

RAYMOND LEBORGNE

SOIE ET COMMUNICATION CHEZ LES ARAIGNÉES (LE RAPPROCHEMENT DES SEXES)

Riassunto — *Seta e comunicazione nei ragni (l'avvicinamento dei sessi)*. Lo studio dei processi che determinano l'incontro dei sessi nei ragni dimostra che le secrezioni seriche consentono il trasferimento di informazioni tattochimiche e vibratorie. Le informazioni tattochimiche, costituite da una associazione seta-féromone, permettono il collocamento di segnali nell'ambiente. Il ragno che li emette può così palpare la sua presenza e quello che li riceve può orientarsi e adattare il suo comportamento alla situazione. Le informazioni vibratorie sono usate specialmente dai ragni tessitori che traggono poco vantaggio dai segnali visivi e sonori. I loro comportamenti adattati alla seta si basano sull'impiego di segnali vibratorii che vengono emessi senza l'ausilio di organi specializzati. Il presente studio ha lo scopo di mettere in risalto il ruolo fondamentale giocato dalla seta nello sviluppo dei sistemi di comunicazione nei ragni.

Résumé — *L'étude du rapprochement des sexes chez les Araignées révèle que les sécrétions soyeuses permettent le transfert d'informations tactochimiques et vibratoires. Les premières, constituées par une association soie-phéromone, permettent un balisage de l'environnement. L'émetteur peut ainsi se signaler et le récepteur peut s'orienter et adapter son comportement à la situation. Les secondes interviennent surtout chez les Araignées fileuses qui utilisent peu les signaux visuels et sonores. Leurs comportements de cour adaptés, mettent en jeu des signaux vibratoires produits sans organes spécialisés. Cette étude tend à faire ressortir le rôle fondamental de la soie dans le développement des systèmes de communication chez les Araignées.*

Summary — *Silk and communication in spiders (sex-meeting)*. Study of spiders' sex meeting shows that the silky secretions allow the transfer of tactochemical and vibratory informations. Tactochemical informations, made of an association silk-pheromone, permit a signalling in the environment. So, transmitter can make itself conspicuous and receiver can orient itself and fit its behaviour to the situation. Vibratory informations are especially used by weaving-spiders which set little value on visual and sound signals. Their behaviours adapted to the silk, use vibratory signals which are produced without specialized organs. These study want to set off the fundamental part played by the silk in the development of the communication systems in spiders.

Key words — Spider, Communication, Sexual, Tactochemical, Vibration.

Laboratoire de Biologie du Comportement, Université de Nancy I, Case Officielle N. 140, 54037 Nancy Cedex, France.

La communication animale met en jeu des signaux qui, selon WILSON (1975) sont « any behavior that conveys information from one individual to another, regardless whether it serves other functions as well ».

De façon générale, l'information est transmise par des supports préexistants dans l'environnement: les émissions sonores sont propagées par l'air, les substrats solides (sol, végétaux) ou liquides (eau); les phéromones volatiles circulent dans le milieu grâce aux courants aériens...

Chez les Araignées, bon nombre d'informations sont véhiculées par des supports soyeux mis en place par l'animal lui-même. L'utilisation de la soie comme matériau de construction, en particulier chez les Araignées fileuses, permet la réalisation d'édifices protecteurs (retraite, cocon) ou de pièges permettant la capture de proies. C'est cet aspect « statique » de la production soyeuse qui a, très souvent, retenu l'attention. Pourtant, de façon plus discrète mais non moins importante, la soie tient une place fondamentale dans les relations entre individus.

WITT soulignait en 1975 que la toile géométrique doit être considérée comme un moyen de communication. En accord avec cet auteur, nous pensons pouvoir étendre cette idée à l'ensemble des structures soyeuses (toiles géométrique, en nappe, en réseau diffus...) mais aussi au fil de soie lui-même.

Nous limiterons notre argumentation au cadre du rapprochement des sexes. Nous distinguerons les signaux indicateurs de la présence d'un congénère de ceux utilisés lors de la prise de contact. Cette distinction, employée pour des commodités d'exposé, ne signifie pas qu'il y ait une différence fondamentale entre ces deux catégories de signaux vis à vis du phénomène de communication. Dans les deux cas, l'information transmise par un individu pourra modifier le comportement de l'autre. Tout au plus introduisons nous une nuance spatio-temporelle.

Les signaux indicateurs de présence représentent des « balises » dans l'environnement susceptibles d'avoir une action différée dans le temps par rapport au moment de leur émission. Les signaux de prise de contact sont ceux qui peuvent donner lieu à des interactions immédiates entre des individus à proximité l'un de l'autre.

SIGNAUX INDIQUANT LA PRÉSENCE D'UN PARTENAIRE

Très souvent, le rapprochement des sexes est facilité par l'émission dans l'environnement de signaux qui indiquent la présence de l'individu émetteur et qui permettent l'orientation du partenaire vers lui. Ces signaux,

pour être pleinement efficaces, doivent avoir une certaine persistance dans le milieu, mais doivent aussi pouvoir disparaître de manière à ne pas laisser subsister une information qui n'aurait plus de valeur.

Plusieurs systèmes, à partir de canaux de communication différents permettent d'assurer cette fonction.

Des phénomènes à « durée de vie » très courte, comme les sons, sont parfois employés. Le caractère persistant de l'information est obtenu par une répétition soutenue d'un signal. Ceci apparaît dans les « chants d'appel », en particulier chez certains Insectes (DUMORTIER, 1963; LEROY, 1979).

A l'opposé, certains animaux utilisent des signaux très statiques du type construction à partir de matériaux de l'environnement. Ainsi le crabe *Ocyropsis saratan* mâle (LINSEMAN, 1967 cité par WILSON, 1975) construit une pyramide de sable prolongée par un chemin conduisant à sa retraite. Les femelles adultes, attirées par ce « display pétrifié » (WILSON, 1975), l'utilisent pour trouver le terrier du mâle où a lieu la copulation.

Cependant, le canal le plus employé est certainement le canal chimique. En effet, les signaux chimiques possèdent une durabilité, ils ne s'effacent que progressivement et peuvent ainsi avoir une action en l'absence de l'émetteur (MARLER, 1977). Les substances utilisées (phéromones) sont en général, soit déposées sur le substrat, soit volatiles, émises directement dans l'air. A partir d'observations dans la Nature ou d'expériences au laboratoire, divers auteurs ont suggéré l'existence de tels signaux chez de nombreuses Araignées errantes ou fileuses, mais ni la nature chimique, ni l'origine des substances mises en jeu ne sont actuellement connues.

Certaines Araignées secrètent des phéromones volatiles susceptibles de faciliter le rapprochement des mâles vers les femelles. Chez *Schizocosa saltatrix* et *S. ocreata* (TIETJEN, 1979), une phéromone femelle modifie les comportements locomoteurs ou explorateurs des mâles. Une telle phéromone, à forte concentration, chez *Cirtophora cicatrosa*, déclenche le comportement de cour (BLANKE, 1975).

Cependant, la plupart des études révèle un autre mécanisme de signalisation, pour lequel la phéromone serait associée au fil de soie. Historiquement, ce sont les nombreux travaux sur le déclenchement des comportements de cour des mâles qui ont révélé l'intervention d'un facteur associé à la soie, perçu par chémoréception de contact. L'apparition de ces comportements chez des mâles placés sur des substrats soyeux de femelle est maintenant connu dans plusieurs familles: Lycosidae, Salticidae, Pisauridae, Araneidae, Lynphiidae (Bibliographie dans KRAFFT et ROLAND, 1980). Plus récemment, il a été démontré que les mâles de certaines espèces de Ly-

cosidae sont capables, en plus, d'orienter leur déplacement à partir d'informations tactochimiques recueillies au niveau des fils de soie (DIJKSTRA, 1976; TIETJEN, 1977; TIETJEN et ROVNER, 1980; KRAFFT et ROBERT, 1981). Chez les Agélénides: *Coelotes terrestris* (KRAFFT et ROLAND, 1979), *Tege-naria domestica*, *T. pagana* (LEBORGNE *et al.*, 1980) et une Aranéide, *Ara-neus sclopetarius* (ROLAND et RAMOUSSE, 1981), l'étude de l'orientation d'individus mâles dans un labyrinthe en T, où sont présents différents stimuli selon les tests effectués, a permis de conclure à l'intervention d'un facteur sexuel spécifique, vraisemblablement de type phéromone associé à la soie.

Un tel système soie/phéromone, permettant à l'individu émetteur de se signaler dans l'environnement, renferme suffisamment d'informations (sexe, espèce) pour être « identifié » par le receveur. De plus, dans la mesure où la phéromone serait détruite par l'eau (DONDALE et HEGDEKAR, 1973; TIETJEN, 1977), ce système contient une information temporelle: seuls les signaux déposés récemment (non éliminés par la rosée en particulier) sont actifs.

Le receveur, en l'occurrence le mâle dans le cadre du rapprochement des sexes, qui trouve ces informations, est ainsi en présence d'une piste physico-chimique qui peut le conduire jusqu'à l'émetteur. Une telle piste, après « identification » peut être suivie, soit grâce à ses caractéristiques chimiques, soit grâce à ses propriétés mécaniques, soit plus vraisemblablement par un effet complémentaire de ces deux types d'informations. Nous ne savons pas pour l'instant s'il existe une information directionnelle chimique (gradient?) capable d'orienter précisément les déplacements du receveur vers l'émetteur. Cette information pourrait cependant être obtenue à partir des caractéristiques mécaniques des fils. Au niveau des disques d'attachement, l'arrivée et le départ du fil de cheminement, ne sont pas équivalents et TIETJEN (1977) suggère que les mâles de *Lycosa*, en exerçant des tractions sur ce fil seraient capables de reconnaître son sens de dépôt, grâce à des phénomènes de résonance différents à chaque extrémité.

Quoiqu'il en soit, un grand nombre d'espèces sont aptes à effectuer un « pistage » à partir de ces fils. Pour cela, elles peuvent utiliser des techniques différentes. Les mâles de *Lycosa punctulata* accordent plus d'importance aux informations chimiques que le mâles de *L. rabida* qui se fient davantage aux informations mécaniques. Ceci se traduit par des mouvements de palpes différents vis à vis du fil de soie (De plus, on observe sur les palpes de *L. punctulata* une densité de poils chémorécepteurs plus importante que chez *L. rabida*). L'utilisation de ces diverses techniques pourrait avoir pour origine des préférences de microhabitat dissem-

blables (TIETJEN, 1977; TIETJEN et ROVNER, 1980). *L. punctulata* vivant au ras du sol serait plus susceptible de rencontrer de nombreuses pistes d'autres espèces que *L. rabida* qui vit au sommet de la végétation. Dans ce cas, la présence et l'utilisation d'informations chimiques spécifiques rendraient le comportement de « pistage » plus efficace. De même, selon TIETJEN (1979), l'emploi de phéromones volatiles chez *Schizocosa saltatrix* et *S. ocreata* à la place du système soie/phéromone serait lié à l'habitat sous les feuilles de ces deux espèces. Dans ce milieu, une phéromone volatile serait plus durable et plus efficace qu'une phéromone associée à la soie qui serait trop rapidement détruite par l'humidité locale.

Ces quelques exemples soulignent la complexité, la multiplicité des phénomènes intervenus lors du développement phylogénétique des modalités de communication, aussi bien au niveau de l'émetteur que du récepteur, en intégrant les données de l'environnement. De nombreuses espèces ont inclus l'utilisation de leur sécrétion soyeuse dans ces processus évolutifs. Le fil de soie, en tant que matériel solide déposé lors des déplacements est déjà un élément de structuration de l'environnement que l'on peut considérer comme une préadaptation aux comportements de « pistage » (TIETJEN et ROVNER, 1980). Ses propriétés chimiques, par adjonction de phéromone, le différencient, des autres fils (bruit de fond) et lui confèrent une réelle valeur de signal. Ce dernier permet à l'individu émetteur d'informer de sa présence et favorise chez le récepteur l'orientation des déplacements et l'apparition de comportements adaptés à la situation. Les mâles de *Pardosa amentata* sur un substrat soyeux de femelle montrent déjà une alternance entre comportement d'exploration et comportement de cour; en présence de la femelle, le premier disparaîtra au profit du second (RICHTER *et al.*, 1971). Chez *Pardosa prativaga* les comportements de cour des mâles apparaissent sur des substrats de femelle, mais sont plus complexes en présence de celle-ci (HOLLANDER *et al.*, 1973). Ainsi, lors du rapprochement des sexes, à partir des stimulations tactochimiques, peut se préparer la phase de prise de contact par la mise en place des comportements de cour qui atteindront leur expression maximale quand les congénères se rencontreront.

SIGNAUX DE PRISE DE CONTACT

Les mâles de certaines espèces, notamment chez les Dysderidae, Clu-bionidae, Thomisidae, ne manifestent d'activité sexuelle qu'après contact avec la femelle (PLATNICK, 1971), les préliminaires à l'accouplement semblent se limiter à des échanges tactiles.

Cependant, dans la plupart des cas, les rencontres entre individus

donnent lieu à des échanges d'informations préalables à une réelle prise de contact physique. Par leurs comportements, les individus annoncent leur présence et leurs « intentions » avant d'entrer dans l'espace individuel défendu du congénère. Les comportements de cour existant chez de très nombreux animaux, ont certainement entre autres rôles, celui de permettre le franchissement de cet espace décrit pour les Araignées par VOGEL (1972) chez les *Pardosa*.

A l'inverse des signaux de signalisation, ceux de prise de contact doivent être rapidement transmis et rapidement variables, sans persistance. En effet, émis par des individus qui entrent en interaction directe, ces signaux doivent permettre de passer relativement vite d'une situation à une autre en fonction du partenaire; par exemple d'un comportement de cour à un comportement agonistique, ou inversement, en fonction des réponses du congénère.

Le plus souvent, dans cette situation, les animaux emploient des signaux visuels ou sonores qui possèdent les caractéristiques précédentes.

Les signaux visuels sont utilisés de façon prépondérante, lors des parades sexuelles, essentiellement chez les Araignées errantes comme les Salticidae, les Lycosidae. Ils sont obtenus surtout à partir de mouvements de pattes et de pédipalpes, de type sémaphore (Leg-Waving) (WEYGOLDT, 1977).

Certaines Araignées émettent des sons. Trois techniques de production sont connues: par organes stridulants (LEGENDRE, 1963; ROVNER, 1975; WEYGOLDT, 1977), par percussion du substrat (LEGENDRE, 1963; ROVNER, 1967; 1975; 1980; WEYGOLDT, 1977) et par une méthode analogue à la production des sons de vol chez les Insectes, grâce à des oscillations des pattes postérieures chez *Heteropoda venatoria* (ROVNER, 1980).

Nous n'avons que peu de données quant au rôle de ces émissions sonores.

Chez *Lycosa rabida* (ROVNER, 1967; 1975), les congénères qui perçoivent les sons y réagissent mais l'efficacité de ces signaux est accrue par leur composante transmise en milieu solide. En effet, les femelles s'orientent mieux par rapport aux vibrations du substrat que par rapport aux vibrations aériennes. Chez les Araignées errantes, quelque soit le mode de production, les émissions sonores s'accompagneraient toujours d'une composante vibratoire au niveau du substrat (ROVNER, 1980).

D'un point de vue fonctionnel, les émissions sonores apparaissent surtout comme des extra-productions des phénomènes transmis par les substrats, dont elles complètent parfois l'information.

D'un point de vue évolutif, l'utilisation du canal sonore comme

moyen de communication ne semble pas avoir remporté un grand succès. Malgré l'apparition d'organes stridulants, aucun organe auditif particulier n'a été décrit chez les Araignées (LEGENDRE, 1963). Par contre, elles possèdent une organisation sensorielle riche en récepteurs variés (trichobothries, organes en fente, divers poils...) susceptibles de réagir aux vibrations. Le rôle privilégié des phénomènes vibratoires, surtout ceux véhiculés par la soie chez les Araignées fileuses, se traduit par leur importance dans l'ensemble des comportements (KRAFFT et LEBORGNE, 1979).

Bien que les propriétés physiques des fils et des structures soyeuses soient peu connues, il ne fait aucun doute qu'ils constituent des réseaux capables de transmettre les ébranlements qui les affectent. Ceux-ci constituent une source d'information importante pour les Araignées fileuses qui sont en relation avec l'environnement, essentiellement par les structures soyeuses qu'elles élaborent, au sein desquelles elles vivent et sur lesquelles se déroulent la plupart des interactions intra (agonistiques, sexuelles, parentales, sociales) et interspécifiques (prédation, parasitisme).

Le rôle des vibrations transmises par les structures soyeuses est manifeste lorsqu'on observe le comportement prédateur. Celui-ci peut être déclenché par les vibrations des proies qui se prennent dans le piège ou artificiellement par des leurres vibrants. Mais, peu d'auteurs ont recherché le type d'information perçu par l'Araignée. L'étude des réactions de *Cyclosa turbinata* vis à vis de diverses proies (SUTER, 1978) indique qu'une discrimination exacte par les vibrations n'est probablement pas possible. Cependant, l'Araignée perçoit des différences, en particulier des différences liées au poids et ce, à partir de l'amplitude des vibrations de la première seconde qui suit le contact de la proie avec la toile. Cette information pondérale, transmise par les vibrations, pourrait aussi intervenir lors des interactions intraspécifiques dans la mesure où, chez *Agelenopsis aperta*, les rencontres sont généralement gagnées par l'Araignée la plus grosse (RIECHERT, 1978).

Il ne fait cependant aucun doute que les Araignées sont capables de différencier divers ébranlements affectant leur construction soyeuse. Les vibrations engendrées par une proie déclenchent le comportement prédateur, alors que celles dues à l'arrivée d'un congénère sont à l'origine d'autres comportements: agonistiques ou sexuels. Lorsqu'il y a, pour certaines espèces, cohabitation d'adultes de sexe différent en période de reproduction, lorsque les femelles sont avec leurs jeunes pour les espèces à comportement maternel, ou lorsqu'il y a vie en groupe pour les espèces sociales ou subsociales, les individus font la différence entre les congénères et les proies, et parfois entre les congénères, selon leur sexe ou leur âge (Bibliographie dans KRAFFT et LEBORGNE, 1979).

Ces faits permettent d'affirmer que les Araignées fileuses sont capables de percevoir et d'analyser des signaux vibratoires transmis par la soie mais, nos connaissances quant aux mécanismes physiologiques d'analyse et quant aux éléments signifiants des signaux sont très limitées.

Si les Araignées sont adaptées en tant que récepteurs de messages vibratoires véhiculés par la soie, elles le sont aussi en tant qu'émetteurs, dans la mesure où elles ont développé l'utilisation de tels signaux dans le cadre des relations interindividuelles.

Lors du rapprochement des sexes, chez de nombreuses espèces d'Araignées fileuses, la copulation est précédée par des comportements de cour exécutés sur les structures soyeuses. De nombreux actes qui composent ces comportements sont adaptés à ce substrat particulier: tiraillements, secousses des fils, tambourinage avec les pattes, les pédipalpes, coups d'abdomen sur la soie...

De nombreux auteurs ont signalé de tels actes mais peu d'entre eux se sont attachés à l'étude de l'organisation des comportements de cour dans leur ensemble. Pourtant, de telles études peuvent être très fructueuses comme le montre l'important travail comparatif sur les Aranéides tropicales de ROBINSON et ROBINSON (1980).

L'enregistrement au niveau des structures soyeuses des signaux vibratoires engendrés par les différents actes qui constituent le comportement de cour et leur analyse, permettent de connaître leurs caractéristiques physiques et leur organisation temporelle (KRAFFT, 1978; LEBORGNE et KRAFFT, 1979).

Les résultats obtenus par une telle approche chez *Amaurobius ferox*, *A. similis*, *A. fenestralis* (LEBORGNE non publié) et chez *Tegenaria domestica*, *T. pagana* (LEBORGNE et al., 1980) montrent que les comportements de cour des mâles de ces espèces, sont constitués d'actes organisés en successions temporelles caractéristiques (motif) répétitives, spécifiques. La structure syntaxique des signaux vibratoires, résultant de la réalisation de ces différents actes, n'est pas sans rappeler celle des émissions sonores d'autres animaux, Insectes, Oiseaux, par exemple.

Chez de nombreux Insectes, les signaux, malgré parfois une certaine complexité due à des variations rythmiques, sont fondés sur la répétition d'une unité sonore de base (LEROY, 1977). Si nous acceptons l'analogie avec les signaux vibratoires, ces derniers, pour les Araignées étudiées, apparaissent composés d'unités différentes. Ces unités n'ont pas pour origine un organe particulier spécialisé, mais résultent d'actes comportementaux mettant en jeu différentes parties du corps. La spécificité des communications vibratoires apparaît alors comme reliée au principe de la succession

de notes non semblables (LEROY, 1977) qui « permet de varier à l'infini les émissions sonores animales dès lors qu'il est apparu pour un groupe zoologique donné ».

Nous n'avons évoqué que les comportements de cour des mâles mais, lors de la prise de contact entre partenaires sexuels, dans certains cas (*T. domestica*), la femelle peut, elle aussi émettre des signaux vibratoires (LEBORGNE *et al.*, 1980).

En exploitant les propriétés de transmission de leur sécrétion soyeuse et en y adaptant des comportements d'émission (sans spécialisation morphologique particulière), les Araignées fileuses possèdent un système de communication fondé sur l'utilisation des vibrations du substrat, analogue et sans doute aussi riche que le système sonore.

CONCLUSION

Les Araignées, notamment les Araignées fileuses ont pour de nombreux comportements, largement tiré parti de la soie qu'elles sécrètent et qui structure l'environnement.

MARLER (1977) fait remarquer que les caractéristiques du milieu sont intervenues dans le développement des différents systèmes informatifs. Les Araignées créent elles mêmes, par dépôt de soie, des milieux particuliers qui, par leurs capacités de transmission d'informations ont modelé leurs systèmes de communication.

Le fil de soie est un marqueur de l'environnement qui a acquis une valeur signifiante et spécifique vis à vis du receveur grâce à une association soie/phéromone. Cette association présente chez de nombreuses espèces errantes ou fileuses, fournit un ensemble d'informations tactochimiques qui favorisent les comportements de pistage.

Les constructions soyeuses ont favorisé la mise en place et l'utilisation de signaux vibratoires lors des interactions. Les mâles de *Phidippus Johnsoni*, Araignée Salticide, ont un comportement de cour de type visuel lorsqu'il rencontre une femelle à l'extérieur du nid de soie, alors qu'à l'intérieur, ce comportement est de type vibratoire (JACKSON, 1977).

Ce canal de communication joue un rôle prépondérant chez les Araignées fileuses dont les comportements adaptés, exploitent les propriétés de transmission des supports soyeux. La spécificité des comportements de cour est obtenue par l'emploi de successions d'unités vibratoires différentes permettant d'obtenir des signaux variés.

En reprenant l'idée de WILSON (1975) qui suggère que « an evolving

species can be metaphorized as a communication engineer who tries to assemble as perfect a transmission device as the material at hand permit », nous pouvons considérer que les Araignées avec le parti qu'elles tirent de la soie, ne sont pas de si mauvais ingénieurs que cela!

BIBLIOGRAPHIE

- BLANKE R. (1975) - Untersuchungen zum Sexualverhalten von *Cyrtophora cicatrosa* (Stoliczka) (Araneae, Araneidae). *Z. Tierpsychol.*, **37**, 62-74.
- DIJKSTRA H. (1976) - Searching behaviour and tactochemical orientation in males of the Wolfspider *Pardosa amentata* (CL.) (Araneae, Lycosidae). *Proc. Koninkl. nederl. Amsterdam*, **79**, 235-244.
- DONDALE C.D., HEGDEKAR B.M. (1973) - The contact sex pheromone of *Pardosa lapidicina* Emerton. *Can. J. Zool.*, **51**, 400-401.
- DUMORTIER B. (1963) - Ethological and physiological study of sound emissions in Arthropoda. En: R.G. BUSNEL (ed.) Acoustic behaviour of animals, *Elsevier publishing company, London*, pp. 583-654.
- HOLLANDER J. DEN, DIJKSTRA H., ALLEMAN H., VLIJM L. (1973) - Courtship behaviour as species barrier in the *Pardosa pullata* group (Araneae, Lycosidae). *Tijdschrift Entomol.*, **116** (1), 1-22.
- JACKSON R.R. (1977) - Courtship versatility in the jumping spider *Phidippus Johnsoni*. *Anim. Behav.*, **25**, 953-957.
- KRAFFT B. (1978) - The recording of vibratory signals performed by spiders during courtship. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **2**, 59-67.
- KRAFFT B., LEBORGNE R. (1979) - Perception sensorielle et importance des phénomènes vibratoires chez les Araignées. *J. Psychol.*, **3**, 299-334.
- KRAFFT B., ROLAND C. (1979) - Un labyrinthe appliqué à l'étude des attractions sociale et sexuelle et de leur spécificité chez les Araignées. *Rev. Arachnol.*, **2**, 165-171.
- KRAFFT B., ROLAND C. (1980) - Quelques remarques au sujet de la communication chimique chez les Araignées. En: C.R. Vè Colloque Arachnol. express. franç. Barcelone, 1979, *Ediciones Universidad de Barcelona*, 1980, pp. 129-135.
- LEGENDRE R. (1963) - L'audition et l'émission de sons chez les Aranéides. *Ann. biol.*, **2** (7, 8), 371-390.
- LEBORGNE R., KRAFFT B. (1979) - Technique d'enregistrement et d'analyse des signaux vibratoires intervenant dans les comportements des Araignées sédentaires. *Rev. Arachnol.*, **2**, 173-182.
- LEBORGNE R., ROLAND C., HOREL A. (1980) - Quelques aspects de la communication chimique et vibratoire chez certaines Agelénidae. En: Verhand. 8. Int. Arachnol. Kongr., Wien, 1980, *H. Egerman Verlag, Wien*, pp. 215-220.
- LEROY Y. (1977) - Evolution de la structure temporelle des émissions sonores animales. *C.R. Acad. Sc., Paris*, **284**, 2265-2268.
- LEROY Y. (1979) - L'univers sonore animal. *Gauthier-Villars Bordas, Paris*.

- MARLER P. (1977) - The evolution of communication. *En: T.A. SEBOEK (ed.), How animals communicate. Indiana University Press, Bloomington and London*, pp. 45-70.
- PLATNICK N. (1971) - The evolution of courtship behaviour in spiders. *Bull. brit. arach. Soc.*, 2 (3), 40-47.
- RICHTER C.J.J., STOLTING H.C.J., VLIJM L. (1971) - Silk production in adult females of the Wolf spider *Pardosa amentata* (Lycosidae, Araneae). *J. Zool, Lond.*, 165, 285-290.
- RIECHERT S.E. (1978) - Games spiders play: behavioral variability in territorial disputes. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3, 135-162.
- ROBERT T., KRAFFT B. (1981) - Contribution à l'étude des mécanismes de la communication tacto-chimique dans le rapprochement des sexes chez *Pardosa hortensis* Thorell (Araneae, Lycosidae). *En: C.R. VI^e Colloque Arachnol. express. franç., Modena-Pisa, 1981, Atti Soc. tosc. Sci. nat. Mem., ser. B, 88, suppl.*, 143-153.
- ROBINSON M.H., ROBINSON B. (1980) - Comparative Studies of the courtship and mating behavior of Tropical Araneid Spiders. *Pacific Insects Monograph*. 36. Allen Press, Kansas.
- ROLAND C., RAMOUSSE R. (1981) - Rôle des informations tacto-chimiques chez *Araneus sclopetarius*. *En: C.R. VI^e Colloque Arachnol. express. franç., Modena-Pisa, 1981. Atti Soc. tosc. Sci. nat. Mem., ser. B, 88, suppl.*, 154-158.
- ROVNER J.S. (1967) - Acoustic communication in a Lycosid spider (*Lycosa rabida* Walckenaer). *Anim. Behav.*, 15, 273-281.
- ROVNER J.S. (1975) - Sound production by nearctic Wolf Spiders: a substratum-coupled stridulatory mechanism. *Science*, 190, 1309-1310.
- ROVNER J.S. (1980) - Vibration in *Heteropoda venatoria* (Sparassidae): A third method of sound production in spiders. *J. Arachnol.*, 8, 193-200.
- SUTER R.B. (1978) - *Cyclosa turbinata* (Araneae, Araneidae): Prey discrimination via web-borne vibration. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3, 283-296.
- TIETJEN W.J. (1977) - Dragline-following by male Lycosid spiders. *Psyche*, 84 (2), 165-178.
- TIETJEN W.J. (1979) - Tests for olfactory communication in four species of Wolf spiders (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.*, 6, 197-206.
- TIETJEN W.J., ROVNER J.S. (1980) - Trail following behaviour in two species of Wolf spiders: sensory and etho-ecological concomitants. *Anim. Behav.*, 28, 735-741.
- VOGEL B.R. (1972) - Apparent niche sharing of two *Pardosa* species (Araneidae, Lycosidae). *The Armadillo Papers.*, 7, 1-13.
- WEYGOLDT P. (1977) - Communication in crustaceans and arachnids. *En: T.A. SEBOEK (Ed.), How animals communicate. Indiana University Press. Bloomington and London*, pp. 303-333.
- WILSON E.O. (1975) - Sociobiology, the new synthesis. *Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts*.
- WITT P.N. (1975) - The web as a means of communication. *Biosci. Commun.*, 1, 7-23.