

Allométrie de la reproduction chez les femelles d'*Araneus* (*Larinioides*) *suspica* O. Pickard-Cambridge 1876, élevées en laboratoire

par
Raymond Ramousse

Summary: Some females *Larinioides suspica* complete a generation in less than half a year whereas others develop more slowly although they are reared from eggs of the same cocoon in the same controlled conditions. Females that mature early attain a smaller adult weight and size, have a shorter adult life, lay more often cocoons but lighter and containing less eggs than those which mature slowly. Tentative hypotheses to explain this polymorphism are discussed.

1. INTRODUCTION

Malgré les risques des extrapolations et les difficultés à transposer au milieu naturel les résultats d'élevage, c'est, pour l'instant encore, la meilleure façon de connaître l'histoire individuelle des araignées, comme celle de nombreux invertébrés. Chez les Argiopidae, seulement deux espèces de la zone tempérée ont été étudiées dans cette perspective (*Zygiella x-notata*: LE GUELTE 1966; LIVECCHI 1978 - *Araneus diadematus*: BONNET 1930; RAMOUSSE 1973), sept espèces de la zone tropicale (*Argiope argentata* et *A. aemula*: ROBINSON & ROBINSON 1978; *A. trifasciata* et *A. flavipalpis*: EDMUNDS 1980; *Gasteracantha versicolor*: EMERIT 1969; *Nephila madagascariensis*: BONNET 1929; CANARD 1973; *N. maculata*: ROBINSON & ROBINSON 1976; *N. pilipes pilipes*: MALAISSE & BENOIT 1980) et une espèce australienne (*Nephila edulis*: AUSTIN & ANDERSON 1978). Les élevages permettent de quantifier de nombreux paramètres de la biologie temporelle des animaux et de mettre en évidence un éventuel polymorphisme de taille en relation avec le succès reproducteur des femelles. Cette variabilité est sous la dépendance de variations environnementales (régime ali-

mentaire, densité de proies, densité de la population...), mais elle peut s'exprimer aussi chez des araignées de même origine élevées dans des conditions identiques. A la suite d'une étude de la biologie reproductrice des mâles d'une espèce méditerranéenne, *Larinioides suspicax* (RAMOUSSE, 1990), élevés en captivité dans des conditions identiques, nous allons préciser divers aspects de la biologie reproductrice des femelles et leur possible signification adaptative.

2. MATERIEL ET METHODES

L*arinioides suspicax* est une espèce ripicole, de la façade méditerranéenne de l'Afrique. Ces araignées tissent des toiles orbiculaires sub-verticales avec une retraite soyeuse. Le dimorphisme sexuel est peu marqué (RAMOUSSE 1988). Les femelles sont itéropares et pondent leurs cocons à l'intérieur de leur retraite. Le développement embryonnaire est rapide (RAMOUSSE & WURDAK 1984).

L'élevage a été réalisé à partir d'oeufs pondus au laboratoire par des femelles récoltées à Touggourt (Algérie). 660 individus, prélevés aléatoirement par groupe de 20 dans chaque cocon, ont été placés, après l'essaimage au cours du stade J2, dans des boîtes individuelles d'abord de 10 x 10 x 17 cm, puis de 40 x 40 x 10 cm. Les conditions d'élevage sont uniformes: photophase de 12 heures (éclairage: 130 μ W/cm²; température 25 \pm 2 °C.; humidité relative 50%) et scotophase de 12 heures (0,28 μ W/cm²; 15 \pm 2 °C.; 75% H.R.). Chaque individu a la même opportunité de capture (drosophiles et mouches Calliphoridae), seul son succès de capture varie. La désignation des stades du développement post-embryonnaire suit la terminologie de CANARD (1987).

La réussite des accouplements est vérifiée par le développement ou non des cocons pondus par les femelles appariées. Chaque événement de la vie de chaque individu est enregistré: origine; dates de ponte, d'éclosion, des exuviations, de l'appariement, des pontes et du décès; poids frais de chaque individu, au 1/10^e de mg, au moment de l'éclosion, après chaque exuviation, après chaque ponte et au moment de la mort de l'animal; taille de la première patte locomotrice (PL1) droite (coxa exclu) mesurée sur les exuvies; poids frais de chaque cocon; nombre d'oeufs par cocons; nombre de jeunes éclos.

3. DEVELOPPEMENT APRES LA SORTIE DU COCON

Les araignées écloses au sein du cocon y restent groupées une quinzaine de jours, puis le quittent et tissent à son voisinage une toile commune où elles séjournent quelques jours sans s'alimenter. Après une nouvelle mue, elles se dispersent, tissent des toiles individuelles et s'alimentent. Sur les 660 jeunes mis en élevage, 375 d'entre eux ont atteint la maturité sexuelle dont 161 femelles. En majorité (70%), les femelles muent huit fois (avec une gamme de trois possibilités). Le rangement des stades selon

leur durée est significatif quel que soit le nombre de stades (analyse de variance de Kruskal-Wallis). Il souligne l'importance du troisième stade (J2; mise en place des comportements liés à la vie individuelle) et du stade pénultième (différenciation sexuelle qui prépare la différenciation comportementale des adultes). La durée de développement des femelles augmente avec le nombre de mues (K-W: $p < 0,01$) et leur poids frais après la mue imaginaire est d'autant plus élevé qu'elles ont effectué un plus grand nombre de mues, sans que les différences soient significatives (fig. 1). Le poids à maturité sexuelle pour un même nombre de mues présente en effet une variation importante suivant les cocons d'origine (7M: 110,5 mg; 32-183 / 8M: 149 mg; 84-269 / 9M: 200,5 mg; 153-328). La taille des araignées augmente avec le poids atteint à maturité sexuelle (Corrélation de Kendall; $n=143$; $p < 0,001$).

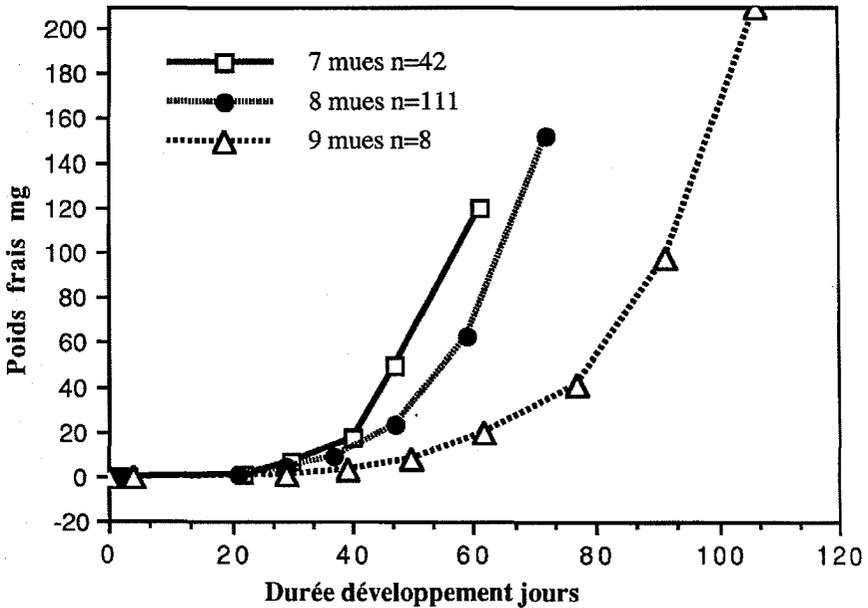


Fig. 1 - Evolution pondérale des femelles au cours du développement post-embryonnaire. L'intervalle entre deux points successifs correspond à la durée d'une intermue. Le point 0 indique l'éclosion.

L'état adulte est atteint en moyenne au bout de 61 (43-110), 72 (49-127) ou 107 (67-188) jours, selon que la mue imaginaire est la mue 7, 8 ou 9. D'après l'ensemble des élevages, une femelle devient adulte en 70 jours (161 cas; valeurs extrêmes: 43-188 jours). Elle pèse alors 145 mg (47-269 mg) et la taille de sa première patte locomotrice est de 16,6 mm (10,1-21,0 mm). Les femelles d'élevage sont plus légères à maturité sexuelle que les femelles récoltées sub-adultes ($n=12$; médiane=213 mg; 133-383 mg) et ont des pattes plus courtes ($m=19,1$ mm; 17,7-23,1).

4. VIE ADULTE

La durée de vie augmente significativement avec l'allongement de la période de développement (K; $n=150$; $p=0,001$). Elle ne varie pas significativement que les femelles soient accouplées avec ($n=119$; $m=209$ jours; 22-484 j.) ou sans descendance ($n=13$; $m=205$ jours; 38-457 j.) ou qu'elles soient vierges ($n=24$; $m=364$ jours; 38-456 j.). Par contre, cette durée est de 5 mois en élevage ($n=161$; $m=212$ jours; 10-627 jours), alors que celle des femelles récoltées sub-adultes est de 9 mois ($n=12$; $m=275$ jours; 57-408 j.).

L'accouplement est possible et efficace jusqu'à plusieurs mois après l'arrivée à l'état adulte (5 mois pour les mâles et 8 mois pour les femelles). Dans la nature, les accouplements doivent avoir lieu précocement après la mue imaginale car une seule femelle sexuellement mature sur 24 récoltées s'est avérée vierge. La femelle n'est réceptive qu'une seule fois.

Les femelles superposent leurs cocons les uns aux autres à l'intérieur de leur retraite. Le premier cocon pondu éclôt le jour ou le lendemain de la ponte du deuxième cocon (environ 11 jours). Les jeunes quittent le premier cocon lorsque le troisième cocon est pondu. Ces jeunes araignées ne pénètrent pas dans les cocons non éclos.

Chaque femelle pond un nombre variable de cocons (NC; tab. I) et la fréquence de ponte décroît des femelles fécondées aux femelles vierges (fig. 2). Les femelles vierges, quand elles pondent, le font longtemps après la mue imaginale (IF; tab. I) et l'intervalle séparant deux pontes consécutives est plus long que celui des femelles appariées qu'elles aient une descendance fertile ou non (DI, tab. I). Les femelles appariées sans descendance fertile se trouvent dans une situation intermédiaire entre celle des femelles vierges et des femelles fécondées (tab. I). Après l'accouplement, les femelles pondent rapidement ($n=109$; $m=9$ jours; 3-15 j.). Par ailleurs, plus la fécondation est précoce après la mue imaginale, plus le nombre de cocons pondus est important (K: $p<0,05$). L'appariement avec un mâle et la copulation ont un effet sur le déclenchement de l'ovogenèse et sur le nombre de cocons pondus par une femelle. L'intervalle de temps séparant deux pontes fertiles successives augmente avec l'âge (K: $p<0,001$) ainsi qu'avec le poids atteint par les femelles à l'âge adulte (K: $p<0,01$). Les femelles fécondées à développement rapide pondent plus souvent que les femelles à développement lent (K: $p=0,04$). Cependant, comme ces dernières ont une durée de vie adulte supérieure à celle des premières, leur nombre total de cocons ne diffère pas (12 cocons).

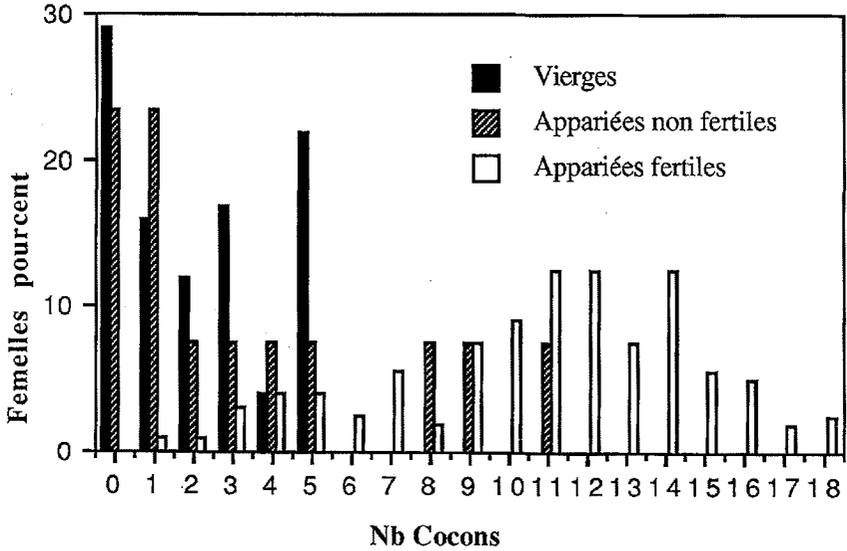


Fig. 2 - Distribution des femelles en fonction du nombre de cocons pondus.

	Femelles vierges		Femelles appariées sans descendance		Femelles fécondées	
	m	ve	m	ve	m	ve
NC	2	0-5	3,5	0-14	11	1-19
PC	115	50-199	118	99-158	108	6-204
PT	263	81-93	504	150-1411	1176	38-2321
PF	351	272-487	260	161-332	211	121-539
Pm	354	186-643	296	145-382	288	55-1108
IF	104	52-149	70	14-163	31	6-148
DI	31	10-71	15	8-56	11	7-44

Tab. I - Paramètres de la production des femelles.

NC: Nombre médian de cocons; PC: Poids médian d'un cocon (mg); PT: Poids total médian des cocons pondus par une femelle; PF: Poids médian des femelles après la ponte d'un cocon; Pm: Poids médian des femelles à leur mort; IF: Intervalle (jours) séparant la mue imaginale de la première ponte (celui-ci dépend du moment de fécondation pour les femelles fécondées); DI: Durée médiane (jours) entre deux pontes consécutives. m: Médiane; ve: valeurs extrêmes.

Le poids médian des cocons pondus par une femelle est en corrélation positive avec son poids (K: $p=0,002$) et avec sa taille (K: $p<0,001$) à maturité sexuelle. Mais, les femelles fécondées pondent des cocons plus légers que les femelles vierges (PC; tab. I; Mann-Whitney: $p=0,008$). Il n'y a pas de relation stricte entre le poids d'un cocon et son ordre

de ponte. Cependant, chez les femelles fécondées, le premier (14%) ou un des trois premiers cocons pondus (34%) peut être plus lourd que la femelle pesée immédiatement après la ponte. Les derniers cocons sont, au contraire, toujours les plus légers. L'accroissement de poids de la femelle entre deux cocons est de l'ordre de 120%. Ce gain est investi en grande partie dans la ponte, mais une partie est conservée par la femelle. Cet investissement dans les oeufs est plus important chez les femelles fécondées que chez les autres (PF; tab. I). Le poids total d'oeufs pondus par une femelle fécondée est en moyenne de 1176 mg (PT; tab.I). Il croît significativement avec la durée de vie adulte des femelles (K: $p=0,0018$).

Le nombre d'oeufs dans un cocon est extrêmement variable d'une femelle à l'autre et d'un cocon à l'autre pour une même femelle ($n=282$; $m=158$ oeufs par cocon; 33-536 oeufs). Mais pour une femelle donnée, ce nombre est maximum pour les premiers cocons et minimum pour les derniers. Le nombre d'oeufs par ponte croît avec le poids frais des cocons (K: $p<0,001$). Ces relations et celles concernant le nombre et le poids des cocons indiquent que la fécondité des femelles à développement lent est supérieur à celle des femelles à développement rapide. Tous les oeufs d'un cocon d'une femelle fertile n'éclosent pas (en moyenne 23% des oeufs d'un cocon). Si certains de ces oeufs peuvent ne pas avoir été fécondés, la majorité d'entre eux présente cependant un début de développement embryonnaire. Le poids des jeunes à l'éclosion varie d'un cocon à l'autre (il est compris entre 0,51 et 0,97 mg avec une valeur médiane de 0,60 mg pour 384 cocons), que les cocons soient pondus par la même femelle ou non. Ce poids augmente significativement avec le poids frais du cocon (K: $n=384$; $p<0,001$). De plus, au sein d'un même cocon, il semble qu'il puisse y avoir de légères différences de poids entre les individus bien qu'elles soient difficiles à mettre en évidence du fait de la précision de la mesure.

5. DISCUSSION

De la même façon que chez les mâles de *Larinioides suspicax*, nous pouvons distinguer des individus à développement plus ou moins rapide. Les femelles se développant rapidement ont une taille et un poids à maturité sexuelle inférieur à ceux des femelles à développement lent. Cette différenciation entre les individus d'un cocon élevés dans des conditions identiques a été observé chez les Argiopidae comme dans d'autres familles (DRESCO-DEROUET, 1960; VACHON, 1965; LE GUELTE, 1966; WITHCOMB et al., 1966; EMERIT, 1968; LEVY, 1970; CÉLERIER, 1971; REED & WITT, 1972; RAMOUSSE, 1973; BONARIC, 1980). Dans de telles conditions, l'intervention de facteurs internes d'origine métabolique, hormonale ou génétique a été postulée (BONARIC 1980). Les individus à croissance rapide pourraient avoir un métabolisme plus élevé et/ou tisser des pièges plus performants et/ou capturer plus de proies, comme cela a été mis en évidence chez *Araneus diadematus* (RAMOUSSE 1973). Une aptitude plus ou moins grande à capturer des proies a été postulée pour expliquer

l'importance de la variabilité du développement de *Misumena vatia* (Fritz et al. 1985). Les femelles *Larinioides suspicax* à croissance rapide pondent à des intervalles plus courts, mais cet avantage est contrebalancé par une durée de vie adulte réduite et une fécondité moindre (des oeufs moins nombreux et plus légers). Le maintien d'une variabilité intraspécifique du développement permettrait à l'espèce de surmonter les variations environnementales et d'avoir une occupation optimale du milieu. Les femelles, grâce à leurs nombreux cocons, répartissent les risques tout au long de la période de ponte. Mais les femelles à croissance rapide profiteraient de conditions environnementales favorables, alors que les autres, en particulier grâce à leur besoins réduits et leur production d'oeufs plus riches en réserves vitellines, assureraient la survie aux périodes défavorables et limiteraient les risques encourus par leur progéniture (plus grand nombre de jeunes par cocon et jeunes plus gros). De plus, ce polymorphisme pourrait permettre à cette espèce de coloniser des habitats plus variés, les individus à besoins alimentaires élevés (croissance rapide) colonisant les milieux les plus riches, les autres s'installant dans les habitats marginaux. La coexistence de ces différents types de développement assurerait de meilleures chances de survie à l'espèce. Cette variabilité reflèterait un polymorphisme génétique. Au contraire, une autre hypothèse, non exclusive des précédentes, peut expliquer l'existence d'une variabilité de développement parmi les individus d'un même cocon. Elle est fondée sur l'existence, pratiquement constante chez les araignées, d'oeufs non développés dans les cocons (LECAILLON 1913) et de deux processus comportementaux: l'oophagie au sein du cocon (HOLM 1940; SCHICK 1972; VALERIO 1974; RAMOUSSE 1986) et d'un cannibalisme précoce des juvéniles 2 sur les stades antérieurs (DOWNES 1988; RAMOUSSE 1988). Ces deux comportements permettent à certains individus, au sein d'un cocon, de se développer plus rapidement et d'aborder la période critique pour leur survie, que constitue l'essaimage et l'établissement individuel en un site favorable, en de meilleures conditions que les autres. D'autant qu'au cours de cette période, les besoins énergétiques des individus augmentent considérablement (ANDERSON 1978; SCHAEFER 1976) et qu'une augmentation du nombre de proies fournies aux premiers stades accélère leur développement (TURNBULL 1962). Ce travail, réalisé dans des conditions contrôlées, donc largement réductrices par rapport à celles réellement vécues par les araignées dans le milieu, montre l'intrication des paramètres intervenant dans la biologie reproductrice des araignées, particulièrement des araignées itéro-pares, et la difficulté à discuter leurs possibles significations adaptatives.

REFERENCES

- ANDERSON, J.F. - (1978). Energy content of spider eggs. *Oecologia*, 37: 41-57.
- AUSTIN, A.D. & ANDERSON, D.T. - (1978). Reproduction and development of the spider *Nephila edulis* (Koch) (Araneidae: Araneae). *Aust. J. Zool.*, 26, 501-518.
- BENFORADO, J. & KISTLER, K.H. - (1973). Growth of the orb weaver, *Araneus diadematus*, and correlation with web measurements. *Psyche*, 80: 90-100.
- BLANDIN, P. & CELERIER, M.L. - (1981). Les araignées des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). Organisation des peuplements, bilans énergétiques, place dans l'écosystème. *Publ. Lab. Zool.*, E.N.S., 21: 2 fasc., 586 pp.
- BONARIC, J.C. - (1974). Le développement postembryonnaire de *Pisaura mirabilis* CL. (Araneae, Pisauridae). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 278: 3227-3230.
- BONNET, P. - (1929, 1930). Les araignées exotiques en Europe. Eleveage à Toulouse de la grande araignée fileuse de Madagascar et considérations sur l'aranéiculture. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1ère partie, 54: 502-523; 2ème partie, 55: 53-77 et 118-136.
- (1930). La mue, l'autotomie et la régénération chez les araignées, avec une étude des Dolomèdes d'Europe. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 59: 237-700.
- (1934). Eleveage de Micro-araignées. *Bull. Soc. ent. France*, 39 (5): 78-80.
- (1935). *Theridion tepidariorum* C.L. Koch, Araignée cosmopolite: répartition, cycle vital, moeurs. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 68: 335-386.
- (1937). Eleveage de *Physocyclus simoni*. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 71 (2): 471- 487.
- (1938). Eleveage de *Latrodectus geometricus*. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 72 (2): 171-178.
- (1939). Eleveage de *Filistata insidiatrix* (Aranéide). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 73 (2): 167-188.
- CANARD, A. - (1973). Contribution à la connaissance de la taxonomie, du cycle de développement et de la croissance de la Néphile de Madagascar (Araneidae: Argiopidae). *Thèse 3ème cycle, Paris*, 1-204.
- (1987). Analyse nouvelle du développement postembryonnaire des araignées. *Rev. Arachnol.*, 7 (3): 91-128.
- CELERIER, M.L. - (1971). Développement et consommation alimentaire d'une araignée: *Tegenaria saeva* BL. (Agelenidae). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 272: 1185-1188.
- CELERIER, M.L. & BLANDIN, P. - (1977). Recherches écologiques sur les araignées de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Aspects qualitatifs et quantitatifs du cycle biologique de *Anahita aculeata* (Simon, 1897). *Bull. Mus. nat.. Hist. nat., Paris*, 37: 85- 107.
- CRAIG, C.L. - (1987). The significance of spider size to the diversification of spider-web architectures and spider reproductive modes. *The Amer. Nat.*, 129 (1): 47-68.
- DOWNES, M.F. - (1980). Fecundity and fertility in *Latrodectus hasselti* (Araneae: the riddiidae). *Aust. J. Ecol.*, 10, 261-264.
- (1988). The production and use of inviable eggs by *Theridion rufipes* Lucas (Araneae: Theridiidae). In *Australian Arachnology*, Austin A.D. & Heather N.W. eds, Miscellaneous publication N° 5, Australian Entomological Society.

- ENDERS, F. - (1976). Clutch-size related to hunting manner of spider species. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 69 (6): 991-998.
- EDMUNDS, J. - (1980). The ecology of orb-web spiders at Legon, Ghana. *PhD thesis, University of Ghana.*
- EMERIT, M. - (1968). Contribution à l'étude de la biologie et du développement de l'araignée tropicale *Gasteracantha versicolor* (Walck). (Argiopidae). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 93 (1): 49-68.
- (1969). Contribution à l'étude des Gastéracanthes (Aranéides, Argiopides) de Madagascar et des îles voisines. *Thèse doctorat ès-sciences, Montpellier*, 1-434.
- FRITZ, R. & MORSE, D. - (1985). Reproductive success and foraging of the crab spider *Misumena vatia*. *Oecologia* (Berl.), 65: 194-200.
- HIPPA, H. & OKSALA, I. - (1981). Polymorphism and reproductive strategies of *Enoplognatha ovata* (Clerck) (Araneae, Theridiidae) in northern Europe. *Ann. Zool. Fennici*, 18: 179-190.
- HOLM, A. - (1940). Studien über die Entwicklungsbiologie der Spinnen. *Zool. bid. Uppsala*, 1-24.
- JUBERTHIE, C. - (1954). Sur les cycles biologiques des araignées. *Bull. Soc. Hist. nat., Toulouse*, 89 (3-4): 299-318.
- LECAILLON, A. - (1913). Infécondité de certains oeufs contenus dans les cocons ovigères des araignées. *C.R. Soc. Biol.*, 74: 285-286.
- LE GUELTE, L. - (1962). Sur l'élevage et la croissance de l'araignée *Zygiella x-notata* CL. (Araignées, Argiopides). *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Fr.*, 34: 280-292.
- (1966). Structure de la toile de *Zygiella x-notata* Cl. (Araignées, Argiopides) et facteurs qui régissent le comportement de l'araignée pendant la construction de la toile. *Thèse doctorat ès sciences, Nancy*, 1-77.
- LIVECCHI, G. - (1978). Ontogenèse du rythme du comportement constructeur chez deux espèces d'Araignées (*Araneus diadematus*; *Zygiella x-notata*). *Thèse 3ème cycle, Lyon*. 1er fasc.: 1-57; 2ème fasc.: 1-60.
- MALAISSE, F. & BENOIT, P.L.G. - (1980). Contribution à l'étude de l'écosystème Forêt claire (Miombo) au Shaba (Zaire). Note 36: Ecologie de *Nephila pilipes pilipes* Lucas 1858 (Araneae - Argiopidae) en Miombo. *Rev. Zool. afr.*, 94 (4): 841-860.
- MIYASHITA, K. - (1968). Growth and development of *Lycosa t-insignita* Boes and Str. (Araneae: Lycosidae) under different feeding conditions. *Appl. Entomol. Zool.*, 3: 81-88.
- RAMOUSSE, R. - (1986). Oophagie et croissance des stades grégaires chez *Araneus suspicax*. *Mem. Soc. Belge Ent.*, 33: 179-186.
- (1988). Genèse et régulation du comportement constructeur chez quelques araignées orbitèles: de la vie de groupe à la toile individuelle. *Thèse doctorat d'état, Lyon*, 1-228.
- (1990). Polymorphisme et reproduction chez les mâles d'une araignée orbitèle, *Larinioides suspicax* (Araneae: Araneidae). *Bull. Soc. eur. Arachnol.*, H.S. 3: 303-309.
- REED, C.F. & WITT, P.N. - (1972). Growth rate and longevity in two species of orb-weavers. *Bull. Brit. Arachnol. Soc.*, 2 (6): 111-112.

- SCHICK, X. - (1972). The early instars, larval feeding and significance of the larval feeding in the crab spider genus *Misumenops* (Araneida, Thomisidae). *Notes Arachnol. Southwest*, 3: 12-19.
- ROBINSON, B. & ROBINSON, M.H. - (1978). Developmental studies of *Argiope argentata* (Fabricius) and *Argiope aemula* (Walckenaer). *Symp. Zool. Soc. London*, 43: 31-40.
- VALERIO, C. - (1974). Feeding on eggs by spiderlings of *Achaeranea tepidariorum* (Araneae, Theridiidae), and the significance of the quiescent instar in spiders. *J. Arachnol.*, 2: 57-62.
- VOLLRATH, F. - (1983). Relative and absolute growth in *Nephila clavipes*. *Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg*, 26: 277-289.
- (1986). Environment, reproduction and the sex ratio of the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, theridiidae). *J. Arachnol.*, 14: 267-281.
- (1987). Growth, foraging and reproductive success. In *Ecophysiology of spiders*, ed W. Nentwig, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 357-370.
- WISE, D.H. - (1977). Variable rate of maturation of the spider *Neriene radiata* (*Linyphia marginata*). *Amer. Midl. Nat.*, 96: 66-75.
- WURDACK, E. & RAMOUSSE, R. - (1984). Organisation sensorielle de la larve et de la première nymphe chez l'araignée *Araneus suspicax* (O. Pickard-Cambridge). *Rev. Arachn.*, 5 (4): 287-299.

Raymond RAMOUSSE

Laboratoire d'Ethologie
Rue Pasteur 86, F-LYON

Raymond RAMOUSSE

Laboratoire de Socioécologie et d'Ecoéthologie, IASBSE,
Université Claude Bernard Lyon 1, 86 rue Pasteur, 69007 LYON- F.