

Réflexions sur les cycles vitaux des Araignées européennes, l'exemple des espèces à toiles géométriques

par F. YSNEL et A. CANARD

Résumé

Les cycles vitaux ou biologiques des Aranéides furent classés d'après leur durée, le moment dans l'année de la période de reproduction ou les stades de développement présents au cours de l'hiver. La découverte de certains des mécanismes conditionnant les cycles nous oblige à porter un regard nouveau sur ces classifications. Nous analysons, à titre d'exemple, les cycles connus des espèces à toiles géométriques d'Europe.

Abstract

Life cycles were classified according to their length, to their egg-laying periods or to the developmental stages occurring during winter. The discovery of some mechanisms controlling cycles compelled us to take a new look at these classifications. Cycles of european orb-weaving species have been analysed as an example.

Introduction

L'étude des cycles vitaux ou cycles biologiques des Aranéides a été abordée à partir de différents types d'investigation. BONNET (1930, 1935), JUBERTHIE (1954) ont appuyé leurs études sur des résultats d'élevage, complétés par quelques observations sur le terrain. D'autres auteurs se sont basés uniquement sur des prélèvements effectués sur le terrain en s'intéressant soit aux seuls adultes (TRETZEL, 1954; BROEN et MORITZ, 1963) soit à tous les individus d'une population (DONDALE, 1961, ALMQUIST, 1969, TOFT, 1976, 1979).

Une voie plus particulière est suivie par SCHAEFER (1976); les cycles de plusieurs espèces sont étudiés en fonction de la présence des adultes sur le terrain mais surtout en recherchant l'influence de la température ou de la photopériode sur la durée d'intermue ou la maturation des gonades.

Suivant ces diverses méthodes d'étude, des critères différents sont employés pour caractériser les cycles. Avant de présenter un nouveau travail sur le cycle des espèces à toiles géométriques (YSNEL, en préparation) et en fonction des résultats déjà obtenus par l'un de nous (CANARD, 1984), il apparaît nécessaire, à défaut d'une synthèse générale, d'effectuer quelques commentaires sur l'étude des cycles biologiques en prenant comme exemple les espèces à toiles géométriques.

Détermination du nombre de stades de développement

Cette donnée qui peut paraître annexe aux études de cycles est en réalité une composante fondamentale. Les élevages permettent de déterminer le nombre de stades de développement d'une espèce au laboratoire mais on ne peut affirmer que ces nombres soient les mêmes dans le milieu s'il n'y a pas également d'étude sur le terrain. La recherche de critères fiables permettant de différencier entre eux les stades successifs du développement devient alors une préoccupation majeure. La biométrie, la chaetotaxie, l'étude du nombre de dents de chélicères ou la trichobothriotaxie apportent des éléments efficaces pour la reconnaissance des différents stades. Mais les études de ce type ont l'inconvénient d'être longues, ce qui doit expliquer leur petit nombre. Les études biométriques menées uniquement sur le terrain ont, elles, l'avantage d'être plus rapides. Les mesures s'effectuent sur des échantillons de populations prélevés à différents moments de l'année. La durée du cycle peut être déterminée en suivant l'évolution des effectifs à l'intérieur de chaque classe de taille. Dans certains cas, les classes de taille paraissent tellement distinctes les unes des autres que les auteurs les assimilent aux stades de développement. Ces assimilations non vérifiées par des élevages, paraissent alors prématurées. En effet, le mode de croissance est tel, qu'il n'existe que de faibles augmentations de taille dans les derniers stades (courbes en "S", cf. CANARD, 1984); aussi lorsqu'on choisit des classes de tailles égales pour tout le développement, il y a de grands risques de confondre plusieurs des derniers stades dans une même classe. De plus, si la biométrie permet de distinguer les premiers stades du développement, elle est souvent inefficace pour les derniers stades du fait du recouvrement important des mesures linéaires ou pondérales des stades successifs. L'utilisation d'autres critères (chaetotaxie, trichobothriotaxie) moins dépendante des conditions individuelles de nutrition comme peuvent l'être la taille ou le poids est donc préférable pour caractériser les stades de développement des individus en élevage et sur le terrain. Les Araignées à toile géométrique ont fait l'objet d'un certain nombre d'élevages en laboratoires et de quelques études de population sur le terrain (Tabl.I). On trouve chez *Araneus diadematus* une illustration de notre précédente remarque : TOFT (1976) étudie les populations sur le terrain et trouve moins de stades de développement (6) que BONNET (1930) qui élève l'espèce au laboratoire et constate qu'il y a parfois 7 et plus souvent 8 stades de développement.

L'analyse des différents travaux concernant les cycles des Araignées à toiles géométriques montre qu'une seule espèce *Meta menardi* effectue parfois des mues adultes (DRESCO-DEROUET, 1970), ce qui amène deux commentaires :

- La notion de cycle biologique ou cycle vital, qui correspond selon BONNET (1930) ou JUBERTHIE (1954) à la durée d'une génération, est à associer à la notion de longévité

ESPECES	Stades de développement											AUTEURS	Dates				
	mâles					fenelles											
	5	6	7	8	9	10	5	6	7	8	9			10	11		
<i>Meta segmentata</i>	3*	10	1				2	11								E	SCHAEFER, 1976
<i>Cycloa conica</i>		x						x								T	TOFT, 1976, 1983.
<i>Meta mengeti</i>		x						x								T	TOFT, 1976.
<i>Pachygnatha clercki</i>		x	x					x	x							T	TOFT, 1983.
<i>Pachygnatha clercki</i>		2	12						17							E	SCHAEFER, 1976.
<i>Tetragnatha extensa</i>		x	x						x							T	TOFT, 1979.
<i>Araniella cucurbitina</i>		x	x						x							F	NEET, 1985.
<i>Opistella x-notata</i>			8							11						E	JUBERTHIE, 1954.
<i>Araneus diadematus</i>			20							20						E	LE GUELTE, 1962.
<i>Araneus diadematus</i>			2	1						2	6					E	BONNET, 1930.
<i>Araniella cucurbitina</i>			x							x						T	TOFT, 1976.
<i>Hibicus plumipes</i>			x							x						E	BERLAND, 1914.
<i>Larinioides cornutus</i>			3							9	5					E	YSNEL (en préparation)
<i>Tetragnatha nigrita</i>			x	x						x	x					E	JUBERTHIE, 1954.
<i>Euctana umbratica</i>			4	16						2	18	3				E	JUBERTHIE, 1954.
<i>Arctopis bruennichi</i>			x	x						x	x					E	TILQUIN, 1938.
<i>Tetragnatha montana</i>				x						x	x					E	JUBERTHIE, 1954.
<i>Meta menardi</i>				3	10					3	8	3				E	SCHAEFER, 1976.
<i>Meta menardi</i>											x					E	JUBERTHIE, 1954.
<i>Gibbaranea bituberculata</i>					x						x					E	JUBERTHIE, 1954.
<i>Meta menardi</i>				x	x	x						x	x			E	BRESCO-DEROUET, 1960.

Tableau I: Nombres de stades de développement observés chez différentes espèces d'Araignées orbitèles européennes (la dispersion a lieu au stade juvénile 2, après le stade juvénile 4 peuvent suivre les stades adultes ♂ 5 ou ♀ 5, ...).

(*) : les nombres correspondent à ceux des individus atteignant l'état adulte à ce stade en élevage.
 x : nombre d'individus non précisés par les auteurs; E : élevage au laboratoire; T : étude sur le terrain.

des adultes; si la plupart des adultes de ce groupe ne survivent au plus que quelques mois, les femelles de *Meta menardi* peuvent vivre plus d'une année;

- *Meta menardi*, espèce cavernicole, n'est pas soumise aux mêmes conditions climatiques que les autres espèces, ce qui explique que son développement soit particulier.

Durée des cycles

Quelques auteurs (BONNET, 1935; MILLOT, 1949) déterminent des groupes d'espèces en fonction de la durée des cycles. Pour JUBERTHIE (1954), quatre groupes peuvent être séparés, il distingue :

- Les Araignées pérennes à cycle supérieur à deux ans avec des mues adultes.
- Les Araignées à cycle sur 2 ans.
- Les Araignées annuelles, subdivisées en différentes catégories suivant les stades présents l'hiver.
- Les Araignées à deux cycles par an.

Mais BONNET (1930) a montré qu'il y a, suivant les conditions d'élevage de *Dolomedes*, de 6 mois à 4 ans entre deux générations. ALMQUIST (1969) et TOFT (1976) montrent qu'un grand nombre de cycles observés sur le terrain ont des durées variables suivant la localisation géographique des populations. Le tableau II donne un exemple de ces variations chez quelques espèces à toiles géométriques.

Espèces	Localisation géographique	Durée du cycle	Auteurs
<i>Meta mengei</i>	Nord du Danemark, Scandinavie,	2 ans	TOFT, 1983
	France, Pays-Bas	1 an	
<i>Tetragnatha montana</i>	Allemagne	1 an	SCHAEFER, 1976
	Sud de la France	2 cycles/an	JUBERTHIE, 1954.
<i>Araneus diadematus</i> <i>Araniella cucurbitina</i>	Danemark	2 ans	TOFT, 1976
	Sud de la France	1 an	BONNET, 1930 JUBERTHIE, 1954

Tableau II : Variations de la durée du cycle en fonction de la position géographique chez 4 espèces d'orbiteles.

La durée du cycle est donc souvent dépendante de la position d'une population au sein de son aire de répartition et peut varier suivant les latitudes, et aussi l'altitude (TOFT, 1983).

En ce qui concerne les Araignées soumises au climat tempéré, il nous semble que l'on peut distinguer deux types de cycles d'après leurs durées :

- Des cycles longs dont l'intervalle entre deux générations est souvent supérieur à 3 ans avec des adultes ayant une grande longévité et subissant des mues. En Europe, il s'agit des Mygales et des Filistates.
- Des cycles courts qui atteignent au plus 2 ans mais dont les durées sont parfois variables pour une même espèce. Les adultes ne subissent pas de mues. En climat tempéré, ce type de cycle est réalisé par la majorité des espèces avec parmi elles les Araignées à toiles géométriques.

D'autres espèces européennes sont soumises à des conditions climatiques plus constantes. C'est le cas des Araignées domestiques ou des cavernicoles comme *Meta menardi*. Leur cycle est en général long et la longévité des adultes est élevée (BONNET, 1935).

Stades de développements présents l'hiver

BONNET (1935) puis MILLOT (1949) distinguent d'une part les Araignées qui, comme certaines espèces, passent l'hiver à l'état d'oeuf et se développent ensuite en 6 à 8 mois, et d'autre part les espèces ayant un développement post-embryonnaire étalé sur toute l'année. JUBERTHIE (1954) distingue 6 catégories d'espèces annuelles suivant les stades présents l'hiver. Le tableau III reprend ces différentes catégories et donne des exemples pour les espèces à toiles géométriques.

STADES	ESPECES CITEES (d'après WIEHLE, 1931 ; BONNET, 1935 ; MILLOT, 1949 ; JUBERTHIE, 1954 ; KIRCHNER, 1965 ; CANARD, 1984.
Stade embryonnaire	<i>Araneus diadematus</i> , <i>Araneus quadratus</i> , <i>Meta segmentata</i> , <i>Neoscona adianta</i> , <i>Zygiella atrica</i> , <i>Zygiella x-notata</i> .
Stade J2 (dans le cocon)	<i>Argiope bruennichi</i> .
Autres stades juvéniles	<i>Aculepeira ceropegia</i> , <i>Agalenatea redii</i> , <i>Araneus angu-</i> <i>latus</i> , <i>Araniella cucurbitina</i> , <i>Attea sturmi</i> , <i>Cyclosa</i> <i>conica</i> , <i>Hyposinga albovitata</i> , <i>Hyposinga sanguinea</i> , <i>Mangora acalypha</i> , <i>Zilla diodia</i> , <i>Tetragnatha extensa</i> , <i>T. striata</i> , <i>T. nigrita</i> , <i>T. montana</i> .
Stade subadulte	(Pas d'espèce à toile géométrique citée).
Stade adulte (*)	<i>Gibbaranea bituberculata</i> , <i>Nuctenea umbratica</i> , <i>Larinioides cornutus</i> , <i>Meta menegi</i> , <i>Pachygnatha clereki</i> , <i>Pachygnatha degeeri</i> .

Tableau III : Stade atteint au premier hiver par des espèces à toiles géométriques.

(*) Ces espèces peuvent devenir adultes dès le premier hiver mais peuvent aussi être encore à l'état de jeunes.

Ce type de classement doit être nuancé en raison des variations de la durée des cycles déjà évoquée précédemment. Cependant, le stade de développement atteint par les individus, au moins pour le premier hiver, est une donnée à prendre en compte pour l'étude des cycles.

Périodes de présence et d'activité des adultes

Certains écologistes employant principalement le piégeage au sol pour effectuer leurs prélèvements constatent que les adultes des différentes espèces ne sont pas capturés toute l'année et ils déterminent des catégories d'espèces suivant la saison de capture des adultes. TRETZEL (1954) distingue des espèces :

- * "eurychrones" avec des adultes des deux sexes présents toute l'année (type *Porrhomma egeria*), au cours de la moitié estivale de l'année (type *Pachygnatha clercki*), ou au cours de la moitié hivernale de l'année (type *Lepthyphantes cristatus*).
- * "diplochrones" avec deux périodes de reproduction dans l'année (c'est-à-dire, d'après l'auteur, 2 cycles par an), soit avec une période au printemps, l'autre à l'automne (type *Coelotes inermis*) soit l'une en été, l'autre en hiver (type *Micrargus herbigradus*).
- * "à femelles eurychrones et mâles sténochrones", (type *Pirata latitans*).
- * "sténochrones" avec une période de présence des adultes courte, au printemps, en été ou à l'automne (sténochrones de printemps, été, automne).
- * "présentes l'hiver" (sténochrones d'hiver).

Cette classification sera employée par d'autres auteurs qui utilisent également le piégeage au sol (BROEN et MORITZ, 1963; MERRETT, 1968 ...). Mais cette méthode d'échantillonnage traduit l'activité des espèces, et pas seulement les présences d'adultes. Elle peut donner un bon reflet de la période d'accouplement (recherche des partenaires sexuels) mais n'indique pas toujours s'il y a des pontes (*Lycosides* et *Pisaurides* exceptés). Ainsi, le cas des "diplochrones" que TRETZEL (1954) croit être des espèces à deux cycles annuels correspond certainement le plus souvent, comme le souligne TOFT (1976), à des espèces ayant deux périodes d'accouplement, l'une avant l'hiver, l'autre après, et une seule période de ponte. Il semblerait donc qu'il y ait quatre types d'espèces suivant les périodes de reproduction :

- du printemps à l'automne ("eurychrones")
- au printemps - début été ("sténochrones de printemps et diplochrones)
- à la fin de l'été - automne (sténochrones d'automne)
- en hiver (sténochrones d'hiver)

Les Araignées à toiles géométriques n'appartiennent qu'aux trois premiers types (Tabl.IV).

Mécanismes de régulation des cycles

BONNET (1930) montre, pour les espèces qu'il étudie, que la température et la nourriture sont les facteurs les plus importants pour déterminer l'intervalle entre deux mues. Dans

	Périodes de reproduction	Espèces
Eurychrones cavernicoles	Toute l'année	<i>Meta merianae</i> , <i>M. menardi</i> , <i>M. bourneti</i> .
Eurychrones	Du printemps à l'automne	<i>Larinioides cornutus</i> , <i>Nuctenea umbratica</i> , <i>Pachygnatha clercki</i> , <i>Pachygnatha degeeri</i> , <i>Tetragnatha extensa</i> , <i>T. montana</i> .
Sténochrones de printemps et Diplochrones	Printemps - début-été	<i>Aculapeira ceropegia</i> , <i>Agalenatea redii</i> , <i>Araneus angulatus</i> , <i>Araniella cucurbitina</i> , <i>A. displicata</i> , <i>A. inconspicua</i> , <i>Attea sturmi</i> , <i>A. triguttata</i> , <i>Cercidia prominens</i> , <i>Cyclosa conica</i> , <i>C. oculata</i> , <i>Gibbaranea bituberculata</i> , <i>G. gibbosa</i> , <i>Hyposinga albovittata</i> , <i>H. heri</i> , <i>H. pygmaea</i> , <i>H. sanguinea</i> , <i>Mangora acalypha</i> , <i>Meta mengei</i> , <i>Singa hamata</i> , <i>Zilla diodia</i> .
Sténochrones d'automne	Automne	<i>Araneus diadematus</i> , <i>Arcneus narmorcus</i> , <i>A. quadratus</i> , <i>Argiope bruennichi</i> , <i>Meta segmentata</i> , <i>Neoscona adiauta</i> , <i>Zygiella atrica</i> , <i>Z. x-notata</i> .

Tableau IV : Périodes de reproduction d'Araignées à toiles géométriques.

certains cas, une corrélation entre la durée d'intermue et la prise de nourriture a pu être mise en évidence (TURNBULL, 1965; CANARD, 1973). Il y a au moins, pour certaines espèces, une température minimale en-dessous de laquelle il n'y a pas de mues; BONNET (1930) estime cette température à 13°C pour *Dolomedes*. Pour DONDALE et LEGENDRE (1971), il y aurait une diapause hivernale chez les jeunes de *Pisaura mirabilis*. Tous ces travaux expliquent les cycles avec un arrêt de développement hivernal puis une reprise au printemps avec des mues de plus en plus rapprochées. Mais, de nombreux cycles observés dans le milieu restent en grande partie inexpliqués. Les travaux de SCHAEFER (1976, 1978) mettent en évidence le contrôle de certains cycles non seulement par la température, mais aussi par la photopériode. L'auteur reprend alors la terminologie utilisée par TRETZEL (1954). Il distingue de la même manière, en fonction de la période de reproduction, des espèces eurychrones, diplochrones ou sténochrones mais en associant, pour les cas étudiés, l'apparition de la période de ponte aux variations de températures ou de la photopériode. Cinq types d'espèces sont alors distingués :

- Les espèces eurychrones (type I) ont un cycle seulement dépendant de la température avec un arrêt du développement en période froide.
- Les sténochrones de printemps (type II) ont des intermues prolongées par les jours courts (au moins aux derniers stades), une période de froid intervient en atténuant cet effet et en réduisant le nombre de stades.

- Les sténochrones d'automne (type III) ont une diapause embryonnaire levée par le froid.
- Chez les espèces diplochrones (type IV), les jours courts préviennent la maturation des ovaires dont le développement reprend après exposition en jours longs ou après une période de froid.
- Chez les sténochrones d'hiver (type V), les jours longs prolongent les intervalles entre les mues et augmentent le nombre de stades; les jours courts activent la maturation des ovaires.

Les cycles sont donc parfois synchronisés dans l'année par ces deux facteurs périodiques que constituent la température et la photopériode. Malgré quelques travaux sur ces régulations (BAERT, 1977; CANARD, 1984), en dehors de ceux de SCHAEFER (1976, 1978), les espèces dont les cycles ont été étudiés sont très peu nombreuses, aussi est-il encore trop tôt pour pouvoir caractériser les cycles d'après les régulations qu'ils subissent. Chez les Araignées à toiles géométriques, on sait seulement que *Pachygnatha clercki* est du type eurychrone, et que *Meta segmentata*, *Araneus diadematus* et *Araneus quadratus* sont du type sténochrome d'automne avec une diapause embryonnaire levée par le froid (SCHAEFER, 1976; CANARD, 1984).

Discussion conclusion

Nous n'avons pas envisagé ici le cas des espèces dont les durées de développement sont telles que les mâles d'une génération fécondent les femelles de la génération précédente, mais il n'est pas certain que de tels cas existent en Europe occidentale, bien qu'on en ait observé dans le bassin méditerranéen (LEVY, 1971). La description des cycles nous conduit à effectuer divers regroupements d'espèces suivant les critères utilisés. Tous ces regroupements sont interdépendants entre eux et ont aussi des mécanismes de régulation propres. Cette interdépendance générale est logique (Tabl.V) et lorsque des études plus nombreuses auront été menées sur les mécanismes de régulation, il sera peut-être possible d'envisager alors des schémas évolutifs dans la réalisation des cycles.

Les espèces à cycles longs, comme par exemple la Mygale *Atypus affinis* ont des périodes de mues ou de pontes si précises qu'il y a lieu de rechercher chez elles aussi d'éventuelles régulations par les facteurs périodiques du milieu.

L'exemple des Araignées à toiles géométriques nous montre qu'il existe une grande variabilité des cycles dans un groupe homogène quant à son mode de chasse. Dans beaucoup de régions d'Europe, les Araignées orbitèles sont inactives l'hiver; mais au cours des autres saisons, ces variations dans les cycles des différentes espèces permettent la présence dans le milieu, à la fois, de jeunes et d'adultes. Ceci autorise une pleine colonisation du biotope avec, au cours des saisons, des toiles de toutes tailles se distribuant dans un maximum de sites des groupements végétaux. Cette présence simultanée de différentes espèces au sein d'un même biotope est une manifestation de l'évolution des cycles.

Caractères descriptifs des cycles					Régulations				
Durée	Groupes	Périodes de pontes :		Stades présents l'hiver	Photopériode		Basses températures		Diapause embryonnaire
		Saisons de présence des adultes	Saisons de Pontes		Période de ponte	Durée d'intermue	Période de ponte	Durée d'intermue	
Cycles courts	Eurychrones	P, E, A, (B)	P, E, A.	J, (Ad)	0	0	+	+	0
	Diplochrones	P, (E, A) H	P, (E)	J, Ad.	J1			?	
	Sténochrones Printemps-début été	P, (E)		J, (Ad)	0	+	+		
	Sténochrones Automne	(E), A,	A	oeufs		?	0	+	
	Sténochrones Hiver	H (P, E, A)	H	(J) Ad	Jc	J1	?	?	
Cycles longs		P, E, A, H	P, E, A	J, Ad	?	?	?	?	

Tableau V : Correspondances entre des caractères de description des cycles et certaines de leurs régulations.

P : printemps; E : été; A : automne; H : hiver; J : jeunes; Ad : adultes; Jc : jours courts; J1 : jours longs; O : absence de régulation; + : présence d'une régulation; ? : régulation non connue. () : présence des adultes et pontes peu fréquentes ou stades peu représentés.

Bibliographie

ALMQUIST, S., 1969. - Seasonal growth of some dune-living spiders. *Oikos* 20: 392-408.

BAERT, L., 1978. - Influence de la photopériodicité sur la maturation ovarienne chez *Gonyldidium rufipes* (SUNDEVALL) (*Araneae, Linyphiidae*). *Rev. Arachnol.* 2(4): 23-27.

BERLAND, J., 1914. - Note sur le cycle vital d'une Araignée cribellate, *Uloborus plumipes* LUCAS. *Arch. Zool. expér.* 55: 53-66.

BONNET, P., 1930. - La mue, l'autonomie et la régénération chez les Araignées avec une étude sur les *Dolomedes* d'Europe. *Bull. Soc. hist. nat. Toulouse* 59: 237-700.

BROEN, B. VON et MORITZ, M., 1963. - Beiträge zur Kenntnis der Spinnenfauna Norddeutschlands. I. Über Reife- und Fortpflanzungszeit der Spinnen (*Araneae*) und Weberknechte (*Opiliones*) eines Moorgebietes bei Greifswald. *Dt. ent. Z. (N.F.)* 10: 379-413.

CANARD, A., 1973. - Contribution à la connaissance de la taxonomie, du cycle de développement et de la croissance de la Néphile de Madagascar (*Araneida: rgiopidae*). *Thèse 3e cycle Paris* : 1-204.

CANARD, A., 1984. - Contribution à la connaissance du développement, de l'écologie et

- de l'écophysiologie des Aranéides de landes armoricaines. *Thèse Doct. Etat, Rennes*: 1-389, Annexe I-152.
- DONDALE, C.D., 1961. - Lifes histories of some common spiders from trees and strubs in Nova Scotia. *Can. J. Zool.* 36: 777-787.
- DONDALE, C.D. et LEGENDRE, R., 1970. - Mise en évidence de phénomènes de diapause hivernale chez l'Araignée paléarctique *Pisaura mirabilis* (CLERCK, 1758) (Pisauridae). *C. R. Acad. Sc. Paris, ser. D* 270: 2483-2485.
- DONDALE, C.D. et LEGENDRE, R., 1971. - Winter diapause in a Mediterranean population of *Pisaura mirabilis* (CLERCK). *Bull. brit. arachnol. Soc.* 2(1): 6-10.
- DRESCO-DEROUET, L., 1960. - Etude biologique comparée de quelques Araignées lucicoles et troglaphiles. *Arch. Zool. exp. gén.* 98: 271-354.
- JUBERTHIE, C., 1954. - Sur les cycles biologiques des Araignées. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse* 89: 299-318.
- KIRCHNER, W., 1965. - Wie überwintert die Schilfradspinne *Araneus cornutus*?. *Natur. u. Mus.* 95(4): 163-170.
- LE GUELTE, L., 1962. - Sur l'élevage et la croissance de l'Araignée *Zilla x-notata* Cl. (Araignées, Argiopidae). *Bull. Mus. nat. hist. nat. Paris* 34(4): 280-292.
- LEVY, G., 1970. - The life cycle of *Thomisus onustus* (Thomisidae, Araneae) and out-lines for the classification of the life histories of spiders. *J. Zool. Lond.* 160: 523-536.
- MERRETT, P., 1968. - The phenology of spiders on heathland in Dorset. Families Lycosidae, Pisauridae, Agelenidae, Mimetidae, Theridiidae, Tetragnathidae, Argopidae. *J. Zool., Lond.* 156: 239-256.
- MILLOT, J., 1949. - Ordre des Aranéides. in *Traité de Zoologie PP. Grassé, Paris*, 6: 589-743.
- NEET, C.R., 1985. - Le cycle vital de *Tetragnatha extensa* (L.) dans une tourbière du Haut-Jura suisse (Araneae, Tetragnathidae). *Rev. Arachnol.* 6(3): 127-132.
- SCHAEFER, M., 1976. - Experimentelle Untersuchungen zum Jahreszyklus und zur Überwinterung von Spinnen (Araneida). *Zool. Jb. Syst.* 103: 127-289.
- SCHAEFER, M., 1977. - Winter ecology of Spiders (Araneida). *Zeitsch. angew. ent.* 83(2): 113-134.
- TILQUIN, A., 1938. - La confection du cocon chez *Argiope bruennici* : ses rapports avec la construction de la toile. *Journ. psychol. norm. pathol.* 35: 69-106.
- TOFT, S., 1976. - Life Histories of Spiders Danish Beech Wood. *Nat. Jutland.* 19: 5-40.
- TOFT, S., 1979. - Life histories of eight Danish wetland spiders. *Ent. Meddr.* 47: 22-32.
- TOFT, S., 1983. - Life cycles of *Meta mengei* and *Meta segmentata* in Western Europe (Arachnida, Araneae, Tetragnathidae). *Verh. naturwiss. Ver., Hamburg* 26: 265-276.
- TRETZEL, E., 1954. - Reife- und Fortpflanzungszeit bei Spinnen. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 42: 634-691.
- TURNBULL, A.L., 1965. - Effects of Prey Abundance on the Development of the Spider *Agelenopsis potteri* (BLACKWALL) (Araneae, Agelenidae). *Can. Ent.* 97(2): 141-147.
- WIEHLE, H., 1931. - Araneidae. *Tierwelt Deutschlands* 6: 1-136.