**Chapter 10**

**クモにおける化学コミュニケーションと接触表皮化合物**

マリー・トラバロン

**10.1**導入

動物のコミュニケーションの研究は、行動生物学、社会生物学および動物の認識における方法とパラダイムを開発することにおいて重要な役割を果たした。動物のコミュニケーションと動物の世界の理解は、一般に、急速に発展している分野である。動物のコミュニケーションは、ある動物(放出する個体または送り手)によって発せられるあらゆる行動であり、信号を送ることによって、もう一方の動物(レシーバーつまり受け手)の現在および将来の行動に影響を及ぼすものである。コミュニケーションの送り手と受け手は同じ種類、または異なる種類の場合があるが、大多数の動物のコミュニケーションは同一種内である(同じ種類の二匹以上の個体の間である)。コミュニケーション信号はいろいろな方法を要請することができるが、ここで我々は、化学コミュニケーションに焦点を当てる。

多くの報告書は、生殖（有性および親的行動）と社会的相互作用で化学的に同一種内のクモのコミュニケーションのための重要性をハイライトしている。クモは、2つの生活様式を示す：ほとんどの時間は孤立性であるが、生後数日の間は団居性でもある。これらの集団やコミュニティのグループにおいて、クモは彼ら自身のグループの個体その他を区別することができなければならない。これは獲物を捕獲する間の、真に迫った問題である。なぜなら、攻撃しているクモは、噛まなければならないかどうか、すぐに決めなければならないからである。殺すために咬む前に、クモ類は未知の動物に触れる。この触れることにより、クモ類は餌食としての動物なのか、または同類なのかを特定することができる。接触化学受容器は、このように、餌食と同類を区別することで鍵となる役割を演じるようである。彼らの発達と関連して交替する社会性行動は、表皮の化学組成の変化によって誘導されうる。それにもかかわらず、クモがコミュニケーションのために使用する化学接触化合物の性質についての我々の知識は限られている。

**10.2 化学コミュニケーション**

クモは揮発性物質と接触フェロモンを生産する。メスのクモはオスおよび他のメスとコミュニケーションするのにねらいを定めた揮発性の化学信号を出す。クモ接触フェロモンは、糸、しおり糸または基質と典型的に関係している一方で、揮発性のフェロモンは糸または体表皮から発せられる。クモのフェロモンは、コミュニケーション(孤立性であるものだけでなく社会性のクモにとっても)と生殖への化学信号としての重要な役割を演じる。

***10.2.1 分子の嗅覚的輸送***

化学コミュニケーションは、動物におけるコミュニケーションの最も原始的な形式であると考えられる。文学は慣習的に、嗅覚と接触化学受容を区別する。両方の形式で、刺激は情報化学物質と呼ばれる特定の化合物またはそれらの混合物であり、嗅覚によって目標とされる化合物は揮発性であるということで区別される。揮発性という表現は多義的で、しばしば異なる文脈で使われる。ここでは、我々は揮発性をその厳格な化学的意味で用いる。化合物の揮発性は、分子のサイズ(分子量)、極性、構造に依存し、その蒸気圧として表される。例えば大部分の塩類は揮発性でないが、いくつかの比較的高分子量である無極性化合物は化学コミュニケーションにおいて使われるために十分に揮発性でありうる。分子のサイズや極性が増大するにつれ蒸気圧が減少するとき、蒸発率は減少し、シグナルはより長い間、放出されうる。それは、生合成または輸送のために必要とされる時間が、より少ない限定因子であるためである。より大きな分子はまた、よりゆっくりと拡散し、したがって、シグナルはより長く環境にとどまるのである。そのような分子はすべての時間において開放的に、たとえば表皮の上で運ばれるのに適しているだろう。空気中で低い濃度になるには、非常に敏感な受容体と長距離の行動をとる余地を与えないことを必要とする。なぜならそれは、拡散により希釈されるためである。

揮発に加え、化学物質は、送り手によって放出される小さな粒子上に吸着されることによって空間を通して輸送されうる。不揮発性のフェロモン(受け手と送り手またはそれらの認識されるために付着している基層との、直接的な接触が要求される)は、コミュニケーションのためにもまた多用される。シグナルは表面上において長期間活性なままでありうる。そこではそれらは空気中に比べ、変質からより保護されている。それらはまた、保護的な特性がある基質に、しばしば埋められることもある。

***10.2.2 クモの情報伝達に関与している化合物の生産***

情報化学物質であるエクトモンは、それらの機能によって2つのグループに分けられる：すなわちアレロケミカル(アロモンとカイロモン)とフェロモンである。アレロケミカルは異なる種間のコミュニケーションに使われる化合物で、フェロモンは同種の個体間のコミュニケーションに使われる。フェロモンは、生殖(Uh1 2013)または同種かどうかの認識、危険警告、テリトリーのマーキング、血縁および独立した個体の認識における社会的合図、優位性の合図、健康状態、そして決定的なことには、つがいの査定のためのつがいであるかどうかにさえ決定的な信号として役に立つ(Uetz and Roberts 2002; Wyatt 2003; Johansson and Jones 2007)。クモは彼らの体の表皮、および／または網の糸から情報化学物質を放出するが、エクトモンを分泌することができる分泌腺は特定されていない。

クモの糸は、化学的なシグナルと同様に振動性で触覚性の信号のためのよく知られたベクターである。エクトモンのために糸または網を用いると、クモにとって分泌腺から活発にフェロモンを放出し続ける必要なしに情報化学物質の持続的な伝送が可能になる(Schulz 1997)。糸のエクトモンは糸腺で生産される(Schulz 2004)か表皮起源を持っており、網を張るあいだに塗られる(Trabalon et al. 2005)。表皮・エクトモンは外被の近くで合成されて、放出のために上表皮に(Trabalon et al.1996)、おそらく修飾された表皮・ワックス腺または後胴体部の器官を通して輸送される(Pollard et al. 1987)。

クモの糸と表皮は、脂質層によって覆われている。表皮脂質の主要な機能は、陸生の節足動物の表皮を通した水の蒸発を妨げるために、受動的なバリアをつくることである。蒸発を最小にし、こうして陸生の昆虫を乾燥から保護している間、表皮脂質はさまざまな化学コミュニケーションにもしばしば関与している(Howard 1993; Singer 1998; Pourié et al. 2005)。この層の主成分は一般に長鎖脂肪族炭化水素および脂肪酸であるが、この層はより少量のメチルエステル類、長鎖脂肪族アルコール類、アルデヒド、グリセリドおよびコレステロールを含むこともありうる。類似した化合物は、網とクモ表皮に存在する。たとえば、2つのタナグモ科のクモとガケジグモ科のクモ(Prouvost et al. 1999b; Trabalon et al. 1996, 1997; Trabalon and Assi-Bessekon 2008)、および1種類のオオツチグモ科のクモ(Trabalon 2011)の網は、脂肪酸、アルコール類および長鎖脂肪族炭化水素の複雑な混合物からなる。炭化水素は、不飽和炭化水素と複雑で変化に富む混合物を形成する。それらの種において、炭化水素の少量は*n*-(直鎖)、モノメチル-およびジメチルアルカン類からなっており、比較的高い割合で偶数の炭素鎖部位を含む。どちらの種も不飽和炭化水素は示さなかった。偶数の炭素鎖をもつアルカンと奇数の炭素鎖の脂肪族アシル基が豊富にあることは、プロピオニル-CoAとそのカルボキシル化された生成物(メチル-マロニル-CoA)が、これらのユニークなワックスの生合成で重要な役割を演じることを示唆する。アルカンの起源は、現在のところ知られていない；それらが食餌の昆虫から生じる可能性はいまだ調査されていない。

これらの脂質は、表皮表面への物理的またはヘモリンパ液による輸送により、生合成される組織から生合成されない組織(前体部、足)へ輸送されうる。表皮の脂質を輸送することにおけるヘモリンパ液の役割の重要性は完全に考慮されており、いくつかの昆虫種において、表皮とヘモリンパ液の脂肪酸および炭化水素の概略が類似しているという事実で支持されている(Schal et al. 1998)。たとえば、*Brachypelma albopilosum*(オオツチグモ科)の表皮脂質の質的な組成の変異(脂肪酸、メチルエステル類および炭化水素)は、それらのヘモリンパ液の脂質(脂肪酸、メチルエステル類および炭化水素)の変異と類似している。これは、昆虫のヘモリンパ液の場合のように、このクモのヘモリンパ液中を循環するメチルエステル類の存在が確立された、最初のものである(Trabalon 2011)。

***10.2.3化学受容器***

クモの嗅覚器官と接触化学受容システムは、それぞれ、我々が言うところの嗅覚と味覚とにおおざっぱには類似している。クモは、においを嗅ぎ、味わうために彼らの足と触肢を使う。理由は、特に末端の体節上には彼らの化学受容器が集中される傾向があるためである。しかし、彼らの最も重要な化学受容器は、接触化学受容器または味毛だ。これらの化学感受性のある毛は曲がっており、先端は鈍く、外部に開いている。各々の味毛は、通常21の感覚細胞によって神経支配される：2つの神経終末は管状体になっており、毛の根元で終わりをなし、その他の19の樹枝状の感覚細胞は毛の先端近くで毛幹を開放的に横断している(Foelix and Chu-Wang 1973)。化学受容毛は、餌食および同種認識、特に潜在的なつがいの認識の両方にとって重要である。塩と糖液に加えて、多くのアミノ酸は効果的な刺激である(Vallet et al. 1998)。*Tegenaria atrica*(タナグモ科のクモ)の感覚子は、0.01～l molにわたり変動する5つの濃度水準をコード化することができ、これらのクモが彼らの繭を出た直後に機能する(Vallet et al.1998)。最近、極めて高濃度の化学感受性の毛が、一本の足根につき最高2,000本、雄の*Liphistius*というハラフシグモ科のクモで観察された。メスと亜成体のクモはこれらの毛をもっていないという事実により、これらの毛はメスの出すフェロモンの探知におそらく特化しているだろうと示唆される(Foelix et al. 2010)。Prouvostら(1999a)は、彼らの足(前足根と足根)の体軸方向および背腹領域上、および*Tegenaria atrica*(タナグモ科のクモ)の性に関係する触肢上の感覚子の分布に関する有意差を観察した。前足と触肢上の両方で、化学受容器は足根の先端にある。しかしながら、前枝の足根の大部分の毛はその腹側の表面にあるのに対して、触肢の大部分の毛はその背側の表面にある(図10.1)。これらの分配から、これらの感覚子はタクトケミカルな合図を受容することを意図するという事実と互換性を持つように見える。実際に、基質に関係するこれらの2つの付属器官の位置の分析が示すことは、歩脚の足根の腹側の表面が基質の上に広がっており、一方、触肢の足根の背側の表面の先端は基質と接触していることを示している。したがって、これらの付属物上に感覚子が異なって分配されていることは、接触化学受容器としてのそれらの機能と一致している。

もう一つの化学受容器はいわゆる足根器官であり、通常各々の足根の背側の表面で球面穴をつくっている(Foelix 2011)。足根器官は、毛のような(図 10.le)ロッド型にも見えるかもしれないが、それは非常にまれなケースのみである(Foelix 2011)。毛のように、それらには複合的に神経支配されており(およそ20のニューロンによって)、7つの小さなポアにより外部環境につながっている (Foelix and Chu- Wang 1973)。電気生理学的調査によると、異なる揮発性の物質が足根器官を刺激することができることが示されている(Tichy et al.2001)。足根器官は酸またはアンモニア蒸気のような特定の刺激的な匂いに反応するが、それはアルコール類、アルデヒド類、エステル類、その他のにおい、そして、他のクモから発せられる自然のにおいに対し感受性が鈍いように見える。このように、クモの匂い受容器が実際にどこに位置するのかという問題は、我々にはまだ残されたままである。

***10.3 社会性タクトケミカル・コミュニケーション***

クモは捕食性で共食い性であり、一般に社会性であるとは知られていない。42,000種類以上いる中で25種だけについては、永久的に社会性であると考えられている。テリトリーを持たない社会性のクモは、総体的な網構造の構築(不規則な網)、群れによる狩り、協力的な仔グモの世話を含む協力の洗練された方式を示す。永久的な社会性クモは発達した親のふるまいも示し、そして、彼らの亜成体は団居性である。もっともらしいのは、社会構造を維持している最も重要なメカニズムは、化学コミュニケーションの異なる形である。群の構成員となじみの薄い同種を区別する能力は社会的な行動の重要な要素である。さらにまた、社会的昆虫と同様、社会性クモの進化(すなわち、群の構成員間の寛容性と相互を引きつける力)の重要な特性は表皮化学信号に基づきうることを、いくつかの研究は示唆している。クラフト(1971)の提案では、社会性クモのムレクサグモ*Agelena consociata* (タナグモ科)のコロニーの凝集と組織化においてタクトケミカルなコミュニケーションが一役担う。カルマン(1972)は、化学的感覚認識のみが社会性の*Stegodyphus*種(イワガネグモ科)は餌食と同種の個体を区別させると見出した。ムレアシブトヒメグモ*Anelosimus eximius*のコロニー(ヒメグモ科)の間を表皮化学物質の組成が定量的に変化することは、この種では非コロニー・構成員に対する明らかな区別が欠如しているにもかかわらず、社会性クモにおける表皮化学物質の組成がコロニーのアイデンティティに関する情報を含むかもしれないことを示唆している(Pasquct et a1. 1997)。

これらの違いは、遺伝的変異と生態学的な要因とに関連があるように見える(図10.2)。表皮化合物は炭化水素、脂肪酸、メチルエステル、そして、特筆すべきは、長鎖のメチル基で枝分かれした脂肪酸の新規*n*-プロピルエステルである(Bagnères et al. 1997)。これらのプロピルエステル類が社会的相互作用で役割を果たすと、我々は仮定した(Trabalon 2000)。実際に、大きなコミュニティで、全コロニーによって放出される「においがする雲」の中で「会話」が「かき消され」、ごくわずかになるときに、2個体間のコミュニケーションに揮発性分子はどれくらい関与できるのだろうか。残る問題は、しばらくの間、クモの不揮発性の表皮化合物が社会的相互作用で使われるのかどうかということである。グループ内の異なる相互作用は、結局のところぼやけてしまい、不協和音をつくる。我々の知る限りでは、クモが親類を区別のために使う認知システムと信号はまだ調査されておらず、クモの社会性フェロモンに関する正確なデータは存在しない。

つがいになった後、しばしば幼体が団居性である時に期間が限定された時期に引き続いて、ある種のクモは親の挙動を示す(図 10.3)。この団居性期間は繭内で始まり、クモの仔の出現の後の数日間持続する。たとえば、幼体の*Tegenaria atrica*(タナグモ科のクモ)は、彼らの繭を出た直後に一緒に残り、近くで濃密なボール状のかたまりをつくり、1週間ほとんど移動に関する活動を示さない (Trabalon et al. 1996)。この期間中、幼体は同時に脱皮する。彼らの母グモの行動によって生み出される網が弱められることにも、餌食によって起こる振動にも、彼らは反応しない。母グモは彼らの繭の近くにいるものの、母グモと幼体との肉体的接触は起こらない。出現から1週間後に、幼体の移動に関する活動が増加する。彼らの集合はより濃密にはならず、もう一度脱皮した後、幼体は彼らの母グモの網の中全体を走りまわる。20日齢の幼体は速く動き、網を結果として弱め、このことは母グモに警戒を促す。母グモの網からまだ散らばらない幼体は、母グモによって殺されて残された餌食を餌にする。この期間中、偶然に遭遇するとき、または餌を食べるときに、幼体はお互いとしばしば連絡をとる。これらの接触に年齢と共に増加する傾向がある敵対的相互作用が付随するが、幼体の間であれ成体の間であれ母グモとの接触は少しの敵対的な反応も誘発しない(Trabalon et al. 1996, 1998)。発達の3週目の末に、幼体は小さな餌食を捕え始め、そして、4週目の間に、もう一回の脱皮の後、幼体は彼らの母グモの網を残して、個々の巣に定住する。

団居段階から孤立段階への移行は、幼体の表皮化合物の組成の変化に関して、母グモの寛容性の変化との関連がある(図10.3)。メスの母グモで同定された5つの化合物(*n*-エイコサン、2-メチルヘキサコサン、*n*-オクタコサン、*n*-ノナコサン、*n*-トリアコンタン)は寛容性のある団居性の幼体の表皮に存在する。幼体が20日齢で、お互いを避け始めるとき、彼らの表皮化学物質組成は変化し始める。それに引き続き、2つの新しい化学物質(5-メチルヘントリアコンタンとオクタデカジエノン酸メチル)が出現し、4つの異なる化合物がさまざまに合成されて/放出される(*n*-オクタデカン、*n*-オクタコサン、オクタデカジエン酸、オクタデセン酸)。それでも、幼体はお互いに寛容性を持ち続けるため、これらの変化が、寛容性が完全に終わる原因になるのに十分であるとは見えない。幼体の共食いが起こるのと同じ分散段階の間に多様化する化合物は、孤立のつがいでないメスで同定された4つの化合物(オクタデカノン酸メチル、*n*-トリコサン、*n*-ペンタコサン、*n*-ヘプタコサン)に結びつく。分散した後、幼体はもはや他の同種の個体の側では寛容性を持たず、彼らの表皮の化学物質の組成は修正されている：*n*-ヘネイコサン、3-メチルペンタコサン、そして、14- + 12- + 10-メチルトリコサンが出現し、3つの化合物(*n*-ヘプタデカン、テトラデカン酸メチルおよび*n*-オクタデカン)の合成/放出が変化する。よって雌のクモと彼らの幼体との間の近しい接触の後で、タクトケミカルな情報は敵対的行動を調整することにおいて重要な役割を演じる。メスの共食いは極性化合物(メチルエステル類と脂肪酸)のレベルの増加、および幼体における無極性化合物レベルが年齢とともに減少することに一致して見られるようになる。

亜社会性のリンネイワガネグモ*Stegodyphus lineatus*というクモも、発達の最初の50日の間、特に分散の前後で表皮の化学組成が変化する(Grinsted et al. 2011)。より長鎖のアルカンの相対的な割合が年齢と共に増加する。このより長鎖の炭化水素の増加は、彼らの母グモの巣とは異なる乾燥した生息地の環境状況にさらされるときに、主に危険な分散段階のために表皮を準備するために起こり得る。表皮化合物組成の発達上の変化は、おそらく巣の仲間の承認と寛容性を減少させ、彼らの分散を誘発することができたろう。これらのような化学組成の発達上の変化の進化的修正は、亜社会性のクモにおいては一時的に、社会性クモ種においては永続的に兄弟姉妹への寛容性の協力的段階を広げるのに重要でありうるだろう。

*ハハコイヤチグモCoelotes terrestris*(タナグモ科)において、メスのフェロモン放出におけるつがいになった後の変化は、表皮および網の化学化合物、およびさらなる母グモとしての挙動の増加と関係している(Trabaron and Assi-Bessek on 2008)。たとえば、メスの*Coelotes terrestri*のつがいになった後の網には、つがいになっていないクモの網に比べ、著しくより少ない量のパルミチン酸、1-オクタデカノール、13- + 11-メチルペンタコサン、3-メチルヘプタコサンを含み、著しくより多い量のl-ドコサノール、*n*-ペンタコサン、*n*-ヘントリアコンタン、そして、17- + 15- + 13- + 11-メチルペンタトリアコンタンが含まれる。したがって、網は母性的挙動の出現に不可欠な誘引要因であるようだ。網も団居段階の間、幼体を惹きつける主要な役割を演じる。したがって、糸はクモの社会化における重要な要因でありうる。我々の結果が示すところでは、「孵化させ」て「親になった」メスにより網に塗られた脂質が、つがいになったメスおよび団居性の幼体のための接触誘引フェロモンを、未つがいのメスおよび分散期の幼体のための反発フェロモンを形成する。要するに、孵化しているメスの網は2種類の脂肪酸(パルミチン酸とオレイン酸)は低水準で含まれ、2種類のアルコール(1-エイコサノールとl-ドコサノール)および1種類の脂肪酸(ステアリン酸)を高水準で含む。交尾後の化学組成の修正は、網をオスと孤立した幼体のクモにとって魅力をなくさせ、つがいになったメスにとって魅力的にする。この化学情報の修正は、幼体の亜社会性のクモの分散を誘発し、同じ生息地のための以降の競争を減らす鍵となる要因であるように見える。

***10.3.2 亜社会性集団における化学コミュニケーション***

孤立した大人のクモは糸構造を共有することから、あるいは、個々の餌食を捕えている網に加わることによって、彼らは利益を得ることができる亜社会性集団を形成することができる。この種の寄せ集めは、環境中における豊富な食糧によって促進される。個体の生き残りと繁殖へのアクセスに関し、捕食者からのより大きな保護、異性間の出会いの増大された可能性、およびそれ以上近づきがたい大きな餌食を捕らえるための協力を通して、引き続く個体間距離の縮小は利点の増大を招く。亜社会性のクモの挙動は単独の同種のものと異なると、バスカーク(1981)は指摘する。同一種内の敵対的な挙動(共食い)は、したがって、著しく減少する。これらの集団の編成を容易にしている1つの要因は、餌食の密度でありうる。ラッタン(1990)によると、食物の成長する若体のクモの食糧必要性の増加は、彼らをその特定の地域で餌食の入手しやすさによって多少速く散らばらせるようにする。若い*Tegenaria atrica*(Pourié and Trabalon 1999a, b)は散らばるのを妨げられ、自由に餌を与えられるとき、共食いの割合はかなり減少する。このように、栄養に関する要因には、寛容性を維持して、クモの集団で共食いを抑制することに対するかなりの影響がある。これらの観察によると、共食いの発生は、幼体の自然への分散のときに、「狩り」の最初の徴候、また捕食者行動に関連しうる。自然状況下では、餌食の密度が低いとき、共食いは探しまわることに代わるものである。若体の*Tegenaria atrica*の実験群での共食いの減少率は、彼ら表皮化学サインの変化と同時に起こる(Pouriéand Trabalon 2001)。孤立して育ったクモの化学物質の発達は、彼らの栄養摂取に関係なく個体発生の間、変わらずに残り、彼らの化学的信号は個体が年をとるにつれて、ますます重い化合物の増加とともに豊かになる。食物摂取水準は、表皮で見つかる化合物の合成/放出に影響しない。我々は、グループで育てられて自由に食事をした幼体の表皮化学信号において同じ発達を観察した。しかしながら、彼らの化学信号の増大する複雑さは、孤立した個体のそれと同じ発達上のパターンに引き続かくことはなかった(Pourié et al. 2005)。より正確に言うと、パルミチン酸、そして、13.17- + 11.17- + 9.17-ジメチルヘントリアコンタンは集団で育った個体では検出されない。さらにまた、集団で育った個体は、5回目の脱皮の後でのみ、オクタデカン酸メチルと*n*-ヘプタトリアコンタンを分泌する。逆に、孤立して育った幼体は分散の直前になって、これらの合成物を分泌し始める。これらの化合物は、我々の実験群における孤立した幼体で、おそらく共食いを抑制した。我々が合理的に信じられることは、食物への接近を得るための競争の欠如が、クモたちに彼らの化学信号によってかれら自身への区別を誘導させず、それによって、噛まれることに対して彼らの防衛力を強化させることができたのだということである。

しかしながら、もう一つの仮説が考慮に入れられなければならない。比較的安定したサイズの孤立幼体の実験群を一緒に保つために必要な要素は、成長する個体間の相互の寛容性である。この寛容性は食物を得るための競争の欠如によって促されて、おそらく個体間での化学コミュニケーションの変化によって維持される。幼体の間で相互の寛容性に次第につながる相互作用は、学習過程と比較されうる。実際に、我々は8ヵ月を通して実験群を試験し、豊かな環境で度重なる相互作用を観察し、状況の利点と欠点を評価することによって彼らの敵対的相互作用を制限するために、我々の主題は何かということが次第に学ばれたのである。これは、これらの集団にいる成体はより高次の寛容性水準を示す、逆に言うと、非常に低い率の同種成体間の共食い率を示すことを許す。従って、とてもありえそうなことにもし好ましい環境要因が幼体に分散を起こさせないならば、成体になったとき、これらのクモは社会性相互作用(すなわち社会的寛容性)を維持することに基づくコミュニティのライフスタイルをおそらく保つことができるだろう。

しかしながら、明らかに、これは成体の*Tegenaria atrica*の実験群をクモ社会と比較する問題でない。これらの結果は、単にいくつかの個体の種類で特定の行動に関する可塑性が先在することを示している。通常、孤立したクモは、1つの重要な環境要因によって相互の寛容性を示すことができる：食物資源が入手可能かどうかである。この社会的寛容性は、個体発生の間、表皮化学信号の非常にわずかな変化と関連して現れる。

***10.3.3 同一種内の認知のための孤立性クモの化学コミュニケーション***

*メキシカン・レッドランプ・タランチュラBrachypelma vagans* (オオツチグモ科)のメスは、同種の住居をしばしば見つけて入り、他のメスを攻撃して、食べてしまう(Hénaut and Machkour-M’Rabet 2005)。住居にいるメスは巣穴に糸を敷き、しばしば同種の糸からの信号に引きつけられる(セリコフィリーとして知られている現象) (Hénaut and Machkour-M’Rabet 2005)。メスの挙動に影響することに対して原因がある主要な化合物は無極性有機化合物である(Dor et al. 2008)。

最近になって我々は密接に関連したカーリーヘア・タランチュラ*Brachypelma albopilosum*の社会認識、敵対的挙動、および接触表皮化合物を調査した(Traba2011)。メスは網をつくらないため、彼らは、餌食を捕えるために徘徊する。徘徊期間中のメスは、*メキシカン・レッドランプ・タランチュラBrachypelma vagans*のように、同種の住居を見つけ入ることができることが、野外観察により示された。しかし、カーリーヘア・タランチュラ*Brachypelma albopilosum*のメスは、他のメスを噛んで食べてしまうことはない。我々の実験室での研究によると、彼らの敵対的で徘徊する挙動は、これらのメスの栄養状態に依存することが示された。テスト24時間前に餌を食べた「住居」にいるメスは、徘徊しなかった。テストの前の数日間餌を食べなかったメスのみが、彼女らのテリトリーを去って、彼女らの環境を調査した。これらの徘徊しているメスの1個体が同種の個体に遭遇したとき、メスの挙動は変化しうる。同種の個体の住居に入った後に60 %の徘徊するメスはいかなる攻撃的挙動も示さなかった；彼らは、接触した後に、単に退いた。しかし、先行する反応は、餌食となる種目と接触した後には頻繁であった。徘徊しているメスのわずか40%は、肉体的に接触した後に噛むことによって居住している個体を攻撃しようとした。住居にいる個体と攻撃的に徘徊しているメスの表皮脂質組成は同じであった。「非接触」徘徊クモの表皮組成のみが、他のメスのものと異なっていた。これらのメスのフェロモンには、非常に少量の脂肪酸およびメチルエステル類と、より高い水準の炭化水素が含まれている。遊離脂肪酸(リノール酸とオレイン酸酸)、メチルエステル類(パルミチン酸メチルとステアリン酸メチル)、コレステロール、そして6種類の炭化水素(テトラデカン、ペンタデカン、ヘキサデカン、テトラコサン、ノナコサン、およびトリアコンタン)の水準は、明らかに攻撃的メスと他を区別しない。我々の証拠によると、攻撃的メスは単一化合物の濃度増加で特徴づけられた：それはステアリン酸である。より正確には、我々の結果から、循環するコレステロール、脂肪酸(パルミチン酸、リノール酸、そしてオレイン酸)、およびそれらのメチルエステル類の濃度の重要な減少は、捕食行動および戦いの回避の兆候と同時に起こる。

同種の侵入者への*Tegenaria atrica*の反応は、必ずしも捕食者‐被食者の性質でない。この孤立した種の個体は同種の侵入者が成体か亜成体かによって、彼らのふるまいを調節することができる。この調節は個体の年齢および生理的状態に関連される(Trabalon et al. 1998だ)。したがって、彼らの生理的状態が何であれ、成体の*Tegeneria atrica*のメスは、群居性亜成体に寛容である。それにもかかわらず、亜成体が発達するにつれて、これらの異なる種類のメスの寛容性レベルは減少する。直近に孵化した幼体の寛容性のこの形態は、多かれ少なかれ、彼らの世話をするために、いくつかのクモ種のメスを誘導した。

**10.4 接触フェロモンとメスの生理学的状態**

性的および/あるいは社会性挙動(寛容性または共食い)は、メスの生理的状態に依存する。たとえば、メスのタナグモ科のクモの化学表皮組成は、卵巣の成熟、エクジステロイド濃度および性的な感受性に相関している。受容的でないつがいになっていないメスの卵巣が前卵黄形成段階にあるとき、彼女らはオスに対して共食いになる(Trabalon et al. 1992, 1998)、しかし受容的なメスが卵黄形成の始まりに達するとき、彼女らは交尾を受け入れる。受精は、卵黄形成の終わりとのメスの共食い挙動の評価を誘発する(Pourié and Trabalon 2003)。3つの研究のみが、フェロモンの放出、生殖の挙動および卵巣の成熟を管理する内部の要因を調査してきた。

*Coelotes terrestris*と*Tegenaria domestica*のヘモリンパのエクジステロイド濃度は前卵黄形成と卵黄形成の間での遷移時に間、ピークに達した(Trabalon et al. 1992)。これと似ていることに、Tegenaria atricaの全循環エクジステロイド(20-ヒドロキシエクジソン)で最も高い濃度は、つがいのないメスにおいて、前卵黄形成段階と卵母細胞発達の初期の卵黄形成段階の間での遷移の間に検出された。PouriéとTrabalon (2003)は、卵黄形成上の外因性エクジステロイドの役割を調査し、*Tegenaria atrica*のヘモリンパ、卵巣および卵から得られるビテロゲニンの部分的な同定を報告した。他の節足動物の場合のように、つがいのないメスの中への20-ヒドロキシエクジソンの注入は、卵黄形成を誘発した。最後に、20-ヒドロキシエクジソンの注入は性的な感受性の頻度を増やし、性的な行動の間の共食いを抑制し、網と表皮の接触的性フェロモン(メチルエステル類と脂肪酸)の生産をやめさせる(Trababn et al.2005)。

遺伝的および環境的要因の両方が節足動物の表皮の化学的組成に関し化合物の組成と比率に影響しうる(Liang and Silvernan 2000, van Zweden et al. 2009)。しかしながら、栄養的な貯蔵に関する体の状態は、全体的な健康状態と良好な生殖状態のサインとして考慮される。従って、体の状況の評価は保護的な生物学および進化生態学の研究における重要な要因になる(Blanckenhorn and Hosken 2003, Stevenson and Woods 2006)。最も一般的に用いられる状態に依存した体のサイズが推定する2つのものは、体重(Jakob et al. 1996; Green 2001)、腹部局面と質量/サイズの関係である(Jakob et al. 1996)。しばしば近道として使われるこれらの処置は、*Brachypelma albopilosum*の体の状況を直接測定するものではなく、時々彼らの栄養的な状態と相関することができない場合がある(Trabalon 2011)。メスの攻撃的挙動の変調は、彼らの体のサイズよりもむしろ彼女らの脂質の状態に関連がある。我々の観察によると、メスは彼女たちの栄養状態、特に循環している脂質に関連して彼女らの攻撃的挙動を調整することができるようである。攻撃的な相互作用を示したメスは、同種との衝突を避けた非攻撃的なメスよりもヘモリンパ循環脂質、特にメチルエステル類と炭化水素のより高い濃度を持っていた。高エネルギーの蓄えをもつクモは、より食べなかったものより、よりしばしば攻撃的な相互作用に出る。おそらく、固有のエネルギーの蓄えの状態と敵対者の表皮脂質組成の知覚の間の比較を通して決定が起こるのであろう。この化学情報の知覚は、メス間の接触を抑制する鍵となる要因であるように見え、敵対的な挙動と関連した神経化学的または神経生理学的なものを変化させうるヘモリンパ脂質の変化によって攻撃性は影響を与えられるのだということを、我々の結果は示している。

**10.5 結論**

クモが化学コミュニケーションを使うという事実は十分に確立されているが、彼らの化学コミュニケーションに関する情報は他の節足動物分類群のための情報よりはるかに範囲がせまい。化学コミュニケーションは、餌食の発見、捕食者の回避、繁殖と社会的な認知を含む多くの文脈で用いられる。彼らの専門感覚毛と穴状の器官によって、クモによって気づかれる化学合成物は、彼らの足と触肢に集中している。これらの化学物質は社会性クモだけでなく孤立性でも社会性相互作用を調整しており、彼らが孤立性から社会性の生活段階への移行で役割を果たしうる。

クモ形類の表皮の化学組成、特に脂質層は情報伝達のために用いられる。表皮化合物の生産は、性、年齢、および栄養に従属する。表皮脂質の質的なおよび/または量的な変化は、クモにおいて同種内および異種間関係で一役を担う。表皮化合物の機能および作用様式のより良い理解は、クモの行動に関する生態学を進歩させることに貢献する。表皮の生成物の合成と行動的な再生産の内分泌調節はまだ完全にはわかっておらず、エクジステロイドの役割は研究が非常に怠られた分野である。化学信号の種特異性は上述の行動に関する研究の多くにおいて一般に推定されるが、ほんの少しの研究のみが表皮の化学コミュニケーションの種特異性をクモでテストしただけである。クモは同じ生息地にいても異なる化学物質の使用を選ぶことが必ずしもないため、この推定は根拠がしっかりとはしていないかもしれないのである。

**謝辞**　Ann Cloarec博士およびColette Rivault博士には原稿を読んでいただいた。このことに対して感謝の意を表す。

**参考文献**

1. Bagnères AG, Trabalon M, Blomquist G, Schulz S (1997) Waxes of the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae): abundance of novel n-propyl esters of long-chain methyl-branched fatty acids. Arch Insect Biochem Physiol 36:295–314[CrossRef](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6327(1997)36%3A4%3C295%3A%3AAID-ARCH4%3E3.0.CO%3B2-R)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Waxes%20of%20the%20social%20spider%20Anelosimus%20eximius%20%28Araneae%2C%20Theridiidae%29%3A%20abundance%20of%20novel%20n-propyl%20esters%20of%20long-chain%20methyl-branched%20fatty%20acids&author=AG.%20Bagn%C3%A8res&author=M.%20Trabalon&author=G.%20Blomquist&author=S.%20Schulz&journal=Arch%20Insect%20Biochem%20Physiol&volume=36&pages=295-314&publication_year=1997)
2. Blanckenhorn WU, Hosken DJ (2003) Heritability of three condition surrogates in the yellow dung fly. Behav Ecol 14:612–618[CrossRef](https://doi.org/10.1093/beheco/arg052)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Heritability%20of%20three%20condition%20surrogates%20in%20the%20yellow%20dung%20fly&author=WU.%20Blanckenhorn&author=DJ.%20Hosken&journal=Behav%20Ecol&volume=14&pages=612-618&publication_year=2003)
3. Buskirk RE (1981) Sociality in the Arachnida. In: Hermann HR (ed) Social insects. Academic, New York[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Sociality%20in%20the%20Arachnida&author=RE.%20Buskirk&publication_year=1981)
4. Dor A, Machkour-M’Rabet S, Legal L, Williams T, Hénaut Y (2008) Chemically mediated burrow recognition in the Mexican tarantula *Brachypelma vagans* female. Naturwissenschaften 95:1189–1193[PubMed](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=PubMed&dopt=Abstract&list_uids=18712335)[CrossRef](https://doi.org/10.1007/s00114-008-0441-5)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Chemically%20mediated%20burrow%20recognition%20in%20the%20Mexican%20tarantula%20Brachypelma%20vagans%20female&author=A.%20Dor&author=S.%20Machkour-M%E2%80%99Rabet&author=L.%20Legal&author=T.%20Williams&author=Y.%20H%C3%A9naut&journal=Naturwissenschaften&volume=95&pages=1189-1193&publication_year=2008)
5. Dumpert K (1978) Spider odor receptor: electrophysiological proof. Experientia 34:754–756[CrossRef](https://doi.org/10.1007/BF01947305)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Spider%20odor%20receptor%3A%20electrophysiological%20proof&author=K.%20Dumpert&journal=Experientia&volume=34&pages=754-756&publication_year=1978)
6. Foelix RF (2011) Biology of spiders, 3rd edn. Oxford University Press, New York[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Biology%20of%20spiders&author=RF.%20Foelix&publication_year=2011)
7. Foelix RF, Chu-Wang I (1973) The morphology of spider sensilla II. Chemoreceptors. Tissue Cell 5:461–478[PubMed](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=PubMed&dopt=Abstract&list_uids=4744682)[CrossRef](https://doi.org/10.1016/S0040-8166(73)80038-2)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=The%20morphology%20of%20spider%20sensilla%20II.%20Chemoreceptors&author=RF.%20Foelix&author=I.%20Chu-Wang&journal=Tissue%20Cell&volume=5&pages=461-478&publication_year=1973)
8. Foelix RF, Erb B, Michalik P (2010) Scopulate hairs in male *Liphistius* spiders: probable chemoreceptors. J Arachnol 38:599–603[CrossRef](https://doi.org/10.1636/B10-42.1)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Scopulate%20hairs%20in%20male%20Liphistius%20spiders%3A%20probable%20chemoreceptors&author=RF.%20Foelix&author=B.%20Erb&author=P.%20Michalik&journal=J%20Arachnol&volume=38&pages=599-603&publication_year=2010)
9. Green AJ (2001) Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? Ecology 82:1473–1483[CrossRef](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082%5B1473%3AMLRMOB%5D2.0.CO%3B2)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Mass%2Flength%20residuals%3A%20measures%20of%20body%20condition%20or%20generators%20of%20spurious%20results%3F&author=AJ.%20Green&journal=Ecology&volume=82&pages=1473-1483&publication_year=2001)
10. Grinsted L, Bilde T, D’Ettorre P (2011) Cuticular hydrocarbons as potential kin recognition cues in a subsocial spider. Behav Ecol 22:1187–1194[CrossRef](https://doi.org/10.1093/beheco/arr105)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Cuticular%20hydrocarbons%20as%20potential%20kin%20recognition%20cues%20in%20a%20subsocial%20spider&author=L.%20Grinsted&author=T.%20Bilde&author=P.%20D%E2%80%99Ettorre&journal=Behav%20Ecol&volume=22&pages=1187-1194&publication_year=2011)
11. Hénaut Y, Machkour-M’Rabet S (2005) Canibalismo y cleptobiosis en la tarantula *Brachypelma vagans*. Entomol Mex 4:30–32[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Canibalismo%20y%20cleptobiosis%20en%20la%20tarantula%20Brachypelma%20vagans%0A%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20&author=Y.%20H%C3%A9naut&author=S.%20Machkour-M%E2%80%99Rabet&journal=Entomol%20Mex&volume=4&pages=30-32&publication_year=2005)
12. Hodge MA, Stoffer-Isser A (1997) Conspecific and heterospecific attraction: a mechanism of web-site selection leading to aggregation formation by web-building spiders. Ethology 103:815–826[CrossRef](https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1997.tb00123.x)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Conspecific%20and%20heterospecific%20attraction%3A%20a%20mechanism%20of%20web-site%20selection%20leading%20to%20aggregation%20formation%20by%20web-building%20spiders&author=MA.%20Hodge&author=A.%20Stoffer-Isser&journal=Ethology&volume=103&pages=815-826&publication_year=1997)
13. Howard RW (1993) Cuticular hydrocarbons and chemical communication. In: Stanley-Samuelson DW, Nelson DR (eds) Insect lipids: chemistry, biochemistry and biology. University of Nebraska Press, Lincoln[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Cuticular%20hydrocarbons%20and%20chemical%20communication&author=RW.%20Howard&publication_year=1993)
14. Jakob EM, Marshall SD, Uetz GW (1996) Estimating fitness: comparison of body condition indices. Oikos 77:61–67[CrossRef](https://doi.org/10.2307/3545585)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Estimating%20fitness%3A%20comparison%20of%20body%20condition%20indices&author=EM.%20Jakob&author=SD.%20Marshall&author=GW.%20Uetz&journal=Oikos&volume=77&pages=61-67&publication_year=1996)
15. Johansson BG, Jones TM (2007) The role of chemical communication in mate choice. Biol Rev 82:265–289[PubMed](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=PubMed&dopt=Abstract&list_uids=17437561)[CrossRef](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00009.x)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=The%20role%20of%20chemical%20communication%20in%20mate%20choice&author=BG.%20Johansson&author=TM.%20Jones&journal=Biol%20Rev&volume=82&pages=265-289&publication_year=2007)
16. Krafft B (1971) Les interactions entre les individus chez *Agelena consociata* araignée sociale du Gabon. Arachn Congres Inter V: 159–164[Google Scholar](https://scholar.google.com/scholar?q=Krafft%20B%20%281971%29%20Les%20interactions%20entre%20les%20individus%20chez%20Agelena%20consociata%20araign%C3%A9e%20sociale%20du%20Gabon.%20Arachn%20Congres%20Inter%20V%3A%20159%E2%80%93164)
17. Kullmann EJ (1972) Evolution of social behaviour in spiders (Araneae; Eresidae and Theridiidae). Am Zool 12:419–426[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Evolution%20of%20social%20behaviour%20in%20spiders%20%28Araneae%3B%20Eresidae%20and%20Theridiidae%29&author=EJ.%20Kullmann&journal=Am%20Zool&volume=12&pages=419-426&publication_year=1972)
18. Liang D, Silverman J (2000) “You are what you eat”: diet modifies cuticular hydrocarbons and nestmate recognition in the Argentine ant, *Linepithema humile*. Naturwissenschaften 87:412–416[PubMed](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=PubMed&dopt=Abstract&list_uids=11091966)[CrossRef](https://doi.org/10.1007/s001140050752)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=%E2%80%9CYou%20are%20what%20you%20eat%E2%80%9D%3A%20diet%20modifies%20cuticular%20hydrocarbons%20and%20nestmate%20recognition%20in%20the%20Argentine%20ant%2C%20Linepithema%20humile%0A%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20&author=D.%20Liang&author=J.%20Silverman&journal=Naturwissenschaften&volume=87&pages=412-416&publication_year=2000)
19. Pasquet A, Trabalon M, Bagnères AG, Leborgne R (1997) Does group closure exist in the social spider *Anelosimus eximius*? Behavioural and chemical approaches. Insectes Soc 44:159–169[CrossRef](https://doi.org/10.1007/s000400050038)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Does%20group%20closure%20exist%20in%20the%20social%20spider%20Anelosimus%20eximius%3F%20Behavioural%20and%20chemical%20approaches&author=A.%20Pasquet&author=M.%20Trabalon&author=AG.%20Bagn%C3%A8res&author=R.%20Leborgne&journal=Insectes%20Soc&volume=44&pages=159-169&publication_year=1997)
20. Pollard SD, Macnab AM, Jackson RR (1987) Communication with chemicals: pheromones and spiders. In: Nentwig W (ed) Ecophysiology of spiders. Springer, Berlin[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Communication%20with%20chemicals%3A%20pheromones%20and%20spiders&author=SD.%20Pollard&author=AM.%20Macnab&author=RR.%20Jackson&publication_year=1987)
21. Pourié G, Trabalon M (1999a) Agonistic behaviour of female *Tegenaria atrica* in the presence of different aged spiderlings. Physiol Entomol 24:1–7[CrossRef](https://doi.org/10.1046/j.1365-3032.1999.00124.x)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Agonistic%20behaviour%20of%20female%20Tegenaria%20atrica%20in%20the%20presence%20of%20different%20aged%20spiderlings&author=G.%20Pouri%C3%A9&author=M.%20Trabalon&journal=Physiol%20Entomol&volume=24&pages=1-7&publication_year=1999)
22. Pourié G, Trabalon M (1999b) Relationships among food and contact signals in experimental group-living young of *Tegenaria atrica*. Arch Insect Biochem Physiol 42:188–197[PubMed](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=PubMed&dopt=Abstract&list_uids=10536047)[CrossRef](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6327(199911)42%3A3%3C188%3A%3AAID-ARCH3%3E3.0.CO%3B2-M)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Relationships%20among%20food%20and%20contact%20signals%20in%20experimental%20group-living%20young%20of%20Tegenaria%20atrica%0A%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20&author=G.%20Pouri%C3%A9&author=M.%20Trabalon&journal=Arch%20Insect%20Biochem%20Physiol&volume=42&pages=188-197&publication_year=1999)
23. Pourié G, Trabalon M (2001) Plasticity of agonistic behaviour in relation to diet and contact signals in experimentally group-living of *Tegenaria atrica*. Chemoecology 11:175–181[CrossRef](https://doi.org/10.1007/PL00001849)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Plasticity%20of%20agonistic%20behaviour%20in%20relation%20to%20diet%20and%20contact%20signals%20in%20experimentally%20group-living%20of%20Tegenaria%20atrica%0A%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20&author=G.%20Pouri%C3%A9&author=M.%20Trabalon&journal=Chemoecology&volume=11&pages=175-181&publication_year=2001)
24. Pourié G, Trabalon M (2003) The role of 20-hydroxyecdysone on the control of spider vitellogenesis. Gen Comp Endocrinol 131:250–257[PubMed](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=PubMed&dopt=Abstract&list_uids=12714006)[CrossRef](https://doi.org/10.1016/S0016-6480(03)00010-8)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=The%20role%20of%2020-hydroxyecdysone%20on%20the%20control%20of%20spider%20vitellogenesis&author=G.%20Pouri%C3%A9&author=M.%20Trabalon&journal=Gen%20Comp%20Endocrinol&volume=131&pages=250-257&publication_year=2003)
25. Pourié G, Ibarra F, Francke W, Trabalon M (2005) Fatty acids mediate aggressive behavior in the spider *Tegenaria atrica*. Chemoecology 15:161–166[CrossRef](https://doi.org/10.1007/s00049-005-0308-6)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Fatty%20acids%20mediate%20aggressive%20behavior%20in%20the%20spider%20Tegenaria%20atrica%0A%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20&author=G.%20Pouri%C3%A9&author=F.%20Ibarra&author=W.%20Francke&author=M.%20Trabalon&journal=Chemoecology&volume=15&pages=161-166&publication_year=2005)
26. Prouvost O, Keller JM, Trabalon M (1999a) Comportement sexuel et répartition des sensilles chez les mâles et femelles de *Tegenaria atrica* C. Koch (*Agelenidae*). Bull Acad Soc Lorraines Sci 38:6–14[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Comportement%20sexuel%20et%20r%C3%A9partition%20des%20sensilles%20chez%20les%20m%C3%A2les%20et%20femelles%20de%20Tegenaria%20atrica%20C.%20Koch%20%28Agelenidae%29&author=O.%20Prouvost&author=JM.%20Keller&author=M.%20Trabalon&journal=Bull%20Acad%20Soc%20Lorraines%20Sci&volume=38&pages=6-14&publication_year=1999)
27. Prouvost O, Trabalon M, Papke M, Schulz S (1999b) Contact sex signals on web and cuticle of *Tegenaria atrica* (Araneae, Agelenidae). Arch Insect Biochem Physiol 40:194–202[CrossRef](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6327(1999)40%3A4%3C194%3A%3AAID-ARCH4%3E3.0.CO%3B2-P)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Contact%20sex%20signals%20on%20web%20and%20cuticle%20of%20Tegenaria%20atrica%20%28Araneae%2C%20Agelenidae%29&author=O.%20Prouvost&author=M.%20Trabalon&author=M.%20Papke&author=S.%20Schulz&journal=Arch%20Insect%20Biochem%20Physiol&volume=40&pages=194-202&publication_year=1999)
28. Ruttan LM (1990) Experimental manipulations of dispersal in the subsocial spider, *Theridion pictum*. Behav Ecol Sociobiol 27:169–173[CrossRef](https://doi.org/10.1007/BF00180300)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Experimental%20manipulations%20of%20dispersal%20in%20the%20subsocial%20spider%2C%20Theridion%20pictum%0A%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20&author=LM.%20Ruttan&journal=Behav%20Ecol%20Sociobiol&volume=27&pages=169-173&publication_year=1990)
29. Schal C, Sevala VL, Young H, Bachmann JAS (1998) Synthesis and transport of hydrocarbons: cuticle and ovary as target tissues. Am Zool 38:382–393[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Synthesis%20and%20transport%20of%20hydrocarbons%3A%20cuticle%20and%20ovary%20as%20target%20tissues&author=C.%20Schal&author=VL.%20Sevala&author=H.%20Young&author=JAS.%20Bachmann&journal=Am%20Zool&volume=38&pages=382-393&publication_year=1998)
30. Schulz S (1997) The chemistry of spider toxins and spider silk. Angew Chem 36:314–326[CrossRef](https://doi.org/10.1002/anie.199703141)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=The%20chemistry%20of%20spider%20toxins%20and%20spider%20silk&author=S.%20Schulz&journal=Angew%20Chem&volume=36&pages=314-326&publication_year=1997)
31. Schulz S (2004) Semiochemistry of spiders. In CardÕ, RT, Miller JG (eds) Advances in Insect Chemical Ecology, Cambridge University Press, USA, 110–150[Google Scholar](https://scholar.google.com/scholar?q=Schulz%20S%20%282004%29%20Semiochemistry%20of%20spiders.%20In%20Card%C3%95%2C%20RT%2C%20Miller%20JG%20%28eds%29%20Advances%20in%20Insect%20Chemical%20Ecology%2C%20Cambridge%20University%20Press%2C%20USA%2C%20110%E2%80%93150)
32. Singer TL (1998) Roles of hydrocarbons in the recognition systems of insects. Am Zool 38:394–405[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Roles%20of%20hydrocarbons%20in%20the%20recognition%20systems%20of%20insects&author=TL.%20Singer&journal=Am%20Zool&volume=38&pages=394-405&publication_year=1998)
33. Stevenson RD, Woods WA (2006) Condition indices for conservation: new uses for evolving tools. Integr Comp Biol 46:1169–1190[PubMed](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=PubMed&dopt=Abstract&list_uids=21672816)[CrossRef](https://doi.org/10.1093/icb/icl052)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Condition%20indices%20for%20conservation%3A%20new%20uses%20for%20evolving%20tools&author=RD.%20Stevenson&author=WA.%20Woods&journal=Integr%20Comp%20Biol&volume=46&pages=1169-1190&publication_year=2006)
34. Tichy H, Gingl E, Ehn R, Papke M, Schulz S (2001) Female sex pheromone of a wandering spider (*Cupiennius salei*): identification and sensory reception. J Comp Physiol A 187:75–78[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Female%20sex%20pheromone%20of%20a%20wandering%20spider%20%28Cupiennius%20salei%29%3A%20identification%20and%20sensory%20reception&author=H.%20Tichy&author=E.%20Gingl&author=R.%20Ehn&author=M.%20Papke&author=S.%20Schulz&journal=J%20Comp%20Physiol%20A&volume=187&pages=75-78&publication_year=2001)
35. Trabalon M (2000) The forms of communication in spiders. Act Coll Insect Soc 13:1–11[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=The%20forms%20of%20communication%20in%20spiders&author=M.%20Trabalon&journal=Act%20Coll%20Insect%20Soc&volume=13&pages=1-11&publication_year=2000)
36. Trabalon M (2011) Agonistic interactions, cuticular and hemolymphatic lipid variations during the foraging period in spider females, *Brachypelma albopilosa*. J Insect Physiol 57:735–743[PubMed](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=PubMed&dopt=Abstract&list_uids=21338607)[CrossRef](https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.02.011)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Agonistic%20interactions%2C%20cuticular%20and%20hemolymphatic%20lipid%20variations%20during%20the%20foraging%20period%20in%20spider%20females%2C%20Brachypelma%20albopilosa%0A%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20&author=M.%20Trabalon&journal=J%20Insect%20Physiol&volume=57&pages=735-743&publication_year=2011)
37. Trabalon M, Assi-Bessekon D (2008) Effects of web chemical signatures on intraspecific recognition in a subsocial spider, *Coelotes terrestris* (Araneae). Anim Behav 76:1571–1578[CrossRef](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.07.015)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Effects%20of%20web%20chemical%20signatures%20on%20intraspecific%20recognition%20in%20a%20subsocial%20spider%2C%20Coelotes%20terrestris%20%28Araneae%29&author=M.%20Trabalon&author=D.%20Assi-Bessekon&journal=Anim%20Behav&volume=76&pages=1571-1578&publication_year=2008)
38. Trabalon M, Bautz AM, Morinière M, Porcheron P (1992) Ovarian development and correlated changes in hemolymphatic ecdysteroid levels in two spiders, *Coelotes terrestris* and *Tegenaria domestica* (*Araneae*, *Agelenidae*). Gen Comp Endocrinol 88:128–136[PubMed](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=PubMed&dopt=Abstract&list_uids=1426956)[CrossRef](https://doi.org/10.1016/0016-6480(92)90201-T)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Ovarian%20development%20and%20correlated%20changes%20in%20hemolymphatic%20ecdysteroid%20levels%20in%20two%20spiders%2C%20Coelotes%20terrestris%20and%20Tegenaria%20domestica%20%28Araneae%2C%20Agelenidae%29&author=M.%20Trabalon&author=AM.%20Bautz&author=M.%20Morini%C3%A8re&author=P.%20Porcheron&journal=Gen%20Comp%20Endocrinol&volume=88&pages=128-136&publication_year=1992)
39. Trabalon M, Bagnères AG, Hartmann N, Vallet AM (1996) Change 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[CrossRef](https://doi.org/10.1016/0965-1748(95)00065-8)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Change%20in%20cuticular%20compounds%20composition%20during%20the%20gregarious%20period%20and%20after%20dispersal%20of%20the%20young%20in%20Tegenaria%20atrica%20%28Araneae%2C%20Agelenidae%29&author=M.%20Trabalon&author=AG.%20Bagn%C3%A8res&author=N.%20Hartmann&author=AM.%20Vallet&journal=Insect%20Biochem%20Mol%20Biol&volume=26&pages=77-84&publication_year=1996)
40. Trabalon M, Bagnères AG, Roland C (1997) Contact sex signals in two sympatric spider species, *Tegenaria domestica* and *Tegenaria pagana*. J Chem Ecol 23:747–758[CrossRef](https://doi.org/10.1023/B%3AJOEC.0000006408.60663.db)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Contact%20sex%20signals%20in%20two%20sympatric%20spider%20species%2C%20Tegenaria%20domestica%20and%20Tegenaria%20pagana%0A%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20&author=M.%20Trabalon&author=AG.%20Bagn%C3%A8res&author=C.%20Roland&journal=J%20Chem%20Ecol&volume=23&pages=747-758&publication_year=1997)
41. Trabalon M, Pourié G, Hartmann N (1998) Relationships among cannibalism, contact signals, ovarian development and ecdysteroid levels in *Tegenaria atrica* (Araneae, Agelenidae). Insect Biochem Mol Biol 28:751–758[CrossRef](https://doi.org/10.1016/S0965-1748(98)00066-6)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Relationships%20among%20cannibalism%2C%20contact%20signals%2C%20ovarian%20development%20and%20ecdysteroid%20levels%20in%20Tegenaria%20atrica%20%28Araneae%2C%20Agelenidae%29&author=M.%20Trabalon&author=G.%20Pouri%C3%A9&author=N.%20Hartmann&journal=Insect%20Biochem%20Mol%20Biol&volume=28&pages=751-758&publication_year=1998)
42. Trabalon M, Niogret J, Legrand-Frossi C (2005) Effect of 20-hydroxyecdysone on cannibalism, sexual behavior, and contact sex pheromone in the solitary female spider, *Tegenaria atrica*. Gen Comp Endocrinol 144:60–66[PubMed](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=PubMed&dopt=Abstract&list_uids=15955534)[CrossRef](https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2005.04.011)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Effect%20of%2020-hydroxyecdysone%20on%20cannibalism%2C%20sexual%20behavior%2C%20and%20contact%20sex%20pheromone%20in%20the%20solitary%20female%20spider%2C%20Tegenaria%20atrica%0A%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20%20&author=M.%20Trabalon&author=J.%20Niogret&author=C.%20Legrand-Frossi&journal=Gen%20Comp%20Endocrinol&volume=144&pages=60-66&publication_year=2005)
43. Uetz GW, Roberts JA (2002) Multisensory cues and multimodal communication in spiders: insights from video/audio playback studies. Brain Behav Evol 9:222–230[CrossRef](https://doi.org/10.1159/000064909)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Multisensory%20cues%20and%20multimodal%20communication%20in%20spiders%3A%20insights%20from%20video%2Faudio%20playback%20studies&author=GW.%20Uetz&author=JA.%20Roberts&journal=Brain%20Behav%20Evol&volume=9&pages=222-230&publication_year=2002)
44. Uhl G (2013) Spider olfaction: attracting, detecting, luring and avoiding. In: Nentwig W (ed) Spider ecophysiology. Springer, Heidelberg (this volume)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Spider%20olfaction%3A%20attracting%2C%20detecting%2C%20luring%20and%20avoiding&author=G.%20Uhl&publication_year=2013)
45. Vallet AM, Marion-Poll F, Trabalon M (1998) Preliminary electrophysiological study of the contact chemoreceptors in a spider. CR Acad Sci Paris 321:463–469[CrossRef](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(98)80777-4)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Preliminary%20electrophysiological%20study%20of%20the%20contact%20chemoreceptors%20in%20a%20spider&author=AM.%20Vallet&author=F.%20Marion-Poll&author=M.%20Trabalon&journal=CR%20Acad%20Sci%20Paris&volume=321&pages=463-469&publication_year=1998)
46. Van Zweden JS, Dreier S, D’Ettorre P (2009) Disentangling environmental and heritable nestmate recognition cues in a carpenter ant. J Insect Physiol 55:158–163[PubMed](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=PubMed&dopt=Abstract&list_uids=19041322)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Disentangling%20environmental%20and%20heritable%20nestmate%20recognition%20cues%20in%20a%20carpenter%20ant&author=JS.%20Zweden&author=S.%20Dreier&author=P.%20D%E2%80%99Ettorre&journal=J%20Insect%20Physiol&volume=55&pages=158-163&publication_year=2009)
47. Wyatt TD (2003) Pheromones and animal behaviour: communication by smell and taste. Cambridge University Press, Cambridge[CrossRef](https://doi.org/10.1017/CBO9780511615061)[Google Scholar](http://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Pheromones%20and%20animal%20behaviour%3A%20communication%20by%20smell%20and%20taste&author=TD.%20Wyatt&publication_year=2003)

翻訳：野口大介