

BIŁAN DE 30 ANS D'ÉTUDES SCIENTIFIQUES DANS LE MARAIS DE LAVOURS

(1984-2014)



Travaux scientifiques réalisés et ouvrage publié avec les soutiens de :

Ministère de l'Écologie, du
Développement durable et de
l'Énergie



Région Rhône-Alpes

Rhône-Alpes Région

L'Ain, Conseil Général

L'ain
Conseil général

Union européenne



Leader
Programme européen de
développement rural



Compagnie Nationale du Rhône



Syndicat Mixte Pays du
Bugey



Entente Interdépartementale
Rhône-Alpes pour la
Démoustication



Araignées et gestion des milieux : l'exemple de la Réserve naturelle nationale du Marais de Lavours (Ain)

Olivier Villepoux* et Alice Michaud**

* 8, rue des Pérailles 43100 Paulhac. ** 48, av. Jean Jaurès 69200 Vénissieux.

Résumé. – Cet article de synthèse retrace l'étude des araignées de la Réserve naturelle nationale du Marais de Lavours depuis les premiers inventaires de 1986 jusqu'à ces dernières années. Les principaux résultats acquis sont récapitulés, en les présentant dans une optique d'apport au gestionnaire de cette aire protégée. Les relations avec la gestion des milieux, qui furent une constante préoccupation lors des études successives, sont soulignées. Ainsi, le rôle majeur tenu par la cladiaie dense vis-à-vis du peuplement aranéologique du marais est montré et une explication en est donnée. L'importance de zones refuges lors d'opérations de gestion de parcelles modifiant temporairement la structure de la végétation est mise en évidence. L'impact de deux modes de gestion des cariçaies à *Carex elata* est étudié et la validité d'une gestion par brûlage dirigé adapté est proposée. Les peuplements d'araignées de divers habitats du marais, notamment forestiers, sont inventoriés et analysés. L'importance de la prise en considération de la canopée forestière et des cavités d'arbres est indiquée. Enfin, la richesse globale de l'aranéofaune du site est illustrée par une liste à jour des espèces trouvées à Lavours.

Mots-clés. – Araignées, synécologie, cladiaie, cariçaie, aulnaie, chênaie-frênaie, zone refuge, canopée.

Spiders and habitat management : the case of the Réserve naturelle nationale du Marais de Lavours (Ain)

Abstract. – This article summarises spider studies on the marais de Lavours national nature reserve from the early inventory of 1986 to the present. The principal findings are reiterated and presented in such a way as to contribute to the management of this protected site. The relation to management of different habitat types, a constant preoccupation of successive studies, is underlined. In this way, the important role of dense *Cladium* beds in spider populations is demonstrated and an explanation for this is given. The utility of refuge areas during management operations which temporarily modify the vegetational structure is elucidated. The impact of two methods of managing *Carex elata* stands is studied and the validity of proposed management by controlled burning is evaluated. Spider populations in various habitat-types within the marsh, notably woodland, are listed and analysed. The importance of considering the tree canopy and hollow trees is indicated. Finally, the general richness of the spider fauna of the site is illustrated by an up-to-date list of the species found at Lavours.

Keywords. – Spiders, synecology, *Cladium* beds, *Carex* beds, alder carr, oak/ash forest, refuge areas, tree canopy.

INTRODUCTION

Les araignées forment l'un des groupes zoologiques les plus importants des biocénoses terrestres. Présentes dans tous les milieux, elles se distinguent tant par leur abondance, avec jusqu'à 200 individus/m² dans certains endroits, que par leur richesse spécifique, avec plus de 1 700 espèces en France métropolitaine et plus de 100 espèces dans un même habitat favorable. Ces arthropodes présentent une grande diversité dans leur écologie, avec des taxons ubiquistes et de nombreux autres très exigeants pour des facteurs écologiques fondamentaux comme l'humidité de l'air, les caractéristiques de la surface du sol ou la structure de la végétation. Ce sont, par ailleurs, des prédateurs généralistes, ce qui les associe davantage aux caractéristiques physiques du milieu que beaucoup d'autres groupes animaux, même parmi les invertébrés.

Pour ces raisons, les araignées sont, depuis une quinzaine d'années et maintenant de plus en plus, prises en compte dans la conservation des milieux naturels, l'évaluation des sites et leur gestion : ainsi des inventaires ont-ils été réalisés dans un bon nombre d'espaces gérés et une liste d'araignées à enjeu a été établie pour la Stratégie nationale de Création d'Aires Protégées.

Ce n'était pas le cas en 1984, lors de la création de la Réserve naturelle nationale du Marais de Lavours. Cependant, et sans doute en relation avec la genèse originale de cette aire protégée, le responsable de la réserve et les scientifiques des universités de Grenoble et Chambéry associés à sa création ont, dès le début, affiché un intérêt marqué pour la prise en compte des arthropodes de ce site. C'est ainsi qu'une vaste étude de terrain portant sur un grand nombre de groupes d'insectes et sur les araignées fut initiée en 1986. Menée, de 1986 à 1989, par le laboratoire d'Ecologie Terrestre et Appliquée de l'université de Clermont-Ferrand II (O. Villepoux pour la partie « araignées »), cette étude, portant sur la plupart des habitats de la partie principale de la réserve naturelle (« réserve nord »), posa les bases d'une connaissance approfondie des insectes et des araignées de Lavours.

Par la suite, les inventaires spécifiques d'insectes se poursuivant indépendamment, plusieurs phases successives d'études des araignées ont été réalisées par l'un d'entre-nous (O. Villepoux) pour compléter la connaissance du peuplement et appréhender certains aspects synécologiques en lien avec la gestion. Enfin, une dernière période d'étude, focalisée sur les cariçaias et sur les boisements, conduite principalement par l'une de nous (A. Michaud), vient de se terminer.

Dans une aire protégée, l'étude d'un groupe zoologique comme les araignées apporte des informations selon de multiples angles de vue. Tout d'abord, il y a la valeur intrinsèque du peuplement des araignées du site, avec le nombre d'espèces présentes (et sa « richesse » rapportée au nombre d'espèces de France, de la région biogéographique ou du département) ainsi que l'existence plus ou moins forte d'espèces à enjeu (espèces rares, spécifiques d'un habitat, en danger, à la biologie remarquable, citées sur des listes d'espèces protégées ou d'espèces déterminantes,...). On s'intéresse également à l'abondance des individus et leur biomasse, l'équilibre de leur diversité et leur poids fonctionnel dans l'écosystème. Le gestionnaire perçoit ainsi l'importance que représente cette réserve pour ce groupe taxinomique. Ensuite, la connaissance se portera sur les différents habitats du site et les caractéristiques des peuplements propres à ces écosystèmes. Cela fournit au gestionnaire une hiérarchie des habitats de la réserve, soulignant les « cœurs de biodiversité » pour ce groupe, et une vision des similitudes entre les milieux qui permet la mise en évidence de complémentarités et de corridors au sein du site. Un approfondissement de ces études permettra de désigner des espèces indicatrices, caractéristiques d'un habitat ou du niveau d'un facteur écologique sur le site, et des espèces « parapluie » dont la présence signale celle d'un ensemble d'autres espèces « associées » (du même groupe taxinomique ou d'autres). Par ailleurs, l'inventaire répété à moyen terme du peuplement de certaines zones permet de déceler des transformations, éventuellement encore faibles, du contexte écologique local.

Ces éléments, ainsi que l'analyse des éventuelles modifications du peuplement d'un milieu à la suite d'un acte de gestion (par une étude diachronique ou synchronique), guideront le conservateur pour suivre l'impact de ses interventions sur le niveau de certains paramètres écologiques, pour mesurer l'effet de perturbations survenues sur un habitat mais également pour prévoir l'impact « collatéral », sur le groupe étudié, d'une mesure de gestion destinée à favoriser des espèces d'un autre groupe (la gestion impliquant forcément de faire des choix).

Les études menées par les auteurs sur les araignées de la réserve naturelle ont abordé ces différents thèmes de la connaissance aranéologique. Nous en montrerons les apports, tant pour la conservation de la nature dans la réserve que sur un plan plus général, en les détaillant selon trois périodes chronologiques successives.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude d'un peuplement d'araignées se fait par un échantillonnage basé sur des méthodes de capture, la détermination précise par simple observation sur le terrain étant généralement impossible. Les diverses méthodes de capture vont, de fait, sélectionner ou favoriser l'obtention de certaines guildes d'espèces au détriment d'autres : par exemple, les araignées vivant essentiellement dans les hautes herbes ou les araignées épigées. Chaque méthode a aussi un rendement (nombre d'individus, ou d'adultes, obtenus par heure de présence du récolteur) qui lui est propre et une plus ou moins grande aptitude à la quantification. Dans une étude, on utilise en général plusieurs modes de capture, choisis en fonction des critères précités.

Lors de la phase d'étude 1986 – 1989, l'accent fut mis sur l'inventaire des guildes épigées et occupant la partie basse de la végétation herbacée d'où l'utilisation principale de pièges Barber (Carte 1). Ce sont des pots enterrés cylindriques de 10 cm de diamètre et 8 cm de profondeur, emplis à mi-hauteur par de l'eau additionnée d'un liquide conservateur, mélange alcool-glycérine les premières années puis éthylène-glycol par la suite, et d'une dizaine de gouttes de détergent. Des pièges à émergences (BRUNHES, 1981) ainsi que des «cuvettes jaunes» (ou pièges colorés) placés en hauteur dans la végétation herbacée fournirent également des araignées. Les autres composantes du peuplement furent appréhendées par des fauchages au filet, des battages d'arbustes sur parapluie japonais et un peu de chasse à vue.

En 1995, seuls des pièges Barber, à éthylène-glycol, ont été utilisés.

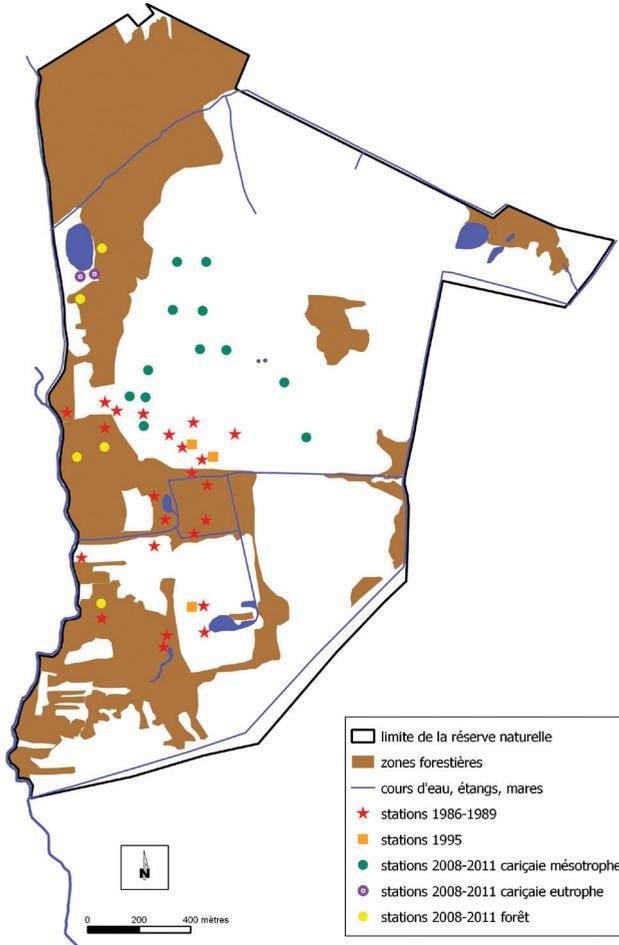
Pour la phase d'étude 2008-2011, les araignées ont été échantillonnées par des pièges Barber et des fauchages au filet fauchoir. De plus, des pièges à émergences spécifiques ont été installés sur des cavités de quelques vieux arbres. Des tentes Malaise, ainsi que des pièges à interception mis en place en forêt, ont également permis de capturer des araignées.

Chaque année, les pièges ont fonctionné durant toute la « belle saison », c'est-à-dire entre la fin des inondations de printemps et le début de l'automne, soit généralement de mi-mai à mi-octobre. Les pièges ont été relevés chaque semaine, plus rarement avec un intervalle de quinze jours. Il faut remarquer que, certaines années, des inondations tardives de printemps ont pu perturber le fonctionnement de pièges au sol pendant quelques semaines.

Enfin, entre ces principales phases d'étude, des captures épisodiques par chasse à vue, fauchage au filet, pause brève de pièges Barber ont contribué à la connaissance de l'aranéofaune de la réserve.

Les déterminations des spécimens collectés, conservés dans l'alcool éthylique à 70 %, sont réalisées par observation à la loupe binoculaire (x7 à x60). Dans une grande majorité des cas, seuls les individus adultes sont déterminables au niveau spécifique. Ces identifications se sont basées sur quelques ouvrages généraux (SIMON, 1914-1937 ; LOCKETT & MILLIDGE, 1951, 1974 ; ROBERTS, 1985, 1987, 1999), une multitude de tirés à part et la collection de référence des auteurs. Parfois, la comparaison avec des types du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris ou d'instituts étrangers fut nécessaire.

Enfin, pour les années les plus récentes, la consultation de sites Internet comme « Spiders of Europe » de l'université de Bern ou des sites spécialisés sur la famille des salticides de Proszynski, de Metzner ou de Montardi a été mise à profit. Pour les espèces présentes à Lavours, les noms scientifiques complets sont donnés dans la liste récapitulative placée en fin d'article.



Carte 1. Localisation des prélèvements.

Les analyses statistiques ont, pour les premières études, suivi LEGENDRE & LEGENDRE (1979). Les calculs ont été faits par l'un des auteurs (O. Villepoux) ou à l'aide du logiciel Statgraphics+ et du module complémentaire Unistat. Pour la dernière phase d'étude, le logiciel EstimateS et le logiciel «R» (avec librairie ade4) ont été utilisés.

Phase d'étude 1986 – 1989

Cette étude initiale avait pour but de fournir au gestionnaire de la réserve les premières informations sur l'importance du peuplement d'araignées du marais et la façon dont il se distribuait dans les différents habitats.

La réserve est constituée de deux parties distinctes, nettement séparées. La partie dite « réserve nord » est de loin la plus vaste, avec 420 ha ; elle englobe la partie tourbière du « marais ». La « réserve sud », quant à elle, est constituée principalement par une phragmitaie semi-aquatique, uniforme et inondée la plupart du temps. Les préoccupations de gestion portant essentiellement sur la réserve nord, c'est cette partie seule qui fut concernée par les études aranéologiques.

La réserve nord offre un ensemble de milieux humides, tant herbacés que forestiers, réalisant un gradient selon l'hydrologie et la nature, à dominante minérale ou organique, du sol : cladiaie dense sur tourbe, phragmitaie terrestre à carex, cariçaie mésotrophe à *Carex elata*, cariçaie eutrophe à *Carex acuta*, clairières à hautes herbes dans la chênaie-frênaie, aulnaie marécageuse, chênaie-frênaie. Pour une description précise des milieux du marais de Lavours à cette époque, on se référera à AIN & PAUTOU (1969) et à MAJCHRZAC & MANNEVILLE (1987). Ces différents milieux ont été échantillonnés durant les quatre années en mettant en œuvre diverses méthodes (cf. *supra*). Les intensités de piégeages et prospections ont été variables selon les milieux et les années. Des précisions sur ces échantillonnages sont données dans BRUNHES & VILLEPOUX (1987, 1988).

L'ensemble de ces protocoles a conduit à un effort total d'échantillonnage globalement homogène sur les différents habitats pour ce qui concerne l'aranéofaune épigée et des différentes strates herbacées. Les faunes arboricoles ont été un peu moins bien prises en compte, et même ignorées en ce qui concerne celles des troncs, des branches hautes et de la canopée.

• Importance globale du peuplement aranéologique du marais

Ces premières investigations ont permis de récolter 5 709 individus (dont 3 358 adultes). Cela montre une abondance globale que l'on peut estimer bonne, au regard de l'effort d'échantillonnage. Cela permet surtout d'indiquer, pour ce premier inventaire, la présence de 177 espèces. Si l'on considère que les investigations se sont surtout concentrées sur les araignées épigées et de la strate inférieure de la végétation herbacée, et en comparant à des inventaires similaires, ce nombre suggère une richesse spécifique élevée. On peut remarquer que c'est plus d'un dixième des espèces de France métropolitaine. Il faut également souligner qu'un premier inventaire sur un groupe d'invertébrés aux très nombreux taxons et avec un échantillonnage tout de même modéré, est toujours loin d'avoir recruté l'ensemble des espèces présentes.



Photo 1. *Pirata latitans*
(cliché Pierre Oger).

En outre, cette première liste montre une richesse particulièrement forte pour la famille des *Lycosidae*. Certes, cette famille est toujours bien représentée dans la faune épigée d'un site mais, à Lavours, le nombre d'espèces est particulièrement élevé. Vingt espèces y sont recensées, dont certaines peu communes, et, pour l'un des genres, le genre *Pirata* (éclaté en *Pirata* et *Piratula* dans la nomenclature de 2013), toutes les espèces de France (sept espèces) sont présentes sauf une (*Pirata uliginosus* (Thorell, 1856)) qui est une rare espèce inféodée aux tourbières à sphaignes (Photo 1).

Il est aussi intéressant de constater que le peuplement de cette zone de marais comporte des araignées à préférences hygrophiles et/ou sciaphiles, de répartition

biogéographique généralement septentrionale, mais aussi des araignées nettement photophiles et xéro-thermophiles, de répartition méridionale, ce qui est beaucoup plus surprenant. Nous verrons plus loin une explication à ce fait mais il est évident que cette juxtaposition sur le marais de deux aranéofaunes aux exigences écologiques opposées concourt à la richesse spécifique du site.

• **Valeur du peuplement aranéologique**

Non seulement le nombre d'espèces est élevé mais ce peuplement comporte des taxons d'une grande valeur patrimoniale de par leur rareté au plan national (pour des renseignements sur les citations récentes des espèces de France, on consultera LE PÉRU, 2007). Une espèce nouvelle pour la science a même été trouvée pour la première fois au marais de Lavours : *Trebacosa brunhesi*. Sa seule proche parente occupe la côte est de l'Amérique du nord (VILLEPOUX, 2007).

D'autres araignées y étaient capturées pour la première fois en France : *Walckenaeria alticeps*, *Maro minutus*, *Centromerus semiater*, *Ceraticelus sibiricus*, *Larinia bonneti* (pour cette espèce, voir MURPHY *et al.*, 2008), *Talavera cf monticola*, *Robertus insignis*. D'autres taxons n'avaient été cités de France qu'une ou deux fois auparavant (*Entelecara omissa*, *Peponocranium orbiculatum*, *Liocranoeca striata*, *Neon valentulus*) ou cités seulement de quelques sites et souvent pas revus depuis au moins trente ans (*Xysticus lineatus*, *Trachelas minor*, *Enoplognatha caricis*, *Tetragnatha nigrita* (Photo 2), *Mendoza canestrinii* (Photo 3), *Agyneta simplicitarsis*, *Allomengea vidua*, *Trochosa spinipalpis*, *Neottiura suaveolens*).



Photo 2. *Tetragnatha nigrita*
(cliché Pierre Oger).

Photo 3. *Mendoza canestrinii*
(cliché Christian Roy).



Par ailleurs plusieurs espèces étaient en position de limite d'aire de répartition pour l'Europe occidentale : *Hypomma fulvum*, *Enoplognatha caricis*, *Trochosa spinipalpis*, *Robertus insignis*, *Centromerus semiater*, *Maro minutus*, *Entelecara omissa*, *Walckenaeria alticeps* en limite vers le sud, *Mendoza canestrinii*, *Pardosa prativaga scoparia* en limite vers le nord. Enfin, la réserve naturelle fut la première localisation d'*Arctosa fulvolineata* (Photo 4) qui ne soit pas littorale et haline. Ainsi, la forte valeur patrimoniale



Photo 4. *Arctosa fulvolineata*
(cliché Christian Roy).

du peuplement aranéologique de la réserve était-elle démontrée. La découverte d'une espèce nouvelle pour le monde est exceptionnelle pour les araignées d'Europe occidentale. Les sept espèces nouvelles pour la France, les quatre espèces très rares, les neuf espèces rares et aussi un bon nombre d'espèces peu communes confèrent un statut majeur au peuplement de ce site. Il était, par conséquent, nécessaire de faire de ce groupe d'arthropodes un enjeu essentiel pour la gestion de la réserve naturelle.

• Peuplements des différents habitats

Assuré de la valeur globale du peuplement, il était nécessaire de savoir comment les espèces se répartissaient au sein du marais. La conservation des arthropodes passe obligatoirement par la gestion des milieux, et la mise en évidence des « cœurs de biodiversité » d'un groupe taxonomique est une étape-clé pour les choix de gestion. Or, ces milieux de richesse maximale peuvent être différents d'un groupe à un autre et notamment entre la faune et la flore.

À partir des échantillonnages par milieux, il est possible d'estimer, pour chacun, la richesse du peuplement mais aussi son originalité en considérant les araignées qui en sont exclusives ou subexclusives (c'est-à-dire qui n'ont été capturées que dans cet habitat ou qui s'y trouvent majoritairement en n'étant également présentes que dans un seul autre habitat et de façon minoritaire).

Le tableau I indique ces résultats pour les sept habitats principaux de la « réserve nord ». Il est aussi possible de regarder la répartition des araignées les plus abondamment capturées et de constituer des groupes caractéristiques d'un ou de plusieurs biotopes (Figure 1).

	Total espèces	Espèces exclusives	Espèces subexclusives
Cladiaie	99	31	4
Phragmitaie	67	0	1
Cariçaie eutrophe	70	5	3
Clairières	53	5	1
Aulnaie	71	15	1
Chênaie-frênaie	34	12	0

Tableau I. Richesse spécifique et originalité des habitats.



CLD : cladiaie ; PHR : phragmitaie ; CME : cariçaie mésotrophe ; CEU : cariçaie eutrophe ; CLR : clairières ; AUL : aulnaie ; CHF : chèneia-frêneia.

Figure 1. Répartition des araignées les plus abondantes selon les habitats et groupes caractéristiques.

Le tableau I montre la place prépondérante qu'occupe la cladiaie pour les araignées du marais. Cet habitat est de loin le plus riche, avec 99 espèces présentes sur les 177 inventoriées, mais aussi le plus particulier, avec nettement plus d'espèces exclusives et subexclusives qu'ailleurs. On a donc là un cœur de biodiversité majeur que le gestionnaire devra mettre au premier plan dans ses enjeux. En regardant la figure 1, le premier groupe caractéristique identifié souligne aussi la position privilégiée de la cladiaie : c'est l'unique milieu à avoir un groupe qui lui est spécifique (*Ceraticelus sibiricus* et *Trachelas minor* en sont subexclusives).

Le grand nombre d'espèces d'araignées vivant dans la cladiaie surprend et contraste violemment avec la très faible diversité de la végétation de cet écosystème, essentiellement constituée de plants de *Cladium mariscus* avec *Molinia coerulea* et quelques pieds très

minoritaires d'un petit nombre d'espèces comme *Carex elata* ou *Schoenus nigricans*. Par ailleurs, on est frappé par la coexistence, dans ce biotope, d'araignées aux exigences écologiques très différentes (VILLEPOUX, 1993a) : à côté d'espèces hygrophiles-sciaphiles prospèrent des hygrophiles-photophiles mais aussi des araignées de milieu chaud et sec. Cette particularité, ainsi que celle concernant des origines faunistiques multiples, avait déjà été mise en évidence à propos du peuplement global (VILLEPOUX, 1990).

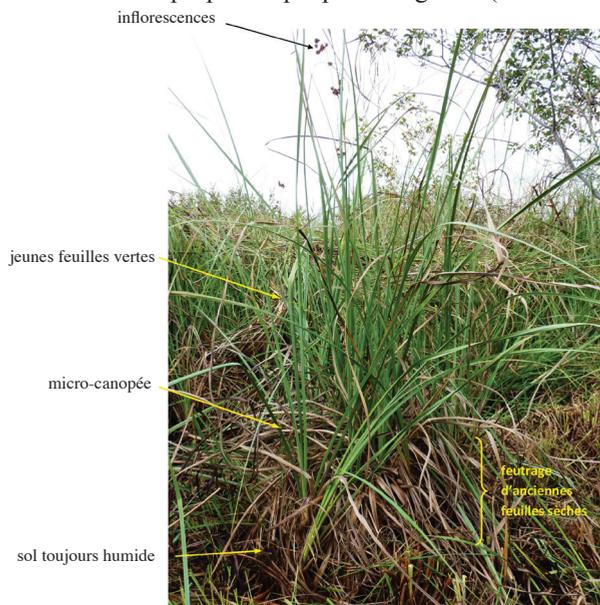


Figure 2. Schéma de la structure végétale de la cladiaie dense sur tourbe.

Cette multiplicité s'exprime donc principalement dans la cladiaie. Une hypothèse permet d'expliquer à la fois cette richesse et cette juxtaposition de préférences écologiques (VILLEPOUX, 1993a) : la structure végétale très particulière qui se crée lors du plein développement d'une cladiaie sur tourbe offre une superposition de plusieurs micro-habitats aux caractéristiques écologiques fort différentes. Cela est dû principalement à la présence, à une certaine hauteur dans la végétation, d'une « mini-canopée » constituée par l'intrication des feuilles sèches des années précédentes des plants de *Cladium* contigus. La nature même de cette couche la rend isolante thermiquement tout en faisant obstacle au vent et à la lumière. Par ailleurs, la cladiaie sur tourbe pousse sur un sol imbibé par l'eau froide d'une nappe phréatique dont le battement est très faible, variant entre la surface et 20 cm de profondeur seulement (VILLEPOUX, 1999). Alors, sur une même surface, se succèdent verticalement plusieurs micro-habitats aux conditions d'hygrométrie, de température, de luminosité, de stabilité et de support très variées. Ils s'échelonnent depuis le sol et sa litière, frais, humides, sombres, constants, au haut des tiges soumis à la lumière, l'assèchement, les variations de température avec des maxima importants (Figure 2).

Un second milieu se distingue pour la richesse spécifique et l'originalité (Tableau I). C'est, cette fois, un habitat forestier : l'aulnaie marécageuse. Il s'y trouve 71 araignées dont 15 exclusives et une subexclusive. Pour les espèces les plus abondantes, la figure 1 n'indique pas de groupe caractéristique uniquement pour ce biotope mais certains groupes soulignent les affinités entre le peuplement de l'aulnaie et celui des zones herbacées humides. Il y a, en particulier, des araignées que l'on ne trouve pratiquement qu'en aulnaie et en cladiaie. L'aulnaie doit donc être considérée comme un second cœur de biodiversité

du marais. C'est important à prendre en compte car, jusqu'alors, on considérait que la valeur de la réserve était uniquement due aux milieux ouverts.

• Variations quantitatives du peuplement et événements « perturbateurs » dans le marais

La comparaison des résultats de 1986 et de 1989 pour les peuplements épigés, échantillonnés par les pièges Barber, des trois milieux herbacés les plus humides du marais fait apparaître des variations importantes dans les effectifs des espèces les plus abondantes (VILLEPOUX, 1993a). Parmi les treize espèces analysées, certaines ont vu leurs effectifs augmenter tandis que pour d'autres ils ont diminué, et cela souvent de façon drastique. Mais, ces variations ne se sont pas produites toujours dans le même sens dans les trois habitats étudiés. Les espèces dominantes du peuplement épigé de chaque biotope ont donc changé entre ces deux années.

Après avoir écarté, comme causes possibles, la compétition entre espèces proches, les biais d'échantillonnage et un éventuel impact d'interventions humaines, l'hypothèse la plus plausible est liée au fonctionnement même du marais de Lavours. Ce site est, de par sa localisation, soumis, certaines années, à de très fortes inondations, principalement au printemps. Ces montées d'eaux brusques envahissent une grande surface dans le marais, affectant les milieux de façon diverse du fait des irrégularités topographiques du marais. Lors d'un tel épisode, les populations des différentes espèces épigées sont en partie décimées et un nombre aléatoire de survivants en assure la pérennité. Cet impact aléatoire selon les espèces mais aussi selon les endroits et donc selon les milieux, est la cause des modifications d'abondance qui peuvent apparaître, d'une année à l'autre, dans les peuplements aranéologiques épigés et des strates basses de la végétation.

Cela constitue une contrainte supplémentaire pour la préservation de milieux riches et diversifiés en araignées mais également en arthropodes. La présence d'un même habitat dans plusieurs zones distinctes de la réserve sera un gage de maintien de la biodiversité maximale malgré ces perturbations inévitables.

• Relation entre les habitats et les espèces d'une famille indicatrice : les *Lycosidae*

La famille des *Lycosidae*, appelées familièrement « araignées lous », est une des familles majeures des peuplements épigés, tant en nombre d'espèces qu'en nombre d'individus. C'est une famille très homogène au plan morphologique, biologique, éthologique. Ses espèces ont, par contre, des préférences et amplitudes écologiques très diverses, ce qui en fait une famille particulièrement intéressante en bioindication. Notons toutefois qu'elle ne comporte que très peu d'espèces strictement forestières.

À partir des données regroupées de 1986 à 1989, obtenues par les pièges Barber (ce qui est cohérent pour ces araignées à la vie pratiquement entièrement épigée), il a été mis en évidence les relations espèces-habitats pour les douze taxons les plus abondants. Les milieux retenus sont ceux cités précédemment mais en séparant, pour plus de précision, la cariçaie mésotrophe selon ses deux faciès présents (cariçaie mésotrophe haute et basse) ce qui conduit à huit habitats. Une analyse factorielle des correspondances sur les effectifs normalisés a ordonné les douze lycosidés et les huit habitats (VILLEPOUX, 1993b). Les trois premiers axes factoriels expliquent 89 % de la variance totale. La figure 3 montre le groupement des espèces et des habitats dans le plan (1,2). L'axe 1 sépare les milieux ouverts des milieux forestiers mais traduit également un gradient dans la profondeur et l'amplitude du battement de la nappe phréatique (nappe proche de la surface et battement

faible à droite de l'axe, battement de plus en plus important vers la gauche) ; l'axe 2 sépare la cladiaie des autres milieux herbacés. L'axe 3 (non représenté) exprime 12 % de la variance totale et fait la distinction entre les deux faciès de la cariçaie mésotrophe.

Dans cette ordination uniquement basée sur les abondances de douze araignées, on retrouve bien la séparation des différents habitats ainsi que les gradients écologiques qui les relient. L'originalité de la cladiaie est, même ainsi, bien mise en évidence. La seule lycoside présente strictement forestière, *Piratula hygrophilus*, est naturellement associée à la chênaie-frênaie mais surtout à l'aulnaie car elle est hygrophile. *Pardosa amentata*, supportant de fortes variations d'humidité du sol, se rattache aux clairières et à la cariçaie eutrophe, où l'on trouve d'ailleurs quelques bouquets de saules. On retrouve, bien sûr, les espèces du groupe caractéristique de la cladiaie autour de son « point-représentation » dans l'espace factoriel. La dominance d'autres espèces discrimine les autres habitats herbacés.

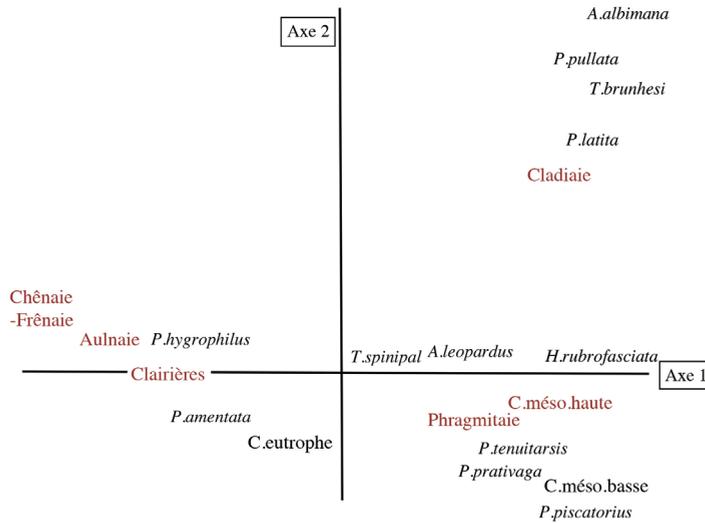


Figure 3. Plan (1 – 2) de l'analyse factorielle des correspondances entre les douze espèces de *Lycosidae* les plus abondantes et les principaux habitats du marais de Lavours. (Pour les espèces, le nom de genre est réduit à son initiale ; pour les habitats, C signifie cariçaie).

Cette ordination montre que les espèces les plus abondantes représentant cette famille dans la réserve peuvent servir à définir des groupes-indicateurs des différents habitats. Ce sont des espèces faciles à capturer de façon standardisée avec les pièges Barber et assez faciles à identifier dans un contexte spécifique connu (cependant, sur des adultes seulement et avec une loupe). Le suivi de leurs effectifs dans un milieu (en moyenne sur quelques années) offre ainsi un outil pour diagnostiquer des modifications, même assez légères, des principaux facteurs abiotiques.

Phase d'étude de 1995

Une partie du marais subissant une dynamique invasive des milieux herbacés par des ligneux (aulnes, bourdaines, saules), il a été mis en place, en 1991, une gestion combinant pacage par des bovins et fauchage-broyage mécanique. Une portion de cette zone gérée étant occupée par une cladiaie dense, de grande importance pour les araignées et plus généralement pour les invertébrés, il est apparu essentiel d'analyser l'impact de cette gestion sur ces peuplements. Les araignées épigées, bien connues pour ce biotope grâce aux études précédentes, ont été choisies comme indicateur.

La gestion de ce territoire ayant débuté quelques années plus tôt, l'analyse des modifications éventuelles du peuplement aranéologique s'est basée sur une comparaison synchronique, en 1995, de deux zones de cladiaies denses qui étaient dans un contexte similaire et dans un état de végétation identique avant que la gestion ne modifie l'une d'elles. Par ailleurs, au sein de la cladiaie gérée, une placette carrée de 20 mètres de côté fut mise en défens dès le début. Enfin, un suivi de la végétation de la partie en gestion avait été organisé avec un état zéro en 1991, avant toute action, ce qui a permis une comparaison entre les modifications de la végétation et celles de l'aranéofaune. La cladiaie gérée avait été fauchée et broyée sans exportation une fois au début puis pacagée par des bovins Highland Cattle, à l'année, pendant quatre ans.

L'échantillonnage du peuplement épigé des araignées des trois zones (cladiaie gérée, parcelle de cladiaie en défens, cladiaie témoin) s'est fait par pièges Barber, en nombre égal dans chacune d'entre elles et fonctionnant de mi-mai à fin août (VILLEPOUX, 1998). Cette partie du marais n'a pas subi d'inondations perturbatrices cette année-là.

Pour la végétation, les modifications de la cladiaie gérée sont très faibles, tant du point de vue des plantes présentes que de leurs effectifs ou même du nombre de points-contacts dans les relevés sur transects. On constate une très faible diminution du cladium et une régression légèrement plus marquée de la molinie et du schoin. Globalement, la flore n'a pas changé en composition et abondance mais, bien sûr, sa structure s'est fortement modifiée par la disparition des parties moyennes et hautes des végétaux, avec toutes les conséquences que cela a sur les micro-habitats d'une cladiaie dense.

Il en est bien autrement pour les araignées épigées. Par rapport aux résultats de la cladiaie témoin intacte, le peuplement de la cladiaie gérée montre des changements importants, tant qualitatifs que quantitatifs. De multiples espèces ont des niveaux d'effectifs nettement différents entre ces deux cladiaies, en étant plus abondantes soit dans l'une soit dans l'autre. Plus encore, des araignées ont disparu de la partie gérée tandis que d'autres y sont maintenant présentes (deux d'entre elles sont même nouvelles pour l'inventaire du marais). Les graphiques de la figure 4 représentent ces différences : les espèces mieux représentées en cladiaie intacte sont regroupées dans le diagramme de gauche alors que celles plus abondantes en cladiaie gérée sont dans le diagramme de droite.

Au-delà du constat de ces changements, il est instructif de voir pour quelles espèces d'araignées ils surviennent. En s'appuyant sur l'inventaire précédent, nous classerons ces espèces en cinq catégories de spécificité envers l'habitat cladiaie et les autres biotopes humides, en allant des araignées exclusives de la cladiaie (niveau 4) jusqu'aux araignées communes prairiales ou des endroits perturbés (niveau 0). On constate que la plupart des espèces mieux représentées en cladiaie intacte sont des taxons de niveau 4 ou 3, les plus spécifiques de la cladiaie, alors que celles qui sont mieux représentées en cladiaie gérée sont de niveau 1 ou 0, c'est-à-dire peu spécifiques. De plus, les nouvelles araignées apparues dans la zone gérée sont de niveau 0. Tout ceci indique nettement une banalisation, donc un appauvrissement patrimonial, du milieu à la suite de cette gestion.

Quant à la parcelle en défens, il est très intéressant de noter que les modifications qui ont affecté la cladiaie gérée qui l'entoure ne s'y sont que modérément exprimées (figure 4). Des espèces de niveau 4 y sont même plus abondantes que dans la cladiaie intacte, leurs individus des aires gérées périphériques trouvant ici un refuge. De même, aucune des espèces de niveau 0 n'a pénétré la zone en défens. Elle permet donc le maintien, localement, d'un peuplement suffisamment typique d'une cladiaie dense.

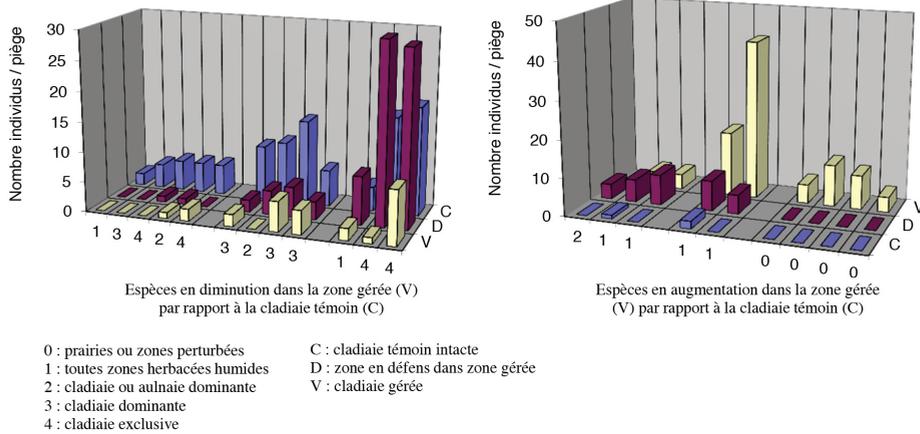


Figure 4. Variations d'abondance des espèces entre les trois zones de cladiaie en 1995.
 (Les chiffres de 0 à 4 indiquent les affinités écologiques des espèces à Lavours).

Enfin, il faut rappeler que cette analyse n'a porté que sur les araignées épigées, *a priori* les moins impactées par la gestion mise en œuvre. Les araignées vivant uniquement dans la strate moyenne ou la strate haute de la végétation avaient totalement disparu de la zone gérée. Des modifications néfastes similaires ont été constatées dans les zones de cladiaies gérées du site des lacs de Conzieu, dans l'Ain, lors d'une étude que les auteurs y ont réalisée (MICHAUD & VILLEPOUX, 2010).

Cette étude apporte plusieurs informations de portée plus générale quant à la gestion des milieux naturels. En premier, ce n'est pas parce que la composition de la flore d'un habitat n'a pas changé qu'il en est de même pour les peuplements d'invertébrés présents. Les changements dans certains d'entre eux peuvent être radicaux. Ainsi, toute gestion implique des choix entre les peuplements que l'on souhaite modifier et ceux qu'il faudrait perturber le moins possible. Des suivis pour les différentes sortes d'organismes vivants sont nécessaires. En second lieu, l'étude démontre l'effet conservatoire de l'existence d'une parcelle en défens, même de dimensions modestes, qui préserve l'essentiel des populations d'araignées et sert de refuge aux plus spécifiques. Ces zones sont des réservoirs d'où pourront s'étendre les populations sensibles lorsque le milieu environnant aura restauré sa capacité d'accueil. Il en découle une confirmation du bien-fondé d'une gestion en mosaïque des territoires, avec un maillage et une périodicité à ajuster à chaque cas. C'est tout particulièrement important lorsque de nécessaires opérations de « régulation » font, comme dans l'exemple exposé, des « dommages collatéraux ».

Phase d'étude 2008 – 2011

Cette troisième phase d'étude de l'aranéofaune du marais de Lavours répondait à deux préoccupations : évaluer l'impact de différents modes de gestion sur l'habitat herbacé dominant du marais et mieux connaître les peuplements d'habitats moins explorés lors des phases antérieures, avec toujours en parallèle l'idée de compléter la liste des araignées de la réserve.

Toujours confronté au problème de l'envahissement par les ligneux des espaces herbacés de la réserve, le gestionnaire a souhaité pouvoir choisir entre plusieurs méthodes d'intervention appliquées à un des habitats ouverts les plus représentés actuellement au

marais de Lavours : la cariçaie mésotrophe à *Carex elata*. Trois modes de gestion de ces cariçaies étaient envisagés dont il était important de connaître l'impact direct et comparé, tant sur la végétation que sur les peuplements d'invertébrés. Une vaste étude sur les « invertébrés des prairies à *Carex elata* » fut donc mise en place en 2008 et s'est poursuivie jusqu'en 2011. L'ordre des araignées, important pour sa place dans la biodiversité de la réserve et pour son niveau de connaissance antérieur, en fut une des composantes.

Un second type de cariçaie existe dans la réserve, mais de façon bien plus localisée : c'est la cariçaie eutrophe à hautes herbes. Elle n'avait pas fait l'objet d'inventaires depuis la première phase d'étude et une investigation complémentaire a été mise en œuvre en 2011 sur une zone occupée par cet habitat.

Parallèlement, les habitats boisés constituent une partie conséquente de la réserve qu'ils diversifient et enrichissent. Malgré l'indication de leur valeur patrimoniale (voir *supra*), leurs peuplements d'invertébrés n'avaient été que peu étudiés. Pour y remédier, un protocole d'inventaire, alliant plusieurs méthodes de capture, fut appliqué en 2009, 2010 et 2011 à certaines de ces zones, couvertes par l'aulnaie ou la chênaie-frênaie, afin d'en connaître mieux et d'en comparer les faunes. Outre cet inventaire global, un protocole annexe fut expérimenté en 2011 pour vérifier si les espèces vivant dans la canopée des arbres sont les mêmes que celles vivant dans les premiers mètres. Enfin, une attention particulière fut portée aux cavités présentes dans certains arbres de la chênaie-frênaie et aux invertébrés qui s'y développent.

Les travaux de cette période furent essentiellement réalisés par l'une d'entre nous (A. Michaud). Ajoutons que ces différentes études, principalement axées sur l'écologie, ont apporté aussi un certain nombre d'espèces nouvelles à la connaissance de l'aranéofaune du marais. Cela a contribué, avec les résultats de plusieurs courtes prospections effectuées épisodiquement entre les phases majeures d'études, à compléter la liste des araignées de la réserve.

• Araignées et modes de gestion de la cariçaie mésotrophe

Sur une vaste aire centrale de la « réserve nord » occupée par une cariçaie mésotrophe, trois parcelles contiguës furent délimitées début 2008 (Figure 5). Sur chacune devait être appliqué un mode de gestion particulier destiné à empêcher l'envahissement par les ligneux (aulnes, bourdaines, saules) : sur l'une (parcelle F), on pratique une fauche de fin d'été avec exportation des produits selon une périodicité de deux ans ; sur une seconde (parcelle P), la même fauche devait être complétée par le pacage de bovins, chaque année à la belle saison ; la dernière (parcelle B) est entretenue par un brûlage dirigé de fin d'hiver avec une périodicité de deux ans. Dans chaque parcelle il existe, depuis 1999, deux « témoins » carrés de 20 mètres de côté, où la cariçaie est en libre évolution et contient donc des ligneux ; ils ne représentent pas un état initial de la cariçaie à gérer. Précisons, de plus, que, du fait de la grande surface en jeu, les trois parcelles ne sont pas strictement identiques d'un point de vue de la végétation : la parcelle P comporte plus de phragmites et de joncs (*Juncus subnodulosus*), la parcelle B montre de nombreux petits pieds de saule cendré et des touradons de carex bien constitués, la parcelle F est très riche en jonc et de végétation plus rase que les deux autres, elle est aussi plus proche des cladiaies. Toutes ces parcelles ont été broyées un ou deux ans avant l'année zéro (2008).

L'aranéofaune des trois parcelles fut échantillonnée par pièges Barber et par fauchage standardisé au filet-fauchoir. Pour chaque parcelle, deux stations ont été définies dans la partie gérée et une station dans chaque carré témoin. Les stations sont restées les mêmes pendant toute la durée de l'étude (Tableau II).

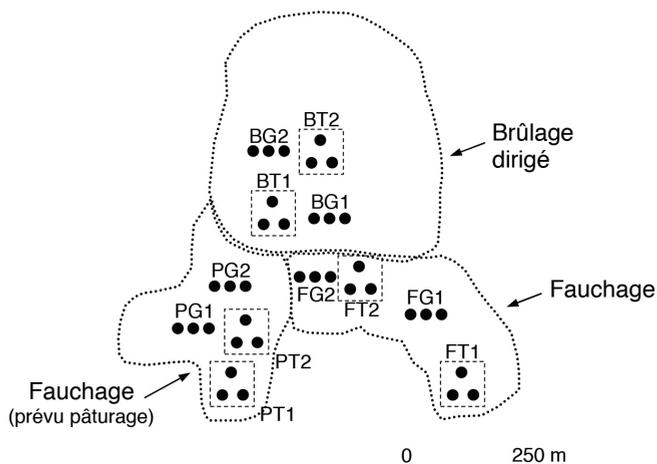


Figure 5. Organisation spatiale des trois parcelles de cariçaie à gérer et des stations d'échantillonnage.
(gestion prévue : B = brûlage, P = fauchage + pacage, F = fauchage ; G = station en zone gérée,
T = station en zone non-gérée).

En 2008, année « zéro », il n'y a eu aucune gestion et l'échantillonnage s'est déroulé sur une longue période de façon à avoir une bonne connaissance d'ensemble sur les peuplements des différentes parcelles et à pouvoir cibler pour les années suivantes une période d'échantillonnage plus courte, conduisant à une charge de travail plus supportable.

Cent-vingt-six espèces ont ainsi été contactées dont 76 avec les pièges et 63 à l'aide du filet-fauchoir. C'est un nombre plus important que celui obtenu lors des inventaires initiaux. Cela peut s'expliquer par un effort d'échantillonnage plus élevé (pour les pièges et surtout pour le fauchage) et par une surface de cariçaie mésotrophe plus étendue qu'en 1986 et plus hétérogène.

C'est d'ailleurs ce qui ressort de l'analyse de ces données par analyse factorielle des correspondances sur les espèces, tant pour le peuplement épigé et de la strate basse de végétation (données des Barber) que pour celui des strates moyennes et supérieures (données du fauchage). Comme on pouvait s'y attendre, il y a une différence nette entre les peuplements des zones en défens et ceux des parties à gérer, mais on trouve également une variation entre les trois parcelles et même entre les stations à gérer au sein des parcelles P et F. L'habitat « cariçaie mésotrophe » est, à cette échelle spatiale (parcelles de l'ordre de 10 ha), hétérogène selon le point de vue des araignées. Cette hétérogénéité s'explique par l'effet conjugué de la mini-topographie, de la nature variable du sol, de l'hydrologie superficielle et du développement plus ou moins agrégatif des plantes. Dès lors, il ne sera pas possible de comparer l'effet sur l'aranéofaune des divers modes de gestion entre eux mais seulement de mesurer l'impact de chacun de ces modes en se référant au peuplement initial de chaque parcelle (MICHAUD, 2008).

Milieu	2008	2009	2010	2011
Cariçaie mésotrophe zone B	3 Barber en G & 3 Barber en T (<i>début 04-début 08 & mi 09-début 10</i>) 1 FF par semaine (<i>comme pièges</i>)	3 Barber en G & 3 Barber en T (<i>fin 04-mi 05 & mi 06-début 07 & mi 09-début 10</i>) 1 FF par semaine (<i>mi 09-début 10</i>)	3 Barber en G & 3 Barber en T (<i>mi 04-fin 05 & mi 06-début 07 & mi 09-début 10</i>)	3 Barber en G & 3 Barber en T (<i>mi 04-fin 05 & mi 06-début 07 & mi 09-début 10</i>) 1 FF par semaine (<i>comme pièges</i>)
Cariçaie mésotrophe zone P	3 Barber en G & 3 Barber en T (<i>début 04-début 08 & mi 09-début 10</i>) 1 FF par semaine (<i>comme pièges</i>)	3 Barber en G & 3 Barber en T (<i>fin 04-mi 05 & mi 06-début 07 & mi 09-début 10</i>) 1 FF par semaine (<i>mi 09-début 10</i>)	3 Barber en G & 3 Barber en T (<i>mi 04-fin 05 & mi 06-début 07 & mi 09-début 10</i>)	3 Barber en G & 3 Barber en T (<i>mi 04-fin 05 & mi 06-début 07 & mi 09-début 10</i>) 1 FF par semaine (<i>comme pièges</i>)
Cariçaie mésotrophe zone F	3 Barber en G & 3 Barber en T (<i>début 04-début 08 & mi 09-début 10</i>) 1 FF par semaine (<i>comme pièges</i>)	3 Barber en G & 3 Barber en T (<i>fin 04-mi 05 & mi 06-début 07 & mi 09-début 10</i>) 1 FF par semaine (<i>mi 09-début 10</i>)		
Cariçaie eutrophe				2 x 1 Barber (05-07) 4 CA 1 tente Malaise (04-07 & 10)
Aulnaie		5 Barber (06 - 07) 3 CA sur l'année	3 Barber & 2 Barber (05-07 & 09) 4 CA sur l'année 1 tente Malaise (05 & 09) 6 PI (mi 05 - mi 09)	1 Barber & 1 Barber (05-06) 2 CA sur l'année Canopée : 1 PI & 1 PC (05-07 & 09)
Chênaie-frênaie		5 Barber (06 - 07) 3 CA sur l'année 1 tente Malaise (05 & 09)	3 Barber & 3 Barber (05-07 & 09) 4 CA sur l'année 1 tente Malaise (05 & 09) 6 PI (mi 05 - mi 09)	1 Barber & 1 Barber (05-06) 2 CA sur l'année Canopée : 3 PI & 2 PC (05-07 & 09) & 1 CA (le 25/06)

G : géré ; T : témoin ; FF : filet fauchoir ; CA : captures actives ; PI : piège à interception Polytrap ; PC : plateau coloré (les périodes d'activité sont indiquées par les n° des mois)

Tableau II. Modalités d'échantillonnage mises en place de 2008 à 2011.

En 2009, la gestion de ces parcelles a commencé avec le brûlage en février de la parcelle B et le fauchage avec exportation des parcelles F et P fin août. Malheureusement il n'a pas été possible d'instaurer le pâturage bovin prévu ensuite sur la parcelle P qui restera uniquement fauchée comme la F. De ce fait, pour des raisons matérielles mais aussi parce que la végétation y était finalement trop différente, la parcelle F sera exclue de l'étude et c'est la P qui représentera la modalité de gestion « fauche ». Ensuite, en appliquant le pas de deux ans, la parcelle B sera brûlée en février 2011 et la parcelle P sera fauchée début septembre 2011.

Pendant ces trois années d'expérimentation, l'échantillonnage de printemps et d'été s'est fait sur une période plus réduite qu'en 2008 : en 2009, il ne porte que sur deux fois trois semaines. Ce calendrier s'avérant trop réduit, en 2010 et 2011 le printemps sera échantillonné sur six semaines puis trois en été (Tableau II). Pour comparer les données sur les peuplements dans des conditions similaires (effort d'échantillonnage, cadrage sur

l'année), seules les semaines de piégeage communes aux quatre années ont été prises en compte. Les captures au filet seront étudiées à part, en séparant printemps-été et automne (MICHAUD, 2011a).

Bien qu'une étude fine, basée sur l'écologie des espèces impliquées, n'ait pas encore été menée à son terme, il ressort que, pour l'aranéofaune de la cariçaie mésotrophe, les deux modes de gestion appliqués (dans les conditions de cette expérimentation) n'ont pas d'impact notable, tant du point de vue de l'abondance des araignées que de leur richesse spécifique ou de la composition taxonomique des peuplements.

Les résultats du suivi à court terme montrent une rapide restauration des peuplements, aussi bien épigé que de la strate basse ou moyenne de la végétation. Après un feu dirigé hivernal, on observe un grand nombre d'espèces présentes dès le début du printemps et un retour à un peuplement typique dans la belle saison. Les caractéristiques d'un tel feu font qu'il est possible d'avoir une survie importante des araignées trouvant refuge dans les anfractuosités du sol gorgé d'eau. Par ailleurs, une recolonisation à partir des zones en défens (non brûlées) et des parcelles voisines est certaine. Enfin, la capacité de très nombreuses espèces à se déplacer par aéronautisme (*ballooning*), notamment au début du printemps, facilite une recolonisation à moyenne distance. La gestion par fauche de fin d'été est également peu impactante sur les peuplements d'araignées. Il y a, certes, une disparition des espèces inféodées à la strate herbacée moyenne ou haute à l'automne suivant la fauche. C'est essentiellement le cas des araignées à toile, surtout celles à maturité automnale. Mais là encore, la survie des individus au sol et la reconstitution rapide d'un couvert végétal notable au printemps suivant interviennent. Alliées aux divers modes de recolonisation de la parcelle par les araignées, elles expliquent la stabilité des peuplements observée en 2010 et 2011.

Le gestionnaire peut donc considérer qu'il a à sa disposition, pour contrer l'extension des ligneux, deux procédures bien définies qui respectent les peuplements d'araignées, et certainement, de la même façon, ceux d'un bon nombre d'invertébrés. Les résultats concernant le brûlage dirigé sont tout particulièrement innovants. Il sera cependant nécessaire de reprendre le suivi d'une telle gestion régulière au bout d'un certain laps de temps (de l'ordre de cinq ans) pour pouvoir repérer une éventuelle dérive lente de l'aranéofaune de ces parcelles sous l'influence d'une pression de sélection constante. Il faut aussi finir d'analyser les variations d'effectifs par espèces, entre 2008 et 2011, pour détecter, au sein d'un peuplement globalement stable, l'éventuel déclin de quelques araignées à forte valeur patrimoniale.

• La cariçaie eutrophe

Ce second type de cariçaie occupe, au marais de Lavours, des surfaces bien moindres que la précédente. Elle se caractérise par une végétation dense de hautes herbes (*Carex acuta*, *C. rostrata*, *C. acutiformis*, *Solidago gigantea*, *Phragmites australis*) sur un sol limoneux. Des saules peuvent s'y installer. Cet habitat n'avait pas montré un peuplement d'araignées particulièrement original lors des inventaires de la première phase. Il a semblé intéressant de le vérifier en réalisant un petit échantillonnage sur une autre zone occupée par cette cariçaie, différente de celle de 1989, sur la rive sud de l'étang des Rousses.

La partie la plus proche de l'étang est dominée par les carex et le phragmite alors que la plus éloignée est dominée par le solidage. L'échantillonnage s'est fait par pièges Barber et séances de captures actives, complétés par une tente Malaise (Tableau II).

Quatre-vingt-six espèces d'araignées ont été trouvées dans ce milieu dont six n'avaient pas encore été capturées dans la réserve. Il faut souligner que ces six araignées

ont été obtenues au moyen de la tente Malaise, ce qui rappelle bien que l'étude d'une aranéofaune nécessite des modes de capture multiples pour en cerner toutes les composantes. Sur ces six espèces, cinq sont des salticides qui vivent dans la strate moyenne ou haute de la végétation et qu'il est difficile d'obtenir par fauchage ou battage au milieu d'herbes hautes et denses. Le piégeage en hauteur par la tente Malaise a pu pallier cela.

Le peuplement de cette zone de cariçaie eutrophe se rapproche fortement de celui de la cariçaie mésotrophe et possède aussi un quart de ses espèces en commun avec les habitats boisés, ce qui avait été déjà souligné en 1989. Les espèces propres à la cariçaie à hautes herbes ne sont qu'au nombre de six, ce qui corrobore bien la faible originalité de son aranéofaune au sein du marais.

• Les araignées des milieux forestiers

Les deux principaux habitats boisés de la réserve, l'aulnaie marécageuse sur tourbe et la chênaie-frênaie sur limon, ont été échantillonnés en 2009, 2010 et 2011 pour mieux connaître et comparer leurs peuplements aranéologiques. Un pré-inventaire fut réalisé en 2009 en prenant une station dans chaque habitat forestier. En 2010, un échantillonnage plus complet a placé deux stations dans chaque forêt. En 2011, un échantillonnage complémentaire s'est fait sur les quatre stations (Tableau II). Enfin, des données supplémentaires sont issues de pièges entomologiques (MICHAUD, 2010, 2011b).

En outre, deux aspects particuliers de ces habitats boisés firent l'objet de premières investigations : les araignées vivant dans les cavités d'arbres et celles vivant dans la strate haute de la forêt, la canopée.

La pose en 2009 et 2010 de pièges à émergences adaptés sur six cavités d'arbres de la chênaie-frênaie a permis une première approche de cette part peu connue du peuplement aranéologique forestier.

En 2011, un travail conjoint avec des entomologistes a consisté à placer des pièges à interception et des plateaux colorés jaunes dans des arbres entre 10 et 15 m de hauteur (tableau II). Une séance de captures actives dans la canopée fut, en complément, organisée le 25 juin 2011 grâce à l'utilisation de techniques d'escalade.

Les données fournies par ces inventaires forestiers permettent de recenser, en tout, 144 espèces d'araignées. Les pressions d'échantillonnage ayant été assez similaires pour les deux types de forêts, il est possible de les comparer valablement sur certains traits du peuplement. On constate plusieurs différences qui distinguent l'aulnaie de la chênaie-frênaie. La richesse spécifique est un peu plus faible en aulnaie, surtout dans sa station la plus humide (100 espèces en aulnaie pour 114 en chênaie-frênaie). Le peuplement de l'aulnaie présente aussi plus d'hétérogénéité interstationnelle mais c'est à mettre en relation avec des différences de physionomie stationnelle plus marquées qu'en chênaie-frênaie. Chaque forêt montre une originalité notable puisque seulement 45 % des 144 espèces sont communes aux deux habitats. Du point de vue de la spécificité écologique des araignées présentes, c'est en aulnaie que l'on trouve le plus d'espèces hygrophiles, ce qui est bien en accord avec l'hydrologie de ce milieu. De même, l'aulnaie a plus d'espèces en commun avec la cariçaie mésotrophe, fait à rattacher avec une plus grande proximité de ces habitats sur le terrain mais aussi une plus grande similitude de leurs principaux facteurs abiotiques (et particulièrement avec les carrés « témoins » de la cariçaie). Par contre, les araignées typiquement forestières (et/ou sciaphiles) sont bien représentées dans les deux types de forêts mais en proportion plus grande dans la chênaie-frênaie.

Par rapport aux premiers inventaires, le nombre d'espèces trouvées dans les milieux

boisés est nettement plus important. Cela tient à un effort d'échantillonnage plus intense et surtout plus diversifié, avec des pièges à interception et des tentes Malaise. Cela peut aussi traduire une évolution des peuplements en 25 ans. Les analogies entre les peuplements de l'aulnaie et de la cariçaie étaient déjà soulignées. Le rôle de la chênaie-frênaie était certainement sous-estimé même si ses espèces ont une valeur patrimoniale moindre pour une réserve centrée sur un marais.

Une analyse plus fine de ces données, au niveau de l'autécologie et de la répartition géographique des espèces, reste à faire. Malgré cela, cette étude conforte amplement la notion de pôle de biodiversité pour les habitats forestiers de la Réserve naturelle nationale du marais de Lavours. A côté de l'aulnaie, l'intérêt de la forêt alluviale sur limon est souligné. Il sera utile d'étudier plus précisément l'hétérogénéité spatiale mise en évidence ici, notamment dans ses relations avec la physionomie du sous-bois, l'âge des arbres et l'importance des inondations.

Pour ce qui est plus spécifiquement de la canopée, il ressort de ces premières investigations que le peuplement des hautes strates de la végétation arborée se compose essentiellement d'espèces vivant aussi dans les strates plus basses. Pour un sous-ensemble du peuplement des strates basses, il y a donc des échanges verticaux avec la canopée. De tels déplacements seraient à étudier, en particulier d'un point de vue temporel et aussi quantitatif en fonction du stade de développement des individus.

Trente et une espèces ont été capturées en canopée. Les araignées tisseuses de toiles y sont dominantes, tant en nombre d'individus qu'en nombre d'espèces, puis viennent les araignées qui chassent en se déplaçant. Même si l'échantillonnage a été de faible ampleur, cela correspond à ce qui a été trouvé dans d'autres forêts d'Europe occidentale (MICHAUD, 2011b).

Il faudrait mener une étude avec un échantillonnage plus intense pour conforter l'existence de ces caractéristiques dans les divers faciès forestiers de la réserve naturelle. En effet, les déplacements vers la canopée d'une partie des araignées des strates basses de la végétation introduit un élément important pour la prise en compte de l'impact des perturbations naturelles comme des actions de gestion. Ainsi les inondations n'auront que peu d'effets sur cette partie du peuplement aranéologique ; un éclaircissement du sous-bois non plus.

Enfin, l'étude des cavités d'arbres est une pratique récente, encore très peu pratiquée en arachnologie. Cela implique un travail technique souvent difficile. Dans la réserve, une première approche sur six cavités a permis de trouver six espèces dont une (*Meta menardi*) est une araignée typiquement cavernicole. Des insectes intéressants ont également été récoltés dans ces pièges à émergences.

Cet aspect fort peu connu de la faune aranéologique pourrait être inventorié de façon plus étendue dans la réserve. Outre la découverte possible d'araignées rares, à la biologie très spécifique, ces investigations permettent d'affiner les connaissances concernant l'écologie d'autres espèces tolérant cette vie en cavité.

• Apports à l'inventaire général de la réserve

Ces différentes études ainsi que de petites prospections ponctuelles effectuées au fil de ces 25 années ont considérablement augmenté notre connaissance des araignées de la Réserve naturelle nationale du marais de Lavours.

Nous pouvons avancer aujourd'hui la présence dans cette réserve d'au moins 273 espèces d'araignées appartenant à 25 familles. Sept de ces espèces ne sont toutefois pas encore déterminées précisément au niveau spécifique. Cette liste est donnée en

annexe à la fin de l'article. Ce nombre d'espèces élevé traduit à la fois l'importance des investigations aranéologiques menées sur la partie nord de cette réserve et la diversité des milieux présents, leur état fonctionnel satisfaisant et la richesse de certains d'entre eux. Parmi ces araignées, l'une a été trouvée pour la première fois au monde, quelques-unes sont nouvelles pour la France ou l'ont été au moment de leur découverte à Lavours, un bon nombre sont très rares, rares ou peu communes. Toutefois, cet inventaire n'est pas exhaustif et reste à compléter.

CONCLUSION

Cette longue série de travaux fait de la Réserve naturelle nationale du Marais de Lavours une des réserves de France dont l'arachnofaune est la mieux connue. Les peuplements des principaux habitats présents y sont maintenant bien inventoriés. C'est ce qui a permis, par exemple, de souligner, pour la première fois, le grand intérêt de la cladiaie dense pour les arthropodes. Ces connaissances sont importantes pour la réserve elle-même mais constituent également un apport essentiel à l'arachnologie pour toute la région biogéographique concernée.

C'est aussi le seul espace protégé où les araignées ont servi à évaluer l'impact de mesures de gestion. Outre une application locale, des indications générales sur la conservation des habitats et les arthropodes en découlent, ce qui permet de conforter et de préciser certains principes généraux de gestion des sites comme l'intérêt des mosaïques, celui des aires de refuge ou du brûlage dirigé.

L'ample base de connaissances acquise permettra d'utiliser les araignées comme bioindicateurs dans le suivi de nouvelles interventions dans la réserve. Cependant, il serait nécessaire de compléter ces informations sur des points précis comme le peuplement des canopées, celui des cavités d'arbres ainsi que l'aranéofaune des clairières et des bordures d'étangs. Une actualisation de l'inventaire en cladiaie serait aussi souhaitable, avec le recul de vingt ans. Enfin, la « réserve sud » reste à explorer.

Remerciements. – L'initiation et le développement des travaux arachnologiques au marais de Lavours doivent énormément aux deux directeurs successifs de l'instance gestionnaire de la réserve, l'Entente Interdépartementale Rhône-Alpes pour la Démoustication. Qu'ils en soient vivement remerciés.

Les auteurs ont trouvé auprès des différents conservateurs de la réserve, et en particulier de celui en poste actuellement, Fabrice Darinot, aide, soutien, enthousiasme et échanges fructueux. La valeur des travaux présentés ici leur doit beaucoup. Nous leur adressons nos sincères remerciements.

Enfin, l'étude 2008-2011 sur la gestion de la cariçaie n'a pu se faire que grâce au soutien financier du Ministère de l'écologie, du développement durable, des transports et du logement ainsi que du Conseil Général de l'Ain.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AÏN G. & PAUTOU G., 1969. Étude écologique du marais de Lavours (Ain). *Documents pour la carte de végétation des Alpes*, VII : 27-62 +1 carte en coul.
- BRUNHES J., 1981. Caractéristiques et performances d'un piège à émergences destiné à l'étude des insectes à larves édaphiques. *L'Entomologiste*, 37(3) : 126-131.
- BRUNHES J. & VILLEPOUX O., 1987. *Les arthropodes du marais de Lavours, rapport 1987*. Univ. Blaise Pascal-Clermont-Ferrand et R.N.N. du marais de Lavours, 30 p.
- BRUNHES J. & VILLEPOUX O., 1988. *Les arthropodes du marais de Lavours, rapport 1988*. Univ. Blaise Pascal-Clermont-Ferrand et R.N.N. du marais de Lavours, 37 p.

- LEGENDRE L. & LEGENDRE P., 1979. *Écologie numérique*. Tome 2, Masson, Paris, 247 p.
- LE PÉRU B., 2007. Catalogue et répartition des araignées de France. *Revue Arachnologique*, 16 : 1-468.
- LOCKET G.H. & MILLIDGE A.F., 1951, 1953, 1974. *British spiders*, vol. I, II et III. The Ray Society, London, 310 p., 449 p. et 315 p.
- MAJCHRZAC Y. & MANNEVILLE O., 1987. Gestion des zones naturelles humides : méthodologie de suivi du pâturage par des bovins Highland Cattle dans la Réserve naturelle du marais de Lavours. *112^e congrès national des sociétés savantes, Lyon Sciences*, 1987 (3) : 113-125.
- MICHAUD A., 2008. *Impact de la gestion sur les peuplements invertébrés de la Réserve Naturelle du Marais de Lavours : État initial du peuplement aranéologique*. Mém. master 2 «E2B2». Univ. Claude Bernard-Lyon 1, 45 p.
- MICHAUD A., 2010. *Inventaire des araignées des forêts de la Réserve Naturelle du Marais de Lavours*. Rapport d'étude. R.N.N. du marais de Lavours, 30 p.
- MICHAUD A., 2011a. *Impact de la gestion sur les peuplements invertébrés de la Réserve Naturelle du Marais de Lavours : Suivi 2008 à 2011*. Rapport d'étude. R.N.N. du marais de Lavours, 29 p.
- MICHAUD A., 2011b. *Complément d'inventaire aranéologique de la Réserve Naturelle du Marais de Lavours : Forêt et bord d'un étang*. Rapport d'étude. R.N.N. du marais de Lavours, 19 p.
- MICHAUD A. & VILLEPOUX O., 2010. *Les araignées de la cladiaie des lacs de Conzieu*. Rapport d'étude. R.N.N. du Marais de Lavours – CEN Rhône-Alpes – C.G. de l'Ain, 50 p.
- MURPHY J., VILLEPOUX O. & CRUVEILLIER M., 2008. De araneis Galliae, II.1: *Larinia bonneti* Spassky, 1939 in France. *Revue arachnologique*, 17 (4) : 45-61.
- ROBERTS M.J., 1985, 1987. *The spiders of Great Britain and Ireland*. Vol 1, 2 et 3. E.J. Brill edit., Leiden, 229 p., 204 p. et 256 p.
- ROBERTS M.J., 1999. *Spinnengids*. Tirion Uitgevers BV, Baarn (Pays-Bas) : 397 p.
- SIMON E., 1914-1937. *Les Arachnides de France*. Tome VI, fasc. 1 à 5. Librairie encyclopédique Roret, Paris, 1298 p.
- VILLEPOUX O., 1990. Les araignées de la réserve naturelle du Marais de Lavours. *Bulletin de la Société européenne d'Arachnologie*, n°H.S.1 : 358-366.
- VILLEPOUX O., 1993a. Remarques sur la répartition des araignées dans un marais de plaine. *Bulletin de la Société neuchâteloise de Sciences naturelles*, 116 (1) : 259-268.
- VILLEPOUX O., 1993b. Étude de la répartition des araignées d'une zone humide. *Bollettino dell'accademia Gioenia di Scienze Naturali*, 26 (345) : 361-370.
- VILLEPOUX O., 1998. Gestion de la végétation et des peuplements d'invertébrés (Réserve naturelle du marais de Lavours). *Cahiers de géographie physique*, Univ. Sciences et Techniques Lille, 11 : 103-105.
- VILLEPOUX O., 1999. Dans le secret du marisque (chap.9). In *Entre terre et eau, le marais de Lavours*. Entente interdépartementale Ain, Isère, Rhône, Savoie pour la démoüstication, Chindrieux, 175 p.
- VILLEPOUX O., 2007. Description de *Trebacosa brunhesi* n. sp. de France, première espèce paléarctique du genre (Araneae, Lycosidae). *Revue arachnologique*, 17 (1) : 1-7.

ANNEXE – LISTE DES ESPÈCES D'ARAIGNÉES TROUVÉES À LA RÉSERVE NATURELLE NATIONALE DU MARAIS DE LAVOURS.

O. VILLEPOUX et A. MICHAUD, 1986 à 2011. (Liste à jour au 15/11/2013).

Uloboridae

Hyptiotes paradoxus (C. L. Koch 1834)

Dictynidae

Dictyna pusilla Thorell 1856

Dictyna uncinata Thorell 1856

Lathys humilis (Blackwall 1855)

Oxyopidae

Oxyopes ramosus (Martini & Goeze, 1778)

Mimetidae

Ero aphana (Walckenaer 1802)

Ero cambridgei Kulczynski 1911

Ero furcata (Villers 1789)

Ero tuberculata (De Geer 1778)

Gnaphosidae

Drassodes cupreus (Blackwall, 1834)

Drassodes pubescens (Thorell, 1856)

Drassyllus lutetianus (L. Koch, 1866)

Drassyllus pusillus (C.L. Koch, 1833)

Micaria pulicaria (Sundevall, 1831)

Phaeoedus braccatus (L. Koch, 1866)

Poecilochroa variana (C. L. Koch, 1839)

Trachyzelotes pedestris (C. L. Koch, 1837)

Zelotes latreillei Simon, 1878

Zelotes petrensis (C.L. Koch, 1839)

Thomisidae

Diaea dorsata (Walckenaer, 1802)
Ebrechtella tricuspidata (Fabricius, 1775)
Heriaeus hirtus (Latreille 1819)
Misumena vatia (Clerck, 1757)
Ozyptila praticola (C. L. Koch 1837)
Ozyptila simplex (O.P.-Cambridge, 1862)
Pistius truncatus(Pallas 1772)
Synema globosum (Fabricius, 1775)
Thomisus onustus Walckenaer, 1805
Tmarus piger (Walckenaer 1802)
Tmarus stellio Simon 1875
Xysticus bifasciatus C.L. Koch, 1837
Xysticus cristatus Clerck, 1757
Xysticus erraticus (Blackwall, 1834)
Xysticus kochi Thorell, 1872
Xysticus lanio C. L. Koch 1835
Xysticus lineatus (Westring 1851)
Xysticus ulmi Hahn, 1831

Philodromidae

Philodromus albidus Kulezynski, 1911
Philodromus aureolus (Clerck, 1757)
Philodromus cespitum (Walckenaer, 1802)
Philodromus dispar Walckenaer, 1826
Philodromus poecilus (Thorell, 1872)
Philodromus praedatus O. P. - Cambridge 1871
Philodromus rufus Walckenaer, 1826
Thanatus striatus C.L. Koch, 1884

Anyphaenidae

Anyphaena accentuata (Walckenaer, 1802)

Miturgidae

Cheiracanthium punctorium (Villers, 1789)

Clubionidae

Clubiona brevipes Blackwall, 1841
Clubiona comta C. L. Koch, 1839
Clubiona germanica Thorell, 1871
Clubiona lutescens Westring, 1851
Clubiona neglecta O. P.-Cambridge, 1862
Clubiona pallidula (Clerck, 1757)
Clubiona phragmitis C.L. Koch, 1843
Clubiona reclusa O. P.-Cambridge, 1863
Clubiona stagnatilis Kulczynski, 1897
Clubiona subtilis L. Koch, 1867
Clubiona terrestris Westring, 1851

Liocranidae

Liocranoeca striata (Kulczynski, 1882)

Corinnidae

Phrurolithus festivus (C.L.Koch, 1835)
Phrurolithus minimus C. L. Koch, 1839
Trachelas minor (O.P.Cambridge, 1872)

Zoridae

Zora armillata Simon, 1878
Zora spinimana (Sundevall, 1833)

Salticidae

Ballus chalybeius (Walckenaer 1802)
Evarcha arcuata (Clerck, 1757)
Heliophanus auratus C. L. Koch, 1835
Heliophanus flavipes Hahn, 1832
Leptorchestes berlinensis (C. L. Koch, 1846)
Marpissa muscosa (Clerck, 1757)
Marpissa nivoyi (Lucas, 1846)
Marpissa pomatia (Walckenaer 1802)
Mendoza canestrinii (Ninni, 1868)
Myrmarachne formicaria (De Geer, 1778)
Neon valentulus Falconer, 1912
Phlegra fasciata (Hahn, 1826)
Pseudeuophris erratica (Walckenaer 1826)
Pseudicius encarpatus (Walckenaer, 1802)
Salticus cingulatus (Panzer 1797)
Salticus zebaneus (C. L. Koch, 1837)
Sitticus caricis (Westring, 1861)
Sitticus floricola (C. L. Koch, 1837)
Synageles venator (Lucas, 1836)
Talavera aequipes (O. P.-Cambridge, 1871)

Zodaridae

Zodarion italicum (Canestrini, 1868)

Theridiidae

Asagena phalerata (Panzer, 1801)
Dipoena melanogaster (C. L. Koch, 1837)
Enoplognatha caricis (Fickert, 1876)
Enoplognatha ovata (Clerck, 1757)
Episinus angulatus (Blackwall 1836)
Euryopsis flavomaculata (C.L.Koch, 1836)
Neottiura bimaculata (Linnaeus, 1767)
Neottiura suaveolens (Simon, 1879)
Paidiscura pallens (Blackwall 1834)
Parasteatoda lunata (Clerck, 1757)
Parasteatoda simulans (Thorell, 1875)
Parasteatoda tepidariorum (C.L. Koch, 1841)
Phylloneta impressa (L. Koch, 1881)
Platnickina tinctoria (Walckenaer, 1802)
Robertus insignis O.P.-Cambridge., 1907
Robertus lividus (Blackwall, 1836)
Robertus neglectus (O.P.-Cambridge, 1871)
Rugathodes instabilis (O.P.-Cambridge, 1871)
Theridion hemerobium Simon, 1914
Theridion mystaceum L. Koch 1870
Theridion pictum (Walckenaer, 1802)
Theridion varians Hahn, 1833

Mysmenidae

Mysmenella jobi (Kraus, 1967)

Lycosidae

Alopecosa cuneata (Clerck, 1757)

Alopecosa pulverulenta (Clerck, 1757)

Arctosa fulvilineata (Lucas, 1846)

Arctosa leopardus (Sundevall, 1833)

Arctosa lutetiana (Simon, 1876)

Aulonia albimana (Walckenaer, 1825)

Hygrolycosa rubrofasciata (Ohlert, 1865)

Pardosa amentata (Clerck, 1757)

Pardosa bifasciata (C.L. Koch, 1834)

Pardosa lugubris (Walckenaer 1802)

Pardosa paludicola (Clerck, 1757)

Pardosa palustris (Linnaeus, 1758)

Pardosa prativaga (L.Koch, 1870)

Pardosa proxima (C.L.Koch, 1847)

Pardosa pullata (Clerck, 1757)

Pardosa saltans Töpfer-Hofmann, 2000

Pardosa vittata (Keyserling, 1863)

Pirata piraticus (Clerck, 1757)

Pirata piscatorius (Clerck, 1757)

Pirata tenuitarsis Simon, 1876

Piratula hygrophila (Thorell, 1872)

Piratula knorri (Scopoli, 1763)

Piratula latitans (Blackwall, 1841)

Trebacosa brunhesi Villepoux, 2007

Trochosa ruricola (de Geer, 1778)

Trochosa spinipalpis (F.O.P.-Cambridge, 1895)

Pisauridae

Dolomedes fimbriatus (Clerck, 1757)

Dolomedes plantarius (Clerck, 1757)

Pisaura mirabilis (Clerck, 1757)

Hahniidae

Antistea elegans (Blackwall, 1841)

Hahnia pusilla C. L. Koch, 1841

Agelenidae

Textrix denticulata (Olivier 1789)

Tetragnathidae

Meta menardi (Latreille 1804)

Metellina mengei (Blackwall, 1869)

Metellina merianae (Scopoli, 1763)

Metellina segmentata (Clerck, 1757)

Pachygnatha clercki Sundevall, 1823

Pachygnatha degeeri Sundevall, 1830

Pachygnatha listeri Sundevall, 1830

Tetragnatha extensa (Linnaeus, 1758)

Tetragnatha montana Simon, 1874

Tetragnatha nigrata Lendl 1886

Tetragnatha pinicola L. Koch, 1870

Araneidae

Aculepeira ceropegia (Walckenaer, 1802)

Agalenatea redii (Scopoli, 1763)

Araneus alsine (Walckenaer 1802)

Araneus diadematus Clerck, 1757

Araneus marmoreus Clerck, 1757

Araneus quadratus Clerck, 1757

Araneus sturmi (Hahn, 1831)

Araneus triguttatus (Fabricius 1793)

Araniella cucurbitina (Clerck, 1757)

Argiope bruemichi (Scopoli, 1772)

Cercidia prominens (Westring, 1851)

Cyclosa conica (Pallas, 1772)

Cyclosa oculata (Walckenaer, 1802)

Gibbaranea bituberculata (Walckenaer, 1802)

Gibbaranea gibbosa (Walckenaer, 1802)

Hypsosinga heri (Hahn, 1831)

Hypsosinga pygmaea (Sundevall, 1831)

Hypsosinga sanguinea (C.L. Koch, 1845)

Larinia bonneti Spassky, 1939

Larinioides cornutus(Clerck, 1758)

Mangora acalypha (Walckenaer, 1802)

Nuctenea umbratica (Clerck, 1758)

Singa aussereri Thorell, 1873

Singa hamata (Clerck, 1757)

Singa nitidula C. L. Koch, 1844

Stroemiellus stroemi (Thorell, 1870)

Zilla diodia (Walckenaer 1802)

Linyphiidae

Agyreta mollis (O. P.-Cambridge, 1871)

Agyreta rurestris (C. L. Koch, 1836)

Agyreta simplicatarsis (Simon, 1884)

Allomengea vidua (L. Koch, 1879)

Bathyphantes approximatus (O.P.-Cambridge, 1871)

Bathyphantes gracilis (Blackwall, 1841)

Bathyphantes nigrinus (Westring 1851)

Bathyphantes parvulus (Kulczynski, 1916)

Centromerus semiater (L.Koch, 1879)

Centromerus sellarius (Simon, 1884)

Centromerus sylvaticus (Blackwall 1841)

Diplostyla concolor (Wider, 1834)

Drapetisca socialis (Sundevall, 1833)

Floronia bucculenta (Clerck, 1758)

Kaestneria dorsalis (Wider, 1834)

Leptyphantes minutus (Blackwall, 1833)

Linyphia triangularis (Clerck, 1757)

Maro minutus O.P.-Cambridge, 1906

Microlinyphia impigra (O. P.-Cambridge, 1871)

Microlinyphia pusilla (Sundevall, 1830)

Neriere clathrata (Sundevall, 1830)

Neriere montana (Clerck 1757)
Neriere peltata (Wider 1834)
Pallidiphantes ericaeus (Blackwall, 1853)
Pallidiphantes pallidus (O. P.-Cambridge, 1871)
Porrhomma microphthalmum (O.P.-Cambridge, 1871)
Porrhomma oblitum (O. P. - Cambridge 1871)
Porrhomma pygmaeum (Blackwall, 1834)
Stemonyphantes lineatus (Linnaeus, 1758)
Syedra gracilis (Menge 1869)
Tallusia experta (O. P.-Cambridge, 1871)
Taranucus setosus (O. P.-Cambridge, 1863)
Tenuiphantes cristatus (Menge, 1866)
Tenuiphantes flavipes (Blackwall, 1854)
Tenuiphantes tenebricola (Wider, 1834)
Tenuiphantes tenuis (Blackwall, 1852)
Araeonus crassiceps (Westring, 1861)
Araeonus humilis (Blackwall, 1841)
Ceraticellus sibiricus Eskov, 1987
Ceratinella brevipes (Westring, 1851)
Ceratinella brevis (Wider, 1834)
Ceratinella scabrosa (O. P. - Cambridge 1871)
Ceratinopsis stativa (Simon, 1881)
Cnephalocotes obscurus (Blackwall, 1834)
Collinsia inerrans (O. P.-Cambridge, 1885)
Dicymbium nigrum (Blackwall, 1834)
Diplocephalus cristatus (Blackwall 1833)
Diplocephalus dentatus Tullgren 1955
Diplocephalus picinus (Blackwall, 1841)
Entelecara omissa O. P.-Cambridge, 1902
Erigone atra Blackwall, 1833
Erigone dentipalpis (Wider, 1834)
Glyphesis servulus (Simon, 1881)
Gnathonarium dentatum (Wider, 1834)
Gongyliellum murcidum Simon, 1884
Gongyliidium rufipes (Linnaeus 1758)
Hylyphantes graminicola (Sundevall, 1829)
Hylyphantes nigrinus (Simon, 1881)
Hypomma bituberculatum (Wider, 1834)
Hypomma cornutum (Blackwall 1833)
Hypomma fulvum (Bösenberg 1902)
Lophomma punctatum (Blackwall, 1841)
Maso gallicus Simon, 1894
Mermessus trilobatus (Emerton, 1882)
Micrargus subaequalis (Westring, 1851)
Moebelia penicillata (Westring, 1851)
Nematogmus sanguinolentus (Walckenaer, 1841)
Nusoncus nasutus (Schenkel 1925)
Oedothorax apicatus (Blackwall, 1850)
Oedothorax fuscus (Blackwall, 1834)

Oedothorax gibbosus (Blackwall, 1841)
Oedothorax retusus (Westring, 1851)
Pelecopsis parallela (Wider, 1834)
Peponocranium ludicrum (O. P.-Cambridge, 1861)
Peponocranium orbiculatum (O.P.-Cambridge, 1882)
Pocadicnemis juncea Lockett & Millidge, 1953
Pocadicnemis pumila (Blackwall, 1841)
Prinerigone vagans (Savigny in Audouin, 1825)
Silometopus elegans (O.P.-Cambridge, 1872)
Tiso vagans (Blackwall, 1834)
Trematocephalus cristatus (Wider 1834)
Walckenaeria alticeps (Denis, 1952)
Walckenaeria atrotribialis (O.P.-Cambridge, 1878)
Walckenaeria dysderoides (Wider, 1834)
Walckenaeria nodosa O. P.-Cambridge, 1873
Walckenaeria nudipalpis (Westring, 1851)
Walckenaeria vigilax (Blackwall, 1853)
Theridiosomatidae
Theridiosoma gemmosum (L. Koch, 1877)

Espèces de détermination imprécise

Xysticus sp1
Talavera monticola (Kulczynski, 1884) ?
Theridiidae sp
Agelena sp
Tegenaria sp
Linyphiidae sp2
Erigone sp1

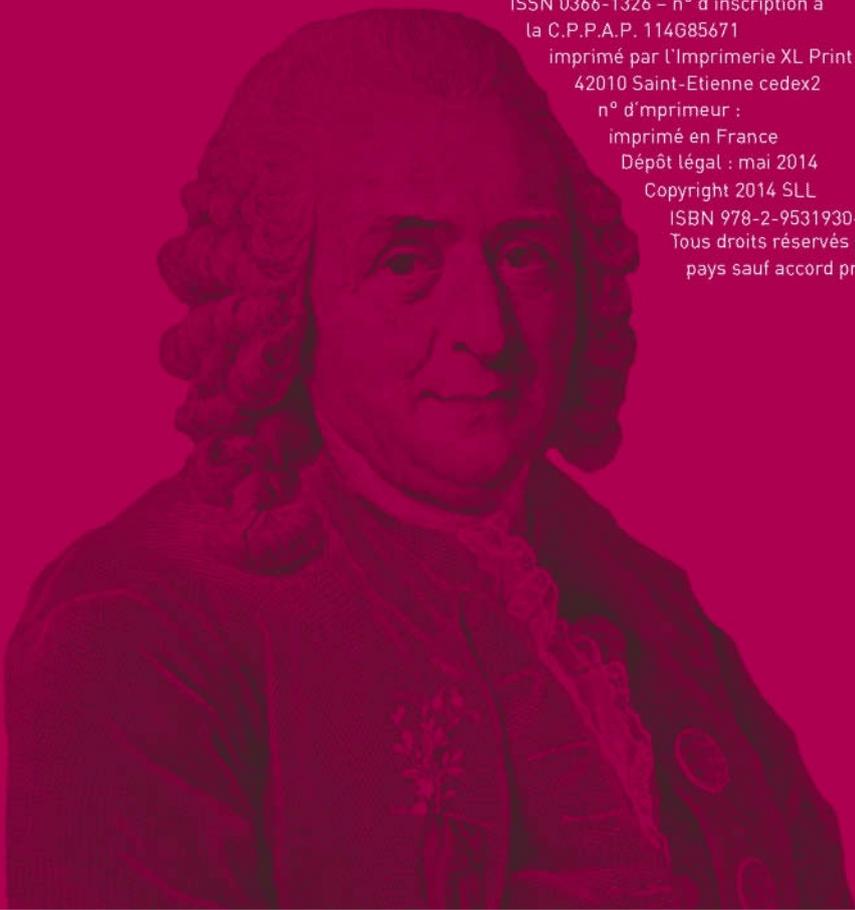
Qu'il me soit permis de rendre hommage aux fondateurs de la réserve naturelle, qui ont tant œuvré pour la protection du marais de Lavours et le développement des recherches scientifiques sur cet écosystème exceptionnel : Guy Pautou, Raymond Gruffaz, Emmanuel Boutefeu, Philippe Lebreton, Guy Ain, Hubert Tournier. Ce bulletin scientifique de la Société linnéenne de Lyon leur est dédié.

F. DARINOT, mars 2014.

Bastien Rouzier : photographies de la couverture et des p. 4 et 271
Cécile Guérin et Fabrice Darinot : infographie

Pour citer cet ouvrage :

DARINOT Fabrice, coordinateur. Bilan de 30 ans d'études scientifiques dans le marais de LAVOURS (1984-2014). *Bull. Soc. linn. Lyon, hors-série n°3, 2014.*



ISSN 0366-1326 – n° d'inscription à
la C.P.A.P. 114685671
imprimé par L'Imprimerie XL Print
42010 Saint-Etienne cedex2
n° d'imprimeur :

imprimé en France

Dépôt légal : mai 2014

Copyright 2014 SLL

ISBN 978-2-9531930-8-4

Tous droits réservés pour tous
pays sauf accord préalable



Réserve Naturelle
MARAIS DE LAVOURS

