

Polymorphisme et reproduction chez les mâles d'une araignée orbitèle, *Larinioides suspicax* (Araneae : Araneidae).

R. Ramousse

Laboratoire d'Ethologie, IASBSE, UCB-Lyon I, 86 rue Pasteur, 69007 Lyon, F.

Summary

Development and reproduction of the males of the web-building spider *Araneus suspicax*.

Individual growth rate and reproductive success data were collected for 280 males of the orb-web building spider *Araneus suspicax*, reared in laboratory conditions from the egg to death. The number of instars observed was seven (74%) or eight (26%). The more molts undergone, the larger was the adult male (7 molts : P = 75 mg & T = 16,4 mm; 8 molts : P = 96 mg & T = 17,5 mm). The minimum time required from egg to adult was 41 days with a maximum of 123 with a mean of 67,9. This developmental time was independant of the number of instars required to reach maturity. Though there was a considerable variability in both the weights and the duration at each instar, these parameters were positively related respectively to weight and duration of previous stadia, especially the third instar (stadia J2 with a gregarious period after emergence from the cocoon and a solitary period after dispersal). Reproductive lifetime was 1 to 284 days with a mean of 120,6 days, twice the time of life spent during post-embryonic development. Of the 210 couplings stochastically realised, 176 were successful. Reproductive success decreased when the age of the mates increased. Males could mate several times within its reproductive lifetime and one fertilization provided enough sperm for several egg-sacs. Although mates frequently cohabited peacefully in the retreat of the female, in 26 of 210 couplings (12%) females killed the male. Nevertheless almost all these females were fertilized (82%). This sexual cannibalism did not increased significantly the number of eggs produced. According to these data, males' reproductive tactics are discussed.

Résumé

Les données concernant le développement individuel et la reproduction de 280 mâles d'*Araneus suspicax* ont été recueillies en élevage. Le dimorphisme sexuel est peu marqué. Mais il existe un polymorphisme de poids et de taille important, lié au nombre de mues : (7 mues : 74%; P=75 mg; T=16,4mm - 8 mues : 26%; P=96 mg; T=17,5 mm). La durée du développement post-embryonnaire (67,9 jours) est indépendante du nombre de mues. Le stade J2 (stade d'émergence hors du cocon et groupement puis de la dispersion des juvéniles et vie solitaire) est le plus long de tous les stades. Sa durée et le poids atteint par les juvéniles à la fin de ce stade sont en corrélation positive, respectivement avec la durée des stades suivants et la durée du développement post-embryonnaire ainsi qu'avec le poids frais à chaque stade et le poids frais atteint à maturité sexuelle. La réussite des accouplements est élevée (84%). Elle diminue avec l'âge des partenaires sexuels au moment de l'appariement, mais n'est pas liée à la consanguinité. Les mâles peuvent s'accoupler plusieurs fois avec succès, alors que les femelles n'acceptent qu'une seule fécondation, ce qui assure la priorité spermatique au mâle fécondateur. Bien que la cohabitation momentanée des partenaires sexuels soit fréquente, le cannibalisme sexuel n'est pas négligeable (12%). La plupart des femelles prédatrices sont fécondées (82%), mais l'apport protéique des mâles consommés n'augmente pas leurs capacités reproductrices. A la lumière de ces résultats, les tactiques reproductives chez les mâles sont discutées.

Introduction

Des variations intraspécifiques de la durée des intermues, du nombre de mues nécessaires pour atteindre la maturité sexuelle, de la durée du développement postembryonnaire, de la taille des adultes ont été mises en évidence, tant entre sexes (dimorphisme sexuel) que pour un sexe donné (polymorphisme intrasexuel) chez diverses espèces d'araignées.

Cette variabilité est sous la dépendance de variations environnementales : régimes alimentaires (Anderson, 1974; Benforado et al. 1973; Bonaric, 1974; Bonnet, 1929, 1930; Canard, 1973; Céliérer et al., 1977; Dcevey, 1949; Kajak et al., 1968; Miyashita, 1968; Turnbull, 1965; Wise, 1973, 1975), densité de proies (Fritz et al., 1985; Greenstone, 1978; Hipa et al., 1981; Kajak, 1967; Schaefer, 1978; Turnbull, 1965; Wise, 1979), la densité de la population (Jocqué, 1981). Mais elle peut aussi s'exprimer chez des araignées de même origine élevées dans des conditions identiques (Derouet et al., 1956; Emerit, 1968; Le Guelte, 1962; Ramousse, 1973, 1988; Reed et al., 1972; Witt et al., 1968).

Une relation étroite entre le polymorphisme de taille et le succès reproducteur des femelles a été mise en évidence chez de nombreuses espèces, tant au laboratoire que sur le terrain. Chez les mâles, le polymorphisme influe sur leur succès reproducteur en participant à la compétition intra et intersexuelle et à la ségrégation des générations (Christenson et al., 1979; Farr, 1977; Ramousse, 1973; Robinson et al., 1978; Vollrath, 1987). Mais les études portant sur les mâles sont peu nombreuses et concernent essentiellement les *Araniidae* chez un nombre restreint d'espèces : espèces sténochromes se reproduisant à l'automne (*Araneus*

Aussi, à partir de données d'élevage, nous allons préciser divers aspects de la biologie reproductrice des mâles (polymorphisme, durée de développement, succès reproducteur, cannibalisme sexuel) d'une espèce eurychrone à dimorphisme sexuel peu marqué : *Larinioides suspicax*. A la lumière de ces nouvelles données, l'importance du polymorphisme sera discuté dans le cadre de la sélection sexuelle chez les araignées.

Matériel et méthodes

L'élevage a été réalisé à partir des cocons pondus par dix-sept femelles fécondées, récoltées à Touggourt (Algérie). Les araignées sont séparées, soit le jour de l'éclosion, soit après l'essaimage au cours du stade J2, et placées dans des boîtes plastiques individuelles (10 x 10 x 17 cm), puis au cours de la croissance dans des cadres en bois vitré (40 x 40 x 10 cm). Les conditions d'élevage sont uniformes : photophase de 12 heures (éclairage 130 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$; température $25 \pm 20^\circ\text{C}$.; humidité relative 50%) et scotophase de 12 heures (0,28 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$; $15 \pm 2^\circ\text{C}$.; 75% H.R.). Chaque individu a la même opportunité de capture (drosophiles et mouches Calliphoridae), seul le succès de capture varie.

Les mâles sexuellement matures sont appariés à des femelles matures et vierges de façon aléatoire. Les partenaires potentiels sont mis en présence l'un de l'autre pendant 48 heures, puis séparés. 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 animal est enregistré : origine; date de ponte, d'éclosion, des exuviations et des appariements; poids frais au 1/10e de mg au moment de l'éclosion, au moment de la séparation, à la fin de chaque exuviation et au moment de la mort de l'animal; taille de la première patte locomotrice droite au 1/100e de mm; cohabitation mâle-femelle; cannibalisme sexuel; succès reproducteur.

Larinioides suspicax est une espèce, ripicole, de la façade méditerranéenne de l'Afrique. Elle a été classée successivement dans le genre *Araneus* Clerck (1757), dans le genre *Nuctenea* Simon (1864) et enfin dans le genre *Larinioides* Caporiacco (1934). Ces araignées tissent des toiles orbiculaires sub-verticales avec une retraite soyeuse. Les femelles sont itéropares et pondent leurs cocons à l'intérieur de leur retraite. Le développement embryonnaire est rapide (14 jours à 20°C .), durée de production d'un nouveau cocon et du développement des trois premiers stades (*pullus* P, à l'aspect foetal; *post-pullus* Jp1; premier juvénile J2; Canard, 1984; Wurdak & Ramousse, 1984). Les mâles sexuellement matures mènent une vie errante. Le dimorphisme sexuel est peu marqué (Ramousse, 1988). Le comportement de cour est de type C (Robinson & Robinson, 1978).

Développement

Sur 770 individus mis en élevage, 495 ont atteint le stade adulte, soit 64%. La plupart des juvéniles (61%) meurt au cours du stade J2. Cependant, la mortalité des araignées séparées à l'éclosion est plus élevée au cours de ce stade J2, alors que celle des araignées séparées à l'essaimage est supérieure au cours des stades suivants (Chi deux = 14,1; $p < 0,001$). Aussi à maturité sexuelle, le différentiel de mortalité entre ces deux groupes est réduit. La proportion de mâles sexuellement matures est significativement supérieure à 50% (28% de femelles et 36% de mâles).

Quel que soit le moment de séparation des juvéniles, le nombre de mues nécessaires pour atteindre la maturité varie suivant les individus. La majorité des mâles muent sept fois (deux possibilités), et la majorité des femelles muent huit fois (trois possibilités; Tab. 1).

Les mâles ont un nombre de mues inférieur (7 au lieu de 8), une durée de développement plus rapide (Mann Whitney : $p < 0,001$), un poids à maturité de moitié inférieur et une longévité nettement plus courte que celle des femelles. Par contre, leur taille est supérieure à celle des femelles ayant le même nombre de stades de développement. Pour les deux sexes, et quel que soit le nombre de stades de développement, la variabilité du poids à maturité est de 1 à 5, celle de la taille de 1 à 2. Il y a donc recouvrement important des poids frais et des tailles des mâles et des femelles, certains mâles peuvent être plus lourds et plus grands que certaines femelles. A la fin de leur vie, les mâles ont perdu de l'ordre de 29% de leur poids à maturité sexuelle, alors que le poids des femelles est plus élevé (100%).

		NM	PM	DD	Pm	Ta	L
Mâles	m	7	78,5	65	51,8	16,5	180
	ve	6-7	32-155	36-123	12-105	11,5-22,7	62-364
Femelles	m	8	144,5	70	291,9	16,6	282
	ve	7-9	47-269	43-188	55-821	10,1-21,0	100-627

Tableau 1. Comparaison mâles/femelles chez *Larinioides suspicax*

m : médiane; ve : valeurs extrêmes; NM : nombre de mues; PM : poids à maturité (mg); DD : durée du développement post-embryonnaire (jours); Pm : poids au moment de la mort (mg); Ta : taille de la P1 (mm); L : longévité (jours).

Les araignées ayant le même nombre de stades de développement mais séparées à différents moments ne présentent de différence significative qu'entre les durées de développement (DD) des araignées à 7 mues et entre les poids au moment de la séparation pour les araignées à 8 mues (Tableau 2).

	PM	DD	Ta	DA	Pm	PS
7 Ec	74	58	16.4	121.5	51	0.6
7 Es	77	70	16.4	134	50	0.6
8 Ec	96	64	17.5	118	60	0.6
8 Es	93	69	18.2	122	66	0.5

Tableau 2. Comparaison des paramètres du développement suivant le nombre de mues et le moment de séparation des araignées

7 Ec, 8 Ec : araignées à 7 ou 8 mues, séparées à l'éclosion; 7 Es, 8 Es : araignées à 7 ou 8 mues, séparées à l'essaimage. PM : poids à maturité (mg); DD : durée du développement post-embryonnaire (jours); Ta : taille de P1 (mm); DA : durée de vie adulte (jours); Pm : poids au moment de la mort (mg); PS : poids des juvéniles au moment de la séparation (mg).

L'analyse multifactorielle (ACP normée) des paramètres du développement de l'ensemble des mâles met en évidence deux facteurs principaux (Fig. 1). Le premier facteur, qui explique 33% de la variance totale, est caractérisé par les liaisons entre les poids à maturité (PM) et à la mort (Pm), la taille (Ta) et le nombre de mues (NM). En effet, le poids frais de l'adulte, le poids à la mort et la taille à maturité augmentent de pair (Corrélations de Spearman : PM/Ta, Ta/Pm et PM/Pm, $p < 0,001$). Ces trois paramètres augmentent avec le nombre de mues (Spearman : NB/PM, NB/Ta, $p < 0,001$ et NB/Pm, $p = 0,023$). Par contre, les araignées séparées après l'essaimage atteignent, plus souvent, la maturité sexuelle avec un nombre de mues inférieur à celui des araignées séparées dès l'éclosion (Spearman : NB/MS, $p = 0,050$). Le deuxième facteur, qui explique 18% de la variance, distingue le moment de séparation des individus (MS) et leur durée de développement (DD) de leur poids au moment de la séparation (PS). Lorsque la séparation est tardive, la durée du développement post-embryonnaire augmente (Spearman : MS/DD, $p < 0,001$), mais le poids des juvéniles diminue (MS/PS, $p = 0,003$), bien que le poids à l'éclosion ne diffère pas suivant le moment de séparation.

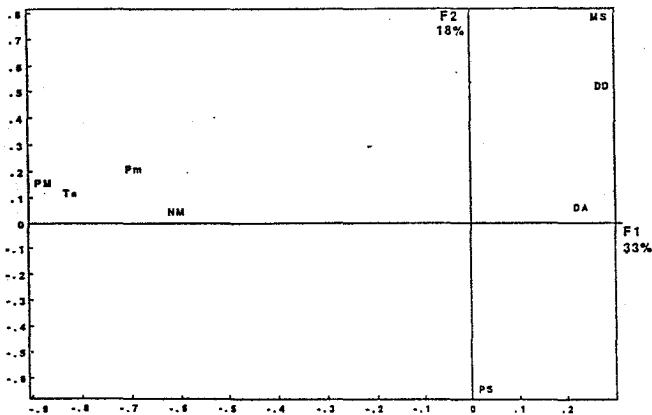


Figure 1. Représentation des résultats de l'analyse en composantes principales de huit paramètres du développement de l'ensemble des mâles.

Nombre de mues (NM), poids au moment de la séparation des individus (PS), à maturité sexuelle (PM) et au moment de la mort (Pm), taille à maturité (Ta), durée du développement post-embryonnaire (DD), durée de vie après maturité (DA) et moment de séparation des individus (MS).

Contributions absolues, relatives et résiduelle des colonnes pour F1 et F2. Les facteurs sont en colonnes.

NM	1501	5	3920	6	6073	DD	287	1826	751	2545	6704
MS	273	4329	713	6033	3254	Ta	2678	71	6993	99	2909
PS	0	3361	0	4683	5316	DA	177	13	461	18	9521
PM	3151	129	8228	179	1592	Pm	1932	267	5044	372	4783

Les analyses multifactorielles (ACP normée) de l'ensemble des paramètres du développement pour les mâles à 7 mues et les mâles à 8 mues font ressortir les deux mêmes principaux facteurs. Nous prendrons comme exemple l'analyse de mâles 7 mues (Figure 2). Le premier facteur, 21% de la variance totale, est caractérisé par les poids frais après exuviation, particulièrement le poids frais à maturité, et la taille. Tous les poids frais sont en corrélation positive à partir du poids frais atteint à la fin du stade J2. Le deuxième facteur, 18% de la variance, s'organise autour des durées des intermues, spécialement celle du stade J2 et celle du stade pénultième, et de la durée du développement post-embryonnaire. Les durées des intermues sont en corrélation positive. Le développement est fonction du poids du corps et du temps mis pour atteindre ce poids et, dans nos conditions uniformes d'élevage, de la capacité des araignées à capturer des proies.

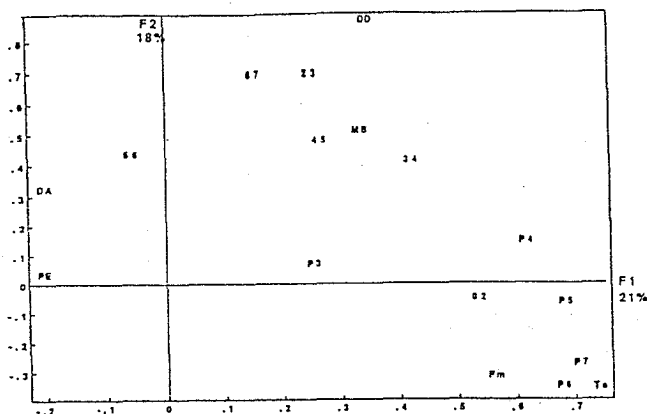


Figure 2. Représentation en composantes principales de l'ensemble des paramètres du développement chez les mâles à 7 mues.

MS : moment de séparation individuelle des juvéniles; O2, 23...67 : durées des internues; PE : poids frais à l'éclosion; P3...P7 : poids frais après l'exuviation; DD : durée du développement post-embryonnaire; Ta : taille (P1) de l'adulte; DA : durée de vie adulte; Pm : poids frais au moment de la mort.

Contributions absolues (F1, F2), relatives et résiduelle des colonnes. Les facteurs sont en colonnes

O2	774	13	2760	39	7201	P5	1265	18	4507	56	5426
MS	293	807	1043	2468	648	56	13	583	47	1781	8173
PE	139	0	495	0	9405	P6	1245	418	4438	1277	4285
23	158	1544	563	4718	4719	67	56	1528	199	4670	5132
P3	164	10	584	29	9386	P7	1357	258	4838	789	4374
34	473	519	1687	1586	6727	DD	316	2398	1126	7328	1545
34	473	519	1687	1586	6727	Ta	1534	499	5468	1526	3006
P4	1033	57	3680	173	6147	DA	146	292	521	893	8586
45	181	710	645	2170	7186	Pm	852	346	3037	1058	5905

Réussite des accouplements

La réussite des accouplements est importante, 126 femelles sur 151 présentée à un mâle (soit 83,4%) ont produit une descendance fertile. L'appariement se faisant de façon aléatoire, l'âge du mâle et de la femelle appariés sont très variables. Les partenaires des couples fertiles sont significativement moins âgés que ceux des couples non fertiles (Mann Whitney : femelles, $p < 0,014$; mâles, $p < 0,020$). Le succès des appariements diminue avec l'âge des partenaires. Cependant, les deux sexes peuvent rester fertiles longtemps après leur mue imaginaire (cas extrêmes, une femelle et un mâle féconds, respectivement, 257 et 149 jours après leur mue imaginaire).

L'échec de 14 des 25 couples non féconds peut s'expliquer par l'âge d'un des partenaires. Pour les couples restants, dans 4 cas il est impossible d'avancer une hypothèse. Par contre dans un cas, la stérilité de la femelle est probable. Elle a en effet pondu des cocons comparables et au même rythme que les femelles fécondées, ce qui indique que la copulation a eut lieu, et son partenaire mâle a fécondé d'autres femelles avant et après cet échec. Enfin deux mâles ont été incapables de s'accoupler avec plusieurs femelles différentes. La taille ni le poids à maturité des partenaires non féconds n'interviennent significativement sur le succès reproducteur.

Un mâle peut féconder successivement plusieurs femelles différentes. Ainsi, 25 mâles ont été accouplés avec succès à deux femelles différentes et un mâle apparié à sept femelles distinctes les a toutes fécondées. Ces femelles ont pondu des nombres de cocons fertiles comparables.

Les frères et sœurs issus d'un même cocon forment des couples fertiles, et la consanguinité des partenaires sexuels n'intervient pas, de façon significative, sur la fertilité des couples.

Cohabitation mâle/femelle

Le mâle peut cohabiter avec la femelle dans sa retraite. La cohabitation s'observe fréquemment lorsque l'on met en présence un mâle mature et une femelle sub-adulte ou un mâle mature et un mâle sub-adulte (stade précédant la mue imaginaire). Par contre, un mâle adulte réuni à des juvéniles immatures les dévore. Un mâle adulte peut attendre la maturité sexuelle d'un sub-adulte en cohabitant avec ce dernier. Cette tactique d'attente implique une "reconnaissance" des individus au pénultième stade (les juvéniles d'un autre stade étant dévoré), mais non du sexe. Cependant, la cohabitation peut persister après la fécondation. Ainsi, sur dix couples, observés quotidiennement pendant dix jours consécutifs après l'appariement, six d'entre eux cohabitent (durée médiane : 5 jours). Plus rarement, le mâle chasse la femelle de sa retraite et l'occupe pendant

Cannibalisme sexuel

Le mâle est, parfois, l'objet de prédation de la femelle adulte et vierge : vingt observations sur cent cinquante et un appariements (soit dans 13,2% des cas). Mais ce comportement prédateur des femelles vierges vis à vis des mâles ne s'exprime le plus souvent qu'après la copulation, car sur vingt femelles dévoreuses, dix sept ont eu une descendance. Le cannibalisme ne peut être relié ni aux tailles ou poids des partenaires, ni à leur consanguinité. Il n'est pas, non plus, significativement plus fréquent chez les couples non féconds.

Aucun différence n'apparaît entre le poids du premier cocon pondu par les femelles qu'elles aient ou non mangés un mâle. L'apport protéique que constitue les mâles capturés pour les femelles ne semble pas conférer à ces dernières un avantage décisif en ce qui concerne le nombre de descendants. En particulier, le poids du premier cocon pondu par les femelles cannibales n'est pas plus lourds que celui pondu par les autres femelles.

Conclusion et discussion

Le développement de jeunes *Larinioides suspicax* dans des conditions uniformes (température, photopériode, densité des proies) est très variable. Les mâles deviennent matures après 7 ou 8 exuviations, une mue de moins que les femelles. Ils ont, pourtant, les pattes plus longues que celles des femelles, comme chez *Zygiella x-notata* (Le Guelte, 1966). La variabilité du nombre de stades nécessaires pour atteindre la mue imaginaire, ainsi qu'un nombre inférieur de mues pour les mâles semble générale chez les *Argiopidae* (*Zygiella x-notata* : Bonnet, 1930; Peters, 1951; Juberthie, 1954; Le Guelte, 1966; Livecchi, 1978; *Araneus umbraticus* : Juberthie, 1954; *Gasteracanthina* : Emerit, 1969; *Nephila* : Dresco-Derouet, 1960; Canard, 1973; Vollrath, 1987; *Araneus diadematus* : Ramousse, 1973; Livecchi, 1978; *Argiope* : Robinson et al., 1978). Généralement, les mâles sont plus petits que les femelles et l'hypothèse (Vollrath, 1987) selon laquelle la différence de taille est due au fait que les mâles ont moins de mues que les femelles n'est pas satisfaisante. Des régimes alimentaires différents contribuent à la variation du nombre de mues (Bonnet, 1930; Deevey, 1949; Miyashita, 1968; Vollrath, 1983). Dans nos conditions uniformes, seule la capacité à construire des toiles et à capturer des proies interviennent. Fritz et al. (1985) ont postulé l'importance de l'abilité des araignées à capturer des proies pour expliquer l'importance de la variabilité de leur développement.

Les juvéniles séparés dès l'éclosion ont une mortalité élevée au stade J2 (comme ceux d'*Araneus diadematus*; Burch, 1979) et ont tendance à avoir un plus grand nombre de mues que ceux séparés à l'essaimage. Or, les premiers tissent des toiles individuelles avant le moment normal d'essaimage (Ramousse, 1988), mais leur mortalité au cours du stade J2 est plus élevée, seuls les individus les plus vigoureux survivent. Le poids frais et la taille à maturité augmente avec le nombre de mues, mais du fait de la forte variabilité, 1 à 5 pour le poids et 1 à 2 pour la taille, des mâles à 7 mues peuvent être plus lourds et plus grands que des mâles à 8 mues et que certaines femelles, à la mue imaginaire. La durée des internues varie considérablement. Mais les durées les plus longues sont celles du stade J2 et du stade pénultième, stades caractérisés par des modifications physiologiques et comportementales importantes. Le premier correspond à la mise en place des comportements liés à la vie "solitaire" et le second à la différenciation sexuelle qui prépare la différenciation comportementale des adultes. La durée de développement des mâles est comparable quel que soit le nombre de stades nécessaires pour atteindre la maturité sexuelle, ainsi que la durée de vie adulte. Cette dernière est en moyenne double de celle du développement et augmente lorsque le développement des individus est lent. Ce type de développement est différent de celui observé chez les mâles d'*Araneus diadematus*, chez qui les mâles à croissance rapide sont plus grands et survivent plus longtemps que les mâles à croissance lente (Ramousse, 1973).

La proportion des mâles de *Larinioides suspicax* est supérieure à celle des femelles. Un tel biais en faveur des mâles a été observé, en élevage, chez *Nephila* (Bonnet, 1929) et chez *Gasteracantha* (Emerit, 1968).

Malgré l'importance du polymorphisme de taille des mâles comme des femelles, des appariements réalisés de façon aléatoire, se traduisent par une fécondation dans de très nombreux cas. Dans les mêmes conditions d'élevage, le succès reproducteur est respectivement de 85% et de 74% chez *Larinioides folium* et *L. scopetarius*, mais chute à 54% chez *Nuctenea umbraticus* (Ramousse, 1988). Cependant, une telle variation des pourcentages de réussites des appariements est signalée chez les *Latrodectus (hesperus)* : 23%; *mactans* : 38%; *variolus* : 62%; Kaston, 1970).

La cohabitation fréquente du mâle adulte avec une femelle subadulte pourrait indiquer l'existence chez les mâles d'une tactique d'attente de la maturité sexuelle d'une femelle. Cette tactique semble très commune et a été observée dans des genres divers et particulièrement chez les *Argiopidae* (Wiehle, 1931; Kirchner, 1965; Vollrath, 1987; Ramousse, 1988). Par contre, la cohabitation entre un mâle adulte et la femelle adulte après la copulation ne semble pas avoir été signalée. Une telle tactique du mâle pourrait limiter les copulations avec d'autres mâles, même si dans nos conditions, les femelles fécondées semblent peu réceptives.

Le cannibalisme sexuel est post-copulatoire et semble relativement important chez *Larinioides suspicax*. Il existe peu de données sur le cannibalisme sexuel, bien que beaucoup d'auteurs ai signalé son existence (1% chez *Phidippus johnsoni*; Jackson, 1980; 2% chez *Larinioides scopetarius*, 6% chez *L. folium* et 20% chez *Nuctenea umbraticus*; Ramousse, 1988). D'après Buskirk et al. (1984), il semble rare. En effet, ce cannibalisme ne peut procurer un avantage sélectif au mâle que : 1- si le mâle ne s'accouple qu'une seule fois ou peu de fois au cours de sa vie et/ou s'il a une durée de vie adulte limitée; 2- si le mâle peut assurer la priorité à son sperme; 3- si le cannibalisme augmente significativement le nombre et/ou la viabilité des oeufs fertilisée par le sperme du mâle.

Or chez *Larinioides suspicax*, en élevage, la durée de vie adulte des mâles est importante et ils sont capables de s'accoupler plusieurs fois. Cependant, la tactique d'attente de la maturité sexuelle de la femelle et la cohabitation avec cette dernière lorsqu'elle est fécondée doivent limiter les possibilités de fécondation multiple pour un mâle, tout en lui assurant la priorité spermatique. D'autre part, le poids du mâle (moitié de celui de la femelle et de celui du premier cocon pondu) pourrait constituer un apport énergétique intéressant pour la femelle gestante et lui permettre d'augmenter la taille et le nombre des oeufs. Les données obtenues ne permettent pas de conclure, mais montrent que cette espèce constitue un modèle intéressant pour l'étude de la sélection sexuelle chez les araignées.

Bibliographie

- ANDERSON J.F., 1974. Response to starvation in the spiders *Lycosa lenta* Hentz and *Filistata hibernalis* Hentz. *Ecology*, 55 : 576-585.
- 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^{ème} 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. Elevage à Toulouse de la grande araignée fileuse de Madagascar et considérations sur l'aranéiculture. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1^{ère} partie, 54 : 502-523; 2^{ème} partie, 55 : 53-77 et 118-136.
- 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 P., 1938. La proportion sexuelle chez les araignées. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 72 : 241-256.
- BURCH T.L., 1979. The importance of communal experience to survival for spiderlings of *Araneus diadematus*. *J. Arachnol.*, 7 : 1-18.
- BUSKIRK R.E., FROHLICH C. & ROSS K.G., 1984. The natural selection of sexual cannibalism. *The Amer. Nat.*, 123 (5) : 612-625.
- 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 3^{ème} cycle, Paris, 1-204.
- CANARD A., 1984. *Contribution à la connaissance du développement, de l'écologie et de l'écophysiologie des aranéides de landes armoricaines*. Thèse, doctorat ès sciences, Rennes. 1^{er} fascicule : 1-389; 2^{ème} fascicule : 1-152.
- 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.
- CHRISTENSON T.E. & GOIST K.C. Jr., 1979. Costs and benefits of male-male competition in the orb-weaving spider *Nephila clavipes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 5 : 87-92.
- 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.
- DEEVEY G.B., 1949. The developmental history of *Larodectus mactans* (Fabr.) at different rates of feeding. *Amer. Midl. Nat.*, 42 : 189-219.
- DEROUET L. & DRESCO E., 1956. Contribution à l'étude du genre *Nephila*. Sur la variabilité des mâles de *Nephila inaurata* (Walck.). *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 61 : 9-16.
- DRESCO-DEROUET L., 1960. Etude biologique de quelques espèces d'Araignées lucicoles et troglodiles. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 98 (4) : 272-351.
- 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.
- EMERIT M., 1969. *Contribution à l'étude des Gasteracanthés (Aranéides, Argiopides) de Madagascar et des îles voisines*. Thèse doctorat ès-sciences, Montpellier, 1-434.
- FARR J.A., 1977. Social behavior of the golden silk spider, *Nephila clavipes* (Linnaeus) (Araneae, Araneidae). *J. Arachnol.* 4 : 137-144.
- FRITZ R. & MORSE D., 1985. Reproductive success and foraging of the crab spider *Misumena vatia*. *Oecologia* (berlin), 65 : 194-200.
- GREENSTONE M.H., 1978. The numerical response to prey availability of *Pardosa ramulosa* (McCook) (Araneae : Lycosidae) and its relationship to the role of spiders in the balance of nature. *Symp. Zool. Soc. London*, 42 : 183-193.
- HIPPA H. & OKSALA I., 1981. Polymorphism and reproductive strategies of *Enoplognatha ovata* (Clerck) (Aranea, Theridiidae) in northern Europe. *Ann. Zool. Fennici*, 18 : 179-190.
- JACKSON R.R., 1981. Relationship between reproductive security and intersexual selection in a jumping spider *Phidippus johnsoni* (Araneae : Salticidae). *Evolution*, 35 (3) : 601-604.
- JOCQUE R., 1981. On reduced size in spiders from marginal habitats. *Oecologia* (Berl.), 49 : 404-408.
- JOCQUE R., 1983. A mechanism explaining sexual size dimorphism in spiders. *Biol. Jb. Dodonaea*, 51 : 104-115.
- JUBERTHIE C., 1954. Sur les cycles biologiques des araignées. *Bull. Soc. Hist. nat., Toulouse*, 89 (3-4) : 299-318.
- KAJAK A., 1967. Productivity of some populations of web spiders. In *Secondary productivity in terrestrial ecosystems*, ed. K. Petruszewicz, Warszawa-Krakow, 807-820.
- KAJAK A. & STEJGWILLO-LAUDANSKA B., 1968. Amount and availability of food and consumption of a predator (*Araneus quadratus* Clerck) under different ecological conditions. *Ekol. Polska* B 14 : 282-286.

- KASTON B.J., 1970. Comparative biology of American black widow spiders. *Trans. San Diego Soc. nat. Hist.*, 16 (3) : 33-82.
- KIRCHNER W., 1965. Wie überwintert die Schildkradspinne *Araneus cornutus*. *Natur und Museum*, 94 (4) : 163-184.
- 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.
- LE GUELTE L., 1966. *Structure de la toile de Zygiella x-notata Cl. (Araignées, Argiopidae) 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.
- 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.
- PETERS H.M., 1951. Untersuchungen über die Proportionierung im Spinnen-Netz. *Z. Naturforsch.*, 6 : 90-107.
- RAMOUSSE R., 1973. Body, web-building and feeding characteristics of males of the spider *Araneus diadematus* (Araneae : Araneidae). *Psyche*, 80 (1-2) : 22-47.
- RAMOUSSE R., 1986. Oophagie et croissance des stades grégaires chez *Araneus suspicax*. *Mem. Soc. Belge Ent.*, 33 : 179-186.
- RAMOUSSE R., 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.
- 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.
- ROBINSON B. & ROBINSON M.H., 1978. Developmental studies of *Argiope argentata* (Fabricius) and *Argiope aemula* (Walckenaer). *Symp. Zool. Soc. London*, 43 : 31-40.
- ROBINSON M.H., 1982. Courtship and mating behavior in spiders. *Ann. Rev. Entomol.*, 27 : 1-20.
- ROBINSON M.H. & ROBINSON B., 1980. Comparative studies of the courtship and mating behavior of tropical araneid spiders. *Pac. Insects Monogr.*, 36 : 1-218.
- SCHAEFER M., 1978. Some experiments on the regulation of population density in the spider *Floronia bucculenta* (Araneidae : Linyphiidae). *Symp. Zool. Soc. London*, 42 : 203-210.
- SCHAEFER M., . Life cycles and diapause. In *Ecophysiology of spiders*, ed W. Nentwig, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 331-347.
- TURNBULL A.L., 1962. Quantitative studies of food of *Linyphia triangularis* Clerck (Araneae : Linyphiidae). *Can. Entomol.* 94 : 1233-1249.
- TURNBULL A.L., 1965. Effects of prey abundance on the development of the spider *Agelenopsis potteri* (Blackwall)(Araneae : Agelenidae). *Can. Ent.*, 97 : 141-147.
- VOLLRATH F., 1980. Male body size and fitness in the web-building spider *Nephila clavipes*. *Z. Tierpsychol.*, 53 : 61-78.
- VOLLRATH F., 1983. Relative and absolute growth in *Nephila clavipes*. *Verh. Naturwiss Ver Hamburg*, 26 : 277-289.
- VOLLRATH F., 1986. Environment, reproduction and the sex ratio of the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, theridiidae). *J. Arachnol.*, 14 : 267-281.
- VOLLRATH F., 1987. Growth, foraging and reproductive success. In *Ecophysiology of spiders*, ed W. Nentwig, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 357-370.
- WIEHLE H., 1931. Neue Beiträge zur Kenntnis des Fanggewebes der Spinnen aus den Familien *Argiopidae*, *Uloboridae*, und *Theridiidae*. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 22 : 348-400.
- WISE D.H., 1975. Food limitation in the spider *Linyphia marginata* : experimental field studies. *Ecology*, 56 : 637-646.
- WISE D.H., 1977. Variable rate of maturation of the spider *Neriene radiata* (*Linyphia marginata*). *Amer. Midl. Nat.*, 96 : 66-75.
- WISE D. H., 1979. Effects of an experimental increase in prey abundance upon reproductive rates of two orb-weaving spider species (Araneae : Araneidae). *Oecologia* (Berl.), 41 : 289-300.
- WITT P.N., REED C.F. & PEAKALL D.B., 1968. *A spider's web. Problems in regulatory biology*. Spinger-Verlag, New York.
- 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.