

Achaeearanea disparata, araignée sociale
du Gabon, synonyme ou espèce jumelle
d'*A. tessellata*, solitaire.

par R. DARCHEN et J.C. LEDOUX*

Summary

Constructions of the social spider *A. disparata* are described; two modes are found in Gaboon. The nests are like those of *A. tessellata* of America, a solitary species. No morphological differences are found between *A. disparata* and *A. tessellata* and these two species can be considered as synonyms as well as sibling species; arguments are given in the discussion in favour of either option. This problem emphasizes the facility of spiders to become sociable.

Trois espèces d'araignées sociales ont été découvertes autour de Makokou (région de l'Ogoué-Ivindo) au Gabon; Il s'agit d'*Agelena consociata* Denis, *Agelena republicana* Darchen et *Achaeearanea disparata* Denis. Les biotopes, la structure des nids et la biologie de ces araignées ont été décrits. Parmi elles, *Achaeearanea disparata* mérite une attention particulière. En effet, la découverte de colonies dans un nouveau biotope par A.R. DEVEZ en 1973 nous a amené à vérifier la détermination, et ce faisant à soulever d'importants problèmes au sujet de sa répartition géographique et de l'évolution de la sociabilité chez ces araignées.

*Manuscrit achevé en décembre 1977; adresse des auteurs : R. DARCHEN, Station Biologique, 24620 Les Eyzies; J.C. LEDOUX, Muséum Requien, 67 rue Joseph-Vernet, 84000 Avignon.

CONSTRUCTIONS ET COMPORTEMENT D'*A. DISPARATA*

Anticipant sur les conclusions des paragraphes suivants, nous indiquons dès maintenant que les *Achaearanea* sociales du Gabon, quoique construisant des colonies quelque peu différentes, ne se rattachent qu'à un seul type morphologique. Elles ont été décrites sous le nom de *A. disparata* mais cette espèce est morphologiquement inséparable d'*A. tessellata* d'Amérique.

Achaearanea disparata au Gabon

Premières bourgades (fig. 1-2).

Ces sont elles qui servirent à la description originale (DARCHEN, 1968). Une bourgade de colonies, typiques jusqu'à maintenant, se compose de plusieurs dizaines d'unités reliées entre elles par des fils disposés en tous sens. Chaque unité comprend 1) une toile soyeuse, légèrement convexe, tendue par des fils atteignant parfois 30 à 40 cm, 2) une niche, située à 30 cm environ au-dessus de cette toile, qui réunit, avec les cocons et les proies prisonnières, tous les individus d'une même colonie. Cette niche n'est autre qu'une feuille d'arbre de 5 à 10 cm roulée à la manière d'un cornet et pendant verticalement. Elle est fixée par quelques fils venant de toutes les directions. Cependant un faisceau de fils de soie plus forte soutient son extrémité supérieure. Les feuilles, tombées des arbres en surplomb, sont utilisées sur place par les araignées ou transportées vers un milieu plus favorable. C'est un émerveillement de découvrir, au détour d'une piste, des arbres couverts de toiles et de fils de soie brillant au soleil, contenant des centaines de feuilles verticales, enroulées et plus ou moins alignées.

Nouveau biotope et nouvelle architecture (fig. 3).

Les colonies se trouvaient en pleine forêt secondaire où dominaient des arbres élancés au fut de faible diamètre. Les taillis étaient peu denses mais suffisants pour soutenir quelques dizaines de populations. Rappelons que, jusqu'ici, nous n'avions observé que de très grosses agglomérations de colonies et seulement le long des marigots sillonnant la forêt ou encore dans les sentiers aménagés par de gros engins mécaniques au sein de la forêt primaire aux confins du Gabon près du Caméroun et du Congo.

A la vue de ce rassemblement de petites araignées dans ce nouveau biotope et devant une structure beaucoup plus fruste des nids, nous avons supposé que nous nous trouvions en présence d'une nouvelle espèce de *Therididae* appartenant également au genre *Achaearanea*.

Par bien des aspects, la structure des nouveaux nids était assez différente. L'agglomération était beaucoup moins grande et les niches souvent absentes, ce qui avait pour conséquence une dissémination fréquente des araignées des colonies sur toute la toile de chaque unité, alors que dans les biotopes précédents elles étaient en général regroupées dans le refuge ou à proximité. Certains comportements semblaient découler de cette nouvelle architecture: 1) une sorte de rivalité paraissait exister entre



Figures 1 et 2 - *Achaearanea disparata*, ensemble de nids, forme "classique".

La figure 1 montre clairement les toiles horizontales; on distingue à contre-jour les feuilles roulées. La fig. 2 montre un détail de la colonie; les toiles horizontales apparaissent à peine, mais les feuilles servant de retraite sont bien visibles.

(photos A.R. DEVEZ, C.N.R.S.)

individus d'une même colonie, qui essayaient d'accaparer les proies pour eux-mêmes et de les consommer seuls dans un endroit isolé de la toile, 2) l'activité de chasse de la communauté semblait moindre, 3) les cocons étaient suspendus au hasard sur les fils qui surplombaient l'ensemble de l'unité ou attachés à des proies séchées qui n'avaient pas été éliminées du nid.

Enfin les toiles horizontales étaient beaucoup plus irrégulières. Elles étaient si souvent anastomosées les unes dans les autres qu'on n'observait plus la belle ordonnance des rassemblements des nids des biotopes précédents. Bref, alors que l'absence de niche était l'exception dans les cas antérieurs, ici elle était la règle. L'absence de refuge bien structurés ne semble pas pouvoir être expliquée par l'inexistence de feuilles mortes dues à la saison: en effet, les observations ont toujours eu lieu pendant la petite saison sèche.



Figure 3 - *Achaearanea disparata*, "nouvelle architecture". On note l'absence de retraite et la dispersion des araignées sur les fils. Au centre, une proie est consommée (photo A.R. DEVEZ, C.N.R.S.).

Les *A. tessellata* américaines

EBERHARD (1972) a décrit la biologie d'*Achaearanea tessellata* en Colombie. L'espèce vit dans les arbres et arbustes dans la zone urbaine de Cali et "the surrounding countryside" appartenant à la zone de la forêt tropicale sèche. La toile est constituée d'une plateforme horizontale, plus ou moins circulaire, avec deux réseaux de fils irréguliers, épais en dessus, fin en dessous. L'araignée se tient presque toujours sous une feuille roulée ou un détritrus placé approximativement au milieu du réseau supérieur. Aucun fil n'est gluant. Cette toile est d'architecture tout à fait comparable à celle d'*A. disparata*, ce que l'auteur note également (p. 211).

Le comportement de chasse est un peu différent: *A. tessellata* se laisse tomber au travers de la nappe médiane, *A. disparata* descend simplement vers la proie. Les deux transportent la proie vers la loge.

EBERHARD considère que *A. tessellata* est unique "in resting above the platform and dropping through it to attach prey, as all the others rest on surfaces connected to the lower surface of the platform". Ce point de vue provient de ce que EBERHARD compare des toiles non comparables (*Diguetia*, *Cyrtophora*, *Achaearanea*, *Linyphiidae*). La toile habituelle des *Theridiidae* est constituée d'une nappe irrégulière, sous laquelle se tient l'araignée, et d'où partent vers le bas des fils verticaux rejoignant le support (souvent le sol). Chez plusieurs *Theridiidae* construisant une toile dans un espace dégagé, entre deux branches par exemple, ces fils verticaux ne peuvent atteindre le support, et y sont reliés par l'intermédiaire d'un réseau irrégulier, approximativement horizontal. C'est le cas chez *A. lunata*, dont la nappe (supérieure) est réduite pratiquement à la retraite. La nappe horizontale, chez *A. tessellata* ou *A. disparata*, correspond à ce réseau supplémentaire, mais est particulièrement bien différenciée. Rien d'étonnant donc, à ce que l'araignée se tienne au-dessus.

Les *A. tessellata* de Colombie ne sont pas sociaux. EBERHARD note tout de même quelques tendances à la sociabilité: toiles quelquefois groupées sur le même buisson, immatures restant souvent avec la mère (cas fréquent chez les *Theridiidae*).

A. disparata en Côte d'Ivoire

Deux *A. disparata* ont été récoltées en Côte d'Ivoire, une femelle en forêt semi-déciduée près de Man, un mâle en savane non brûlée, mais à proximité immédiate de la forêt galerie du Bandama, à la Station d'Ecologie tropicale de Lamto. Ceci n'indiquerait guère que la présence de l'espèce si, dans cette station, ne s'étaient succédés plusieurs arachnologues, dont les auteurs de cette note, totalisant de nombreux mois d'observation, et qu'aucune araignée sociale n'y a jamais été observée. On peut donc affirmer qu'*A. disparata* n'y est pas sociale.

ÉTUDE TAXONOMIQUE

Un examen des animaux récoltés nous a montré que les exemplaires du Gabon, ceux du nouveau biotope comme ceux de l'ancien, sont tous identiques et appartiennent à l'espèce *Achaearanea disparata*, décrite en 1965 par J. DENIS.

Or, en cherchant à établir les affinités de cette espèce, nous avons été surpris de lui trouver des ressemblances frappantes avec *A. tessellata* (Keyserling). La figure 4 montre les exemplaires du Gabon (a, b, c) et deux figures d'exemplaires centre ou sud américains reprises de LEVI (d, e; d = LEVI 1959 fig. 52, repris 1967 fig. 15; e = LEVI 1959 fig. 70, repris 1967 fig. 18). La figure 4a présente les spermathèques considérablement plus écartées que sur la figure de LEVI, mais cette différence est probablement accentuée par l'aplatissement de la préparation. La figure 4b par contre, a été faite le jour même du montage. Chez le mâle dessiné (fig. 4c), la seule différence notable avec la figure de LEVI concerne la position de la partie libre du style, ce qui donne l'impression d'un conducteur plus massif. Aussi, seul l'examen d'un grand nombre d'exemplaires provenant des deux continents permettrait de dire s'il y a ou non des différences morphologiques entre eux.

Hormis le fait de la sociabilité des araignées au Gabon, on n'hésiterait pas à mettre *A. disparata* Denis 1965 en synonymie avec *A. tessellata* (Keyserling 1884). Nous reviendrons sur la question plus loin.

INTERPRÉTATION DE LA RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Cette araignée est donc connue sous le nom de *A. tessellata* aux Antilles, en Amérique centrale, au nord de l'Amérique du sud, en Nouvelle Guinée et au Pakistan. Elle est connue sous le nom d'*A. disparata* au Gabon. Elle a été récoltée en Côte d'Ivoire en 1975.

Il est hélas bien fréquent que l'on considère les araignées plus ou moins cosmopolites, comme "transportées par l'homme", cette affirmation toute crue tenant lieu d'analyse (voyez par exemple SUMAN, 1964). C'est pourquoi nous commenterons la répartition d'*A. tessellata* s. lat. Or, une aire de répartition ne "s'explique" que par comparaison avec d'autres aires (voir CROIZAT, NELSON & ROSEN, 1974 par exemple). Aussi, devons-nous faire quelques digressions, qui seront limitées ici aux araignées.

Quelques cas

La répartition d'*A. tessellata* s. lat., plutôt vaste, ne doit pas nous surprendre outre mesure: c'est le cas de bien d'autres araignées, et quoique rares par rapport au nombre d'espèces existantes, on peut citer assez de cas pour montrer qu'il ne s'agit pas là d'un "hasard". Voici quelques exemples. Parmi les *Theridiidae*, *Achaearanea tepidariorum* (d'ailleurs très voisine de *A. tessellata*) habite pratiquement tout le globe

dans les régions chaudes et tempérées; *Latrodectus mactans* est connu des contrées sèches d'Amérique, d'Eurasie, d'Afrique, d'Australie et de Nouvelle Zélande; *Theridula gonygaster* vit dans la région méditerranéenne et l'Amérique tropicale; *Theridium rufipes*, de même, se rencontre en région méditerranéenne et dans les pays tropicaux; on rencontre *Chryso pulcherrima* au moins en Amérique du sud, dans l'ouest africain et dans le Pacifique (LEVI, 1967).

Un autre cas bien connu est celui d'*Ostearius melanopygius* (*Erigonidae*). Cette araignée est connue actuellement en Nouvelle Zélande (première

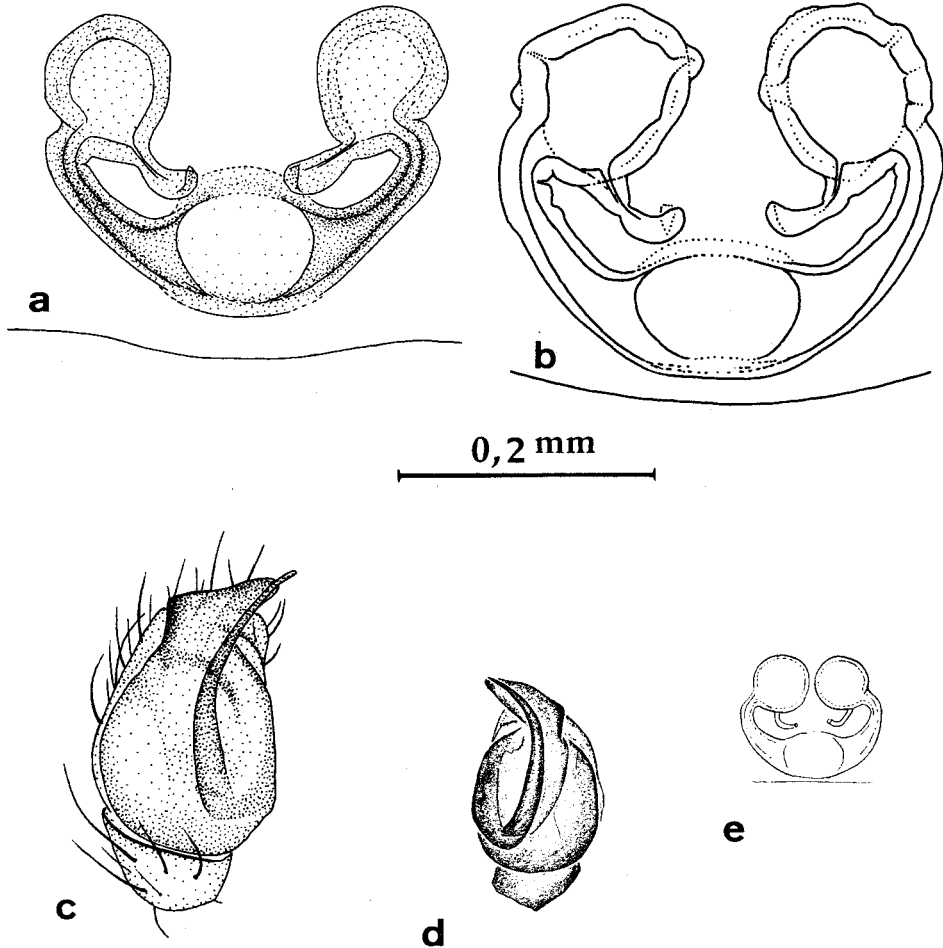


Figure 4 — a, b, c : *Achaearana disparata*, exemplaires du Gabon; a, b, vulve; c, bulbe du mâle vu par dessous. d et e: *Achaearana tessellata* d'Amérique (figures de LEVI, 1967); d, bulbe du mâle, e, vulve. L'échelle correspond aux figures a, b et c seulement.

récolte), Saint-Pierre et Nouvelle Amsterdam, île Marotiri (près de Rapa), Angola (MILLER, 1970), Kénya, Patagonie, divers points en Amérique du sud, îles de l'Atlantique nord (Madère, Açores etc.), Maroc, Portugal, Angleterre, Allemagne, France (Atlantique et Méditerranée) et Japon.

Transport récent ou répartition ancienne?

On peut penser facilement qu'*Achaearanea tepidariorum* a été transportée par les hommes: son habitat "anthropophile" dans tout l'hémisphère nord s'y prête fort bien. LEVI (1967) lui trouve de proches parents en Amérique du sud, où d'ailleurs *A. tepidariorum* a été récolté hors de tout habitat humain, et pense que c'est là son pays d'origine. Cela ne résoud qu'une partie du problème, car il existe en Europe, et bien autochtone d'après son habitat, une *Achaearanea simulans* assez proche morphologiquement d'*A. tepidariorum* pour avoir été confondue avec elle; de fait, elle ne s'en distingue que par la taille et la coloration. Pour les *Latrodectus mactans*, on ne peut guère invoquer une "anthrophilie" et un transport par l'homme, d'autant moins que les populations sur les divers continents forment des sous-espèces particulières. En fait, les auteurs ne sont même pas d'accord sur le nombre d'espèces du genre *Latrodectus* (voir PINTER, 1967, par exemple). *Ostearius melanopygius* vit, en Europe, le plus souvent au bord de la mer, ce qui a permis de penser, ici encore, au transport par l'homme, par les bateaux; mais cette "explication" n'a aucune valeur lorsqu'on considère les récoltes loin de tout trafic (île Marotiti, BERLAND, 1940), ou à l'intérieur des terres (par exemple Hautes Pyrénées, Mayence), encore moins à 1.800 m d'altitude en Angola, 2.100 m au Kénya ou 3.000 m au Pérou. "Son importation en Europe ne pouvant être mise en doute" (pourquoi?), les auteurs s'accordent pour attribuer à cette espèce une origine australe. Selon DENIS (1964), "son arrivée en Nouvelle Zélande à partir de la Paléarctide se situerait au Crétacé supérieur". Mais "c'est ... au tertiaire, ... peut-être très tardivement, que l'espèce serait parvenue dans les montagnes d'Afrique orientale." DENIS souligne également la grande tolérance écologique de cette espèce, et pense que "c'est sans doute cette indifférence qui est responsable de sa grande dispersion". En résumé, *O. melanopygius* n'aurait pas ou très peu évolué depuis le Crétacé, mais aurait mis quelques millions d'années pour atteindre les montagnes d'Afrique, et aurait attendu encore quelques millions d'années pour se faire transporter par l'homme en Europe, alors que sa grande plasticité lui permet de s'étendre du Maroc au nord de l'Allemagne en un demi-siècle. On ne voit pas très bien en quoi il est nécessaire d'invoquer le transport par les hommes, d'autant moins que "le Japon mis à part, sa répartition est en effet assez analogue dans son ensemble à celle des coléoptères de la tribu des *Trechini*" et correspond aussi, à peu de chose près, à celle du genre *Colura* (Hépatiques; cf. CROIZAT, 1964, p.76 fig. 21) par exemple; or, on n'a jamais invoqué l'action humaine pour ces deux cas.

On notera que le "problème" des espèces cosmopolites est lié à la dénomination: si l'on trouve quelque petite différence permettant de mettre des noms spécifiques ou subsppécifiques différents, plus personne ne parle de transport par l'homme. Il est pourtant évident que la différenciation en sous-espèces de deux populations est un phénomène graduel et que l'interprétation de la répartition d'une espèce unique ou d'un lot d'espèces

affines demande le même traitement, la seule chose qui sépare ces deux cas étant le temps ou la vitesse d'évolution.

Vitesse d'évolution

Quelques observations permettent d'estimer le temps demandé par l'évolution chez les araignées. LEECH & MATTHEWS (1971) décrivent le bulbe d'un mâle de *Xysticus* d'une tourbière pliocène d'Alaska; si ce n'étaient les 5,7 millions d'années qui séparent ce fossile de l'espèce actuelle, personne n'aurait osé y mettre un nom spécifique différent. TONGIORGI (1964) étudie la répartition de *Pardosa luctinosa*; cette espèce des terrains salés s'étend de la Méditerranée jusque vers la Mongolie intérieure. Son extension actuelle marque celle d'un ancien bras de mer, la Parathétys du Miocène, époque à laquelle s'est "mise en place" cette espèce. Les exemplaires de Mongolie ont été décrits comme formant une sous-espèce différente; quelques populations de l'Adriatique également. Cette espèce est très voisine de *P. wagneri* (la confusion a même été faite par CAPORICCO) qui est plutôt alpine, et qui est inséparable de *P. saturator* vivant vers 2.000 m d'altitude. On peut penser que la souche commune à ces trois *Pardosa* remonte au début de la surrection des Alpes, soit vers l'Oligocène.

Conclusion

Il n'est pas extraordinaire de penser que les espèces cosmopolites sont généralement des espèces "anciennes", c'est à dire n'ayant pas ou très peu évolué, sur un territoire, aujourd'hui morcelé, mais correspondant à une ancienne géographie. *A. tessellata* s. lat. est dans ce cas. Mais les populations d'Amérique et d'Afrique, vivant isolées depuis des millions d'années, peut-être depuis la fin du Crétacé, date de séparation des deux continents, ont fini par développer des différences de comportement: celles du Gabon sont sociales, celles d'Amérique ne le sont pas. Cela pose un problème pour leur statut spécifique.

STATUT SPÉCIFIQUE

Tout d'abord, une précision doit être apportée concernant la sociabilité d'*A. disparata*. Un stade préliminaire, appelé "sociabilité périodique" par KULLMANN, a été décrit à propos notamment de *Theridium impressum* et *Th. sisyphium*. Chez ces espèces, les jeunes vivent avec la mère, et, après la mort de celle-ci, vivent en communauté jusqu'à la deuxième, ou même, chez certaines espèces, la cinquième mue; ensuite, les individus se dispersent. Ce stade est semble-t-il celui des *A. tessellata* d'Amérique. Mais au Gabon, il s'agit d'un autre degré de sociabilité; les individus restent ensemble même à l'âge adulte, et les colonies ne semblent pouvoir être temporaires d'aucune façon: l'importance des colonies, qui recouvrent plusieurs dizaines de mètres carrés, joint au faible taux de reproduction des femelles (20 à 30 oeufs par ponte) indique au contraire une longue

existence. C'est à partir de ce stade seulement, marqué par la cohabitation complète des adultes, que nous parlons de société.

Achaearana disparata, sociale, et *A. tessellata*, non sociale, sont-elles synonymes ou espèces jumelles?

Si l'on considère la sociabilité comme un caractère parmi d'autres, on est en droit de s'étonner de ne lui voir correspondre aucune différence morphologique. En effet, il est tout à fait exceptionnel de voir un caractère varier en parfaite indépendance des autres. Ce fait est connu par les généticiens sous le nom de pléiotropisme des gènes, "ou capacité que possède un gène d'affecter plusieurs aspects du phénotype. Ce phénomène est à présent si bien matérialisé que l'on commence à se demander s'il existe un seul gène qui ne soit pas pléiotropique chez les organismes supérieurs" (MAYR, 1974). C'est sur ce phénomène aussi que s'appuie, en partie, la taxonomie numérique. D'autre part, le fait que les *A. disparata* du Gabon présentent deux grades de sociabilité et que celles de Côte d'Ivoire, qui ont dû avoir une longue histoire commune avec celles du Gabon, ne soient pas sociales, permet de penser que ce caractère est de peu d'importance, peut-être même en partie non héréditaire et sous la dépendance des conditions de milieu. On est donc conduit, dans cette optique, à admettre la synonymie *A. disparata* Denis, 1965 = *A. tessellata* (Keyserling, 1884).

Si l'on envisage le caractère de la sociabilité en particulier, il faut noter qu'il a une grande influence sur la vie des animaux, et partant de l'espèce. Même si on observe des variations intraspécifiques dans le degré de sociabilité, il s'agit d'un caractère habituellement considéré comme de niveau spécifique et, quoi qu'il n'y ait pas de preuve que la sociabilité constitue un mécanisme d'isolement, il est logique, sous cet angle, de considérer *A. disparata* et *A. tessellata* comme des espèces jumelles différant par leur comportement. La longue séparation des populations américaines et gabonaises, à elle seule, incitait à cette interprétation. Dans cette optique, il faut noter que les *A. tessellata* de Côte d'Ivoire, du Pakistan et de Nouvelle Guinée ont autant de chances d'être d'autres espèces jumelles, mais nous ignorons complètement si on trouvera un jour des différences morphologiques ou de comportement.

Le choix entre ces deux solutions dépend donc de la définition et surtout du poids que l'on accorde au caractère "sociabilité", de même que d'un fait à observer, si les *A. disparata* sont toujours sociales ou seulement en fonction des conditions du milieu.

EVOLUTION DE LA SOCIABILITÉ

Un trait éthologique fondamental, la sociabilité, sépare les populations du Gabon des autres. Au Gabon, des centaines d'individus vivent ensemble, construisent et chassent en commun, partagent les proies. Cependant, ce comportement social, qui semble déjà élaboré, ne s'accompagne en fait d'aucune différence morphologique tangible. Cela indique la faible emprise de la sociabilité sur l'ensemble du patrimoine héréditaire. Sur ce point, que nous ayons à faire à deux espèces jumelles ou à une seule espèce, c'est à dire qu'elles soient reproductivement isolées ou non, ne

change pas la question. La présence au Gabon de deux degrés de sociabilité chez cette même araignée indique la possibilité d'une part d'acquis dans son comportement social. La "facilité" apparente avec laquelle se fait le passage à la vie sociale chez *Achaearanea* ne semble pas un cas exceptionnel et peut être mis en parallèle avec le fait que, dans l'ensemble des araignées, tous les genres contenant des espèces sociales contiennent aussi des espèces solitaires. On remarquera que cette situation est toute différente de celle des insectes sociaux, les hyménoptères par exemple, où les degrés de sociabilité sont liés au groupe systématique. Mais, à l'inverse des insectes, où des sociétés très complexes se rencontrent, les araignées sociales connues restent toutes à un stade simple.

Devant la facilité qu'ont les araignées à devenir sociales, on peut se demander pourquoi il n'y a pas plus d'araignées sociales; la réponse est certainement liée à une autre question: pourquoi leurs sociétés restent-elles toujours à un stade très simple?

BIBLIOGRAPHIE

- BERLAND, L., 1940 - Remarques sur la répartition géographique d'une araignée: *Ostearius melanopygius* Cb. — *Bull. Soc. entom. France*, 45 (8) : 90-92.
- CROIZAT, L., 1964 - Space, time, form: the biological synthesis. 881 p., Caracas (daté de 1962 mais publié en 1964).
- CROIZAT, L., NELSON, G. & ROSEN, D.R., 1974 - Centers of origin and related concepts. — *Syst. Zool.*, 23 (2) : 265-287.
- DARCHEN, R., 1968 - Ethologie d'*Achaearanea disparata* Denis (Araneae: Theridiidae), araignée sociale du Gabon. — *Biol. Gabonica*, 1 (4) : 5-25.
- DENIS, J., 1964 - La distribution géographique d'*Ostearius melanopygius*. — *C.R. Som. séances Soc. Biogéogr.*, 352 (juin 1963) : 71-77.
- DENIS, J., 1965 - Un Theridiidae social du Gabon (Araneae, Theridiidae). — *Biol. Gabonica*, 1 : 395-400.
- EBERHARD, W.G., 1972 - Observations on the biology of *Achaearanea tessellata* (Araneae: Theridiidae). — *Psyche*, 79 (3) : 209-212.
- KULLMANN, E.J., 1972 - Evolution of social behaviour in Spiders (Araneae; Eresidae and Theridiidae). — *Amer. Zoologist*, 12 (1972) : 419-426.
- LEECH, E.J. & MATTHEWS, J.V., 1971 - *Xysticus archaeopalpus* (Arachnida: Thomisidae) a new species of crab spider from Pliocene sediments in western Alaska. — *Canadian Entom.*, 103 : 1.337-1.340.
- LEVI, H.W., 1959 - The spider genera *Achaearanea*, *Theridion* and *Sphyrotinus* from Mexico, Central America and Western Indies (Araneae, Theridiidae). — *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 121 (3) : 57-163, 430 fig.

- LEVI, H.W., 1967 - Cosmopolitan and Pantropical species of Theridiid spiders (Araneae: Theridiidae). — *Pacific Insects*, 9 (2), 20 June 1967 : 175 - 186.
- MAYR, E., 1974 - Populations, espèces et évolution. 496 p., Hermann, Paris (trad. fr. de : Animal species and evolution).
- MILLER, F., 1970 - Spinnenarten der Unterfamilie Micryphantinae und der Familie Theridiidae aus Angola. — *Publ. cult. Co. Diam. Angola, Lisboa*, 82 : 75 - 166.
- SHEAR, W.A., 1970 - The evolution of social phenomena in spiders. — *Bull. British Arachn. Soc.*, 1 (5) : 65 - 76.
- SUMAN, T.W., 1964 - Spiders of the Hawaiian islands: catalog and bibliography. — *Pacific Insects*, 6 (4) : 665 - 687.
- TONGIORGI, P., 1964 - Un ragno caratteristico dei terreni salmastri: *Pardosa luctinosa* Simon (= *Pardosa entzi* (Chryser)) (Araneae, Lycosidae). — *Mon. Zool. italiano*, 72 (3-4) : 243 - 253.