

Biologie et comportement de la larve et de la première nymphe de l'araignée *Araneus suspicax* (O. Pickard-Cambridge)

par R. RAMOUSSE et E. WURDAK*

Summary

The development and behavior of the first instars (larvae and nymphs) of *Araneus suspicax* were recorded at 25°C. The nymphs show two periods of aggregation, first within the cocoon (7.5 days), then on the communal web (2 days); thereafter, they disperse. The synchronization of moulting decreases from hatching to the second moult. Aggregated spiderlings are better synchronized than isolated ones, except for the second nymphal moult, which is inhibited by over-crowding.

Larvae huddle together and are more active during day-time. They move slowly and can stand up from a dorsal position with the aid of their claws. They cannot produce silk. Their behavioral repertoire is limited, as is their sensory equipment.

First nymphs move about easily and can spin silk. When dispersed they aggregate without discrimination between conspecifics and "strangers". Capturing prey in the communal web is possible, even before cannibalism occurs. Isolated spiderlings can build orb webs before their second nymphal moult, yet with a delay that is close to the duration of the second instar of undisturbed spiderlings. Motor activity, which is diurnal at the beginning of the first nymphal stage, becomes nocturnal toward the end. The behavioral repertoire of the first nymph develops during this stage and becomes similar to that of the adult animal.

* Adresse des auteurs: Laboratoire d'Ethologie expérimentale, Université Claude Bernard, 86 rue Pasteur, 69007 Lyon.

Résumé

Un catalogue des comportements des deux premiers stades post-embryonnaires chez *Araneus suspicax* a été dressé. A 25°C, le développement des œufs dure 13 jours, le stade larvaire 2 jours et le stade nymphal 14 jours. Ce dernier se subdivise en trois périodes : groupement dans le cocon (7,5 jours), groupement sur la toile «communautaire» (2 jours), essaimage (1,5 jours). La synchronisation des phénomènes biologiques diminue de l'éclosion à la deuxième mue nymphale. Elle est favorisée par le groupement des animaux lors de la première mue nymphale, alors que la seconde mue nymphale est inhibée par leur confinement. La période de prémue est observable chez les larves.

Les larves présentent un comportement d'enfouissement et une activité motrice diurne. Elles ne secrètent pas de soie, mais peuvent se maintenir dressées à l'aide de leurs griffes et se déplacer sur un support adéquat. Leur répertoire comportemental est limité comme leur équipement sensoriel.

Dès la première mue nymphale, les nymphes se déplacent activement, tissent de la soie et présentent l'immobilisation réflexe. Dispersées, elles sont capables de se regrouper. Elles tolèrent la présence de congénères et d'«étrangers» jusqu'au moment de l'essaimage où elles manifestent des comportements agonistiques. Le comportement prédateur peut être induit dès la phase de groupement hors du cocon. Isolées précocement, elles construisent des toiles géométriques avant la deuxième mue nymphale, qui est retardée. Mais une période de maturation est nécessaire car ces constructions n'apparaissent qu'après un temps correspondant à la durée normale du premier stade nymphal. L'activité motrice diurne en début de stade devient nocturne en fin. Le répertoire comportemental des premières nymphes s'enrichit au cours de ce stade et devient comparable à celui de l'adulte.

Mots clés : Ontogenèse, développement, comportement, araignées, toiles géométriques.

Les larves et les premières nymphes (VACHON, 1953) des araignées vivent groupées à l'intérieur des enveloppes soyeuses du cocon, pendant tout le stade pour les larves, en partie pour les nymphes. Celles-ci, après la mue nymphale, restent quelques jours à l'intérieur du cocon. Elles se regroupent sur une toile «communautaire» à l'extérieur, puis se dispersent avant de muer une nouvelle fois et de mener une vie solitaire. Cette transition larve-nymphe est caractérisée par des transformations morphologiques et physiologiques très importantes. Ainsi, chez *Araneus suspicax*, l'équipement sensoriel restreint de la larve devient qualitativement comparable à celui de l'adulte chez la nymphe. On peut donc penser que ces deux stades sont particulièrement importants dans le développement des araignées, si, comme chez de nombreuses espèces animales, celui-ci est le résultat de la relation dialectique entre un sujet et son milieu (CAMPAN, 1980), et que le répertoire comportemental à un stade donné sert de base à la construction du comportement de l'adulte. Après avoir donné une description de la morphologie et de l'équipement sensoriel de la larve et de la première nymphe d'*Araneus suspicax* (WURDAK et RAMOUSSE, 1982), nous nous proposons d'établir le répertoire des comportements de ces deux stades.

1. Nomenclature

La nomenclature utilisée est celle de VACHON (1953). Cependant, pour faciliter la comparaison avec d'autres travaux, nous donnons un tableau de correspondance des principales terminologies employées (tab. I).

BONNET 1930	HOLM 1940	VACHON 1953		PECK & WHITCOMB 1970
1 ^{er} âge 2 ^e âge	A } stades B } C } incom- D } plets	1 ^e prélarve } 2 ^e prélarve } larve } prénympe } larvaire	phase } prélarvaire } phase } larvaire }	période larvaire 1st instar
3 ^e âge 4 ^e âge — adulte	I } stades II } com- — } plets adulte }	1 ^e nymphe } 2 ^e nymphe } — } adulte }	phase } nympheale } — } phase } adulte }	période nymphe- imaginale adulte

Tableau 1. — Correspondance des principales terminologies utilisées en arachnologie.

Matériel et méthodes

Le développement de cocons d'*Araneus suspicax* (araignée orbitèle), placés dans une enceinte climatisée (photopériode 12h/12h, 0 et 200 lux, thermopériode 20° et 30°C), est observé jour après jour, de façon à noter l'apparition et la durée de chaque événement. A chaque stade, les animaux sont observés soit à l'intérieur du cocon, soit après suppression de la soie du cocon, soit après isolement des individus, soit après limitation de l'espace au moment de l'essaimage.

Toutes les valeurs de poids, de taille, de durées, sont des médianes accompagnées de leur écart médian absolu.

3. Développement de la ponte à la seconde mue nymphale

3.1. Durée des stades

Les durées médianes du développement de l'œuf (de la ponte à l'éclosion, DE), du stade larvaire (SL) et du premier stade nymphal (SN) de cocons pondus à différents moments, ont été appréciés (au jour près) dans différentes conditions (tab. 2).

La vitesse du développement augmente avec la température. La variabilité des durées de développement, observée au sein d'une même condition, est en partie d'origine individuelle puisqu'elle subsiste pour des cocons pondus le même jour et placés dans une condition identique (tab. 2, 27°C).

Cette relation température-vitesse de développement est connue chez les araignées depuis BALBIANI (1873). Le temps d'incubation des œufs, chez *Araneus suspi-*

cax, est plus court que chez *Araneus diadematus* (22 jours à 22°C: BALBIANI, 1873; 92 jours à 20°C: LIVECCHI et col., 1977), et que chez *Nephila madagascariensis* (29 à 32 jours à 20-25°C). Il est voisin de celui de *Gasteracantha versicolor* (9,5 jours à 23°C: EMERIT, 1969).

	DE	SL	1 ^{er} SN
22°C	N = 23 14; 1,1 j.	N = 21 2,0; 0,6 j.	N = 1 9
25°C	N = 13 13; 1,8 j.	N = 11 2,0; 0,3 j.	N = 2 12,0; 2,0 j.
27°C	N = 8 9,5; 1,4 j.	N = 8 2,0; 0,1 j.	N = 2 10,0; 1,1 j.
28°C	N = 34 7,0; 0,7 j.	N = 31 1,0; 0,3 j.	N = 23 6,5; 0,8 j.

Tableau 2. — Durées de développement de la ponte à la deuxième mue nymphale à des températures variables. Les durées, en jours, sont des médianes, accompagnées de leur écart médian absolu (EMA). DE: développement des œufs de la ponte à l'éclosion. SL: stade larvaire. 1^{er} SN: premier stade nymphal.

3.2. Synchronisation des phénomènes physiologiques chez les individus issus d'un même cocon

L'éclosion de tous les individus d'un cocon est synchrone dans un délai d'une heure. Cette synchronisation diminue lors de la première mue nymphale (tab. 3, condition 1). Le groupement au stade larvaire la favorise (tab. 3: conditions 1 et 2, conditions 3 et 4). La présence des enveloppes du cocon (ou un ersatz) facilite l'exuviation. Son absence la rend difficile (tab. 3, conditions 2 et 4, conditions 1 et 3). Cependant, le groupement peut y suppléer (tab. 3, condition 2). Dans la condition 4, les animaux n'arrivent à se libérer de leur exuvie qu'après l'avoir recouverte d'un réseau de fils (tab. 3, condition 4). La larve de *Gasteracantha versicolor* (EMERIT, 1969) a besoin, elle aussi, de fils de soie pour muer.

Conditions	Durée d'exuviation (10 larves)
Animaux groupés dans le cocon ou sur papier	48 heures
Animaux groupés sur une surface lisse	72 heures
Animaux isolés sur papier	96 heures
Animaux isolés sur une surface lisse	168 heures

Tableau 3. — Synchronisation de la première mue nymphale suivant que les larves sont groupées ou isolées.

Lors de la deuxième mue nymphale, la désynchronisation s'accroît encore et il faut une semaine pour que tous les individus muent, mais à la condition qu'ils soient isolés. En effet, le confinement des animaux dans une boîte de Pétri de 9 cm semble inhiber la deuxième mue nymphale. Ainsi, sur dix groupes de trente individus chacun, huit ne présentent aucune exuviation avant la mort des animaux et pour les autres le nombre de mues est réduit (deux à trois mues sur trente animaux).

3.3. Pigmentation

Chez la larve, elle est limitée à un anneau orangé autour de chacun des huit yeux. L'imminence de la première exuviation nymphale est facilement décelable chez les larves. En effet, leurs téguments non pigmentés permettent de repérer la formation des soies néo-formées. La durée de cette pré-mue est de 7 heures (EMA 1 h; 10 larves à 25°C). Ce phénomène, observé chez d'autres araignées (PECK et WHITCOMB, 1970; BONARIC, 1980), correspond à la fin de la période de pré-mue ou apolysis ou phase D de l'intermue dont c'est le seul indice morphologique (BONARIC, 1980).

Dès l'exuviation, l'extrémité des tarse, les crochets des chélicères et les serrules des lames maxillaires de la première nymphe sont mélanisées. Vingt-quatre heures plus tard, le céphalothorax s'assombrit. Quarante-huit heures après la mue, apparaît la coloration typique de l'espèce sur la partie dorsale de l'abdomen, alors que ventralement, le colulus est entouré de deux croissants noirs, et que les replis de la fente épigastrique se mélanisent. Cette apparition progressive de la pigmentation a été observée chez de nombreuses Argiopidae (MASCORD, 1966; EMERIT, 1969; BUCHLI, 1970).

3.4. Développement pondéral et linéaire

Le poids des larves et des nymphes a été estimé en pesant ensemble dix individus avec une balance Mettler sensible au 1/10 de milligramme (tab. 4). La perte de poids des premières nymphes est statistiquement significative (Mann Whitney, seuil 0,05). Elle doit être liée au rejet de l'exuvie, les larves ne vivant qu'aux dépens de leurs réserves vitellines.

	Larve	1 ^{ère} nymphe	
Poids mg	N = 10 0,58; 0,04	N = 10 0,52; 0,04	
Taille	N = 10	N = 10	Taux moyen de croissance
Pédipalpe	0,74; 0,005	0,85; 0,009	1,16
Patte 1	1,19; 0,023	1,99; 0,025	1,67
Patte 2	1,13; 0,010	1,77; 0,012	1,56
Patte 3	0,99; 0,014	1,30; 0,012	1,32
Patte 4	1,07; 0,016	1,67; 0,018	1,56

Tableau 4. — Développement pondéral et linéaire. Toutes les valeurs sont des médianes accompagnées de leur EMA.

La taille de chaque appendice a été mesurée (tab. 4). Les appendices se classent dans le même ordre décroissant (P1, P2, P4, P3, Pd) pour les deux stades ainsi que pour l'adulte. Le taux moyen de croissance linéaire (de l'ordre de 1,5) indique un doublement de taille toutes les deux mues. Cette croissance proportionnelle des diverses pattes d'une araignée persiste à tous les stades ultérieurs ainsi que cela a été démontré par HOMANN (1949), puis vérifié chez diverses Argiopidae (CROME, 1960; EMERIT, 1969). Enfin, le taux de croissance est comparable à celui d'autres Argiopidae (BONNET, 1930; JUBERTHIE, 1955).

4. Comportement de la larve

4.1. A l'intérieur du cocon

Les animaux sont rassemblés en boule, d'où n'émergent que les abdomens, manifestant ainsi un comportement d'enfouissement. Des mouvements des appendices et des déplacements sont observables. Ils concourent à l'accumulation à un pôle du cocon des coquilles vides et à la distension des enveloppes soyeuses du cocon. L'examen, à la loupe, permet de distinguer des mouvements individuels de courte durée (quelques secondes) au cours de phase de faible activité, et des mouvements collectifs dont la durée d'expression est supérieure à la minute. Cette activité motrice est maximum pendant les séquences d'éclairement. Une stimulation tactile ou lumineuse (et thermique) d'un cocon dont les larves sont immobiles entraîne l'apparition d'activités motrices.

4.2. A l'extérieur du cocon

La suppression des enveloppes du cocon, avant l'éclosion, provoque la dispersion partielle des individus lors de l'éclosion. Les individus restés groupés s'enfouissent de la même façon que dans le cocon, les autres sont capables de faibles déplacements et lorsqu'ils se rencontrent, s'agrippent l'un à l'autre.

Les larves isolées et placées sur du papier se tiennent dressées sur leurs pattes et pédipalpes. Tous ces appendices participent à la locomotion. Les animaux, mis sur le dos, après des mouvements de balancement du céphalothorax et de détente des pattes, se retournent rapidement (2 mn 6/10; 5 mn 3/10). Par contre, placés sur une surface lisse (verre), ils ne peuvent se maintenir dressés. Le poids et la légère courbure de l'abdomen ainsi que l'absence de structures agrippables les en empêchent.

Un animal isolé se déplace à la suite d'une stimulation soit directe soit du support, sans jamais présenter d'immobilisation. Aucune sécrétion de soie n'est décelable, ni aucune trace de défécation.

5. Comportement de la première nymphe

La première nymphe passe par trois états successifs (tab. 5).

5.1. Phase de groupement au sein du cocon

5.1.1. COMPORTEMENT À L'INTÉRIEUR DU COCON

L'activité des nymphes est toujours maximum pendant la séquence d'éclairement. La stimulation tactile des araignées au travers de la soie du cocon (choc ou mouvement d'une drosophile) entraîne une augmentation de leur activité motrice et le

regroupement, au sein du cocon, à l'opposé de la source de stimulation.

5.1.2. COMPORTEMENT D'INDIVIDUS EXTRAITS DU COCON

Lorsqu'on disperse les premières nymphes dans une boîte de Pétri (9 cm de diamètre), divisée en 9 secteurs égaux, elles se regroupent progressivement dans un des secteurs, même en absence de structures soyeuses. Le regroupement est total au quatrième (0,5 jour ; 10 groupes de 30 individus). Il y a donc agrégation active des premières nymphes. Elles se déplacent activement avec le seul concours de leurs pattes locomotrices et tissent un fil de soie.

A la suite d'un choc direct ou sur le support, trois comportements peuvent se manifester : soit la fuite, soit l'immobilisation pattes écartées, soit l'immobilisation pattes rabattues contre le corps (immobilisation réflexe). Un animal, mis sur le dos, se retourne immédiatement quelle que soit la nature du support où il se trouve.

Un animal placé à l'extrémité d'un pinceau peut se laisser tomber au bout d'un fil. Cette descente est contrôlée, l'animal peut la ralentir ou l'accélérer sans ou avec l'aide d'une des P4. Au cours de la chute, soit tous les appendices sont écartés, soit une des P4 tient le fil de chute et les P1 et P2 balayent l'espace. L'animal peut remonter le long du fil. L'approche, par un animal, d'un congénère immobile ne déclenche



Figure 1. — Nymphes consommant la même proie (le cannibalisme n'est pas encore présent).

Figure 2. — Premières manifestations agressives chez les jeunes nymphes : élévation des P1 au contact d'un congénère.

1 ^e mue nymphale	sortie	2 ^e mue nymphale
groupement dans cocon 7,5 + 1,2 j.	groupement sur fils 2,0 + 0,8 j.	essaimage 1,5 + 1,1 j.

Tableau 5. — Durées médianes des trois états du premier stade nymphal. 10 cocons élevés à 25°C.

pas de réaction de ce dernier, sauf au moment du contact où il peut se déplacer. Les nymphes acceptent la présence de congénères du même stade provenant indifféremment d'un cocon de la même espèce ou d'espèces différentes. Par contre, lorsque tous les œufs ne sont pas éclos, il est possible de voir des nymphes sur des œufs entamés. Il y a peut-être possibilité de comportement prédateur.

5.2. Phase de groupement à l'extérieur du cocon

Les nymphes sortent progressivement du cocon (1 à 2 jours) et tissent des fils vers le sommet des boîtes (géotropisme négatif). Ces fils constituent une toile «communautaire» dont la structure n'est pas géométrique. Le regroupement se fait, dans nos conditions, dans la zone la plus éclairée (phototropisme positif).

Les animaux sont toujours tolérants les uns vis à vis des autres et vis à vis d'étrangers. Ils peuvent se croiser sur le même fil sans présenter de comportement agonistique.

Un choc ou l'arrivée d'une drosophile sur la toile «communautaire» provoque la dispersion des nymphes puis leur regroupement. Dans les boîtes de Pétri, les nymphes du même stade peuvent capturer une proie et la consommer à plusieurs (fig. 17).

5.3. Essaimage

Il se fait progressivement : soit les animaux se laissent entraîner par les courants d'air au bout d'un fil de soie exudé des filières, soit ils grimpent le long d'un fil de dispersion de congénères plus précoces. A ce stade, les nymphes présentent des comportements agressifs : élévation des P1 (fig. 2), orientation en direction d'un congénère, poursuite, tentative de capture, ébranlement du fil sur lequel elles se trouvent avec les P1-P2, comme le font les adultes en présence d'une proie.

Dans les boîtes de Pétri, où l'essaimage ne peut se réaliser, ces comportements se généralisent et quelques cas de cannibalisme peuvent se présenter. Mais le plus souvent, les nymphes réduisent leur activité motrice et meurent (de faim?).

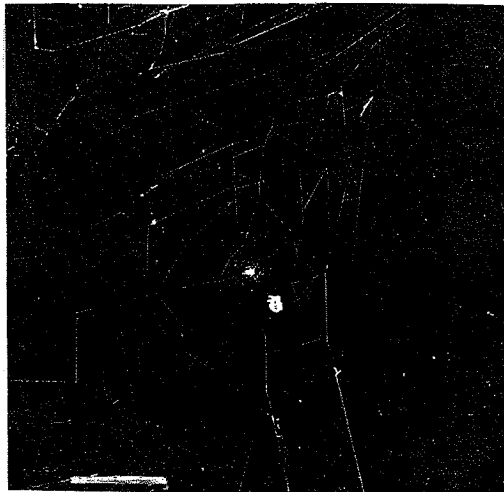


Figure 3. — Première toile géométrique construite par une nymphe isolée avant la 2^e mue nymphale.

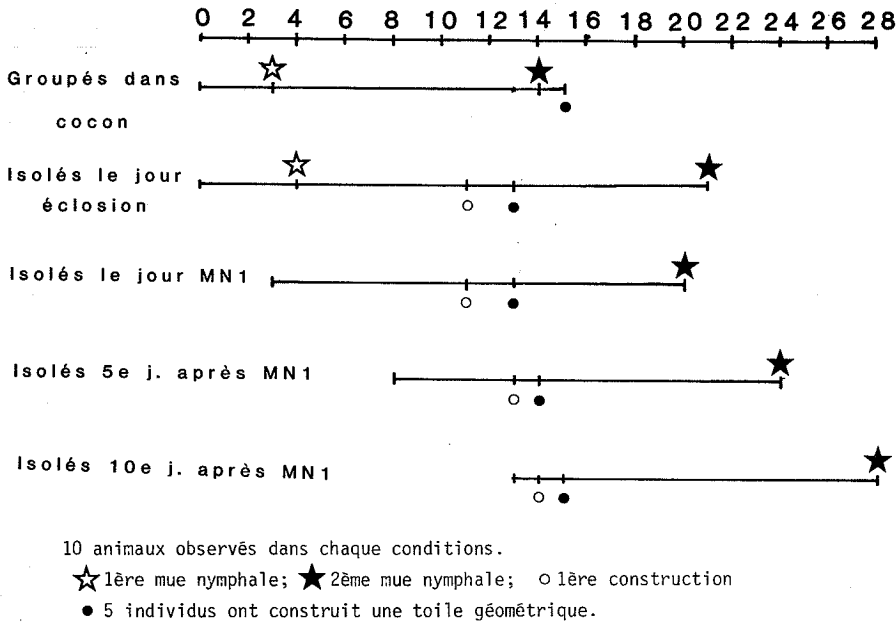


Figure 4. — Expression de la première et deuxième mue nymphale et du comportement constructeur de la toile géométrique suivant la précocité de l'isolement des jeunes araignées.

L'introduction d'une proie entraîne l'apparition d'un comportement prédateur et des interactions nombreuses entre nymphes, une seule d'entre elles accapare la proie et la consomme.

Le comportement constructeur de la toile géométrique n'est observé qu'après la seconde mue nymphale. Cependant, des animaux isolés précocement dans des boîtes individuelles (9×9×5 cm) construisent toutes des toiles bien avant la seconde mue nymphale (fig. 3), et capturent des proies. Ces comportements peuvent donc s'exprimer plus précocement en absence de groupement des individus. Mais, ils ne se manifestent qu'entre le 11^e et le 14^e jour après l'éclosion (fig. 4), moment de l'expression de la deuxième mue nymphale pour les animaux groupés dans le cocon. On peut donc penser que ce laps de temps est nécessaire à la mise en place de ces comportements (maturation). Enfin, il faut noter que l'isolement entraîne un retard important du moment d'expression de la seconde mue nymphale.

6. Discussion

La durée du stade larvaire est courte par rapport à celle du premier stade nymphal. Le répertoire comportemental ainsi que l'équipement sensoriel des larves sont limités. Cependant, elles présentent un comportement d'enfouissement. Leurs activités motrices sont périodiques avec un maximum lors de la séquence d'éclaire-

ment comme chez *Araneus cornutus* (LE BERRE, 1979). De plus, la présence de quatre paires d'yeux, d'organes lyriformes et de griffes simples entourées de poils lisses (WURDAK et RAMOUSSE, 1982) rend probable l'influence des informations sensorielles perçues par ces organes sur le comportement ultérieur. Le fait que la durée de leur développement augmente lorsqu'elles sont isolées (donc placées dans un environnement sensoriel appauvri) plaide en faveur de cette hypothèse. Il est frappant de noter que la synchronisation de l'éclosion et de la première mue nymphale est affectée par le groupement et l'expérience sensorielle et motrice qu'il procure aux animaux. En effet, des stimulations précoces de l'embryon influencent le comportement d'éclosion chez les blattes (PROVINE, 1976) ainsi que chez les cailles (VINCE, 1973).

Les premières nymphes, qui possèdent un équipement sensoriel comparable à celui des adultes (WURDAK & RAMOUSSE, 1982), présentent un répertoire comportemental qui s'enrichit au cours de ce stade. Leur activité motrice maximum, d'abord, au cours de la séquence d'éclairement, devient en fin de stade essentiellement nocturne (de la même façon que chez *Araneus cornutus*; LE BERRE, 1979), comme chez l'adulte (RAMOUSSE, 1981). La tolérance vis à vis des congénères ou vis à vis d'«étrangers» caractéristique des jeunes nymphes (observée chez d'autres Argiopidae; BLANKE, 1972; TOLBERT, 1977) évolue, des comportements agonistiques et prédateur apparaissent en fin de stade. Le comportement prédateur, qui ne s'exprime qu'après l'essaimage, peut apparaître plus précocement et avant que ne se manifeste le cannibalisme entre congénères: aux dépens des œufs non éclos, comme cela a été décrit par VALERIO (1974), ou aux dépens d'une proie avec intervention de plusieurs nymphes pour la capture comme pour l'alimentation. De la même façon, les nymphes se regroupent activement même en l'absence de structures soyeuses (comme chez *Agelena labyrinthica*; KRAFFT, 1970) et se dispersent en fin de stade. Cette tendance au groupement influe sur l'expression du comportement puisque des individus isolés précocement construisent des toiles géométriques avant la deuxième mue nymphale. L'isolement précoce des jeunes a le même effet chez *Zygiella x-notata* (LE GUELTE, 1966; PETERS, 1969). Mais l'isolement provoque un retard du moment d'expression de la deuxième mue nymphale. Aussi est-il possible que cet isolement affecte le développement ultérieur des araignées: des araignées sociales isolées sont incapables de se développer normalement (DARCHEN, 1965; KRAFFT, 1979) et la viabilité d'araignées solitaires isolées est réduite (BURCH, 1979).

Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer le groupement et la tolérance des premières nymphes.

Le comportement prédateur serait inhibé jusqu'à ce que les réserves vitellines soient assimilées (BRISTOWE, 1939). Pourtant ce comportement peut apparaître avant que ne se manifestent les interactions agonistiques et le cannibalisme.

Les animaux présenteraient à ce stade un comportement adaptatif, inapproprié aux stades ultérieurs car le groupement et la vie sur la toile «communautaire» ne participent pas à la mise en place fonctionnelle du comportement constructeur. Le groupement n'aurait alors qu'une fonction protectrice (BURCH, 1979).

Le groupement et la tolérance pourraient résulter d'une attraction par la soie du cocon et d'une absence de répulsion entre les nymphes, celles-ci n'ayant pas à défendre un espace pour assurer leur subsistance (KRAFFT et LEBORGNE, 1979). Cependant, comme il y a regroupement actif des nymphes, on ne peut exclure une véritable interattraction entre les individus.

Une période de maturation serait nécessaire à la mise en place des comportements. BABU (1975) a montré qu'il y avait correspondance entre la formation du corps central, partie postérieure du système nerveux central, et l'expression du comportement constructeur chez un Argiopide. Les nymphes isolées construisent des toiles avant leur deuxième mue, mais peu avant le moment normal de celle des animaux groupés.

Il est donc nécessaire, dans l'état actuel de nos connaissances, de développer de nouvelles recherches pour proposer un modèle du rôle de ces stades grégaires dans la mise en place des comportements chez les araignées.

Bibliographie

- BABU, K.S., 1975. — Post embryonic development of the central nervous system of the spider *Argiope aurantia* (Lucas). — *J. Morph.*, **146** : 325-342.
- BALBIANI, E.G., 1873. — Mémoire sur le développement des Aranéides. Thèse. — *Ann. Sci. nat., Zool.*, **5**, **18** : 1-91.
- BLANKE, R., 1972. — Untersuchungen zur Oekophysiologie und Ethologie von *Cyrtophora citricola* Forskal (Araneae, Araneidae) in Andalusien. — *Forma et Functio*, **5** : 125-206.
- BONNET, P., 1940. — Contribution à l'étude des mues post-nuptiales chez les Araignées. — *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **75** : 260-271.
- BONARIC, J.C., 1980. — Contribution à l'étude de la biologie du développement chez l'Araignée *Pisaura mirabilis* (Clerck, 1758). Approche physiologique des phénomènes de mues et diapause hivernale. Thèse, *Montpellier*, 282 p.
- BRISTOWE, W.S., 1939. — The comity of spiders. Tome 1, 228 p. *The Ray Society, London*.
- BUCHLI, H., 1970. — Notes sur le cycle de reproduction, la ponte et le développement post-embryonnaire de *Nemesia caementaria* (Latr.) (Ctenizidae, Mygalomorphae). — *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **7** : 95-143.
- BURCH, T.L., 1979. — The importance of communal experience to survival for spiderlings of *Araneus diadematus*. — *J. Arachnol.*, **7** : 1-18.
- DARCHEN, R., 1965. — Ethologie d'une Araignée sociale du Gabon. — *Biologia Gabonica*, **1** : 93-99.
- CAMPAN, R., 1980. — L'animal et son univers, étude dynamique du comportement. 258 p. *Privat, «Bios», Toulouse*.
- CROME, W. & CROME, I., 1960. — «Wachstum ohne Häutung» und Entwicklungsvorgänge bei den Weibchen von *Argiope bruennichi* Scopoli. — *Deuts. ent. Zeits.*, **7** : 443-464.
- EMERIT, M., 1969. — Contribution à l'étude des Gastérecanthes (Aranéides, Argiopides) de Madagascar et des îles voisines. 434 p. Thèse, *Montpellier*.
- HOMANN, H., 1949. — Über das Wachstum und die mechanischen Vorgänge bei der Häutung von *Tegenaria agrestis* (Araneae). — *Zeits. vergl. Physiol.*, **31** : 413-440.

- JUBERTHIE, C., 1955. — Sur la croissance post-embryonnaire des Aranéides. Croissance linéaire du corps et dysharmonies de croissance des appendices. — *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **90** : 83-102.
- KRAFFT, B., 1970. — Contribution à la biologie et à l'éthologie d'*Agelena consociata* Denis (Araignée sociale du Gabon). II. Etude expérimentale de certains phénomènes sociaux. — *Biologia Gabonica*, **4** : 307-369.
- KRAFFT, B., 1979. — Organisation et évolution des sociétés d'Araignées. — *J. Psychol. norm. pathol.*, **76** : 23-51.
- KRAFFT, B. & LEBORGNE, R., 1979. — Perception sensorielle et importance des phénomènes vibratoires chez les Araignées. — *J. Psychol. norm. pathol.*, **3** : 299-334.
- LE BERRE, M., 1979. — Mise en place du rythme d'activité chez *Araneus cornutus*. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **288** : 839-842.
- LE GUELTE, L., 1968. — Sur le comportement des Araignées libérées du cocon avant la date normale. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **266** : 382-383.
- LIVECCHI, G., LE BERRE, M. & RAMOUSSE, R., 1977. — Interaction ponte construction et développement du cocon chez *Araneus diadematus* Cl.. — *Revue Arachnologique*, **1** : 45-57.
- MASCORD, R.E., 1966. — Melanism in some Australian Araneida. — *J. Entom. Soc. Australia*, **3** : 44-47.
- PECK, W.B. & WHITCOMB, W.H., 1970. — Studies on the biology of a spider, *Chiracanthium inclusum* (Hertz). — *Arkansas Exp. St.*, **753** : 1-76.
- PETERS, H.M., 1969. — Maturing and coordination of web-building activity. — *American Zool.*, **9** : 223-227.
- PROVINE, R.R., 1976. — Eclosion and hatching in cockroach first instar larvae: a stereotyped pattern of behaviour. — *J. Insect Physiol.*, **22** : 127-131.
- RAMOUSSE, R., LE GUELTE, L. & LE BERRE, M., 1981. — Organisation temporelle du comportement constructeur chez les Argiopidae. — *Atti Soc. Tosc. Sci. nat.*, **88** : 159-172.
- TOLBERT, W.W., 1977. — Aerial dispersal behavior of two orb weaving spiders. — *Psyche*, **84** : 13-27.
- VACHON, M., 1953. — Commentaires à propos de la distinction des stades et des phases du développement post-embryonnaire chez les Aranéides. — *Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris*, **25** : 294-297.
- VALERIO, C.E., 1971. — Feeding on eggs by spiderlings of *Achaearanea tepidariorum* (Araneae, Theridiidae), and the significance of the quiescent instar in spiders. — *J. Arachnol.*, **2** : 57-63.
- VINCE, M.A., 1973. — Effects on the activity and development of the avian embryo. In: GOTTLIEB (ed.), *Behavioral embryology*. Academic Press, New York & London.
- WURDAK, E. & RAMOUSSE, R., 1984. — Organisation sensorielle de la larve et de la première nymphe chez l'araignée *Araneus suspicax* (O.P. Cambridge). — *Revue Arachnologique*, **5** (4).