herbes ainsi que des groupements forestiers hygrophiles (aulnaies) ou mésophiles (chênaie-frênaie), en situation généralement plus périphérique, complètent la réserve (AIN et PAUTOU 1969).

Seules les parties les plus centrales du Marais (de la cladiaie à la phragmitaie) ont été étudiées en 1986 par des piégeages systématiques donnant des résultats quantitatifs (pièges "Barber" et pièges à émergences). En 1989, tous les types de milieux ont été échantillonnés à l'aide de pièges "Barber" et d'assiettes colorées. Plusieurs milieux ont également accueilli des pièges à émergences. Par ailleurs, de nombreuses captures par chasse à vue, battage de branches et tiges de phragmites, fauchage au filet ont été réalisées au cours de ces deux périodes.

3. TENDANCES ECOLOGIQUES ET MICROHABITATS DANS LA CLADIAIE

Les différentes méthodes d'investigation mises en oeuvre de 1986 à 1989 ont permis de bien connaître la faune des araignées de la cladiaie. Ce groupement végétal typique des tourbières alcalines de plaine se développe dans les zones où la nappe phréatique affleure la surface du sol pendant pratiquement toute l'année. Par ailleurs, cette cladiaie correspond à une végétation de type herbacée, la plupart du temps sans arbustes, et subit, de par sa localisation géographique, une forte insolation durant une bonne partie de l'année, induisant un apport thermique notable pendant la belle saison. De telles caractéristiques écologiques faisaient prévoir, pour ce milieu particulier, une faune aranéologique présentant, à côté des espèces ubiquistes, une composante hygrophile-photophile largement dominante et l'absence d'araignées sténoèces pour les tendances opposées.

Or, 80 espèces vivent dans la cladiaie, et parmi celles dont les exigences écologiques sont assez strictes, trois groupes distincts apparaissent (Planche I). On trouve, bien évidemment les espèces hygrophiles-photophiles attendues, comme *Evarcha arcuata* ou

Espèces Hygrophiles Sciaphiles	Espèces Hygrophiles Photophiles	Espèces Héliophiles Thermo-Xérophiles
Pirata hygrophilus Hygrolycosa rubrofasciata Zelotes lutetianus Diaea dorsata Agraecina striata Gongylidiellum murcidum	Pirata latitans Oxyptila simplex Evarcha arcuata Marpissa pomatia Clubiona phragmitis Antistea elegans	Poecilochroa variana Thomisus onustus Mithion canestrinii Phlegra fasciata Trachelas minor Phrurolithus festivus

Pl. I - Principales tendances écologiques dans le peuplement de la cladiaie (les espèces sont citées pour exemple)

Oxyptila simplex, mais, à leur côté, existent deux catégories d'espèces dont les préférences semblent en contradiction avec les caractéristiques du milieu. Il s'agit d'un ensemble d'espèces hygrophiles-sciaphiles, comme *Pirata hygrophilus* ou *Diaea dorsata*, et d'un ensemble que l'on peut qualifier d'héliophiles thermo-xérophiles, dont *Mithion canestrinii* ou *Thomisus onustus* sont des exemples. A première vue, il est surprenant de trouver ainsi *Pirata hygrophilus*, habituée des bois humides et que RENNER (1986) indique préférer les "habitats with low evaporation, low temperature and low light values", en compagnie de *Poecilochroa variana* classée sténoxérophile par MAURER et HÁNGGI (1990) qui la localisent dans un "trockene, sonnenexponierte Standorte", et de *Trachelas minor* que l'on trouve "dans les endroits arides" (HUBERT 1979).

C'est en observant la structure de la végétation que l'on peut expliquer cette apparente incohérence. La plante dominante, le cladium, pousse de façon dense en formant une petite touffe constituée par les feuilles sèches des années précédentes. C'est du centre de ce "tronc" que partent les nouvelles feuilles vertes de l'année et la hampe florifère. Les feuilles sèches, abondantes, se recourbent pour s'entremêler avec celles des pieds voisins, constituant ainsi un épais feutrage suspendu à une trentaine de centimètres du sol. Cette couche, continue sur de grandes surfaces, forme à la fois un écran isolant (photique, thermique et convectif) et un support très sec, analogue à une "micro-canopée" dans cette forêt de cladium (Figure 1).

Cette structure de végétation détermine deux biotopes très distincts au sein du même milieu apparemment homogène. Le biotope inférieur est au contact direct du sol tourbeux perpétuellement imbibé d'eau; l'air y est très humide et la luminosité réduite, effet encore accentué par la noirceur du sol; la température est assez stable et reste fraîche, même l'été en plein après-midi. Au contraire, la surface supérieure de la "micro-canopée" est isolée de l'humidité du sol et reçoit, sans protection, l'influence directe du soleil; la lumière est vive et l'air y est sec, tout comme le support dont la couleur claire réverbère les radiations; la température de surface et de l'air environnant

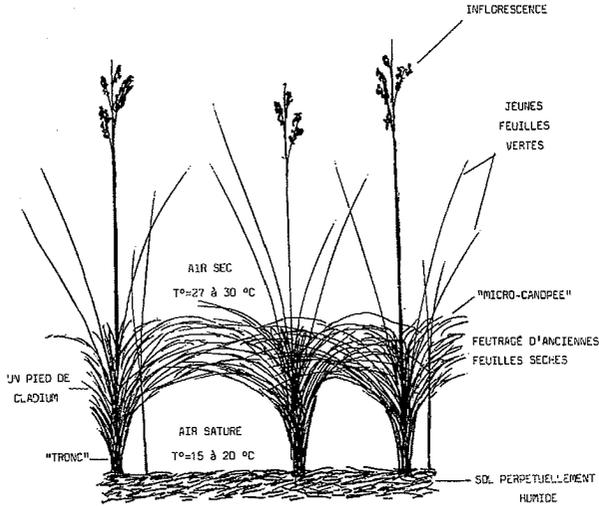


Fig. 1 - Coupe schématique dans la végétation de la cladiaie dense du Marais de Lavours.

augmente fortement au cours de la journée, pouvant dépasser de plus de 10°C celle du biotope inférieur.

Ainsi des espèces aux exigences écologiques totalement opposées peuvent coexister dans une même station par le jeu de ces microhabitats très spécifiques créés par la structure fine de la végétation. Ces exigences peuvent, de même, être fort différentes des conditions environnementales globales du milieu considéré.

4. MODIFICATION DES PEUPEMENTS ENTRE 1986 ET 1989

L'étude, en 1986, d'une zone de phragmitaie, d'une zone de cariçaie mésotrophe et d'une zone de cladiaie (dite cladiaie nord) à l'aide de pièges "Barber", a permis d'obtenir des résultats quantitatifs sur l'abondance-activité de chaque espèce échantillonnée par cette technique. En 1989, les mêmes pièges ont été placés dans les mêmes stations. La cladiaie nord étant soumise depuis 1987 à un pâturage extensif par un petit troupeau de bovins, les pièges de cette station furent installés dans une placette (20 mètres sur 20 mètres) mise en défens et où la végétation reste intacte. De plus, une seconde cladiaie (dite cladiaie sud), située plus au sud dans la Réserve, et séparée de la première par une large étendue de milieux divers, fut également équipée de pièges identiques. Enfin la cariçaie a été fauchée en 1987, ce qui a légèrement modifié son aspect en faisant disparaître les petits arbustes qui y étaient présents en 1986.

La comparaison des résultats de 1989 avec ceux de 1986, pour les espèces aux effectifs

suffisants, montre des modifications du peuplement très importantes, tant au sein de la cladiaie que des deux autres milieux étudiés (Planche II).

Ainsi, deux espèces de *Zelotes* étaient présentes, avec des effectifs proches, en 1986 dans la cladiaie: *Z. latreillei* et *Z. lutetianus*. Elles semblaient se trouver en situation de compétition, étant des espèces voisines aux caractéristiques très similaires. Or en 1989, *Z. latreillei* a totalement disparu. Elle ne fut plus capturée nulle part dans la réserve, pas même sous forme immature. *Z. lutetianus*, par contre, présente une légère augmentation, mais peu significative, et des effectifs équivalents dans les deux cladiaies (nord et sud).

Deux autres araignées semblaient également en situation de concurrence interspécifique dans la cladiaie, de par leur extrême proximité taxonomique. Il s'agissait de *Pardosa pullata* et de *Pardosa prativaga*, toutes deux abondantes dans ce milieu en 1986. Mais, en 1989, *P. pullata* a, elle aussi, complètement disparu du site alors qu'elle dominait largement la faune épigée de la cladiaie en 1986 ! *P. prativaga* ne paraît pas avoir bénéficié des ressources laissées libres par sa "concurrente", car ses effectifs en cladiaie s'établissent (de façon identique pour les deux stations) à un niveau légèrement plus faible qu'en 1986. Par contre, on observe une très forte augmentation de ses captures dans la cariçaie et dans la phragmitaie.

D'autres espèces de lycosides de la cladiaie montrent des variations très importantes d'effectifs entre les deux années étudiées. Certaines présentent une forte augmentation, toujours très significative, à partir d'un nombre de captures très faible en 1986 dans la cladiaie: C'est le cas de l'espèce nouvelle (pour la France en tout cas) *sp1*, de *Pirata hygrophilus*, de *Pirata tenuitarsis* et d'*Hygrolycosa rubrofasciata*. Leurs effectifs dans les cladiaies nord et sud sont équivalents en 1989. Par ailleurs, les abondances de ces espèces peuvent aussi présenter des variations dans les autres biotopes, faibles comme c'est le cas pour *Pirata hygrophilus* dans la phragmitaie, ou fortes comme pour *Pirata tenuitarsis* dont l'effectif triple dans ce même milieu en 1989.

D'autres lycosides présentent, au contraire, une diminution des captures de 1986 à 1989: *Pirata latitans* est dans ce cas, ainsi que *Trochosa spinipalpis* qui toutefois affiche un effectif très élevé dans la cladiaie sud (non échantillonnée en 1986) et une forte augmentation en phragmitaie tandis qu'elle diminue dans la cariçaie toute proche.

Des changements affectent aussi d'autres familles que celle des lycosides: *Oxyptila simplex*, qui reste stable en cladiaie, augmente dans la cariçaie et surtout dans la phragmitaie ; *Antistea elegans* augmente dans la cladiaie nord de façon significative alors qu'elle est absente de la cladiaie sud.

Agracina striata, enfin, reste au même niveau de capture, très faible, dans les trois stations échantillonnées en 1986 et 1989 (phragmitaie, cariçaie et cladiaie nord), mais

	CLADIAIE		CARICAIIE	PHRAGMI-TAIE	EVOLUTION
	Nord	Sud			
Zelotes lutetianus	14 6	11	3 0	0 2	↗ = =
Zelotes latreillei	0 5	0	0 0	0 0	↘ = =
Pardosa pullata	0 79	0	0 0	0 4	↘ = =
Pardosa prativaga	18 31	24	109 18	72 20	↘ ↗ ↗
Lycosidae sp1	42 3	32	0 0	4 0	↗ = =
Pirata hygrophilus	38 1	22	2 0	12 0	↗ = ↗
Pirata tenuitarsis	25 4	18	19 38	100 32	↗ ↘ ↗
Hygrolycosa rubrofasciata	12 0	11	1 4	4 4	↗ = =
Pirata latitans	7 34	12	1 4	0 4	↘ = =
Trochosa spinipalpis	5 15	— 39	4 18	42 14	↘ ↘ ↗
Oxyptila simplex	11 12	14	8 0	20 2	= = ↗
Antistea elegans	14 5	— 0	10 2	0 0	↗ ↗ =
Agraecina striata	1 0	— 9	0 2	0 0	= = =

Pl. II - Comparaison des effectifs capturés en 1986 et 1989 par pièges "Barber" pour les principales espèces épigées de la cladiaie. ligne du haut : 1989, ligne du bas : 1986. (Les effectifs sont tous exprimés en nombre d'adultes pour quatre pièges. Tests de chi-deux réalisés sur les données brutes : p<10% :<--> ; p<5% :<--> ; p<1% :<==>).

par contre présente un effectif nettement plus élevé dans la cladiaie sud.

On observe donc des modifications importantes des peuplements d'araignées récoltées au piège "Barber" dans la cladiaie, mais aussi dans la cariçaie et la phragmitaie. Certaines espèces disparaissent, d'autres semblent coloniser un nouveau milieu, les espèces dominantes changent radicalement et, pour une même espèce, une diminution dans un biotope peut correspondre à une augmentation d'effectif dans un autre.

5. DISCUSSION

Le premier cas étudié montre l'importance des *liaisons* qui existent entre les espèces d'araignées et leur habitat. De nombreux auteurs récents ont bien montré que ces invertébrés peuvent être très sensibles à des facteurs écologiques précis comme l'humidité du sol ou de l'air, la luminosité, la texture du sol ou la structure de la végétation. Mais le volume vital de ces animaux étant de faibles dimensions, cette sensibilité peut se traduire par une adéquation à un microhabitat particulier, dont les caractéristiques diffèrent notablement de celles du milieu où il est immergé. Ceci pose un double problème dans le cadre de l'utilisation des araignées en tant que bioindicateurs:

- Les connaissances nécessaires sur l'autécologie des espèces sont obligatoirement tirées de la littérature existante. Or, ces renseignements ne sont utilisables que s'ils présentent un niveau de précision suffisant dans la description du milieu (DUFFEY 1978). Nous voyons maintenant, que dans certains cas au moins, cette précision doit s'étendre à la description des microhabitats occupés par chaque espèce, faute de quoi des erreurs importantes peuvent apparaître dans la définition du préférendum et surtout de l'amplitude d'habitat de ces espèces. Pour cette raison, il est vraisemblable que l'imprécision ou la variabilité notable de l'habitat (ou des exigences écologiques) de certaines espèces, telles qu'on les rapporte dans les ouvrages de synthèse, ne soient souvent qu'un effet de ce problème de microhabitat et qu'il existe, en fait, beaucoup plus d'espèces sténoèces qu'il n'y paraît dans la littérature.
- Lors de l'étude ou du suivi d'un site à l'aide d'araignées bioindicatrices, il est indispensable de garder à l'esprit que ces espèces peuvent être plus indicatrices de conditions très locales que de facteurs stationnels généraux. Une telle précision peut être très utile dans le diagnostic d'une évolution fine du milieu, ou de changements internes de son organisation structurale. Toutefois cela implique un niveau d'analyse suffisant dans l'investigation des biotopes étudiés.

Dans le second cas exposé, nous constatons que des changements de peuplement très importants sont survenus dans plusieurs milieux du Marais entre 1986 et 1989. Divers phénomènes peuvent en être, à priori, la cause.

La première hypothèse, évoquée dès 1986, est la compétition interspécifique entre espèces taxonomiquement proches et de taille ainsi que de moeurs analogues (*Zelotes lutetianus-Z.latreillei* ou *Pardosa pullata-P.prativaga* par exemple). Mais la

disparition de l'une d'entre elles n'a pas été accompagnée par une augmentation notable de l'autre ; il s'agit même d'une diminution pour *P.prativaga* dans la cladiaie. Par ailleurs, cette explication ne serait pas valable pour les autres araignées concernées, ni pour l'ensemble des trois milieux investigués.

Nous devons rejeter aussi l'hypothèse d'un biais méthodologique, car, outre le soin apporté au piégeage, les variations d'effectifs d'une année sur l'autre se feraient, alors, dans le même sens pour toutes les espèces, ce qui n'est pas du tout le cas.

L'impact des mesures de gestion sur la cladiaie nord et la cariçaie ne peut pas, non plus, être retenu d'une façon générale. Pour la cladiaie nord, l'action du troupeau bovin, atténuée par la position des pièges dans une placette en défens, ne se fait globalement pas sentir. En effet, les nombres d'individus obtenus dans cette station et dans la cladiaie sud (sans bovins) sont équivalents pour pratiquement toutes les espèces étudiées. Seules font exception *Agracina striata* (pour laquelle une étude plus complète des différents milieux de la Réserve fait apparaître un gradient général d'abondance décroissante sud—nord), *Antistea elegans* (qui n'est, au contraire, présente que dans l'ensemble des milieux nord du Marais), et *Trochosa spinipalpis* (dont les effectifs sont également variables dans les deux autres milieux non soumis au pâturage). Le fauchage de la cariçaie en 1987 a pu avoir une certaine influence sur quelques espèces (*Pardosa prativaga*, *Pirata tenuitarsis*, *Trochosa spinipalpis*) mais ces dernières subissent toutes des variations d'effectifs aussi importantes, sinon plus, dans la phragmitaie restée intacte.

Toutes ces causes étant écartées, la seule hypothèse valable, pour expliquer les modifications importantes des peuplements auxquelles nous assistons, reste l'instabilité du milieu. En effet, le Marais de Lavours se trouve affecté par les modifications du régime hydraulique du Rhône et de son affluent, le Sérans. Des inondations, rendues encore plus importantes par l'endiguement du Rhône, peuvent se produire à n'importe quelle période de l'année. Elles sont susceptibles d'être très brusques et de recouvrir totalement le marais sous plusieurs décimètres, voire plusieurs mètres d'eau. Une telle inondation eut lieu en juin 1987. Il est vraisemblable qu'un envahissement complet du milieu par un courant d'eau submergeant toute la végétation herbacée, a des effets importants sur les diverses populations d'araignées, surtout s'il survient en pleine période d'activité des adultes. Des diminutions drastiques d'effectifs doivent pénaliser les différentes espèces présentes, avec une intensité aléatoire pour chacune d'elles. La dynamique du peuplement va donc se redévelopper à partir d'un état initial différent après chaque événement catastrophique, et engendrer ainsi des communautés très variables pour un même site au cours du temps.

De fortes modifications dans les peuplements de sites aux conditions extrêmes ont déjà été remarquées (par exemple BUCHAR 1969). Dans certains cas, des conditions climatiques particulières (gel intense par exemple, TARABAJEV 1990) sont la cause de réductions de populations. A Lavours, les crues dévastatrices, brusques, irrégulières et imprévisibles jouent un tel rôle.

L'existence de changements de cette ampleur, dans les peuplements des milieux soumis à des contraintes violentes et aléatoires, pose de sérieux problèmes en bioindication. Il apparaît nécessaire, dans ce cas, de réaliser des études s'étalant sur plusieurs années consécutives. Cela permettra d'observer les tendances évolutives régulières autogènes des peuplements de façon à pouvoir les séparer des discontinuités allogènes. Ce n'est qu'à ce prix qu'il sera possible de détecter les effets induits par les mesures de protection ou de gestion du site et de prévoir son devenir. Par ailleurs, la connaissance même de la nature imprévisible d'un site n'est pas toujours aisée, et non décelable par un unique inventaire annuel. Enfin, cette instabilité des peuplements est un facteur de risque important pour la conservation d'espèces rares présentes sur le site. Pour faire face à ce problème, les mesures de gestion doivent aller dans le sens d'une augmentation de la diversité des biotopes favorables selon le facteur perturbateur en cause (par exemple, à Lavours, favoriser, si possible, le développement de cladiaies restant toujours hors-eaux).

6. CONCLUSION

L'étude du Marais de Lavours a permis de mettre en lumière quelques problèmes quant à l'utilisation des araignées comme bioindicateurs, mais aussi de rappeler que ces animaux sont très sensibles à certaines caractéristiques écologiques et que leur potentiel de bioindication est à la fois bien réel, souvent d'un grand niveau de précision et qu'il intègre des facteurs environnementaux peu mis en évidence par les bioindicateurs plus "classiques", des facteurs aux variations brusques et brèves par exemple. Cependant, la réalisation d'études poursuivies sur plusieurs années consécutives dans de nombreux types d'habitats, et leur confrontation, sera nécessaire pour établir les règles fiables de l'usage de la bioindication aranéologique.

REFERENCES

- AIN, G. & PAUTOU, G. - (1969). Etude écologique du marais de Lavours (Ain). *Doc. Carte vég. Alpes*. VII:25-64, 1 carte coul. h.t..
- BUCHAR, J. - (1969). Dynamique des populations d'araignées. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*. 41 (Suppl.1) 8:217-225.
- DUFFEY, E. - (1978). Ecological strategies in Spiders including some characteristics of species in pioneer and mature habitats. *Symp. zool. Soc. Lond.* 42:109-123.
- HUBERT, M. - (1979). Les araignées. *Société Nouvelle des Editions Boubée*. 254p. Paris.
- MAURER, R. & HÄNGGI, A. - (1990). Catalogue des araignées de Suisse. *Doc. Faun. Helvetiae*. 12. C.S.C.F. Neuchâtel.
- RENNER, F. - (1986). Zur Nischendifferenzierung bei *Pirata*-arten. *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg*. (NF) 28:75-90.
- TARABAJEV, C. - (1990). Winter frosts and late frosts as the reason of karakurt depression in Kazakhstan. *C.R. XII Colloque européen d'arachnologie. Bull. Soc. eur. Arach.* H.S.n°1:346-348.

Olivier VILLEPOUX

Les Pérailles, Paulhac, F-43100 BRIOUDE