

## LES MODES DE COMMUNICATION DES ARAIGNEES

Marie TRABALON

*Laboratoire de Biologie et Physiologie du Comportement, URA-CNRS 1293, Faculté  
des Sciences, Université Henri Poincaré, 54 306 Vandoeuvre-Les-Nancy.  
e-mail : [trabalon@scbiol.u-nancy.fr](mailto:trabalon@scbiol.u-nancy.fr)*

**Résumé :** Parmi les mécanismes qui concourent à assurer les régulations sociales figurent au premier chef les modes de communication. Cependant, ces modes de communication ne sont pas limités aux sociétés et ils interviennent dans les relations entre individus d'une même population d'espèces solitaires. De nombreuses situations exigent un ajustement des activités de deux ou plusieurs individus par l'intermédiaire d'un échange ou communication : le partage de l'espace vital, la vie grégaire des jeunes, les comportement sexuel, parental et social.

Les travaux récents sur les Araignées montrent la diversité, la plasticité et la complexité de leurs systèmes de communication. Ces travaux ont mis en évidence des mécanismes voisins des autres Arthropodes, mais ils soulignent également l'originalité des Araignées. Celles-ci utilisent des signaux visuels, vibratoires, tactiles et chimiques. La plupart des résultats concernent les interactions sexuelles, mais quelques observations suggèrent que les modalités de communication sont les mêmes dans les relations parentales et sociales, y compris les interactions responsables de la répartition des individus dans un biotope.

**Mots clés :** *Araignées, communication, vibratoire, tacto-chimique, comportement.*

**Summary :** **The forms of communication in spiders.** Among the mechanisms going to ensure social regulations, the forms of communication appear in the first place. However, these forms are not limited to societies and occur in relations between individuals of a same population of solitary species. Numerous situations require an adjustment of the activities of two or more individuals by means of an exchange or communication : sharing of vital space, gregarious life, sexual, parental and social behaviour.

Recent works on spiders have shown the diversity, plasticity and complexity of their communication systems. These works have revealed mechanisms resembling those of other Arthropods, but they also emphasize the originality of spiders. These use visual, vibratory, tactile and chemical signals. The greater part of the results concern sexual interactions, although some observations suggest that the modes of communications are the same in parental and social relations, including the interactions responsible for the repartition of individuals in the biotope.

**Key words :** *Spiders, communication, , vibratory, chemical, behaviour.*

## INTRODUCTION

Les araignées offrent une gamme étendue d'organisations sociales, différant par la complexité des interactions entre congénères ainsi que par leur durée. Cette gamme va des espèces solitaires, où les interactions entre les individus sont limitées au comportement reproducteur, jusqu'aux espèces sociales où un nombre important d'individus de tout âge coexistent au sein de sociétés permanentes. Entre ces deux extrêmes, on rencontre des formes intermédiaires d'organisation chez lesquelles la vie sociale est limitée à une période plus ou moins longue de la vie juvénile (extension temporelle du groupement mère-jeune, espèces subsociales), ou bien ne se manifeste que dans certaines conditions écologiques (agrégation d'individus adultes favorisée par l'abondance des ressources alimentaires, espèces parasociales).

Toutes les espèces sociales permanentes (environ 12 genres) appartiennent au groupe des araignées fileuses. Selon Shear (1970), cette aptitude à construire et à exploiter des structures soyeuses semble jouer un rôle dans l'émergence de ces sociétés. Effectivement, en construisant ces structures soyeuses, les araignées modifient leur environnement. Le réseau soyeux élaboré correspond à un système apte à la transmission d'informations sensorielles (informations vibratoires et chimiques) élargissant ainsi le champ perceptif des individus et susceptible d'assurer un lien entre les individus puisque les araignées ne quittent jamais leur environnement soyeux et ne capturent que les proies qui tombent dans leur piège. Ainsi, *Stegodyphus sarasinorum* peut réunir 500 à 900 individus dans la toile tissée en commun avec une soie si visqueuse que les plus gros insectes ne peuvent en sortir, bien qu'ils soient généralement plus grands que les araignées. Dès qu'une proie est prise, une horde d'araignées se précipite, l'encercle, la tue et la porte dans le nid pour s'en nourrir. Il n'y a jamais morsure entre les araignées. Quels sont les mécanismes responsables de cette distinction entre congénère et proie ?

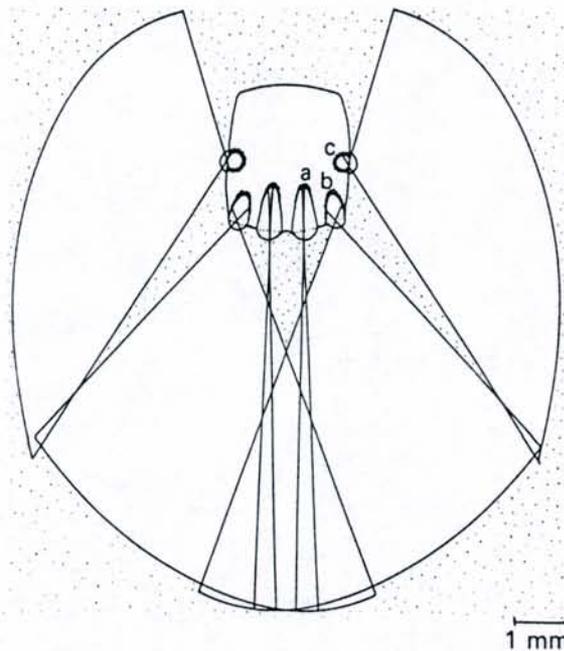
On peut penser que parmi les mécanismes qui assurent les régulations sociales figurent au premier chef les modes de communication. Ces dernières années, les concepts de la communication développés chez les Insectes ont favorisé les travaux sur les araignées, montrant la diversité, la plasticité et la complexité de leurs moyens de communication. Elles utilisent des signaux visuels, sonores ou vibratoires, tactiles et chimiques, mais elles exploitent également les fils de soie qu'elles sécrètent en tant que moyen de communication, soit comme vecteur de signaux vibratoires, soit en y associant des phéromones.

Nous allons étudier ces différents modes de communication.

### Communication visuelle

Seules certaines espèces d'araignées comme les Salticides et les Lycosides (Jackson, 1977) utilisent la communication visuelle dans les relations intraspécifiques. Ces espèces ont un mode de vie solitaire. Les mâles des araignées sauteuses (*Salticidae*) sont parés de poils bariolés aux splendides nuances qui forment des franges et des

motifs contrastés. Ces araignées ont d'énormes yeux : deux paires pointées vers l'avant et deux autres regardant de côté (Figure 1). Leurs yeux latéraux (c, b), dont le très grand angle visuel ( $130^\circ$  et  $60^\circ$  respectivement) englobe presque tout l'environnement, permettent de percevoir et de localiser les mouvements. C'est seulement après qu'elles pivotent et fixent leurs yeux frontaux (a) sur le stimulus. Les yeux frontaux évoquent une caméra dotée d'un téléobjectif. Leur lentille a un très long foyer et la rétine leur confère une acuité visuelle trois fois plus grande que celle de l'œil composé des insectes. Cette supériorité est associée à un petit angle de vision ( $10^\circ$ ), compensé par la mobilité de la rétine et de la partie antérieure du corps. L'araignée utilise ces yeux pour identifier les objets dont elle fixe l'image dans la partie centrale de la rétine avant de « l'effacer » en bougeant la rétine. On sait que les Salticidés reconnaissent les formes (étude à l'aide de leurres) mais restent insensibles aux rayonnements infrarouges ; de nuit ces animaux ne peuvent pas voir.



*Figure 1 : Section horizontale du prosoma d'une araignée sauteuse. Les angles de vision des différents yeux sont représentés : (a) =  $10^\circ$ , (b) =  $60^\circ$  and (c) =  $130^\circ$ .*

*Figure 1 : Horizontal section of the prosoma of a jumping spider. Visual angles of the various eyes are indicated : (a) =  $10^\circ$ , (b) =  $60^\circ$  and (c) =  $130^\circ$ .*

Pour les araignées tisseuses, la vision est beaucoup moins développée et donc intervient très peu. Beaucoup d'Araignées (comme les Lycoses et les Agélènes) sont sensibles à la polarisation de la lumière et s'orientent d'après celle-ci grâce à leurs yeux médians seulement. Il est quand même intéressant de noter que, chez nombre d'espèces, le mâle arbore des motifs colorés alors qu'il n'existe aucune forme de communication visuelle. Ce phénomène semble indiquer que ce mode de communication a disparu avec l'évolution des espèces, et n'est pas liée à la socialisation des espèces.

## Communication acoustique - vibratoire

La plupart des araignées voient mal ; aussi elles s'expriment par des « sons ». C'est peut-être le seul taxon, les insectes mis à part, qui ait un éventail de moyens de communication acoustico-vibratoire aussi vaste. Les phénomènes vibratoires peuvent être transmis en milieu liquide, gazeux ou solide et les araignées utilisent à des degrés divers ces différents canaux de transmission.

Actuellement, nous connaissons deux méthodes de production sonore (Uetz & Stratton, 1982; Barth, 1982) :

- **à l'aide d'organes stridulants.** Ces organes sont de formes très variées et se situent en divers endroits du corps, là où il peut y avoir frottement de deux pièces chitineuses. Ces organes peuvent être présents chez les femelles mais on les rencontre surtout chez les mâles de nombreuses espèces. Une araignée peut émettre des sons en frottant soit son abdomen contre son céphalothorax; soit un appendice contre un autre (patte contre patte, pédipalpe contre patte, chélicère contre pédipalpe ou chélicère contre chélicère), soit un appendice contre son abdomen.

Par exemple *Saitis michaelsoni* (Salticide) est capable de produire un son d'une intensité comparable aux crécelles du grillon. Cette araignée porte deux « râpes » sur la surface postérieure du céphalothorax, alors que la face opposée de son abdomen possède de petits poils à la base en forme de bulbe; ce dispositif ne se rencontre que chez les mâles, qui s'en servent en frottant les poils abdominaux contre les « râpes » de leur céphalothorax. Le mâle ne se sert de cette communication qu'après avoir trouvé une femelle. Au cours de la parade, qui se déroule au sol sur un tapis de feuilles sèches, le mâle commence par adresser des signaux visuels à la femelle qu'il trouve toujours dissimulée sous une feuille. Le mâle agite sa première paire de pattes dont les extrémités sont blanches, de bas en haut. Il repasse ensuite sur la feuille et vient se placer exactement au-dessus de la femelle avant d'émettre des sons rapides à intervalles réguliers de quelques secondes. Cette première phase est suivie d'une deuxième, composée de sons plus longs et plus espacés. Lors de cette phase, il repasse sous la feuille et combine deux sons, l'un frotté et l'autre frappé, ainsi que des signaux visuels avant d'entreprendre le premier contact physique préliminaire à l'accouplement.

- **à l'aide de percussion** d'un substrat en tapotant de son pédipalpe ou de son abdomen la surface sur laquelle elle se tient. Selon la résonance du substrat, en particulier lorsqu'il s'agit de feuilles sèches, des tambourinages avec les pédipalpes, des coups d'abdomen peuvent être audibles. Ce type d'émission sonore est signalé surtout pour les espèces qui ne font pas de toile comme les *Pisauridae*, *Salticidae* et *Lycosidae*. Ainsi, le mâle de *Lycosa gulosa* produit des sons en frappant rapidement le sol de ses pédipalpes. Ces « sons » sont perçus par la femelle grâce aux vibrations transmises par le sol.

Lorsque le mâle de *Cupiennius salei* (*Ctenidae*), araignée vagabonde nocturne qui vit dans les bananiers et les agaves (Rovner et Barth, 1981), perçoit un substrat (fils de soie) de femelle adulte, il tambourine des palpes et oscille de l'abdomen, ce qui produit des vibrations transmises par la plante et auxquelles la femelle répond, même si elle se trouve sur une feuille différente (Figure 2). Il s'établit alors une communication vibratoire entre mâle et femelle, cette dernière répondant pendant les silences de son partenaire. Le mâle descend le long du pétiole de sa feuille, reste un moment au point de

convergence des feuilles sur le tronc, tâte les différents pétioles avant de monter sur la feuille supportant la femelle.

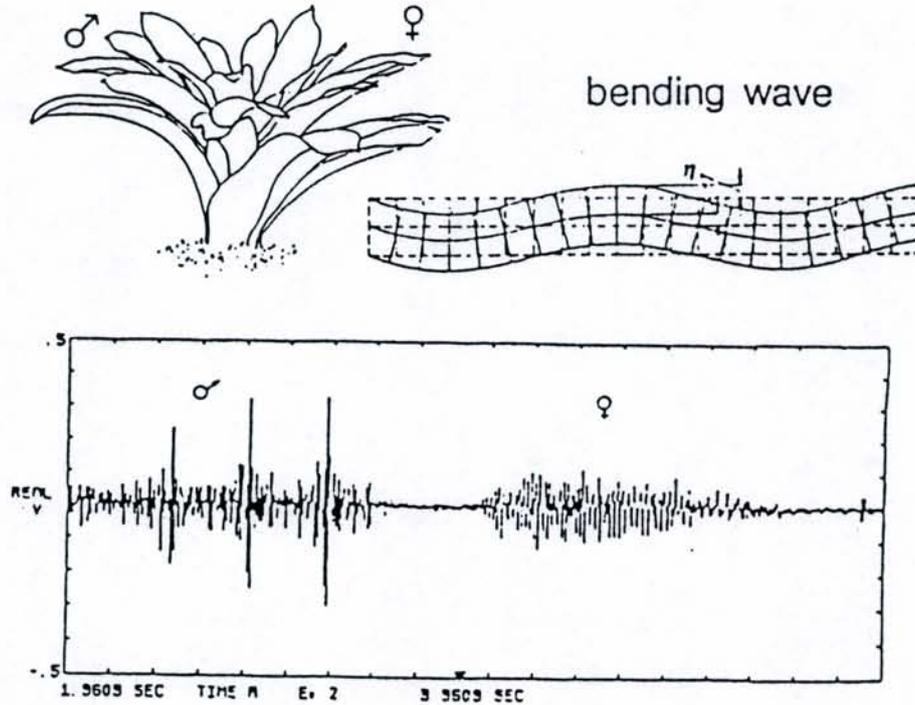


Figure 2 : Communication vibratoire lors du comportement sexuel chez *Cupiennius salei* (d'après Rovner et Barth, 1981)

Figure 2 : Vibratory communication during sexual behaviour in *Cupiennius salei* (Rovner and Barth, 1981).

Il est important de remarquer que la production de sons chez les araignées inclut toujours une composante vibratoire au niveau du substrat, aussi bien lorsqu'il s'agit de stridulation, que de percussion. Ce type de communication à distance peut-être qualifié de tactile car dans la majorité des cas les vibrations sont véhiculées par la soie déposée par les individus. Ainsi, les araignées fileuses sont capables de différencier divers ébranlements affectant leur construction soyeuse. Les vibrations engendrées par une proie (entre 5 et 500 Hz) suscitent le comportement prédateur alors que celles dues à l'arrivée d'un congénère (entre 4 et 200 Hz) sont à l'origine de comportements agonistiques ou sexuels (Leborgne, 1986; Schmitt et al., 1993, 1994, Pourié et Trabalon, 1999). Cette communication est aussi utilisée dans les relations mère-jeunes. Ainsi, presque toutes les araignées déposent leurs œufs dans des cocons qu'elles surveillent ou, comme les araignées-loups (*Lycosidae*), qu'elles transportent partout avec elles. La femelle sait que l'éclosion est proche en percevant les vibrations à l'intérieur du cocon. Elle l'ouvre alors et les jeunes lui sautent sur l'abdomen où ils s'accrochent à des poils spéciaux. Quand elle reste immobile, les jeunes peuvent se laisser glisser au sol, explorer les alentours ou boire. Ils restent cependant attachés aux poils de l'abdomen maternel par des fils de soie. Si un danger menace, la mère tire sur ces fils en raidissant ses poils, signifiant ainsi à ses jeunes qu'ils doivent se rassembler rapidement. Par

ailleurs, l'excitation d'autres poils de l'abdomen par les jeunes inhibe le cannibalisme pendant la période où elle les porte.

Les araignées n'ont pas d'organe purement auditif comme les Insectes. Deux types d'organes ont incontestablement un rôle dans la perception des phénomènes vibratoires. Les araignées perçoivent les sons aériens avec leurs trichobothries et les vibrations diffuses par des fentes sensorielles disséminées en grand nombre sur tout le corps.

Les trichobothries (figure 3) sont constituées d'un poil très fin inséré par une articulation souple dans une cupule, perpendiculairement à l'axe des pattes, sur leur surface supérieure. Elles réagissent essentiellement à des déplacements d'air de basses fréquences, produits à courte distance. Les cellules réceptrices déchargent, quand le poil est déplacé ; ces décharges dépendent de la vitesse angulaire et de la direction des déplacements. Les vibrations de l'air perçues par les trichobothries jouent un rôle dans la détection et la localisation des proies. La perception de tels phénomènes aériens permet aux araignées tisseuses de sélectionner des sites favorables pour la construction de la toile. En effet, il semble à partir d'observation sur le terrain, que certaines espèces sont capables de percevoir les vibrations aériennes produites par les Insectes en vol, et ainsi, de mesurer la densité en proies potentielles du milieu.

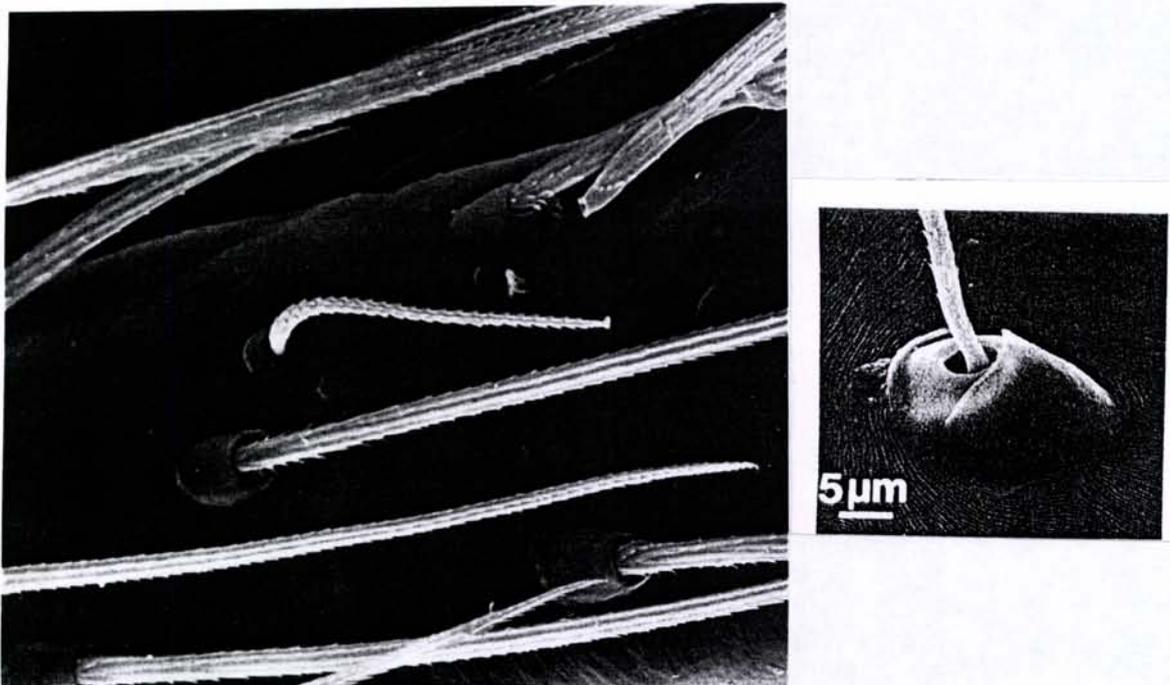


Figure 3 : vue microscopique des trichobothries de *Tegenaria atrica*.  
 Figure 3 : microscopic view of trichobothrium of *Tegenaria atrica*.

Les organes en fente (figure 4), comme leur nom l'indique, se présentent sous la forme de fente correspondant à un amincissement de la cuticule. Selon qu'ils sont isolés ou groupés, ils sont appelés organes en fente simple ou organes lyriformes. Ils sont répartis sur tout le corps et les appendices. Certains organes fonctionnent comme des jauges de contrainte, ils peuvent avoir un rôle proprioceptif. Par contre les organes du

métatarse sont sensibles aux phénomènes vibratoires transmis par les milieux solides ou gazeux (air). La sensibilité des différentes fentes des organes lyriformes est proportionnelle à leur longueur. Une augmentation d'amplitude de la stimulation entraîne une augmentation de la fréquence des décharges des neurones et un recrutement de fentes. Ceci rend ces organes particulièrement aptes à mesurer les variations d'intensité d'un stimulus. Par contre, ils ne semblent pas permettre la discrimination des fréquences.

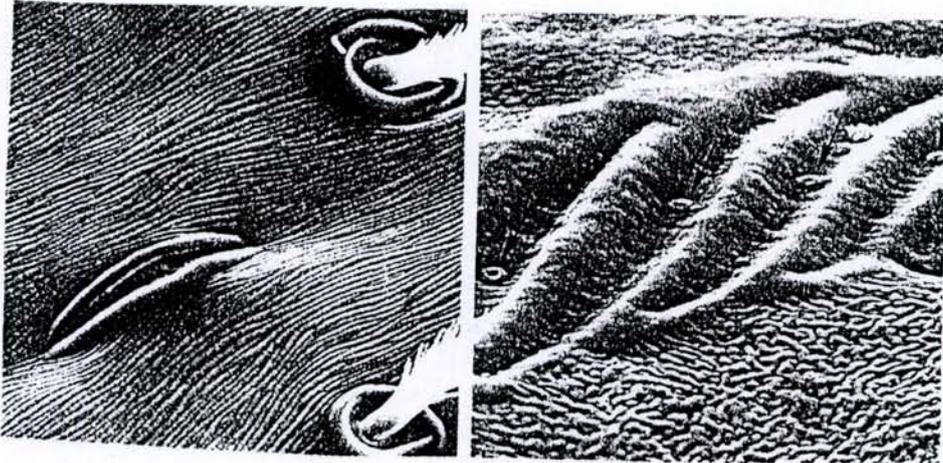


Figure 4 : vue microscopique des organes lyriformes de *Cupiennus salei* (Barth, 1982).  
 Figure 4 : microscopic view of lyriform sensilla of *Cupiennus salei* (Barth, 1982).

L'ensemble des observations comportementales montre que la communication vibratoire est souvent associée à la communication tacto-chimique.

### Communication tacto-chimique

De nombreuses observations éthologiques montrent que des substances chimiques ou phéromones interviennent dans la communication intra-spécifique chez les araignées au même titre que chez les autres Arthropodes. Cette communication chimique à distance ou olfactive est surtout connue dans le cadre du rapprochement des sexes. De nombreux travaux éthologiques montrent que les araignées produisent des phéromones volatiles, des phéromones de contact déposées sur la soie et sur la cuticule. L'étude chimique de ces phéromones est encore très fragmentaire, elle ne concerne pour l'instant que les phéromones sexuelles et l'étude des substances chimiques de contact vient de commencer. Elle a débuté, comme pour les insectes, sur l'étude des lipides présents sur la soie et la cuticule des individus.

En ce qui concerne les **phéromones volatiles liées à la soie**, les travaux réalisés pour l'instant concernent des espèces solitaires comme les Linyphides et des

Agelenides. Les femelles Linyphides, en particulier *Linyphia triangularis*, construisent des toiles horizontales. Sur le bord de la nappe, elles déposent des bornes chimiques lorsqu'elles sont en période de réceptivité sexuelle. Lorsqu'un mâle arrive, il découpe et détruit la toile de la femelle pendant environ 15 mn et ce n'est qu'après qu'il fait sa cour. Le comportement sexuel finit 5 heures après. La femelle reconstruit alors sa toile mais ne dépose plus de bornes olfactives. Schulz & Toft (1993) ont montré que le comportement de destruction de la toile par le mâle est provoqué par la présence de trois composés chimiques : l'acide (R)-3-hydroxybutyrique, l'acide (R)-3-(R)-3-hydroxybutyryloxybutyrique et le diméthylester d'acide citrique. La destruction de la toile permet de réduire la concentration de ces produits et donc réduit la chance de faire découvrir la femelle par d'autres mâles. Il y a ainsi diminution de la compétition intraspécifique. Ces mêmes produits ont été détectés chez d'autres espèces de Linyphides (Schulz, 1997).

La **communication tacto-chimique**, observée lors des interactions sexuelle, parentale et agonistique, est réalisée chez les araignées au moyen de deux types de substrat : les fils de soie et la cuticule.

Ainsi les observations comportementales montrent que le mâle de *Tegenaria atrica* (Prouvost et al., 1999) développe un comportement distinct lorsqu'il est en présence d'une femelle réceptive et de sa toile ou en présence d'une femelle non réceptive et de sa toile. Ce comportement est principalement composé d'une augmentation de la fréquence et de la durée des vibrations de la toile à l'aide du tambourinement avec les pédipalpes. Les femelles réceptives se différencient des non-réceptives au niveau de 6 composés chimiques présents à la fois sur la toile et la cuticule : l'acide hexadecanoïque, l'acide octadecadiénoïque, l'acide octadécénoïque, le palmitate de méthyle, l'octadécanoate de méthyle et le *n*-tricosane. Il semble probable que ces produits soient utilisés par le mâle comme phéromones de contact pour la reconnaissance sexuelle.

L'observation de la vie grégaire avec tolérance mutuelle (mère-jeunes et jeunes-jeunes) constitue actuellement une base de travail pour rechercher les facteurs capables d'inciter les jeunes à rester groupés et à se tolérer jusqu'à l'âge adulte. Une étude récente sur l'évolution du comportement de tolérance des femelles de *Tegenaria atrica* vis-à-vis de leurs jeunes montre que le passage de la vie grégaire à la vie solitaire est accompagné par un changement du comportement agonistique mais aussi des profils chimiques cuticulaires (Trabalon et al., 1996). L'apparition du cannibalisme entre les jeunes et de leur dispersion hors de la toile maternelle coïncide avec l'apparition de 3 alcanes (du *n*-hénéicosane, du 3-méthylpentacosane et du 14-+12-+10-méthyltriacontane) et des changements dans la synthèse/libération de trois composés : le *n*-heptadécane, le méthyltétradécanoate et le *n*-octadécane (Pourié et Trabalon, 1999).

Des tests biologiques sont maintenant nécessaires pour déterminer l'effet comportemental de chacun de ces composés chimiques de contact trouvés à la fois sur la toile et la cuticule des individus.

Il n'existe pas pour l'instant de donnée précise sur les **phéromones sociales** des araignées. Dans une étude comportementale et chimique sur des araignées sociales *Anelosimus eximius*, Pasquet et al. (1997) observent des différences quantitatives chimiques entre les individus issus de colonies différentes. Ces différences ne sont liées ni à la distribution géographique, ni à l'absence de fermeture de groupe, ni à la compétition entre les colonies. Ces auteurs suggèrent que les différences observées sont liées à la fois à des variations génétiques et à celle de facteurs écologiques. Les composés chimiques cuticulaires identifiés sur *Anelosimus eximius* sont des

hydrocarbures, des acides gras, des méthylesters et en particulier des propylesters à très longue chaîne carbonée (Bagnères et al., 1997 ; Figure 5).

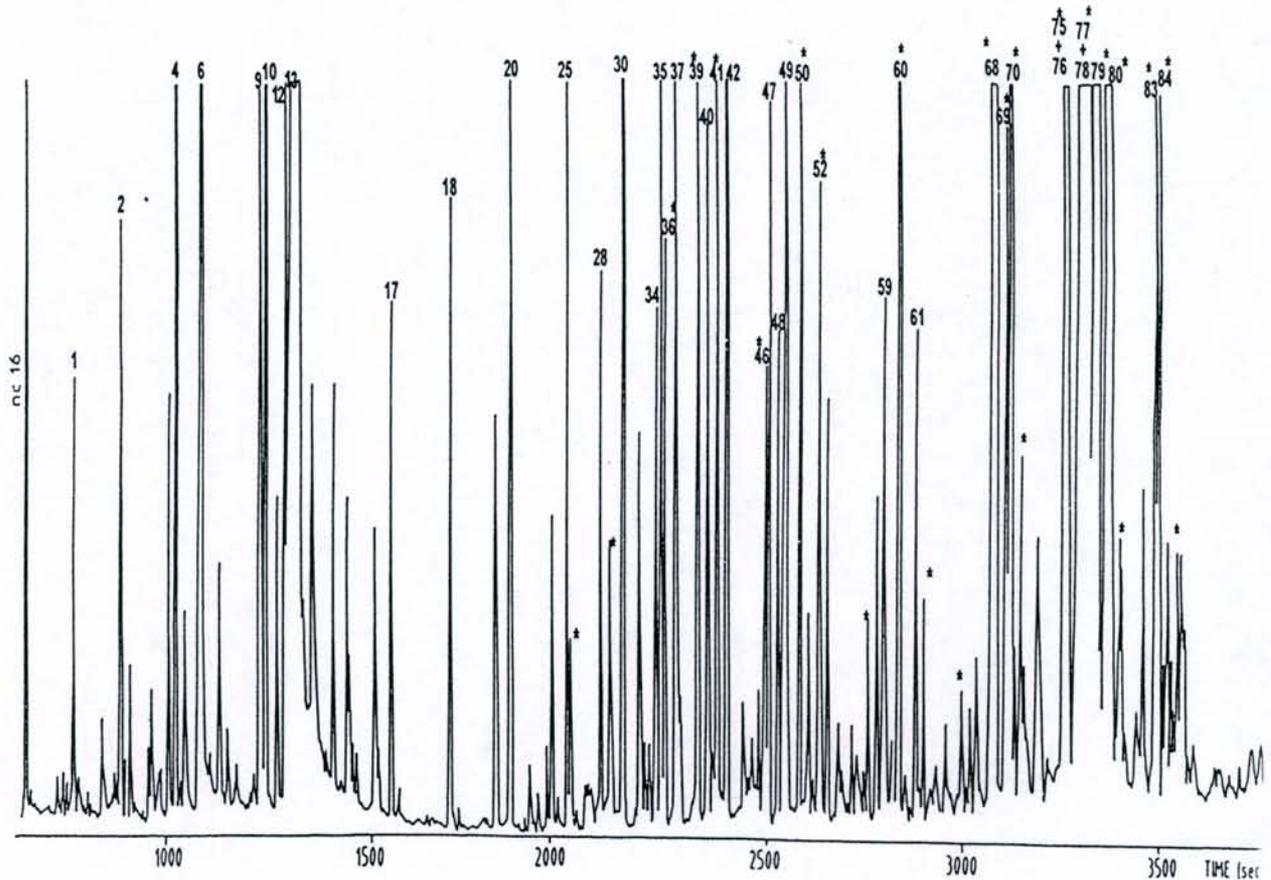


Figure 5 : Analyse chromatographique de l'extrait total pentanique de femelles *Anelosimus eximius* (\* indique les propylesters).

Figure 5 : Capillary gas chromatogram (GC) of the total pentane extract from *Anelosimus eximius* (\* indicate propyl esters)

La soie des araignées provenant de milieu naturel contient de nombreux composés différents : des lipides, des composés provenant des plantes, des composés provenant des proies et des composés volatiles provenant de l'environnement (Schulz, 1997). Si la reconnaissance intraspécifique est basée sur le pattern d'hydrocarbures, la pollution inévitable du pattern va provoquer des erreurs car certains composés vont être augmentés. Cette erreur doit être réduite avec des composés spécifiques aux araignées. Il semble raisonnable actuellement de penser que les méthylesters et les propylesters sont utilisés pour la reconnaissance intra-spécifique chez les araignées sociales. Les tests biologiques sont en cours de réalisation.

La bibliographie concernant la localisation des émetteurs phéromonaux ne met pas en évidence un site précis d'émission. Les phéromones déposées sur un substrat ou la soie sont issues soit du même canal sécréteur que celui de la soie, soit de glandes

cuticulaires. Des études histologiques ont mis en évidence chez certaines espèces quatre catégories de glandes situées autour des organes génitaux des femelles. Il est possible qu'il existe aussi une glande tibiale susceptible d'émettre une phéromone aphrodisiaque. Mais aucune preuve pour l'instant.

Les organes de perception des phéromones sont des sensilles chémorécepteurs localisés en particulier au niveau des pièces buccales, des pattes (prétarses en particulier) et des pédipalpes. On distingue deux types de sensilles : les olfactifs et les gustatifs (figure 6). Les olfactifs sont des récepteurs de contact situés dans la partie distale des appendices. Ces sensilles sont courbes et présentent une perforation cuticulaire ou "wall pores". Les gustatifs ont un pore terminal et sont sensibles aux sels et aux acides aminés. Ces sensilles chez *Tegenaria atrica* (Agelenidae) sont capables de coder cinq niveaux de concentration s'étalant de 0,01 à 1 mole (Vallet et al., 1998). Ces sensilles sont fonctionnels dès la sortie du cocon et leur nombre augmente au cours des mues successives.



Figure 6 : vue microscopique d'un sensille chémorécepteur de *Tegenaria atrica*.  
Figure 6 : microscopic view of chemoreceptor sensilla of *Tegenaria atrica*.

## REFERENCES

- Bagnères, A.G., Trabalon, M., Blomquist, G. and S. Schulz, 1997. Waxes of the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae) : Abundance of novel n-propyl esters of long-chain methyl-branched fatty acids. *Ach. Insect Biochem. and Physiol.* 36: 295-314.
- Barth F.G., 1982. Spiders and vibratory signals : sensory reception and behavioral significance. In *Spider Communication : Mechanisms and Ecological Significance*, (Witt P.N. and J.S. Rovner J.S. Eds.), Princeton University Press, Princeton New Jersey, pp 80-122.
- Jackson R.R., 1977. Courtship versatility in the jumping spider, *Phidippus johnsoni* (Araneae: salticidae). *Anim. Behav.* 25: 953-957
- Leborgne R., 1986. Le rapprochement des sexes chez *Coelotes terrestris* (Wider) (Araneae, Agelenidae) : Etude des phénomènes vibratoires transmis par la toile lors de la rencontre des partenaires. *Biol. Behav.* 11: 205-216.
- Pasquet A., Trabalon M., Bagnères A.G. and R. Leborgne, 1997. Does group closure exist in the social spider: *Anelosimus eximius* ? Behavioral and chemical approach. *Ins. Soc.* 44: 1-11.
- Pourié G. and M. Trabalon, 1999. Agonistic behaviour of female *Tegenaria atrica* in the presence of different aged spiderlings. *Physiol. Entomol.* 24: 143-149.
- Prouvost O, Trabalon M., Papke M. and S. Schulz, 1999. Contact sex signals on web and cuticule of *Tegenaria atrica* (Araneae, Agelenidae). *Arch. Insect Biochem. and Physiol.* 40: 194-202.
- Rovner J.S. and F.G.Barth, 1991. Vibratory communication through living plants by a tropical wandering spider. *Science.* 214: 464-466.
- Schmitt A., Friedel T. and F.G.Barth, 1993. Importance of pause between spider courtship vibrations and general problems using synthetic stimuli in behavioural studies. *J. Comp. Physiol. A.* 172: 707-714.
- Schmitt A., Schuster M and F.G.Barth, 1994. Vibratory communication in a wandering spider, *Cupiennus getazi*: female and male preferences for features of the conspecific male's releaser. *Anim. Behav.* 48: 1155-1171.
- Schulz S. and S. Toft, 1993. Identification of sex pheromone from a spider. *Science.* 260: 1635-1637.
- Schulz S., 1997. The chemistry of spider toxins and spider silk. *Angew. Chem. Int. Edit.* 36: 314-326.
- Shear W.A. 1970. The evolution of social phenomena in spiders. *Bull. British Arachnol. Soc.* 1: 65-76.
- Trabalon M., Bagnères A.G., Hartmann N. and A. M. Vallet, 1996. Changes in cuticular compounds composition during the gregarious period and after dispersal of the young in *Tegenaria atrica* (Araneae, Agelenidae). *Insect Biochem. Mol. Biol.* 26: 77-84.
- Uetz G.W. and G.E. Stratton, 1982. Acoustic communication and reproductive isolation in spiders. In *Spider Communication : Mechanisms and Ecological Significance*, (Witt P.N. and J.S. Rovner Eds.), Princeton University Press, Princeton New Jersey, 123-161 pp.
- Vallet A., Marion-Poll F. and M. Trabalon, 1998. Preliminary electrophysiological study of the contact chemoreceptors in a spider. *C. R. Acad. Sci.* 321: 463-469.