

Organisation sensorielle de la larve et de la première nymphe chez l'araignée *Araneus suspicax* (O. Pickard-Cambridge)

par E. WURDAK et R. RAMOUSSE*

Résumé

Les deux premiers stades mobiles d'*Araneus suspicax* (Argiopidae), la larve et la première nymphe, vivent groupés à l'intérieur des enveloppes soyeuses du cocon pour la larve, et en partie à l'extérieur pour la première nymphe.

Une observation, en microscopie photonique et électronique à balayage, d'individus ou d'exuvies, a permis de préciser l'organisation sensorielle de ces deux stades. Celle de la larve est limitée aux yeux, sans lentilles, à un organe lyriforme basitarsal et quelques soies lisses sur le dernier article des appendices. Celle de la première nymphe est comparable qualitativement à celle de l'adulte (yeux avec lentilles, poils tactiles et chémorécepteurs, trichobothries, lyrifissures, organes lyriformes et organe tarsal) et n'en diffère que quantitativement. Cette richesse sensorielle doit permettre à la première nymphe d'assurer sa survie à l'état libre.

Mots clés: Organisation sensorielle, araignées, Argiopidae, larve, première nymphe.

Summary

The earliest motile stages of *Araneus suspicax* are the larvae. They live in groups and are confined inside the silky envelopes of the cocoon. The first nymphs live first inside, later outside these envelopes.

The sensory organisation of larvae and nymphs was determined by studying the animals (or their exuviae) with the light and scanning electron microscope. The larva has lensless eyes, a single metatarsal lyriform organ and only few sensory hairs on the distal segments of the appendages. The first nymph, in contrast, has a sensory organization that is qualitatively comparable to that of the adult: eyes provided with a lens, presence of tactile and chemoreceptive hairs, trichobothria, slit sensilla, lyriform organs and tarsal organs. Differences are only of a quantitative nature. The abundance of sensory organs probably permits the first nymph to survive as a solitary animal.

* Adresse des auteurs: Laboratoire d'Ethologie expérimentale, Université Claude Bernard, 86 rue Pasteur, 69007 Lyon.

Les deux premiers stades, succédant à l'éclosion, présentent des traits communs à toutes les araignées (BONNET, 1930; HOLM, 1940; VACHON, 1957; LEGENDRE, 1956). Ils sont caractérisés par une vie grégaire: groupement des larves puis des jeunes nymphes à l'intérieur des enveloppes soyeuses du cocon; les nymphes vont ensuite quitter le cocon et se regrouper, jusqu'à l'essaimage, sur une nouvelle structure soyeuse qu'elles vont tisser. Celle-ci a été nommée «toile communautaire» du fait de sa ressemblance avec la toile de certaines araignées sociales (SHEAR, 1970).

De nombreuses descriptions confirment les grandes lignes de ce développement précoce chez les Argiopidae (MAYER, 1953; LE GUELTE, 1963; EMERIT, 1969; WITT et col., 1968; LIVECCHI et col., 1977; BURCH, 1979; CANARD, 1979).

Mais l'organisation morphologique et en particulier l'organisation sensorielle, qui est relativement bien connue chez les adultes (GIULIO, 1962; LEGENDRE, 1963; FOELIX, 1970; YAMASHITA & TATEDA, 1978; KRAFFT & LEBORGNE, 1979; FINCK, 1981; revue bibliographique: BARTH, 1981) n'a été que peu décrite chez les deux premiers stades libres des Argiopidae (EMERIT, 1969; CANARD, 1979). Or, les relations que les jeunes animaux établissent entre eux et avec leur milieu dépendent de leur organisation sensorielle et de son évolution au cours de l'ontogenèse. Il est donc important de connaître cette dernière en préalable à toute étude comportementale. C'est dans ce but que la description de ces deux stades a été réalisée chez *Araneus suspicax* en microscopie optique et à balayage.

Nomenclature

Le développement des Aranéides se divise en deux périodes (nomenclature VACHON, 1953; LEGENDRE, 1965):

- Une période embryonnaire,
- Une période post-embryonnaire qui se subdivise en une période larvaire, comprenant une phase prélarvaire et une phase larvaire, et une période nympho-imaginale, comprenant une phase nymphale et une phase imaginale. Chaque phase peut être, elle-même, subdivisée en un ou plusieurs stades délimités par deux mues successives. Chez *Araneus suspicax*, la phase larvaire suit l'éclosion et le premier stade nymphal lui succède.

Matériel et méthodes

Des cocons pondus en laboratoire sont placés dans des boîtes de Pétri à l'intérieur d'une enceinte (cycle lumineux 12-12h et température moyenne de 25°C). Ils sont surveillés chaque jour de façon à déterminer les dates d'éclosion, de la mue larvaire, de la première mue nymphale et à conserver les exuvies. La distribution des organes des sens est obtenue par des observations en microscopie optique d'exuvies des deux stades. Pour les détails, des observations au microscope électronique à balayage (S 600 Cambridge, CMEABG Lyon I) sont réalisées.

Les animaux entiers et vivants sont immergés directement dans le mélange fixateur (Glutaraldéhyde 3,75% final tamponné au cacodylate de sodium 0,1 M final à pH 7,4; osmolarité 575 mOsm) pendant 16h à 4°C. Après rinçage dans du cacodylate de sodium (0,1M), la fixation est poursuivie dans du paraformaldéhyde à 1% tam-

ponné au cacodylate de sodium (0,1M; pH 7,4; pression osmotique 390 mOsm) pendant 3 heures. Ils sont ensuite rincés, postfixés dans l'acide osmique à 2%, déshydratés dans l'éthanol et passés progressivement au fréon. La technique du contournement du point critique n'apporte pas beaucoup d'avantages sur le fréon. Les animaux sont alors montés sur porte-objets et dorés pendant 3 minutes.

Résultats

Caractères de la larve

Allure aranéiforme, le céphalothorax est séparé de l'abdomen par un pédicule. L'abdomen est segmenté superficiellement (fig. 1). Les somites VIII à XIII sont visibles dorsalement comme chez la plupart des Argiopidae (à l'exception des Gasteracanthinae chez qui seuls les somites VIII à XI sont visibles; EMERIT, 1969).

Le tégument n'est pas pigmenté, il est lisse sur le céphalothorax et orné de spicules ($4,5 \pm 1,0 \mu$) sur l'abdomen (fig. 3).

Les chélicères ont un crochet arrondi, l'ouverture du canal venimeux est absente (fig. 2).

Les pédipalpes ont le nombre définitif d'articles. Les hanches ne sont pas différenciées en maxilles avec serrules, les tarsi portent une griffe impaire non dentée (fig. 5).

Les pattes locomotrices ont aussi le nombre définitif d'articles, elles sont terminées par deux griffes simples (fig. 7). L'extrémité proximale de chacun des articles, au niveau des articulations, est couronné de spicules dont le nombre diminue de la hanche au basitarse (fig. 4). Seuls les trois derniers articles portent des poils simples.

Les filières antérieures, médianes et postérieures, sont présentes (fig. 1 et 8). Elles ne portent aucune fusule à l'exception des filières antérieures qui présentent une formation impaire, jamais décrite, qui pourrait être une fusule (fig. 8). D'autre part, un orifice s'ouvre dans la partie antérieure des filières médianes (diamètre 3μ) et les filières postérieures ont une fossette comparable à celle des filières antérieures mais sans protubérance (fig. 8).

L'orifice de l'anus est formé ($39 \times 7 \mu$; fig. 8).

Les organes sensoriels sont peu nombreux :

Les quatre paires d'yeux sont visibles, sur l'animal vivant, par transparence, car ils sont entourés d'un anneau de pigmentation orangé. Ils ne sont pas protubérants (fig. 11); en effet, sur des coupes semi-fines, on peut noter l'absence de lentille cornéenne.

Seuls les trois derniers articles des pattes locomotrices et les deux derniers des pattes-mâchoires portent des poils lisses inclinés approximativement à 60° par rapport à l'axe de la patte. Leur taille varie entre 20 et 30μ . Ils sont nombreux sur le tarse (une dizaine), alors qu'il y en a un seul sur le basitarse et un (P3, P4) ou deux (P1, P2) sur le tibia.

Un seul organe lyriforme se trouve sur le basitarse au niveau de l'articulation avec le tarse, sur tous les appendices locomoteurs (fig. 6). Il est formé de quatre fentes allongées perpendiculairement à l'axe de l'appendice.

Caractères de la nymphe

L'organisation future de la première nymphe apparaît, plusieurs heures avant l'exuviation, par transparence sous le tégument larvaire (fig. 10). Toute segmentation superficielle a disparu; les téguments, translucides après la mue, se pigmentent progressivement dans les jours qui suivent et le canevas typique de l'espèce apparaît sur l'abdomen. Le tégument du céphalothorax et des appendices est orné de structures polygonales (fig. 20 à 25), celui de l'abdomen est plissé (fig. 18 et 19).

Les chélicères se sont différenciés, leur tige possède une marge dentée (2×2), ainsi qu'un crochet dentelé, au niveau duquel s'ouvre l'orifice de la glande à venin (fig. 16).

Les pédipalpes se sont transformés, leur hanche est élargie en maxilles serrulées (fig. 16 et 17; 34 dents) et leur tarse se termine par une griffe dentée (4 dents, fig. 15).

Deux griffes se trouvant à l'extrémité des tarses des pattes locomotrices sont, elles aussi, dentées (P1: 8, P2: 7, P3: 5, P4: 5 dents) et entourent une troisième pourvue d'une dent (fig. 13).

Toutes les filières portent des fusules: filières antérieures (2 grosses et 8 petites), filières médianes (4), filières postérieures (6) (fig. 18). L'orifice de l'anus est ceinturé par plusieurs rangées de poils.

Les organes sensoriels sont beaucoup plus nombreux et diversifiés:

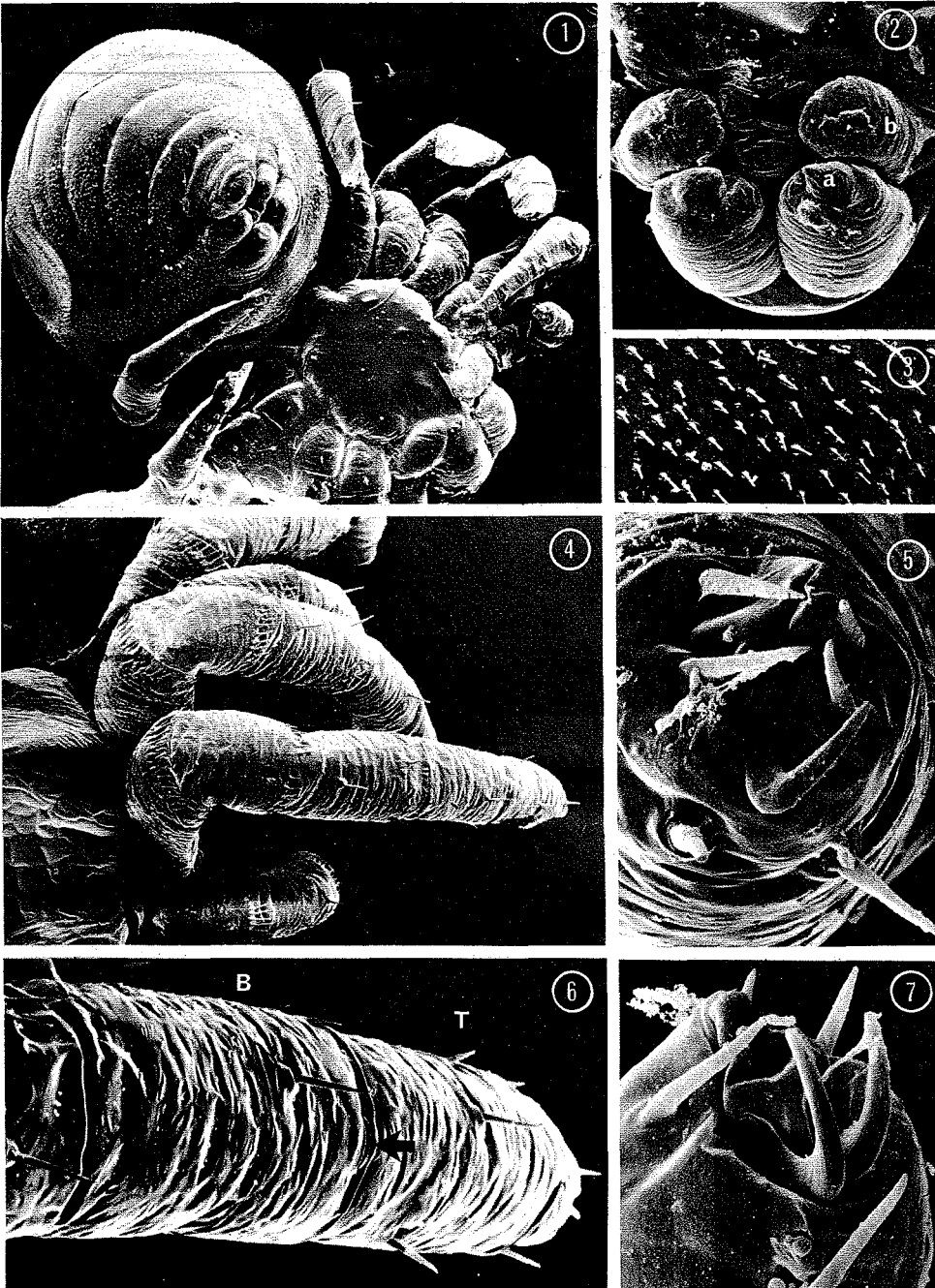
Les yeux sont maintenant protubérants car la lentille cornéenne (formée de plusieurs lamelles superposées) s'est différenciée. Les yeux antéro-médians sont les plus importants (diamètre $80 \mu\text{m}$), viennent ensuite les postéro-médians ($60 \mu\text{m}$) et les latéro-postérieurs ($50 \mu\text{m}$).

Toutes les parties du corps de l'animal sont ornées de soie. Celles de la partie dorsale du céphalothorax dessine un canevas typique (15 soies). L'abdomen est couvert de rangées de soies barbelées ($170 \mu\text{m}$, fig. 12). Les appendices portent des poils tactiles barbelés (env. 1400; longueur 70 à $100 \mu\text{m}$), des trichobothries (1 sur les tibias des pédipalpes, de P1 et P2, et sur les basitarses de tous les appendices locomoteurs; 2 sur les tibias de P3 et P4), et des poils chémorécepteurs sur les trois premiers articles des pattes locomotrices et sur les deux premiers articles des pédipalpes (fig. 13, 17, 21, 22, 24). Tous ces poils sont répartis, de façon prépondérante, sur les premiers articles des appendices.

Un organe tarsal se trouve sur le quart distal de chacun des tarses des appendices locomoteurs et dans le premier tiers proximal des tarses des pédipalpes (diamètre externe $7,8 \pm 0,5 \mu\text{m}$, diamètre de l'ouverture $2,7 \pm 0,1 \mu\text{m}$).

Figures 1 à 7. — Organisation de la larve d'*Araneus suspicax*. — 1. Vue ventrale d'une larve, $\times 49$. Les appendices ont le nombre définitif d'articles. L'abdomen présente une segmentation superficielle. — 2. Chélicères et hanches des pédipalpes, $\times 98$. Le crochet des chélicères est arrondi (a) et les hanches des pédipalpes ne se sont pas différenciées en lames maxillaires (b). — 3. Tégument de l'abdomen recouvert de spicules, $\times 280$. — 4. Pattes-mâchoires et pattes ambulatoires, $\times 98$. L'articulation des articles basaux est entourée d'une couronne de spicules alors que les articles apicaux portent des poils simples. — 5. Griffe tarsale impaire du pédipalpe entourée de nombreuses soies, $\times 980$. — 6. Tarse (T) et basitarse (B) d'une patte ambulatoire, $\times 343$. Présence d'un organe lyriforme basitarsal (flèche). — 7. Griffe tarsale d'un appendice locomoteur, $\times 980$.







Le nombre des organes lyriformes est de 14 pour les appendices locomoteurs et 12 pour les pédipalpes, et chacun des tarses de ces appendices porte trois lyrifissures. Chaque chélicère présente trois organes lyriformes et une lyrifissure, le sternum trois lyrifissures sur chacune de ses marges, et le pédicule deux organes lyriformes. Un individu a, ainsi, approximativement 500 fentes, dont 90% se trouvent sur les appendices.

Conclusion

Les larves d'*Araneus suspicax* présentent les caractères définis par VACHON (1957) pour les araignées.

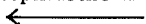
Les formations portées par les filières antérieures et les orifices s'ouvrant sur les filières médianes n'ont jamais été décrits. Une étude histologique et éthologique serait nécessaire pour déterminer leur nature et leurs fonctions éventuelles.

Chez la larve, les organes sensoriels se réduisent aux yeux dépourvus de lentille (ne permettant pas la formation d'images), à un organe lyriforme métatarsal et à quelques poils non différenciés sur les derniers articles des appendices. Ceci laisse supposer que l'information lumineuse est une des plus importantes pour ce stade, information intervenant, le plus vraisemblablement, sur la mise en place du schéma temporel de l'animal. L'organe métatarsal, reconnu comme extrêmement sensible aux vibrations chez différentes espèces d'araignées adultes (WALCOTT & VAN DER KLOOT, 1959; LIESENFELD, 1961, BARTH, 1981), pourrait indiquer l'importance des phénomènes vibratoires dans la mise en place des comportements chez ces araignées orbitèles. Ils interviennent, peut-être, dans la synchronisation des mouvements individuels à l'intérieur du cocon donnant des mouvements collectifs décrits par LE BERRE (1979). Les quelques soies, portées essentiellement par l'extrémité des appendices et entourant les griffes, pourraient jouer avec ses dernières un rôle dans la cohésion du groupe.

La première nymphe possède des ornements de tégument comparables à celles de l'adulte, ainsi qu'à celles du tégument d'*Argiope bruennichi* adulte (CANARD & CHAUVIN, 1979).

Le nombre de dents sur les marges chélicériennes et le nombre et la répartition des trichobothries (critères utilisés pour identifier les stades nymphaux) sont pratiquement constants pour un appendice donné chez tous les individus. Pour le premier critère, deux exceptions sur quarante observations ont été constatées : 2-1, 2-2 et 2-3, 2-3 au lieu de 2-2, 2-2. Ce nombre est donc très stable à ce stade ainsi que cela a été montré chez *Dolomedes* (2-3, 2-3; BONNET, 1940), chez *Macrargus rufus* (1-2, 1-2; CHRISTOPHE, 1973) et chez *Pisaura mirabilis* (2-3, 2-3; BONARIC, 1980). La variation est nulle pour les trichobothries à ce stade comme chez *Pisaura* (BONARIC, 1980). Ces deux critères caractérisent donc bien ce premier stade nymphal.

Figures 8 à 11. — Organisation de la larve d'*Araneus suspicax*. — 8. Vue générale des filières et de l'anus, $\times 273$. Noter la protubérance portée par les filières antérieures (a) et les orifices s'ouvrant sur les filières médianes (b). Filières postérieures (c). Anus (d). — 9. Filières antérieures, $\times 1561$, avec une fusule sur chaque filière. — 10. Vue dorsale de l'abdomen de la larve juste avant la mue nymphale, $\times 112$. Le tégument larvaire porte des spicules, le tégument nymphal apparaît au travers d'une déchirure, plissé et avec des rangées de longues soies barbelées. — 11. Vue dorsale du céphalothorax, $\times 105$. Noter l'absence des protubérances oculaires en avant du céphalothorax (à gauche). Les flèches indiquent la position des yeux.



La différenciation des lames maxillaires au niveau des hanches des pédipalpes rend l'animal capable de se nourrir.

Le développement des fusules sur les filières confirme l'aptitude de la première nymphe à filer de la soie.

Mais surtout, c'est le développement et la diversification des organes sensoriels qui caractérise la première nymphe :

— La lentille cornéenne s'est différenciée au niveau de l'œil, rendant possible la formation d'images.

— Les différents types de mécanorécepteurs sont présents

Les poils tactiles, sensibles au contact direct et innervés par trois neurones, sont moins nombreux que chez l'adulte (environ 10000; FOELIX & CHU-WANG, 1973).

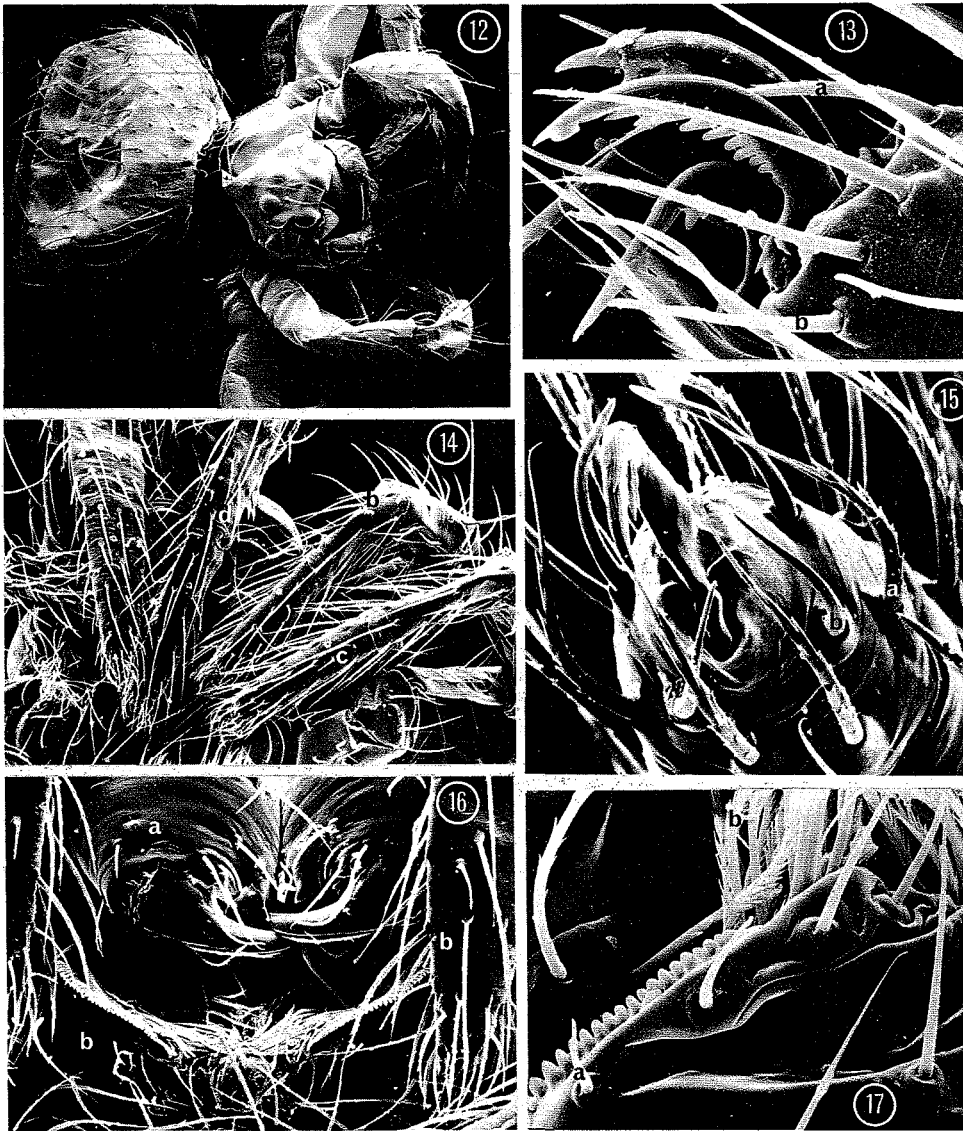
L'assortiment de trichobothries, stimulables par des courants d'air de basse fréquence (GÖRNER & ANDREWS, 1969) se complètera de stade en stade.

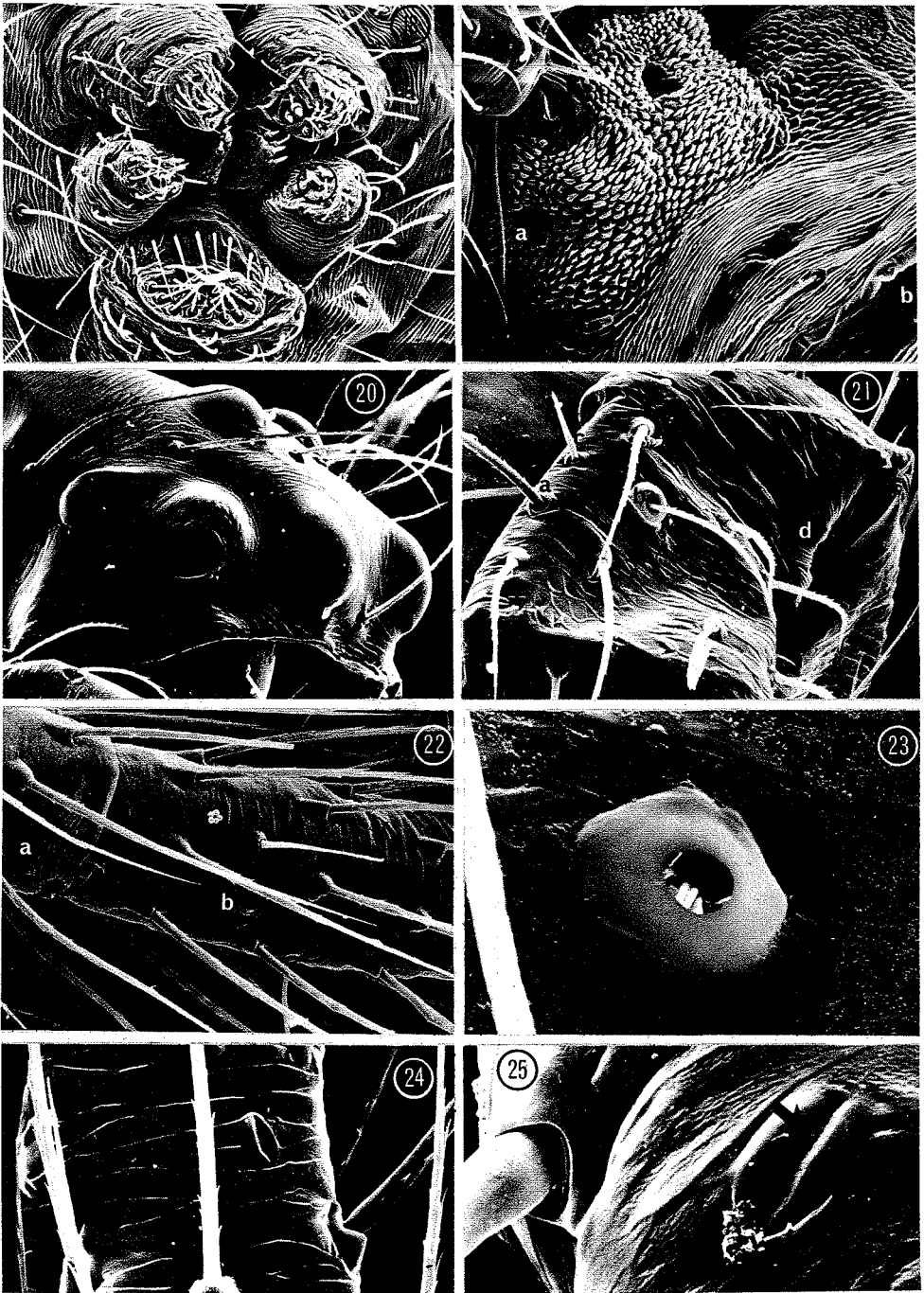
Le nombre des organes lyriformes portés par les pattes ambulatoires est égal à celui de l'adulte d'une espèce voisine (*Araneus sclopetarius*, VOGEL, 1923) mais le nombre de fentes pour chacun est inférieur. Or l'accroissement du nombre de fentes d'un organe lyriforme permet d'augmenter le nombre de stimulus analysés en un site spécifique et facilite la discrimination des stimulus par les différentes fentes d'un groupe (BARTH, 1976). Les lyrifissures chez la première nymphe sont encore peu nombreuses comparées à celles de l'adulte (VOGEL, 1923; BARTH & LIBERA, 1970). La fonction d'un certain nombre d'organes lyriformes et lyrifissures est connue: l'organe métatarsal (WALCOTT & VAN DER KLOOT, 1959), l'organe patellaire (FINCK, 1981) et les deux fentes isolées près des chélicères (BARTH, 1976) sont sensibles aux vibrations; les organes du fémur et du tibia des pattes ambulatoires sont impliquées dans l'orientation kinesthésique (SEYFARTH & BARTH, 1972) et la fente simple, en arrière des griffes tarsales, est sensible aux vibrations des supports (BARTH, 1971).

Les poils chémorécepteurs de contact, plus courts et moins inclinés que les poils tactiles avec une innervation multiple (20 neurones; FOELIX, 1970), ne se trouvent que sur les trois premiers articles des appendices chez la nymphe 1 d'*Araneus suspicax* alors que chez *Araneus diadematus* adulte, seuls les hanches et les trochanters n'en possèdent pas. Chez cette dernière, ils sont 10 fois plus nombreux que chez la nymphe 1 d'*Araneus suspicax*.

Les organes tarsaux sont présents dès le premier stade nymphal. Ce sont probablement des chémorécepteurs (BLUMENTHAL, 1935), richement innervés et peut-être impliqués dans l'olfaction (FOELIX, 1970; DUMPERT, 1978).

Figures 12 à 17. — Organisation de la première nymphe d'*Araneus suspicax* — 12. Vue dorsale de l'animal entier, $\times 45$. — 13. Extrémité tarsale de l'appendice locomoteur 1, $\times 1820$. Présence de 3 griffes: 2 portant 8 dents, 1 portant 1 seule dent. Elles sont entourées de poils tactiles barbelés (a) et de poils lisses chémiorécepteurs (b). — 14. Appendices locomoteurs, $\times 105$. Noter la présence d'un organe tarsal (a) dans le quart distal du tarse, de trichobothries (b) sur le basitarse et le tibia, de chémorécepteurs (c) et de l'organe lyriforme basitarsal (d). — 15. Extrémité tarsale d'un pédipalpe, $\times 1260$. Poils tactiles (a) et chémorécepteurs (b) entourant la griffe impaire (4 dents). — 16. Chélicères et lames maxillaires serrulées avec la scopula, $\times 182$. Noter la présence d'organes lyriformes sur les chélicères (a), les fentes lyriformes sur les lames maxillaires et sur le tarse du pédipalpe (b). — 17. Lame maxillaire, $\times 980$. Elle porte une serrula bordée de poils chémorécepteurs (a) à l'extérieur, et la scopula à l'intérieur (b). \longrightarrow



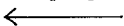


Donc, la mue qui donne naissance à la première nymphe, inaugure une période physiologique très différente des précédentes et justifie la distinction phase larvaire et phase nymphale faite par VACHON (1953). En effet, la larve, qui vit à l'abri des enveloppes soyeuses du cocon, est caractérisée par la pauvreté de son équipement sensoriel alors que celui de la première nymphe, qui sera le premier stade mobile hors des enveloppes du cocon, lui assure un champ perceptif globalement comparable à celui de l'adulte, ce qui permet sa survie.

Bibliographie

- BARTH, F.G., 1971. — Der sensorische Apparat der Spaltsinnesorgane (*Cupiennus salei* Keys., Araneae). — *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, **112** : 212-246.
- BARTH, F.G., 1971. — Strain detection in the Arthropod exoskeleton. In: H.S. LAVERICK & D.J. COSENS (ed.), *Sense Organs*, pp. 112-141. *Blackie*.
- BARTH, F.G., 1976. — Sensory information from strains in the exoskeleton. In: H.R. HEPBURN (ed.), *The insect tegument*, pp. 445-473. *Elsevier, Amsterdam*.
- BARTH, F.G. & LIBERA, W., 1970. — Ein Atlas der Spaltsinnesorgane von *Cupiennus salei* Keys. Chelicerata (Araneae). — *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **68** : 343-369.
- BLUMENTHAL, H., 1935. — Untersuchungen über das «Tarsalorgan» der Spinnen. — *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **29** : 667-719.
- BONARIC, J.C., 1980. — Contribution à l'étude de la biologie du développement chez l'Araignée *Pisaura mirabilis* (Clerck, 1758). Approche physiologique des phénomènes de mue et diapause hivernale. Thèse, Montpellier, 282 p.
- BONNET, P., 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.
- BONNET, 1940. — Contribution à l'étude des mues post-nuptiales chez les Araignées. — *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **75** : 260-271.
- BURCH, T.L., 1979. — The importance of communal experience to survival for spiderlings of *Araneus diadematus*. — *J. Arachnol.*, **7** : 1-18.
- CANARD, A. & CHAUVIN, G., 1979. — Une araignée orbitèle commune en Bretagne. L'Argiope fasciée, *Argiope bruennichi* (Scop.). *Inf. Sci. nat., Rennes*, pp. 19-67.

Figures 18 à 25. — Organisation de la première nymphe d'*Araneus suspicax*. — 18. Filières et anus, ×210. Noter la présence de fusules sur chacune des filières. — 19. Face ventrale du pédicéle, ×217. L'ornementation du pédicéle diffère de celle de l'abdomen, sur la droite. Le pédicéle porte des points d'attache musculaire (a). En arrière, apparaît la fente épigastrique (b). — 20. Protubérances oculaires sur le céphalothorax, ×21. — 21. Tibia et patella du pédipalpe, ×406. Les poils tactiles (a), une trichobothrie (b), un chémorécepteur (c) et l'organe lyriforme patellaire (d) sont visibles. — 22. Tarse et basitarse d'une patte locomotrice, ×490. Présence de l'organe lyriforme basitarsal (a), de l'organe tarsal (b). — 23. Organe tarsal, ×3325. — 24. Lyrifissure tarsale, ×700. — 25. Détail de la lyrifissure, ×2310. Point d'insertion dendritique marqué par une flèche.



- CHRISTOPHE, T., 1973. — Possibilité d'étude démographique chez l'araignée *Macrargus rufus* Wider (Linyphiidae), par l'utilisation d'un caractère morphologique permettant de reconnaître les stades des immatures. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **276** : 545-548.
- DUMPERT, K., 1978. — Spider odor receptor: Electrophysiological proof. — *Experientia*, **34** : 754-755.
- EMERIT, M., 1969. — Contribution à l'étude des Gastérocantes (Aranéides, Argiopides) de Madagascar et des îles voisines. Thèse, Montpellier, 434 p.
- FINCK, A., 1981. — The lyriform organ of the orb-weaving spider *Araneus sericatus*. Vibration sensitivity is altered by bending the leg. — *J. Acoust. Soc. America*, **70** : 231-233.
- FOELIX, R., 1970. — Chemosensitive hairs in spiders. — *J. of Morph.*, **132** : 313-334.
- FOELIX, R. & CHU-WANG, I-Wu, 1973. — The morphology of spider sensilla. I. Mechanoreceptors. II. Chemoreceptors. — *Tissue & Cell*, **5** (3) : 451-478.
- GORNER, P. & ANDREWS, P., 1969. — Trichobotrien, ein Ferntastsinnesorgan bei Webespinnen (Araneen). — *Z. vergl. Physiol.*, **64** : 301-317.
- GIULIO, L., 1962. — Stimoli ottici e localizzazione della preda in *Araneus diadematus* Clerck. — *Boll. Soc. italiana Biol. sperimentale*, **38** : 301-302.
- HOLM, A., 1940. — Studien über die Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Spinnen. — *Zool. Biol. Uppsala*, **19** : 1-214.
- KRAFFT, B. & LEBORGNE, R., 1979. — Perception sensorielle et importance des phénomènes vibratoires chez les araignées. — *J. de Psychol.*, **3** : 299-334.
- LE BERRE, M., 1979. — Mise en place du rythme d'activité chez *Araneus cornutus*. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **288** : 839-842.
- LE GUELTE, L., 1963. — Développement accéléré de l'araignée *Zilla x-notata* Cl. (Argiopidae). — *Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris*, **35** : 273-274.
- LEGENDRE, R., 1963. — L'audition et l'émission de sons chez les Aranéides. — *Année biol.*, **2** : 371-390.
- LEGENDRE, R., 1965. — Morphologie et développement des Chélicérates. Embryologie, développement et anatomie des Aranéides. — *Forsch. Zool.*, **17** : 238-271.
- LIESENFELD, F., 1961. — Über Leistung und Sitz des Erschütterungssinnes von Netzspinnen. — *Biol. Zbl.*, **80** : 465-475.
- LIVECCHI, G., LE BERRE, M. & RAMOUSSE, R., 1977. — Interaction ponte-construction et développement du cocon chez *Araneus diadematus* Cl. — *Revue Arachnologique*, **1** : 45-57.
- MAYER, G., 1953. — Untersuchungen über Herstellung und Struktur des Radnetzes von *Aranea diademata* und *Zilla x-notata* mit besonderer Berücksichtigung des Unterschiedes von Jugend und Altersnetzen. — *Zeits. Tierpsychol.*, **9** : 337-362.
- SEYFARTH, E.A. & BARTH, F., 1972. — Compound slit sense organs on the spider leg: mechanoreceptors involved in kinesthetic orientation. — *J. Comp. Physiol.*, **78** : 176-191.
- SHEAR, W.A., 1970. — The evolution of social phenomena in spiders. — *Bull. British Arachn. Soc.*, **1** : 65-76.

- VACHON, M., 1953. — Commentaires à propos de la distinction des stades et des phases du développement post-embryonnaire chez les Aranéides. — *Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris*, **25** : 294-297.
- VACHON, M., 1957. — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des araignées. Généralité et nomenclature des stades. — *Bull. Soc. zool. France*, **82** : 337-354.
- VOGEL, H., 1923. — Über die Spaltsinnesorgane der Radnetzspinnen. — *Jena Z. Med. Naturw.*, **59** : 171-208.
- WALCOTT, C. & KLOOT, W.G. VAN DER, 1959. — The physiology of the spider vibration receptor. — *J. Exp. Zool.*, **141** : 191-244.
- WITT, P.N., REED, C.F. & PEAKALL, D.B., 1968. — A spider'sweb. *Springer Verlag, Berlin*, pp. 1-107.
- YAMASHITA, S. & TATEDA, H., 1978. — Spectral sensitivities of the anterior median eyes of the orb web spiders, *Argiope bruennichi* and *A. amoena*. — *J. Exp. Biol.*, **74** : 47-57.