

L'étude des stratégies démographiques chez les Araignées

par Patrick BLANDIN et Marie-Louise CELERIER^o

summary

Some aspects of studies on spiders demography are reviewed. Available data show that the "relative clutch size" is not a correct indicator of reproductive effort, which must be calculated from complete energy budgets at the population level. Very few spiders have been studied in this perspective; well documented cases are compared. Spiders show a large variety of survival curves. Comparison of some species for reproductive effort and survivorship may allow to distinguish *r*- and *K*-strategies. Nevertheless such interpretations will be acceptable only if demographic traits are shown to be adaptive responses to environmental factors: unfortunately, pertinent data are still very scarce. In conclusion, difficulties in demographic studies dealing with spiders are pointed out.

Le concept de stratégie démographique a joué un rôle considérable dans le développement de l'écologie évolutive. Il suppose en effet que, selon les contextes sélectifs auxquels elles sont confrontées, les espèces acquièrent des caractéristiques démographiques différentes (MACARTHUR et WILSON, 1967; PIANKA, 1970).

Du fait de la variété de leurs modes de vie, les Araignées devraient constituer un matériel favorable à l'étude de ces problèmes, mais peu de travaux encore ont été menés dans ce sens. EDGAR (1971b), HUMPHREYS (1976), puis MCQUEEN (1978) et WORKMAN (1978) ont sans doute été les premiers à comparer la survie chez les Araignées aux types fondamentaux définis par DEEVEY (1947) ou SLOBODKIN (1961), et parfois à l'interpréter en termes de stratégies *r* ou *K*. Par ailleurs, ENDERS (1976), WORKMAN (1978) et MAELFAIT et BOSMANS (1981) ont abordé le problème de l'effort de reproduction.

Dans le présent travail, nous voudrions attirer l'attention sur certaines difficultés que rencontrent les recherches dans le domaine des stratégies adaptatives, à partir d'exemples de la littérature ou tirés de nos travaux sur les Araignées des savanes de Lamto, en Côte-d'Ivoire (BLANDIN et CÉLÉRIER, 1981).

I. L'effort de reproduction

A l'échelle de l'individu, il faut entendre par effort de reproduction la part *AR* de l'énergie assimilée *A* qui est dévolue à la reproduction pendant la période correspon-

dante (WILLIAMS, 1966a, b). Ce concept diffère de celui de coût de la reproduction, qui implique l'idée que l'énergie affectée à la reproduction l'est, pour tout ou partie, aux dépens de celle affectée à la croissance et à la maintenance ; cette notion de coût pose de difficiles problèmes de quantification (CALOW, 1979, 1983; TUOMI *et al.*, 1983; PARTRIDGE et HARVEY, 1985). L'effort de reproduction est théoriquement plus simple à connaître. On peut l'écrire:

$$ER_i = \frac{AR_i}{A_i}$$

L'indice i rappelle que l'il s'agit d'une définition à l'échelle individuelle. Dans la pratique, AR est difficile à déterminer, car il faut mesurer à la fois l'énergie contenue dans les gamètes, celle qui est dépensée pour leur fabrication, et enfin celle qui est investie dans les comportements de reproduction. Souvent, il est plus aisé de ne mesurer que la production de reproduction PR des femelles pour une portée, ce qui correspond chez les Araignées à l'énergie contenue dans un cocon, soit comprise. Dans ce cas, on n'obtient qu'une sous-estimation de l'effort de reproduction, qui s'écrit:

$$ER'_i = \frac{PR_i}{A_i}$$

' La détermination de A_i peut se faire par sommation de l'énergie investie dans l'ensemble des productions, P_i , et de l'énergie de maintenance, R_i , mesurée par le biais de la consommation d'oxygène. Cependant il est plus sûr d'estimer A_i par différence entre l'énergie ingérée et l'énergie non assimilée, mesurée à partir des rejecta (BLANDIN et CÉLÉRIER, 1981).

A moins de disposer d'études détaillées de bilans énergétiques, on ne peut connaître ER'_i et encore moins ER_i . Dans ces conditions, les auteurs se contentent du rapport de la biomasse de la ponte, BR, à celle de la femelle qui l'a produite, Bf. Il est souhaitable d'utiliser les équivalents énergétiques, mais les données sont rares. De toutes façons, ce rapport n'a pas la signification d'un effort de reproduction. Il a néanmoins été utilisé, à propos d'Araignées, par WORKMAN (1979), BLANDIN et CÉLÉRIER (1981), MAELFAIT et BOSMAN (1981), FRITZ et MORSE (1985).

La figure 1 rassemble les données de la littérature et celles que nous avons sur les Araignées de Lamto. L'axe majeur réduit a pour équation:

$$\text{Log BR} = 1,06 \text{Log Bf} + 1,55 \quad (r = 0,959)$$

soit:

$$\text{BR} = 0,44 \text{ Bf}^{1,06} \quad (\text{en mg de matière fraîche})$$

En première approximation, le poids d'un cocon est donc proportionnel à celui de la femelle qui l'a produit, ce qui concorde avec les observations de MAELFAIT et BOSMANS (1981). Cependant, il y a une forte dispersion des points: pour des espèces approximativement de même taille, le rapport de la biomasse du cocon à la femelle varie de façon importante, parfois d'un facteur 10, sinon plus. Cela suggère -mais ne montre pas- que l'effort de reproduction pourrait lui-même présenter d'importantes variations interspécifiques. Le tableau I fournit les résultats obtenus pour quelques Lycosidae de Lamto, dont

nous avons établis les bilans énergétiques en élevage. Entre ces espèces, le rapport ER_i varie dans des proportions de 1 à 3 approximativement.

Tableau 1

Effort de reproduction, pour la première ponte, chez quelques Lycosidae de la région de Lamto (Côte-d'Ivoire).

	A_i (kJ)	PR_i (kJ)	ER_i
<i>Hippasa lamtoensis</i>	1,62	0,28	0,17
<i>Pardosa injucunda</i>	0,56	0,10	0,18
<i>Orinocosa celerierae</i>	18,55	6,78	0,37
<i>Brevilabus gillonorum</i>	0,45	0,26	0,58

Ainsi mesuré, l'effort de reproduction n'a pas de réelle signification démographique. Pourtant, même dans des travaux de réflexion récents (TUOMI *et al.*, 1983; PILORGE et BARBAULT, 1984), la distinction entre l'effort à l'échelon individuel et à l'échelon de la population n'a pas été faite, ce qui est regrettable. Sans doute est-ce parce que les données relatives à des populations sont extrêmement rares. Il faut en effet intégrer les résultats individuels à l'échelle des populations, ce qui suppose des analyses démographiques associées à des bilans énergétiques complets.

L'effort de reproduction d'une population peut se définir comme la fraction AR_p de l'énergie A_p assimilée par l'ensemble de la population qui est allouée à la reproduction par les adultes, ceci pendant une période déterminée, l'année par exemple. On a ainsi:

$$ER_p = \frac{AR_p}{A_p}$$

On ne peut le plus souvent connaître que la production de reproduction des femelles correspondant aux cocons, soit PR_p , et l'on ne peut donc avoir qu'une sous-estimation de l'effort de reproduction de la population, soit:

$$ER'_p = \frac{PR_p}{A_p}$$

Il faut évidemment tenir compte de l'ensemble des pontes produites par les femelles, en fonction de leurs durées de vie et de l'intervalle entre les pontes successives, toutes données difficiles à obtenir. Depuis les travaux d'EDGAR (1971a, b, c), seuls HUMPHREYS (1976) puis BLANDIN et CÉLÉRIER (1981) ont obtenus des résultats permettant une première approche de l'effort de reproduction des populations de quelques espèces (tab. II).

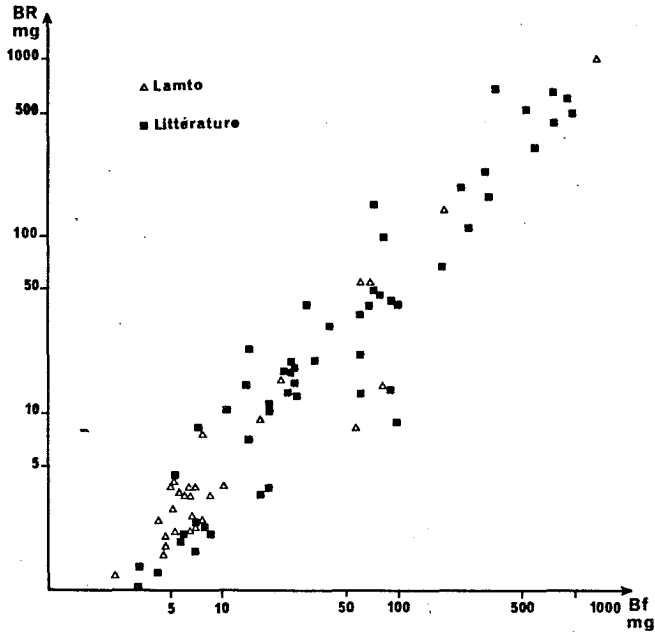


Fig. 1; Relation entre le poids du cocon (BR) et le poids de la femelle qui l'a produit (Bf) chez diverses Araignées. Poids en mg de matière fraîche.

Les données de la littérature proviennent de: Engelhardt, 1964; Breymeyer, 1967; Hagstrum, 1970; Robinson et Robinson, 1970; Edgar, 1971d; Kessler, 1971; Christophe, 1974; Riechert et Tracy, 1975; Albert et Albert, 1976; Wise, 1976; Anderson, 1978; Harrington, 1978; Eberhard, 1979; Workman, 1978, 1979; Fritz et Morse, 1985.

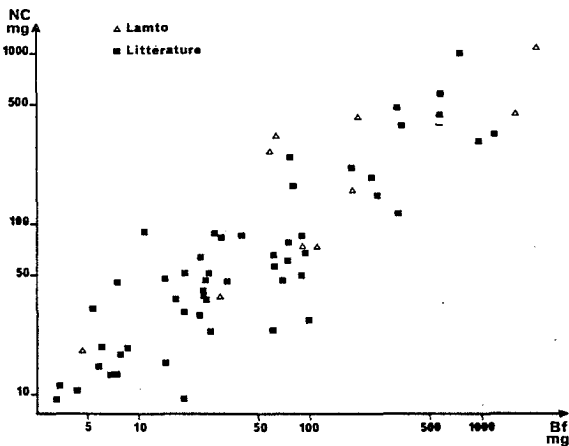


Fig. 2. Relation entre le nombre d'oeufs par cocon (NC) et le poids de la femelle (Bf) chez diverses Araignées. Poids en mg de matière fraîche. Références bibliographiques: cf. Fig. 1.

Tableau II

Eléments pour la caractérisation de l'effort de reproduction chez quelques espèces de Lycosidae, d'après les données: a) d'EDGAR (1971a, b, c); b) de HUMPHREYS (1976); c) de BLANDIN et CÉLÉRIER (1981).

Bf: biomasse moyenne de la femelle après la première ponte (mg. mat. f.)

BR: biomasse moyenne d'un cocon, soie comprise (mg. mat. f.)

NC: nombre moyen d'oeufs par cocon

n: nombre moyen de cocons par femelle dans la nature

No: nombre moyen d'oeufs par 100 m² produit par la population

PR: équivalent énergétique moyen d'un cocon (en kJ)

	Bf	BR	NC	n	No	$\frac{BR}{Bf}$	$\frac{NC}{PR}$	ER ⁱ	ER ^p
<i>Pardosa lugubris</i> ^a	24	20	37	1-2	7073	0,82	271	0,39	0,067
<i>Geolycosa godeffroyi</i> ^b	1200	634	338	1-2	560	0,53	39	-	0,054
<i>Orinocosa celerienae</i> ^c	1583	754	447	1-2	223	0,48	66	0,37	0,020
<i>Brevitalus gillonorum</i> ^c	89	43	73	1-2	568	0,49	285	0,58	0,013

D'une espèce à l'autre, BR/Bf ne varie pas toujours dans le même sens que ERⁱ, ce qui confirme le médiocre intérêt de ce rapport comme indicateur de l'effort de reproduction. Selon que l'on considère ERⁱ ou ER^p, les conclusions peuvent différer: ainsi *B. gillonorum* présente l'effort le plus élevé à l'échelle individuelle, mais le plus faible à celle de la population. Cet exemple souligne le risque qu'il y aurait à n'utiliser que l'effort à l'échelle individuelle pour caractériser la stratégie démographique de l'espèce.

Toutefois, une approche en termes énergétiques ne suffit pas car les aspects numériques de la reproduction sont tout aussi importants. En effet, plus une population produit de descendants, plus le polymorphisme *sensu lato* peut être élevé, ce qui constitue *a priori* un facteur favorable à la survie de l'espèce. Divers paramètres sont utiles pour établir des comparaisons dans cette perspective.

Le plus simple est le nombre d'oeufs par cocon, NC. Cependant la figure 2 montre qu'il augmente avec le poids de la femelle, de sorte que des comparaisons entre espèces de taille trop différentes n'ont pas d'intérêt. En revanche, des espèces de tailles voisines peuvent produire des cocons contenant des nombres d'oeufs très différents, ce qui pourrait témoigner d'une diversité des stratégies démographiques. Toutefois, il vaut mieux comparer les nombres totaux d'oeufs produits en conditions naturelles, et donc connaître le nombre de cocons que les femelles peuvent élaborer, compte-tenu de leur espérance de vie. Il est bien connu que ce nombre varie d'une espèce à l'autre, mais aussi que nombre de ponte et nombre d'oeufs par ponte dépendent de multiples facteurs extrinsèques, ce qui rend difficile l'interprétation des données en termes comparatifs (références et éléments de discussions dans BLANDIN et CÉLÉRIER, 1981).

En fait, il est plus utile de comparer les nombres de descendants produits annuellement par unité de surface, quels que soient les effectifs des femelles les ayant pondus. Dans les

savanes de Lamto, par exemple *B. gillonorum* produit chaque année beaucoup plus d'individus, à surface égale, que *O. celerierae*, bien que celle-ci ait davantage d'oeufs par femelle (tab II) ; le polymorphisme pourrait donc être plus élevé chez la première espèce que chez la seconde.

Un autre paramètre intéressant est le rapport NC/PR, qui exprime la capacité d'une espèce à produire un plus ou moins grand nombre de descendants par unité d'énergie investie dans la reproduction. Si l'on compare des espèces de taille voisines comme *G. godeffroyi* et *O. celerierae*, on constate ainsi que la seconde produit davantage d'oeufs par kJ que la première, tout en ayant, à l'échelle de la population, un effort de reproduction bien plus faible (tab. II). Ceci illustre les difficultés d'interprétation en termes de stratégies adaptatives: l'utilisation du seul paramètre NC/PR pourrait faire penser que *O. celerierae* est davantage un stratège r que *G. godeffroyi*, alors que la prise en compte du seul effort de reproduction suggérerait le contraire.

II. Les profils démographiques

L'étude des proils démographiques impose des analyses quantitatives qui, chez les Araignées, soulèvent de difficiles problèmes d'échantillonnage. C'est pourquoi, s'il y a de nombreux travaux sur les cycles biologiques, il y en a assez peu sur les variations numériques des effectifs avec analyses par cohortes (BREYMEYER, 1967; HAGSTRUM, 1970; EDGAR, 1971a, b; KAJAK, 1971; CHRISTOPHE, 1974; STEIGEN, 1975; WINGERDEN, 1975; HUMPHREYS, 1976; McQUEEN, 1978; WORKMAN, 1978; BLANDIN, 1979; PÜHRINGER, 1979; HEBAR, 1980; MALAISSE et BENOIT, 1980; BLANDIN et CÉLÉRIER, 1981).

Chez certaines espèces, les variations des effectifs (pour une cohorte) peuvent être approximativement ajustées à des modèles exponentiels négatifs, ce qui signifie que le taux de mortalité serait constant (courbe de survie de type II, selon DEEVEY, 1947). Pour d'autres, ce taux est plus élevé pour les premiers stades qu'à la fin du développement (type III) ; pour d'autres enfin, une situation inverse -type I- a été signalée (WORKMAN, 1978 ; BLANDIN et CÉLÉRIER, 1981). La figure 3 illustre cette diversité des profils démographiques chez les Araignées. *B. gillonorum* correspond au type I, *G. godeffroyi* au type III. *G. domifex* présente un profil complexe, concave au début, convexe ensuite; de tels profils ont été mis en évidence chez *Pardosa lugubris* (EDGAR, 1971b), chez *Atypus affinis* et chez *Pardosa nigriceps* (CANARD, 1984). Chez *Trochosa terricola*, WORKMAN (1978) a observé des variations interannuelles du profil, qui peut être de type I ou de type II.

La comparaison de *B. gillonorum* et de *G. godeffroyi*, l'une à faible effort de reproduction et profil de type I, l'autre à effort bien plus élevé et profil de type III, pourrait conduire à considérer la première comme un stratège K et la seconde comme un stratège r. Une telle conclusion n'aurait toutefois pas une portée considérable, car il s'agit d'espèces phylogénétiquement et géographiquement éloignées, vivant dans des contextes écologiques différents. Cette conclusion n'aurait véritablement d'intérêt que s'il était possible de montrer en quoi les traits démographiques de ces espèces sont des réponses adaptatives à des contraintes sélectives différentes.

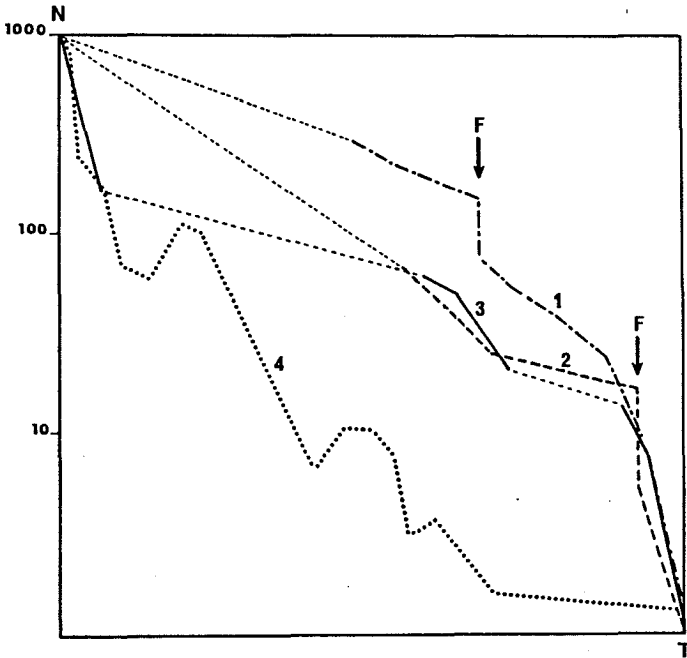


Fig. 3 Courbes de survie de quelques Lycosidae.

1: *Brevilabus gillonorum* (d'après Blandin et Célérier, 1981);

2: *Orinocosa celerierae* (d'après Blandin et Célérier, 1981);

3: *Geolycosa domifex* (d'après McQueen, 1978);

4: *Geolycosa godeffroyi* (d'après Humphreys, 1976).

Les cohortes ont été rapportées à un même effectif initial. Le temps T correspond à leurs durées de vie: un peu plus d'un an pour 1 et 2, de 3 ans pour 3, de 2 ans pour 4.

F: feux de brousse (savane de Lamto).

Pointillés: interpolations.

III. Les facteurs de mortalité

Dans son étude de la Lycose terricole *Geolycosa domifex*, McQUEEN (1978) a pu quantifier l'impact d'un Acroceridae (Diptère) et d'un Pompile (Hyménoptère), mais une très large part de la mortalité est restée inexplicée. Ceci reflète une situation générale: on connaît très mal le rôle des facteurs de mortalité sur les Araignées, qu'ils soient abiotiques ou biotiques.

En ce qui concerne les premiers, les données sont particulièrement rares. A titre d'exemple, nous citerons nos observations sur l'effet des feux de brousse dans les savanes de Lamto. Ils détruisent directement un pourcentage d'individus qui peut atteindre 50% pour certaines espèces (fig. 3). La disparition de la strate herbacée modifie radicalement les conditions climatiques à la surface du sol, ce qui provoque une certaine mortalité des espèces les moins adaptées à de fortes variations nyctémérales de la température et de

l'humidité relative; c'est notamment le cas des Ctenidae *Anahita aculeata*, *A. blandini* et *A. pygmaea*. En outre, le fonctionnement du réseau trophique est modifié, notamment par le regroupement des animaux à la surface du sol. Ceci montre qu'il peut être difficile de démêler l'action directe des facteurs physiques de celle des facteurs biotiques.

Dans sa revue bibliographique, ROLLARD (1984) a souligné que les données sur les "parasites" d'Araignées sont nombreuses, mais le plus souvent qualitatives. Très peu d'auteurs ont essayé de quantifier l'impact de ces consommateurs sur des populations précises. Les rares données existantes montrent que les "parasites" de pontes réduisent la natalité dans des proportions très variables selon les espèces: 2,7% chez *G. godeffroyi* (HUMPHREYS 1976), 9 à 10% chez *P. lugubris* (EDGARD; 1971d), 17% chez la Pisaure africaine *Afropisaura valida* (BLANDIN, 1979), par exemple.

Dans notre travail sur les Araignées de Lamto, nous avons montré que les Araignées elles-mêmes, des Batraciens et des Reptiles devaient jouer un rôle important. Les Araignées pourraient consommer jusqu'à 25% de leur production, mais rien n'indique si la prédation inter-araignées s'exerce de façon sélective. Il est au contraire certain que Batraciens et Reptiles sélectionnent leurs proies par la taille, les Araignées les plus grandes étant préférentiellement capturées; certaines espèces sont ainsi davantage consommées que d'autres et, au sein d'une même espèce, les individus les plus grands subissent le plus la prédation. Ce dernier phénomène doit avoir des incidences démographiques certaines, le nombre des reproducteurs potentiels pouvant être sensiblement réduit (BLANDIN, 1980; BLANDIN et CÉLÉRIER, 1981). d'autres vertébrés exercent une sélection par la taille parmi les Araignées qu'ils consomment; c'est par exemple le cas des Mésanges en forêt tempérée (GUNNARSSON, 1983).

On le voit, l'étude des facteurs de mortalité reste à faire chez les Araignées, notamment d'un point de vue quantitatif. Elle devrait être entreprise à propos d'espèces dont la cinétique des populations peut être connue avec suffisamment de précision, et menée de façon à faire ressortir les changements saisonniers de ce que l'on pourrait appeler les systèmes de mortalité. Ce point est important, notamment si l'on compare des espèces d'un même écosystème ayant des cycles différents.

Conclusions

Le concept de stratégie démographique a un intérêt essentiellement comparatif, que l'on confronte les caractéristiques d'espèces phylogénétiquement proches vivant dans des contextes écologiques différents, ou des espèces qui peuvent être phylogénétiquement éloignées, mais qui vivent dans le même milieu. Les quelques travaux sur la démographie des Araignées montrent que celles-ci peuvent indiscutablement offrir des "modèles" intéressants pour de telles études comparatives. Cependant, des difficultés de deux ordres en limitent actuellement le développement.

Les premières sont liées à l'ambiguïté de certains concepts, ou à leur mauvaise utilisation, comme on l'a vu dans le cas de l'effort de reproduction: des conclusions hâtives ne prenant en compte que tel ou tel aspect de cette notion peuvent aller à l'encontre d'une interprétation correcte. Il est indispensable de disposer à la fois de bilans énergétiques précis et d'analyses démographiques détaillées pour être à même de faire des comparaisons interspécifiques valables.

Les secondes difficultés tiennent aux Araignées elles-mêmes: les études démographiques sont délicates, notamment pour des raisons techniques; les échantillonnages sont souvent lourds et l'on manque parfois de critères permettant de séparer les cohortes dans le cas d'espèces à générations chevauchantes. Enfin, la nécessaire prise en compte des facteurs de mortalité implique une compréhension détaillée des interactions des espèces avec leur milieu: dans toute la mesure du possible, les recherches sur les stratégies démographiques doivent donc s'inscrire dans des études écologiques d'ensemble.

L'analyse des facteurs de mortalité, surtout si elle est quantifiée, peut orienter l'interprétation des traits démographiques en termes adaptatifs. La prudence s'impose toutefois: en effet, la connaissance de l'impact d'un facteur de mortalité n'informe pas nécessairement sur son rôle sélectif. A supposer même que cela soit, il reste que les facteurs étudiés sont ceux qui jouent actuellement (*proximate factors*), alors que les stratégies analysées aujourd'hui sont le fruit d'une évolution dans laquelle des systèmes sélectifs différents ont pu antérieurement jouer un rôle essentiel (*ultimate factors*): le travail n'est achevé que lorsqu'ont pu être précisées les parts des uns et des autres dans l'orientation des traits démographiques.

Bibliographie

- ALBERT, A.M., & ALBERT, R., 1976. - Abundance and biomass of *Pardosa agricola* (Thorell) (Araneae, Lycosidae), on a shingle bank of the River Lune. *Bull. Brit. arachnol. Soc.*, 3: 237-242.
- ANDERSON, J., F., 1978. - Energy content of spider eggs. *Oecologia*, 37: 51-72.
- BLANDIN, P., 1979. - Cycle de biologique et production de l'Araignée *Afropisaura valida* (SIMON, 1885) (Araneae-Pisauridae) dans une savane d'Afrique occidentale (Lamto, Côte-d'Ivoire). *Tropical Ecology*, 20: 78-93.
- BLANDIN, P., 1980. - Quelques aspects de la prédation des Batraciens et Reptiles sur les Araignées dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). 8. *Intern. Arachnol. - Kongr., Vienne*: 177-181.
- BLANDIN, P., & CÉLÉRIER, M., L., 1981. - Les Araignées des savanes de Lamto. Organisation des peuplements, bilans énergétiques, place dans l'écosystème. *Publ. Lab. Zool., E. N. S.*, 21, 2 fasc. : 586p.
- BREYMEYER, A., 1967. - Preliminary data for estimating the biological production of wandering spiders. In : K. PETRUSEWICZ (éd), *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, Warszawa, vol. II: 821-834.
- CALOW, P., 1979. - The cost of reproduction - a physiological approach. *Biol.Rev.*, 54: 23-40.
- CALOW, P., 1983. - Energetics of reproduction and its evolutionary implications. *Biological Journal of the Linnean Society*, 20: 153-165.
- CANARD, A., 1984. - *Contribution à la connaissance du développement, de l'écologie et de l'écophysologie des Aranéides de landes armoricaines*. Thèse Doctorat ès Sciences, Univ. Rennes I: 389p.
- CHRISTOPHE, T., 1974. - Etude écologique du peuplement d'Araignées d'une litière de châtaigneraie. *Publ. Lab. Zool., E. N. S.*, 2: 1-144.

- DEEVEY, E., 1947. - Life tables for natural populations of animals. *Quat. Rev. Biol.*, 22: 283-314.
- EDERHARD, W., G., 1979. - Rates of egg production by tropical spiders in the field. *Biotropica*, 11: 292-300.
- EDGAR, W., D., 1971a. - The life-cycle, abundance and seasonal movement of the wolf spider, *Lycosa (Pardosa) lugubris*, in central Scotland. *J. Anim. Ecol.*, 40: 303-322.
- EDGAR, W., D., 1971b. - Seasonal weight changes, age structure, natality and mortality in the wolf spider *Pardosa lugubris* WALCK. in central Scotland. *Oikos*, 22: 84-92.
- EDGAR, W., D., 1971c. - Aspects of the ecological energetics of the wolf spider *Pardosa (Lycosa) lugubris* (WALCK.) *Oecologia*, 7: 136-154.
- EDGAR, W., D., 1971d. - Aspects of the ecology and energetics of the egg sac parasites of the wolf spider *Pardosa lugubris* (WALCK.). *Oecologia*, 7: 155-163.
- ENDERS, F., 1976. - Clutch size related to hunting manner of spiders species. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 69: 991-998.
- ENGELHARDT, W., 1964. - Die mitteleuropäischen Arten der Gattung *Trochosa* C., L., KOCH, 1848 (Araneae, Lycosidae). Morphologie, Chemotaxonomie, Biologie, Autökologie. *Zeits. Morph. Okol. Tiere*, 54: 219-392.
- FRITZ, R., S., & MORSE, D., H., 1985. - Reproductive success and foraging of the crab spider *Misumena vatia*. *Oecologia*, 65: 194-200.
- GUNNARSSON, B., 1983. - Winter mortality of spruce-living spiders: effect of spider interactions and bird predation. *Oikos*, 40: 226-233.
- HAGSTRUM, D., W., 1970. - Ecological energetics of the spider *Tarentula kochi* (Araneae, Lycosidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 63: 1297-1304.
- HARRINGTON, C., L., 1978. - Field studies on reproduction in the funnelweb spider *Agelenopsis potteri* (Araneae: Agelenidae). *Oikos*, 31: 368-375.
- HEBAR, K., 1980. - Zur Faunistik, Populationsdynamik und Produktionsbiologie der Spinnen (Araneae) des Hockelberges im Leithagebirge (Burgenland). *Sitz. ber. Osterr. Akad. Wiss. Math. naturw. Kl.*, 1, 189: 83 - 231.
- HUMPHREYS, W., F., 1976. - The population dynamics of an Australian wolf spider, *Geolycosa godeffroyi* (L. KOCH, 1865) (Araneae: Lycosidae). *J. Anim. Ecol.*, 45: 59-80.
- HUMPHREYS, W., F., 1978. - Ecological energetics of *Geolycosa godeffroyi* (Araneae: Lycosidae) with an appraisal of production efficiency in ectothermic animals. *J. Anim. Ecol.*, 47: 627-652.
- KAJAK, A., 1971. - Productivity investigation of two types of meadows in the Vistula Valley. IX. Production and consumption of field layer spiders. *Ekol. Polsk.*, 15: 197-211.
- KESSLER, A., M., 1971. - Relation between egg production and food consumption in species of the genus *Pardosa* (Lycosidae, Araneae) under conditions of food abundance and food shortage. *Oecologia*, 8: 93-109.
- KESSLER, A., M., 1973. - A comparative study of the production of eggs in eight *Pardosa* species (Lycosidae, Araneae) on the basis of field samples. *Tijdschr. Ent.*, 116: 23-41.
- MACARTHUR, R., H., & WILSON, E., O., 1967. - *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press: 203p.

- MAELFAIT, J., P., & BOSMANS, R., 1981. - Observations sur l'effort de reproduction de quelques araignées. *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem.*, ser. B, 88, suppl.: 95-99.
- MALASSE, F., & BENOIT, P., L., G., 1980. - Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo) au Shaba (Zaïre). Note 36: écologie de *Nephila pilipes pilipes* LUCAS 1858 (Araneae, Argiopidae) en Miombo. *Rev. Zool. afr.*, 94: 841-860.
- MCQUEEN, D., J., 1978. - Field studies on growth, reproduction, and mortality in the burrowing wolf spider *Geolycosa domifex* (HANCOCK). *Can. J. Zool.*, 56: 2037-2049.
- PARTRIDGE, L., & HARVEY, P., H., 1985. - Costs of reproduction. *Nature*, 316: 20.
- PIANKA, E., 1970. - On r- and K- selection. *Amer. Natur.*, 104: 592-597.
- PILORGE, T., & BARBAULT, R., 1984. - Allocation des ressources et effort de reproduction: le cas des Lézards. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 39: 459-476.
- PÜHRINGER, G., 1979. - Produktionbiologie der Schilfspinnen des Neusiedler Sees. *Zool. Jb. Syst.*, 106: 500-528.
- RIECHERT, S., E., & TRACY, C., R., 1975. - Thermal balance and prey availability: bases for a model relating web-site characteristics to spider reproductive success. *Ecology*, 56: 265-284.
- ROBINSON, M., H., & ROBINSON, B., 1970. - Prey caught by a sample population of the spider *Argiope argentata* (Araneae, Araneidae) in Panama: a year's census data. *Zool. J. Linn. Soc.*, 49: 345-358.
- ROLLARD, C., 1984. - Composition et structure de la biocénose consommatrice des Aranéides. *Revue Arachnologique*, 5: 211-237.
- SLOBODKIN, L., B., 1961. - *Growth and regulation of animal populations*. Holt, Rinehart and Winston (eds), New York: 184p.
- STEIGEN, A., L., 1975. - Energetics in a population of *Pardosa palustris* (L) (Araneae, Lycosidae) on Hardangervidda. In: *Fennoscandian tundra ecosystems*, Springer Verlag (Berl.), part 2: 129-144.
- TUOMI, J., HAKALA, T., & HAUKIOJA, E., 1983. - Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction, and selection in life-history evolution. *Amer. Zool.*, 23: 25-34.
- WILLIAMS, G., C., 1966a. - Natural selection, the cost of reproduction and a refinement of Lack's rinciple. *Amer. Natur.*, 100: 687-690.
- WILLIAMS, G., C., 1966b. - *Adaptation and natural selection*. Princeton Univ. Press.
- WINGERDEN, W., K., R., E., VAN, 1975. - Population dynamics of *Erigone artica* (White) (Araneae, Linyphiidae). *Proc. 6th. Int. Arachn. Congress, Amsterdam*: 71-76.
- WISE, D., H., 1976. - Variable rates of maturation of the spider *Neriene radiata* (*Linyphia marginata*). *The Amer. Midl. Nat.*, 96: 66-75.
- WISE, D., H., 1979. - Effects of an experimental increase in prey abundance upon the reproductive rates of two orb-weaving spider species (Araneae: Araneidae). *Oecologia*, 41: 289-300.
- WORKMAN, C., 1978. - Life cycle and population dynamics of *Trochosa terricola* THORELL (Araneae: Lycosidae) in a Norfolk grass heath. *Ecological Entomology*, 3: 329-340.
- WORKMAN, C., 1979. - Life cycles, growth rates and reproductive effort in Lycosid and other spiders. *Rep. Kevo Subartic Res. Stat.*, 15: 48-55.