

# Eléments pour une biologie de population de *Pardosa nigriceps* (Thorell, 1856)

A. Canard

Laboratoire de Zoologie et Ecophysiologie, Université de Rennes I,  
Av. Gal Leclerc, 35042 Rennes Cédex. FRANCE.

**RESUME :** Le cycle biologique de la Lycoside *Pardosa nigriceps*, espèce présente dans la végétation épaisse des landes armoricaines, dure 1 an pour 3/4 de la population et 2 ans pour le quart restant. La courbe de survie estimée principalement à partir d'échantillonnages au moyen du carré de ramassage indique pour cette espèce un taux de mortalité assez constant, à peine un peu plus élevé au début du développement libre.

**SUMMARY :** The biological cycle of the Lycosid spider *Pardosa nigriceps* occurring in dense vegetation of armorican heathlands is annual for 3/4 of the population and is 2 years long for the other part. Survivorship curve estimated by mean of quadrat sampling shows a constant mortality only a few higher at the beginning of the fry development.

**mots clés :** France, landes, Araneae, Lycosidae, cycle vital, proportion sexuelle, courbe de survie.

## INTRODUCTION

La Lycoside *Pardosa nigriceps* est une des espèces les plus abondantes dans les landes (DAHL, 1908 ; SIMON, 1937 ; LOCKET et MILLIDGE, 1951 ; WIEBES, 1959 ; PEARSON et WHITE, 1964 ; TONGIORGI, 1966 ; MERRETT, 1968 ; BRAUN et RABELER, 1969 ; CANARD, 1984). Sa présence est liée surtout à la végétation épaisse (SNAZELL, 1982), ce qui justifie aussi sa présence dans les prairies (DUFFEY, 1962) et dans la végétation des dunes (WIEBES, 1959 ; VLIJM et KESSLER-GESCHIERE, 1967 ; DUFFEY, 1968 ; ALMQUIST, 1969). Malgré cette abondance, et en dépit de tous les renseignements recueillis sur cette espèce, on ne dispose que de peu de données sur son cycle et sa survie. Au Sud de la Suède, le cycle biologique dure de 1 à 2 ans suivant les individus (ALMQUIST, 1969). Les adultes ne sont présents dans le milieu que quelques mois dans l'année, de mai à juillet (CAMBRIDGE in DAHL, 1908, LESSERT, 1910). La période de reproduction, évaluée à partir des pics de captures par piégeages au sol, aurait lieu fin mai-début juin (VLIJM et KESSLER-GESCHIERE, 1967 ; MERRETT, 1968). La ponte a lieu de mai à juillet avec parfois une seconde période de à la fin août (SIMON, 1937) ou même au début de novembre (WIEBES, 1959). Le cocon comprend une vingtaine d'oeufs : 23 d'après BRISTOWE (1939), 12 à 26 d'après HOLM (1940). La deuxième ponte ne contient que quelques oeufs (WIEBES, 1959).

Les suivis démographiques de populations d'Araignées sont assez peu nombreux (BLANDIN et CELERIER, 1986), bien que les Lycosides soient les plus étudiés (EDGAR, 1971 ; HUMPHREYS, 1976 ; MacQUEEN, 1976 ; WORKMAN, 1978 ; BLANDIN et CELERIER, 1981). Les courbes de survie sont variables suivant les espèces, s'approchant du type III de DEEVEY (1947) pour certaines (HUMPHREYS, 1976 : *Geolycosa godeffroyi*) du type I de DEEVEY pour d'autres (BLANDIN et CELERIER, 1981 : *Brevilabus gillonorum*).

## MATERIEL ET METHODE

Les échantillonnages effectués sur le terrain ont été réalisés au moyen de plusieurs méthodes dont le piégeage au sol et le carré de ramassage (CANARD, 1979, 1982). pour les prélèvements au carré de ramassage, chaque série de prélèvements, effectuée dans la principale zone de distribution de *Pardosa nigriceps* (la pelouse à *Agrostis setacea*), correspond à six périodes annuelles de 60 échantillons de 0,1 m<sup>2</sup> dans deux stations. Chaque échantillon est trié à la main, 97% des individus de *Pardosa nigriceps* sont capturés lors du premier tri, 3% sont capturés au cours d'un second tri à la main, de contrôle. La terre superficielle et la végétation sont ensuite placés dans un appareil à extraction automatique de Berlèse, mais aucun individu de cette espèce n'a été capturé au cours de cette troisième opération d'extraction.

La représentativité des séries d'échantillons dépend de la distribution des individus dans le milieu. Les variations des risques pris au cours des séries bimestrielles, estimées par la méthode de ELLIOT (1971) indiquent des valeurs satisfaisantes d'août à avril (19,8%-26,4%) et un peu moins significatives au moment de la période de reproduction (31,4% en mai-juin).

Faute de savoir distinguer les stades de développement, nous avons établi des classes de taille au sein de la population. Le paramètre choisi est la largeur du céphalothorax exprimé en logarithme (logC) afin que les classes de taille correspondent au mieux aux classes d'âges (CANARD, 1984). Les adultes sont distingués des immatures par leurs pièces génitales et les subadultes mâles ou femelles se identifient par la présence d'ébauches génitales (Fig. 1).

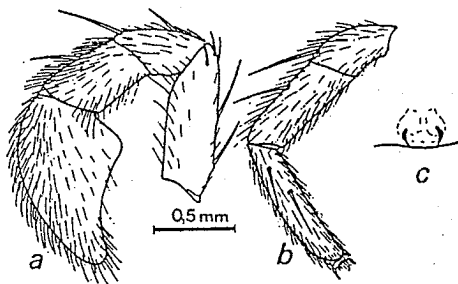


Fig. 1 - Subadultes de *Pardosa nigriceps* : quelques articles de la patte-mâchoire d'un mâle (a), d'une femelle (b); ébauche d'épigyne chez la femelle (c).

Les femelles capturées avec leurs cocons au cours des différentes périodes annuelles, par piégeage au sol, ont servi à dénombrer les oeufs pondus.

Le cycle de développement complet n'a pas été réalisé au laboratoire où nous avons seulement élevé, jusqu'au stade adulte, des jeunes prélevés dans le milieu.

## RESULTATS-DISCUSSION

### *Evolution annuelle de la population, cycle*

La succession des distributions de classes de tailles au cours des six séries de prélèvements bimestriels (Fig. 2) traduit l'évolution démographique de *Pardosa nigriceps* au cours de l'année.

L'analyse de la structure de population en mai-juin montre qu'il existe des jeunes de taille moyenne (logC entre 0 et 0,2), intermédiaire, entre les jeunes de l'année (logC entre -0,3 et -0,05) et les adultes (logC autour de 0,3). Ces jeunes de grande taille ne peuvent provenir que des pontes de l'année précédente. Les structures de population en juillet-août et septembre-octobre indiquent que ces jeunes d'un an semblent devenir subadultes avant leur second hiver et adultes au printemps de l'année suivante. Il y aurait donc pour ces individus, un cycle sur deux ans. La plus grande partie de la population a, elle, un cycle annuel. La croissance est assez rapide en été et en automne, aussi beaucoup d'individus atteignent-ils l'hiver à l'état subadulte. Ils ne deviennent adultes qu'au printemps suivant et se reproduisent en avril-mai. Les jeunes issus de ces cocons sont capturés en

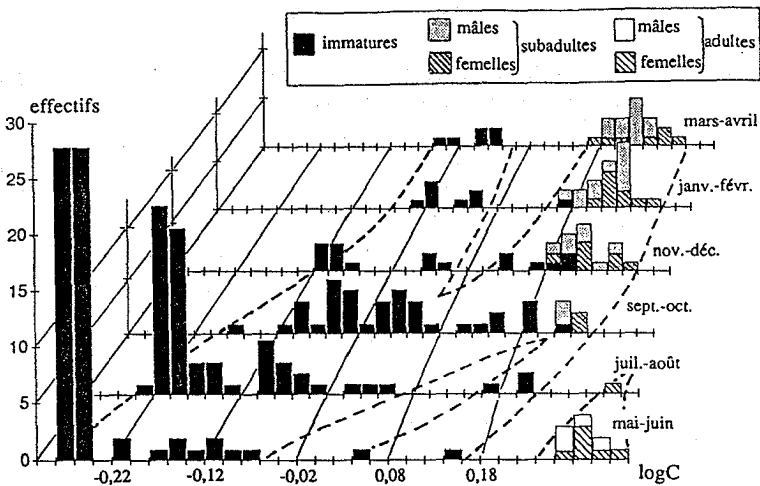


Fig. 2 - Distribution par classes de taille des effectifs d'individus de *Pardosa nigriceps* capturés par séries de prélèvements bimestriels.

La proportion d'individus atteignant un cycle en 1 ou 2 ans peut être estimée à partir des prélèvements de janvier-février et mars-avril où les individus subadultes peuvent être considérés comme ceux ayant un cycle annuel et où les jeunes de faible taille ( $\log C$  autour de 0), et non encore subadultes devraient correspondre aux individus ayant un cycle sur deux ans. Ces valeurs ( $7/28=0,25$  et  $6/24=0,25$ ) sont concordantes, et correspondent aussi à des prélèvements assez fiables (risque pris : 19,8 et 24,0%) elles permettent donc d'estimer la proportion d'individus à cycles annuel et sur deux ans, respectivement au  $3/4$  et au  $1/4$  de la population.

### Proportion des sexes

La proportion des sexes ne peut être basée sur les adultes capturés en raison de la disparition rapide des mâles dans le milieu, induisant une sous-estimation de leur nombre. Par contre les subadultes des deux sexes ont la même durée de vie en élevage et, on peut le supposer, dans le milieu, ce qui rendrait égale la probabilité de capture de subadultes de chaque sexe. Et ainsi, plus exacte une estimation de la proportion des sexes, à partir d'eux.

La proportion de mâles subadultes est de 60% (33 mâles pour 22 femelles). Cette valeur est du même ordre que celle observée par BONNET (1938) chez une autre espèce de Lycoside : *Pirata piraticus*.

### Fécondité

Les captures par piégeage au sol et les fortes proportions de femelles portant des cocons au cours des différentes périodes de captures (Fig. 3) indiquent respectivement les moments d'accouplements et de pontes au cours de la saison de reproduction. Il y a trois périodes d'accouplements puis de pontes au cours de la saison estivale, celles de pontes ont lieu : début juin, mi-juillet et fin août. Ce qui correspond aux espaces entre deux pontes observés en élevage : environ 1 mois.

Le quantité d'oeufs par cocons dénombrée au cours des différentes périodes (Tableau I) indique des nombres décroissants au cours de la saison.

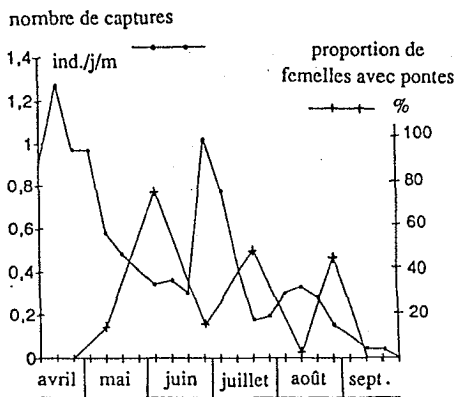


Fig. 3 - évolution annuelle des captures d'adultes par piégeage au sol et de la proportion de femelles portant des cocons.

Tableau I : évolution de quelques caractéristiques des pontes de *Pardosa nigriceps* au cours des différentes périodes de pontes.

périodes de pontes	mai-juin	juillet	août-septembre
nombre de pontes observées	67	12	13
nombre moyen d'oeufs par cocon	25	19	12
valeurs extrêmes	12-43	8-30	7-16

### Activité et longévité des adultes

La présence des adultes dans le milieu, indiquée par la somme des captures réalisées au moyen de toutes les méthodes d'échantillonnage (Tableau II) reflète une disparition précoce des mâles et une longévité des femelles de quelques mois, certaines vivant jusqu'au mois d'octobre.

Tableau II : captures au cours de l'année des immatures, mâles et femelles de *Pardosa nigriceps*.

mois quinzaines	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2
immatures	x x	x x	x x	x x			x	x x	x x	x x	x x	x x
mâles				x x	x x	x x	x	x				
femelles				x	x x	x x	x x	x x	x x	x x		

### Essai d'établissement d'une courbe de survie

L'évolution de la structure de population observée par échantillonnage au carré de ramassage nous fournit une base importante d'estimation de la courbe de survie, celle correspondant au cycle depuis les premiers jeunes libres jusqu'aux adultes (Tableau III). Il faut ensuite réaliser deux estimations : celle du nombre d'oeufs dont sont issus les jeunes apparaissant dans le milieu en mai, et celle de la mortalité des animaux à cycle sur deux ans.

Le nombre de femelles présentes en mai-juin et juillet-août servira à estimer le nombre de pontes, en supposant que toutes les femelles, ce qui n'est pas sûr, puissent pondre. Cette surestimation possible devrait se compenser par une sous-estimation du nombre de pontes, car en suivant les valeurs données par notre échantillon il n'y en a que deux (juin et juillet). Or nous savons qu'une troisième ponte existe fin août. Les nombres moyens d'oeufs par cocons (Tableau I) nous permettent d'estimer le nombre total d'oeufs pondus.

Tableau III : structure d'âge de la population de *Pardosa nigriceps* observée en pelouse à *Agrostis setacea* et constitution probable des cohortes.

catégories	imm.I	imm.II	imm.III	imm.IV	imm.V	imm.,subad.	adultes
taille (logC)	-0,22	-0,12	-0,02	0,08	0,18		-
cohortes	C2			C'1			C1
mai-juin	58	6	4	1	1		10
juillet-août	1	39	11	3	1	2	1
sept.-oct.		1	14	12	4	8	
nov.-déc.			7	3	3	17	
janv.-févr.			1	6	2	19	
mars-avril			2	4	1	17	
cohortes			C'2		C2 + (C'1)		

La cohorte d'individus apparus dans le milieu en mai-juin (C2) se scinde en novembre-décembre en deux catégories, l'une majoritaire d'individus de grande taille (subad.) dont le cycle sera annuel (C2), l'autre d'individus de taille plus faible (iIII-iIV) dont le cycle aura lieu sur deux ans (C'2). En mai-juin, les individus de la cohorte de l'année précédente (C1) sont, soit des immatures de faible taille (iIV-iV) dont le cycle sur 2 ans les mènera au stade subadulte en septembre-octobre (C'1), soit des adultes (C1). Les cohortes C'1 et C2 se confondent dès septembre-octobre, mais nous ferons l'hypothèse que le taux de mortalité des deux catégories, jusqu'à l'état adulte, est identique.

La courbe de survie, établie sur ces estimations (Fig. 4), est de type intermédiaire (type II de DEEVEY), la mortalité apparaissant seulement légèrement plus forte au début du développement libre, plus faible ensuite. Parmi les courbes de survie connues, celle de *Pardosa nigriceps* s'apparente à celle de *Geolycosa domifex* (MacQUEEN, 1978).

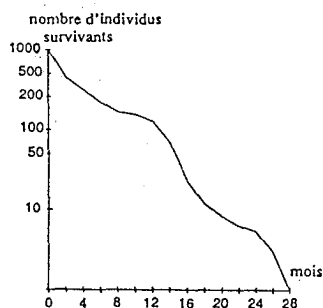


Fig. 4 - Courbe de survie de *Pardosa nigriceps* estimée en landes armoricaines.

## CONCLUSION

Notre étude par échantillonnage au moyen du carré de ramassage, nous permet d'avancer des estimations sur la biologie de population de *Pardosa nigriceps* en landes armoricaines. Le cycle de cette espèce est de 1 an pour environ les 3/4 des individus, de 2 ans pour les autres. L'hiver se passant au stade subadulte pour les animaux devenant adultes au cours de l'année suivante, et à un stade beaucoup moins avancé pour ceux qui passeront un second hiver.

Les mâles sont plus nombreux que les femelles (60%), mais ils disparaissent rapidement au cours de la saison.

La courbe de survie indique un taux de mortalité assez constant, un peu plus élevé au début d'

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALMQUIST, S. - 1969 - Seasonal growth of some dune-living spiders . *Oikos*, **20** : 392-408
- BLANDIN P., & CELERIER, M.L. - 1981 - Les Araignées des savanes de Lamto (Côte-d'Ivoire). Organisation des peuplements, bilan énergétique, place dans l'écosystème. *Thèse Doct. Etat, Paris - Publ. Labo. Zool. Ecole norm. sup. Paris*, **21** : 1-586
- BLANDIN P., & CELERIER, M.L. - 1986 - L'étude des stratégies démographiques chez les Araignées *Mém. Soc. r. belge Ent.*, **33** : 25-35
- BONNET, P. - 1938 - La proportion sexuelle chez les Araignées. *Bull. Soc. hist. nat. Toulouse*, **72(3)** : 241-256
- BRAUN, R. & RABELER, W. - 1969 - Zur Autökologie und Phänologie der Spinnenfauna des nordwestdeutschen Altmoränen-Gebiets. *Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges.*, **522** : 1-89
- BRISTOWE, W.S. - 1939 - The Comity of Spiders. *Ray Society, London*, **TI** : 1-228
- CANARD, A. - 1979 - Données écologiques sur quelques Aranéides d'un lande sèche armoricaine. *Revue Arachnologique*, **2(6)** : 303-312
- CANARD, A. - 1982 - Utilisation comparée de quelques méthodes d'échantillonnage pour l'étude de la distribution des Araignées en landes . *Atti. Soc. Tosc. Sci. Nat. Mém., ser. B*, **88** suppl. 1981 (1982) : 84-94
- CANARD, A. - 1984 - Contribution à la connaissance du développement, de l'écologie et de l'écophysiologie des Aranéides de landes armoricaines. *Thèse Doct. d'Etat, Rennes* : 1-389
- DAHL, F. - 1908 - Die Lycosiden Deutschlands und ihre Stellung im Haushalte der Natur. *Nova Acta Léop. - Carol.*, **88** : 175-768
- DEEVEY, E. - 1947 - Life tables for natural populations of animals. *Quat. Rev. Biol.*, **22** : 283-314
- DUFFEY, E. - 1962 - A population study of Spiders in Limestone Grassland. The Field-Layer Fauna. *Oikos*, **13(1)** : 15-34
- DUFFEY, E. - 1968 - An ecological analysis of the spider fauna of sand dunes. *J. Anim. Ecol.*, **37** : 571-599
- EDGAR, W.D. - 1971 - Seasonal weight changes, age structure, natality and mortality in the wolf spider *Pardosa lugubris* Walck. in central Scotland. *Oikos*, **22** : 84-92
- ELLIOT, P.D., - 1971 - Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshwater biol. Association*, n° 25 : 1-144
- HOLM, A. - 1940 - Studien über die Entwicklungs- und Entwicklungsbiologie der Spinnen. *Zool. bid. Uppsala* : 1-214
- HUMPREYS, W.S. - 1976 - The population dynamics of an Australian wolf spider, *Geolycosa godeffroyi* (L. Koch, 1865)(Araneae : Lycosidae). *J. Anim. Ecol.*, **45** : 59-80
- LESSERT, D. de - 1910 - Catalogue des Invertébrés de la Suisse. 3. Araignées. *Mus. hist. nat. Genève* : 1-635
- LOCKET, G.H. & MILLIDGE, A.F. - 1951 - British Spiders. *Ray Society, London*, **1** : 1-310
- MacQUEEN, D.J. - 1978 - Field studies on growth, reproduction, and mortality in the burrowing wolf spider *Geolycosa domifex* (Hancock). *Can. J. Zool.*, **56** : 2037-2049
- MERRETT, P. - 1968 - The phenology of spiders on heathland in Dorset, families : *Lycosidae*, *Pisauridae*, *Agelenidae*, *Mimetidae*, *Theridiidae*, *Tetragnathidae*, *Argiopidae* . *J. Zool. London*, **157** : 239-256
- PEARSON R.R. & WHITE, E. - 1964 - The phenology of some surface-active arthropods of moorland country in North Wales. *J. Anim. Ecol.*, **33** : 245-258
- SIMON, E. - 1937 - Les Arachnides de France , **VI(5)** : 879-1296
- SNAZELL, R. - 1982 - Habitat preferences of spiders on heathland in southern England. *Bull. Br. Arachnol. Soc.*, **5(8)** : 352-360
- TONGIORGI, P. - 1966 - Italian Wolf Spiders of the genus *Pardosa* (Araneae : Lycosidae) . *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **134** (8) : 275-334
- VLIJM, L. & KESSLER-GESCHIERE, A.M. - 1967 - The phenology and habitat of *Pardosa monticola*, *P. nigriceps* and *P. pullata* (Araneae : Lycosidae). *J. Anim. Ecol.*, **36** (1) : 31-56
- WIEBES, J. - 1959 - Lycosidae and Pisauridae (Araneae) of the Netherlands. *Zool. Verhandl., Leiden*, n° 42 : 1-78
- WORKMAN, C. - 1978 - Life cycles, growth rates and reproductive effort in Lycosid and other spiders. *Rep. Kevo Subartic Stat.*, **15** : 48-55