

QUANTITE DE SOIE PRODUITE AU COURS DU CYCLE DE DEVELOPPEMENT  
CHEZ QUELQUES ESPECES D'ARAIGNEES EN ELEVAGE

par

Marie-Louise CELERIER.

(U.A. 258 du C.N.R.S.) Université PARIS VI, laboratoire de Zoologie,  
bâtiment A, 4, place Jussieu, 75252 PARIS Cedex 05.

RESUME - Au cours de l'établissement de bilans énergétiques la quantité de soie produite a été mesurée chez plusieurs espèces d'araignées.

L'Agelenidae *Tegenaria saeva* et la Lycosidae *Hippasa lamtoensis* tissent au long de leur vie des toiles en nappe comportant un tube de retraite. En période de mue ou de ponte la Lycosidae *Orinocosa celerierae* construit à partir du 6e stade de son développement hors du cocon, un abri de soie où elle s'enferme. La Theraphosidae *Scodra griseipes* tapisse son abri et en prolonge les ouvertures par des nappes de soie.

Chez les espèces étudiées, la quantité de soie augmente au long du développement postembryonnaire. La part de la soie dans la production de matière sèche de l'ensemble du développement postembryonnaire varie largement d'une espèce à l'autre (de près de 9 % à plus 20%). Les valeurs du rapport de la masse de matière sèche de la toile à celle de la femelle sont comparées aux résultats fournis par la bibliographie.

Les araignées utilisent également la soie pour envelopper leurs oeufs. La part que représente la soie dans la masse sèche d'un cocon est comparée chez diverses espèces, la gamme des valeurs va de 5 à 16%.

SUMMARY - During the drawing up of spiders energy budgets, silk production has been studied in several spiders species.

The Agelenidae *Tegenaria saeva* and the Lycosidae *Hippasa lamtoensis* weave throughout their life cycle and build horizontal webs with a tubular retreat. During the periods of moulting and laying, from the sixth instar of its development out of the cocoon, the Lycosidae *Orinocosa celerierae* builds a silk shelter where it stays secluded. The theraphosidae *Scodra griseipes* covers its burrow with silk, and weaves layer webs around the openings.

In the species studied, the amount of silk increases during the postembryonic development. The percentage of silk in the dried matter produced during the whole postembryonic development greatly varies according to the species (from about 9 to 20 %). The dry weight of a web expressed as a percentage of the dry weight of a female has been calculated. The results obtained are compared with those given in the literature.

Spiders also use silk to cover their eggs. The part represented by silk in the dry weight of a cocoon has been compared in several species: the range varies from 5 to 16 %.

Mots-clés : Araignés, quantité de soie, toiles, cocons.

Index entries : Spiders, amount of silk, webs, cocoons.

## INTRODUCTION

Dans deux livres récents édités par SHEAR (1986) et NENTWIG (1987), divers auteurs ont souligné l'importance de la soie, utilisée de multiples façons par les Araignées.

La soie représente un investissement énergétique à la fois dans la production de croissance et dans la production de reproduction. La production du développement postembryonnaire hors cocon (P) comprend en effet la production de croissance corporelle (gP : production représentant le gain de masse corporelle entre deux mues) mais aussi la production des exuvies (e) et de la soie tissée (S),  $P = gP + e + s$ . Chez les femelles adultes d'araignées la soie est utilisée pour envelopper les oeufs. La production de reproduction comprend donc la production d'oeufs (Po) et la soie des cocons (Psc),  $Pr = Po + Psc$ . En période de ponte les femelles des espèces tisseuses augmentent leur production de soie. Ce tissage associé à la reproduction doit être également compris dans la production de reproduction, mais ce problème ne sera pas abordé ici.

## MATERIEL ET METHODES

La quantité de soie produite a été mesurée chez plusieurs espèces d'araignées lors de l'établissement de bilans énergétiques individuels au laboratoire (CELERIER, 1971a, b ; BLANDIN et CELERIER, 1981).

Chaque araignée est élevée dans une cage dont les dimensions correspondent au mieux à sa taille, à ses déplacements, son comportement de chasse et ses capacités de tissage. L'Agelenidae *Tegenaria saeva* et la Lycosidae *Hippasa lamtoensis* tissent au long de leur vie des toiles en nappe horizontale comportant un tube de retraite. La Theraphosidae *Scodra griseipes* tapisse son abri de soie et en prolonge les ouvertures par des nappes de soie. En période de mue ou de ponte, la Lycosidae *Orinocosa celerierae* tisse à partir du sixième stade de son développement hors cocon un abri de soie où elle s'enferme. Ces espèces peuvent abandonner leur toile ou leur abri après l'avoir plus ou moins détruit, mais aucune d'elle ne pratique le recyclage de la soie.

Chez *Scodra griseipes* deux élevages ont été réalisés. Les résultats en sont présentés séparément car le développement et la croissance des individus se sont effectués différemment. Il n'y a pas de différence significative entre les sexes chez les individus de *Orinocosa celerierae* par la durée du développement postembryonnaire et la masse fraîche atteinte à la mue imaginale. Chez *Hippasa lamtoensis* des groupes d'individus à développement rapide et lent ont été observés. A stade égal les masses des animaux des deux sexes sont du même ordre de grandeur mais le développement lent peut se traduire par une mue supplémentaire et aboutit donc à des araignées de plus grande taille (BLANDIN et CELERIER, 1981).

## RESULTATS ET DISCUSSION

### *Prélèvements de soie de toile*

Des prélèvements de toile ont été effectués globalement par plusieurs stades chez *T. saeva*. Les résultats obtenus montrent que la quantité de soie tissée augmente au long des stades du développement postembryonnaire, mais qu'il existe des variations de la production de soie d'un individu à l'autre et selon le sexe (Tableau 1).

Chez *S. griseipes*, des prélèvements trop rapprochés de la toile ne laissent pas à l'araignée le temps de la reconstruire avec des dimensions convenable : il en résulterait une mauvaise estimation de la production de soie. Celle-ci a donc été recueillie de façon espacée et à des moments variant selon les individus étudiés (Tableau 2). La quantité de soie tissée

augmente régulièrement au long du développement postembryonnaire, elle est de quelques mg (masse sèche) au cours des premiers stades, atteint 164 mg chez les mâles de stade 10 et 235 mg chez les femelles de stade 11 nés en 1972. Chez les individus nés en 1974, dont la croissance s'est effectuée différemment, la comparaison stade par stade avec les précédents fait apparaître des variations de la production de soie ; cependant les quantités totales produites au cours du développement sont comparables.

Tableau 1

Quantité de soie tissée chez *Tegenaria saeva* au cours du développement postembryonnaire hors du cocon. M : mue (d'après CELERIER, 1971a).

	M1 - M3	M1 - M4	M1 - M5	♂ M5 - M8	♀ M5 - M9
Masse de soie sèche (mg)	0,4	1,3	1,9	7,1	17,2
Erreur-standard	0,14	0,7	0,6	1,8	4,3
Nombre de mesures	6	6	6	11	9
Valeurs extrêmes	0,2-0,6	0,5-2,4	1,2-2,9	4,3-9,5	10,6-24,5

Tableau 2

Quantité de soie tissée chez *Scodra griseipes* au cours du développement postembryonnaire hors du cocon. M : mue.

		M0-M2	M0-M3	M0-M4	M0-M5	M0-M6	M0-M7	M0-M8	M0-M9	M0-M10
Individus nés en 1972	Masse sèche moyenne (mg) ♀	-	-	17,4	55,1	86,6	87,6	128,9	164,1	234,5
	Erreur-standard	-	-	1,8	9,2	17,8	4,8	15,8	13,9	-
	Nbr. de mesures	-	-	16	12	3	24	4	13	2
	Valeurs extrêmes	-	-	8,2 35,0	18,8 106,8	57,8 104,2	46,1 140,5	110,2 168,3	138,3 238,6	148,8 320,2
Individus nés en 1974	Masse sèche moyenne (mg) ♂	3,2	6,4	14,4	22,8	50,3	91,7	148,9	176,7	
	Erreur-standard	0,6	0,6	1,3	-	2,6	-	10,3	8,7	
	Nbr. de mesures	4	5	6	2	14	2	10	9,1 7	
	Valeurs extrêmes	1,9 4,4	5,0 7,5	10,5 18,8	17,5 28,1	41,7 65,4	82,7 100,7	130,0 226,0	151,6 208,1	191,8 260,6

## Quantité de soie produite au cours du cycle de développement

Chez *O. celerierae* la quantité de soie produite avant le stade 6 est négligeable elle augmente ensuite de stade en stade de la même façon pour les deux sexes (Tableau 3). Au cours des derniers stades, l'araignée tapisse le plancher et les parois verticales de sa cage ; la soie dévolue à la construction de l'abri peut alors ne représenter que le tiers de la soie produite.

Tableau 3.  
Quantité de soie tissée chez *Orinocosa celerierae* au cours du développement postembryonnaire hors du cocon.

	Stades							
	6	7	8	9	10	11	12	13
Masse sèche moyenne (mg)	1,7	3,8	4,1	6,3	13,6	22,0	34,8	38,5
Erreur-standard	0,5	0,8	0,8	0,7	2,4	2,2	4,5	
Nombre de mesures	3	3	7	8	9	14	4	1
Valeurs extrêmes	0,8 2,2	2,6 4,8	2,6 6,3	3,2 9,1	6,1 27,9	10,1 35,3	26,0 42,4	
Masse sèche moyenne (mg)	1,5	2,9	4,0	7,2	9,8	28,6	21,0	
Erreur-standard			0,8	1,0	2,1	3,7	2,4	
Nombre de mesures	2	2	6	8	8	11	5	
Valeurs extrêmes	0,8 2,1	1,5 4,3	1,3 6,5	2,4 10,1	3,0 21,7	13,9 50,3	16,7 26,3	

Chez *H. lamtoensis*, la toile-piège en nappe a été recueillie, desséchée puis pesée à divers moments du développement postembryonnaire. Le nombre de mesures n'étant pas assez important pour caractériser chaque stade, la quantité de soie tissée journallement pendant plusieurs stades a été estimée en admettant la constance de cette production. Cette quantité est de  $0,030 \pm 0,004$  mg de soie sèche par jour au cours des 5 premiers stades (d'après 12 mesures allant de 0,014 à 0,059 mg) et de  $0,080 \pm 0,006$  mg par jour au cours des stades 6, 7 et 8 (36 mesures allant de 0,035 à 0,198 mg). En moyenne, la production journalière augmente de 0,010 mg à chaque stade, passant de 0,01 mg/jour au cours du stade 1 à 0,08 mg/jour durant le stade 8.

### *Part de la soie de toile dans la production de croissance du développement*

La quantité de soie sèche tissée au cours de chaque stade du développement postembryonnaire et la part que cette soie représente dans la production de croissance ont été calculées chez *S. griseipes*, *O. celerierae* et *H. lamtoensis* (Tableaux 4 et 5).

Tableau 4

Quantité de soie tissée (en mg de matière sèche) au cours des stades successifs du développement postembryonnaire et part de cette soie dans la production de croissance chez *Geodina griseipes*.  
 S : masse sèche de soie ; P : production de croissance (P = gP+e+s) ; gP : gain de masse corporelle sèche ; e : masse sèche des exuvies.

STADE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	TOTAL	
S	1972 ♂	1,0	2,0	4,4	10,0	37,7	16,3	16,3	41,3	35,1	-	164,1
	1972 ♀										70,4	234,5
P	1974 ♂	1,0	2,2	3,2	8,0	17,9	18,0	49,3	49,3	27,8	-	176,7
	1974 ♀										-	214,4
Sx100 P	1972 ♂	6,9	15,4	31,4	53,7	155,1	193,6	341,2	447,4	606,2	-	1850,9
	1972 ♀										887,9	2709,8
Sx100 P	1974 ♂	8,6	23,8	40,3	91,3	168,8	208,0	444,1	565,9	975,7	-	2526,5
	1974 ♀										-	1895,3
Sx100 P	1972 ♂	14,5	19,0	14,0	18,6	24,3	8,4	4,8	9,2	5,8	-	8,9
	1972 ♀										7,9	8,7
Sx100 P	1974 ♂	11,6	9,2	7,9	8,8	10,6	8,7	11,1	8,7	6,7	-	8,5
	1974 ♀										-	9,3

Tableau 5

Quantité de soie tissée (en mg de matière sèche) au cours des stades successifs du développement postembryonnaire et part de cette soie dans la production de croissance chez *Orinocosa celeriorae* (O.c.) et *Hippasa lamtoensis* (H. l.)

S : masse sèche de soie ; P : production de croissance (P = gP+e+s) ; gp : gain de masse corporelle sèche ; e : masse sèche des exuvies ; R et L : développements rapide et lent.

STADE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	TOTAL
O.C. ♂, ♀	S	-	-	-	-	1,6	3,2	4,0	6,7	11,8	24,9	52,2
	P	0,74	1,38	1,4	3,1	14,3	24,4	39,2	60,8	107,5	173,4	429,1
	Sx100 P	-	-	-	-	11,2	13,1	11,4	11,0	11,0	14,4	12,2
H. L. ♂, ♀	R	0,29	0,24	0,42	0,60	0,80	1,16	-	-	-	-	4,61
	L	0,30	0,37	0,55	1,15	1,70	3,12	3,12	3,58	-	-	12,83
	P	0,61	0,77	1,52	2,01	3,55	6,81	8,68	-	-	-	23,96
	L	0,62	0,90	1,64	2,56	4,45	7,78	10,64	11,05	-	-	39,65
	R	47,5	31,2	28,3	29,9	22,5	16,0	13,4	-	-	-	19,2
	Sx100 P	48,4	41,1	33,5	44,9	38,2	26,5	29,3	32,4	-	-	32,4

En moyenne un mâle de *S. griseipes* tisse 170 mg de soie au cours de son développement et une femelle 225 mg. La part de la soie dans la production des premiers stades a été importante chez les individus nés en 1972, atteignant plus de 20 % au stade 5, puis elle a fortement diminué en proportion représentant parfois moins de 5 % de la production de matière sèche d'un stade. Chez les araignées nées en 1974 l'importance de la soie est restée bien plus stable d'un stade à l'autre, oscillant entre 6,7 et 11,6 % (tableau 4).

Un individu de *O. celerierae* arrivant à l'état adulte au stade 12 a produit en moyenne 52,2 mg de soie (tableau 5) ; cette production est de 80,1 mg pour un animal devenant adulte au stade 13. Ces résultats ont été obtenus en prélevant périodiquement la soie produite par divers individus, procédure qui aurait pu modifier le comportement de tissage. A titre de contrôle, la soie produite par sept mâles et sept femelles a été récoltée seulement après leur arrivée à l'état adulte ; les quantités obtenues vont de 32,7 à 82,8 mg, la moyenne étant de  $53,4 \pm 3,6$  mg le stade le plus fréquent d'arrivée à l'état adulte étant le stade 12, cette valeur confirme la validité des résultats obtenus par la méthode des prélèvements périodiques. L'importance de la production de soie s'est montrée peu variable, allant de 11 à 14 % selon les stades.

La production journalière est pratiquement la même chez les individus de *H. lamtoensis* à développement rapide et à développement lent, de sorte que ces derniers produisent une plus grande quantité de soie au cours de leur développement. Des araignées à croissance rapide atteignant l'état adulte au stade 7 ne produisent ainsi que 4,61 mg de soie, tandis que des araignées l'atteignant au stade 9 en un temps plus long produisent 12,83 mg de soie (Tableau 5). La part de soie dans la production de croissance est importante au cours du premier stade : la jeune araignée investit dans la construction de ce qui lui sert ensuite à capturer sa nourriture. Ultérieurement la part relative de la production de soie diminue avec des modalités variables selon qu'il s'agit d'animaux à développement rapide ou lent.

Au total, si l'on considère l'ensemble du développement postembryonnaire hors du cocon, la soie constitue moins de 10 % de la production de matière sèche chez *S. griseipes* et atteint 12% chez *O. celerierae*. La part la plus importante est observée chez *H. lamtoensis* où elle peut dépasser largement 20% (tableau 6).

Tableau 6

Part de la soie dans la production de l'ensemble du développement postembryonnaire hors cocon chez *Scodra griseipes*, *Orinocosa celerierae* *Hippasa lamtoensis*

S : masse sèche de soie ; P : production de croissance ( $P = gP + e + s$ ) ;  
gP : gain de masse corporelle sèche ; e : masse sèche des exuvies ;  
R et L : développements rapide et lent.

		<i>Scodra griseipes</i> individus nés en		<i>Orinocosa</i> <i>celerierae</i>	<i>Hippasa lamtoensis</i>	
		1972	1974		R	L
Sx100 P	♂	8,9	9,3	12,2	19,2	32,4
	♀	8,7	8,5			

## Quantité de soie produite au cours du cycle de développement

Chez les espèces étudiées, la production de soie augmente donc au cours du développement postembryonnaire : chaque araignée aménage, répare, agrandit ou reconstruit sa toile ou son abri à chaque stade ; elle l'adapte ainsi à sa nouvelle taille et à ses possibilités de capture s'il s'agit d'une toile-piège (cas de *H. lamtoensis* et, à un degré moindre, de *S. griseipes*). Ces observations conduisent à rechercher une relation entre la quantité de soie produite au cours d'un stade,  $Q_s$ , et la biomasse de l'araignée à mi-stade (B). Ces deux grandeurs étant estimées en poids de matière sèche, on obtient les relations suivantes, de la forme  $Q_s = a B + b$  :

### *S. griseipes*

$$\text{élevage 1972} \quad Q_s = 0,033 \cdot B + 7,550 \quad (r = 0,876)$$

$$\text{élevage 1974} \quad Q_s = 0,033 \cdot B + 5,789 \quad (r = 0,868)$$

$$*O. celerierae* \quad Q_s = 0,095 \cdot B - 1,146 \quad (r = 0,985)$$

### *H. lamtoensis*, individus à développement :

$$\text{- rapide} \quad Q_s = 0,065 \cdot B + 0,345 \quad (r = 0,929)$$

$$\text{- lent} \quad Q_s = 0,161 \cdot B + 0,506 \quad (r = 0,972)$$

Les valeurs relativement élevées du coefficient de corrélation montrent que la variabilité intraspécifique n'est pas considérable. En revanche les différences interspécifiques sont soulignées en particulier par les valeurs du paramètre  $a$  ; chez *H. lamtoensis* la valeur de  $a$  change évidemment de façon importante selon le type de développement.

A notre connaissance, la bibliographie ne fournit malheureusement pas de données directement comparables aux nôtres. Quelques auteurs comme FORD (1977) et LUBIN (1986) ont établi des relations entre la masse des femelles et la quantité de soie qu'elles tissent cette dernière exprimée non pas en masse, mais par la surface de toile à la longueur de fil produites. Les valeurs du rapport de la masse sèche de la toile à celle de la femelle obtenues d'après les données de divers auteurs et rassemblées dans le tableau 7 illustrent bien les différences interspécifiques.

Tableau 7

Rapport de la masse sèche de la toile à celle de la femelle chez plusieurs espèces d'araignées, d'après les données de divers auteurs.

PFQ et PSQ : masse fraîche et masse sèche des femelles ;  
PST : masse sèche des toiles ; R et L : développement rapide et lent. (d'après Blandin et Célerier, 1981).

Espèces	PF (mg)	PS (mg)	PST (mg)	PST x 100 PS	Auteurs	
<i>Araneus diadematus</i>	115,4	33,5	0,1	0,30	PEAKALL et WITT, 1976	
<i>Lepthyphantes zimmermanni</i>	4	1,2	0,0664	5,72	FORD, 1977	
<i>Sosippus janus</i>	366,6	106,3	20	18,81	PRESTWITCH, 1977	
<i>Nephila clavipes</i>	975	282,8	22	7,78	VOLLRATH, 1980	
<i>Tegenaria saeva</i>	278	82,3	17,2	20,9	CELERIER, 1971	
<i>Scodra griseipes</i>	7000	1848	224,5	12,2	présent travail	
<i>Orinocosa celeriae</i>	1222,2	337,3	52,2	15,5	" "	
<i>Hippasa lamtoensis</i>					" "	
	R	53,4	17,1	4,6	27,0	" "
	L	71,4	22,9	12,8	56,2	" "

Les valeurs les plus faibles sont observées chez deux Araneidae (*Araneus diadematus* et *Nephila clavipes*) et chez une Lyniphidae (*Leptyphantes zimmermanni*). Les deux premières espèces recyclent leur toile presque totalement tous les jours ou tous les trois jours respectivement. Ceci explique peut-être que l'investissement de matière soit plus faible que chez des espèces comme l'Agelenidae *T. saeva* ou les deux Lycosidae Hippasinae *Sosippus janus* et *H. lamtoensis* dont les toiles sont durables.

*Part de la soie dans la matière sèche d'un cocon.*

La production de reproduction représentée par les cocons a été estimée chez diverses espèces d'araignées en élevage (BLANDIN et CELERIER, 1981). Les résultats exprimés à partir des masses sèches de matériel sont rassemblées dans le tableau 8

Tableau 8

Quantité moyenne de soie sèche qui enveloppe les oeufs d'un cocon et part de cette soie dans la masse sèche moyenne d'un cocon chez *Scodra griseipes*, *Anahita aculeata*, *Orinacoosa celerierae*, *Hippasa lamtoensis*, *Brevilabus gillomorum* et *Pardosa injucunda*.

PS soie : masse sèche de soie d'un cocon ; PF cocon et PS cocon : masses fraîche et sèche d'un cocon.

	Masse de matière fraîche d'un cocon (mg)	Masse de matière sèche d'un cocon (mg)	Masse de soie sèche d'un cocon (mg)	PS soie PF cocon (%)	PS soie PS cocon (%)
<i>S. griseipes</i>	4 000	142,0	1 441,2	3,6	9,9
<i>A. aculeata</i>	101,9	5,2	33,3	5,1	15,6
<i>O. celerierae</i>	754,0	21,7	267,6	2,9	8,1
<i>H. lamtoensis</i>	31,1	0,5	10,6	1,6	4,7
<i>B. gillomorum</i>	38,5	0,9	12,8	2,3	7,0
<i>P. injucunda</i>	13,0	0,3	3,9	2,3	7,7

La part de la soie dans la masse sèche d'un cocon est la plus importante chez la Ctenidae *Anahita aculeata* où elle atteint 15,6 %. Elle est chez cette espèce trois fois plus importante que chez *H. lamtoensis* qui vit constamment sur une toile-piège, et deux fois plus importante que chez *S. griseipes* et les Lycosidae *O. celerierae*, *Brevilabus gillomorum* et *Pardosa injucunda*, *A. aculeata* qui investit le plus dans l'emballage de ses oeufs est la seule des espèces étudiées qui abandonne son cocon après l'avoir pondu.

Ces résultats pourraient alimenter le débat sur le stade de développement postembryonnaire d'une Araignée à la sortie du cocon qui varie selon les espèces comme le note CANARD (1987) "au moins en partie en liaison avec le fait que la femelle abandonne ou non sa ponte".

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BLANDIN, P. et CELERIER, M.L. - 1981 - Les Araignées des savanes de Lamto (Côte-d'Ivoire). Organisation des peuplements, bilans énergétiques place dans l'écosystèmes. Publ. Lab. Zool. E.N.S., 21, 2 fasc. : 586 p.
- CANARD, A. - 1987 - Analyse nouvelle du développement postembryonnaire. Revue Arachnologique, 7((3) : 91-128.
- CELERIER, M-L. - 1971a - Recherches sur le bilan énergétique d'un Arthropode carnivore : *Tegenaria saeva* Bl. (Agelariidae). Thèse 3e cycle, Univ. Paris VI, 87 p.
- CELERIER, M-L. - 1971b - Développement et consommation alimentaire d'une araignée : *Tegenaria saeva* Bl. (Agelenidae). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, sér. D, 272 : 3202 - 3205.
- FORD, M.J. - 1977 - Energy costs of the Predation Strategy of the Web-Spinning Spider *Lepthyphantes zimmermanni* Bertkan (Linyphiidae). Oecologia, 28 : 341-349.
- LUBIN, Y. - 1986 - Web Building and Prey Capture in the Uloboridae. - Spiders, Webs, Behavior, and Evolution (Ed. by W.A. SHEAR), pp. 132-171. Stanford University Press, California.
- NENTWIG, W. - 1987 - Ecophysiology of Spiders, Ed. by W. NENTWIG, Springer-Verlag, Berlin Meidelberg.
- PEAKALL, D.B. et WITT, P.N. - 1976 - The energy budget of an orb web-building spider. Comparative Biochemistry and Physiology, 54A : 187-190.
- PRESTWICH, K.N. - 1977 - The energetics of web-building in spiders. Comparative Biochemistry and Physiology, 57A : 321-326.
- SHEAR, W.A. - 1986 - Spiders, Webs, Behavior, and Evolution, Ed. by M.A. SHEAR, Stanford University Press, California.
- VOLLRATH, F. - 1981 - Energetics considerations of a spider parasite-spider host system. Revue Arachnologique, 3 (2) : 37-44.