

## La reconnaissance coloniale des cocons chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Hyménoptères, Formicidae)

M. ISINGRINI

Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysiology, Faculté des Sciences, Parc de Grandmont, F 37200 Tours et Laboratoire d'Ethologie et de Sociobiologie, Université de Paris Nord, F 93400 Villetaneuse.

Soumis le : 1<sup>er</sup> mars 1987. Accepté le : 10 juin 1988.

### SUMMARY

Colonial recognition of cocoons in the *Cataglyphis cursor* (Hymedoptera, Formicidae).

Several studies have shown that adult social insects are able to distinguish between members of their own colony and conspecifics from foreign colonies. This ability appears to be important in the maintenance of the colony as a closed social unit. Furthermore, at least in *Cataglyphis cursor*, workers appear to be able to distinguish between larvae from their own colony and larvae from foreign colonies. The results of the present study showed that *Cataglyphis cursor* workers are also able to distinguish between homo and heterocolonial cocoons and preferentially direct behavior toward nestmate cocoons in choice situations. A similar result exists for pupae which have been removed from the cocoon.

Key-words: Cocoon. *Cataglyphis cursor*.

### RESUME

La reconnaissance coloniale des cocons chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Hyménoptères, Formicidae).

Un nombre important de travaux a montré que la discrimination entre individus appartenant à des colonies différentes, chez les insectes sociaux, était à la base du phénomène de fermeture des sociétés. Ainsi les ouvrières de *Cataglyphis cursor* reconnaissent leurs congénères adultes ou larves.

Le présent travail met en évidence l'existence d'une discrimination entre cocons homocoloniaux et cocons appartenant à

---

Demandes de tirés-à-part : ISINGRINI M., Laboratoire d'Ethologie et de Psychologie, Faculté des Sciences, Parc de Grandmont, 37200 Tours, France.

une colonie étrangère. Cette reconnaissance se traduit par le fait que les cocons homocoloniaux font l'objet de plus de soins dans une situation de choix. Des résultats semblables sont trouvés en ce qui concerne la reconnaissance coloniale des nymphes, lorsque l'on ôte artificiellement le cocon de soie qui les entoure.

Mots-Clés : Cocons. Fourmi *Cataglyphis cursor*.

## INTRODUCTION

La discrimination des congénères est un aspect fondamental de la cohésion au sein de la plupart des sociétés animales. Dans cette perspective, chez les insectes sociaux, l'étude du phénomène de reconnaissance coloniale a fait l'objet ces dernières années d'un nombre important de travaux. Les questions qu'ils soulèvent se trouvent au centre du problème concernant la mise en place et le maintien d'organisations sociales aussi complexes, que celles que l'on observe chez les insectes sociaux (Hölldobler et Michener, 1980).

On sait que chez la plupart des Hyménoptères sociaux les individus sont capables entre eux d'une reconnaissance basée sur une discrimination coloniale. Celle-ci transparaît particulièrement dans les relations entre adultes (voir revues de Wilson, 1971 ; Jaisson, 1985 ; Gadagkar, 1985 ; Isingrini et Lenoir, 1986 ; Lenoir et Provost, 1986).

Dans le domaine des relations parentales, à côté d'une discrimination basée sur des signaux propre à l'espèce (Plateau, 1960 ; Brian, 1975 ; Jaisson, 1975 ; Le Moli et Passetti, 1976), un nombre important de travaux a pu mettre en évidence l'existence d'un phénomène de reconnaissance coloniale du couvain, chez les fourmis (Robinson et Cherrett, 1974 ; Lenoir, 1981 ; Febway et coll., 1984 ; Hare et Alloway, 1987), chez les abeilles (Page et Erikson, 1984), chez les guêpes (Khlan et Gamboa, 1983).

Chez *Cataglyphis cursor* des recherches ont montré l'existence d'un phénomène de fermeture de société basé sur la reconnaissance coloniale entre individus adultes (Nowbahari et Lenoir, 1984).

Des données récentes recueillies sur la même espèce ont mis en évidence que les ouvrières étaient également capables de reconnaître les larves appartenant à leur colonie (Lenoir, 1984 ; Isingrini et al., 1985 ; Isingrini, 1987).

obser  
recor

l'obj  
l'éth  
Passé  
(Rose  
sur  
avons  
expér  
situa  
compc  
cocor.  
(Expé  
vers  
artif  
nymp

MATEF

médit  
et Mc  
un ni  
tuyau  
15 cm  
ci es  
fourn  
l'inf  
L'air  
plant  
lumiè  
du ni  
qui s

pièce  
tous  
labor  
sont  
dans  
compo  
vers  
durée

Les travaux présentés ici dans la continuité de ces observations, se situent dans un domaine proche, celui de la reconnaissance coloniale des cocons.

Le problème de la discrimination spécifique des cocons a fait l'objet de travaux qui ont fourni des indications importantes sur l'éthogénèse des comportements sociaux (Jaisson, 1975 ; Le Moli et Passetti, 1977) et dans le domaine de la biosystématique (Rosengren et Cherix, 1981). Par contre, il existe peu de données sur la discrimination coloniale des cocons et des nymphes. Nous avons donc tenté une approche de ce problème à travers deux expériences. La première (Expérience I), vise à comparer dans une situation de choix, la distribution de la fréquence des comportements de soins, fournis par des fourmis adultes à des cocons homocoloniaux et des cocons étrangers. La seconde (Expérience II) à partir d'un protocole semblable, est orientée vers la reconnaissance des nymphes qui ont été sorties artificiellement de leur cocon. En effet chez les Formicines, les nymphes sont très généralement entourées d'un cocon de soie.

## **MATERIEL ET METHODES**

### Récolte et conditions d'élevage

Les colonies utilisées ont été récoltées aux abords de la côte méditerranéenne, dans les régions de Banyuls, Argelès, Perpignan et Montpellier. Au laboratoire, chaque colonie est installée dans un nid comprenant une chambre d'habitation obscure, reliée par un tuyau de polyéthylène transparent à une aire de récolte (30 cm x 15 cm) où s'effectuent les apports d'eau et de nourriture. Celle-ci est constituée de miel, de grillons et de larves de ténébrions, fournis de manière homogène à toutes les colonies pour neutraliser l'influence éventuelle de la nourriture sur l'odeur coloniale. L'aire de récolte, ouverte, est exposée à une lampe "pousse-plantes" de 100 Watts, ayant un spectre proche de celui de la lumière solaire. Une certaine humidité est maintenue à l'intérieur du nid grâce à une éponge humectée située au contact d'un tamis qui se trouve au centre de la chambre d'habitation.

### Test utilisé et technique d'observation

L'ensemble des expériences effectuées s'est déroulé dans une pièce où la température moyenne est de 25°C. Toutes les fourmis et tous les cocons étaient issus de colonies en élevage au laboratoire depuis 2 ans et contenant une reine. Les observations sont effectuées après l'introduction des cocons ou des nymphes dans un nid d'observation, où se trouve un groupe de fourmis. Les comportements de léchages, de transports et les contacts dirigés vers les cocons et les nymphes ont été comptabilisés pendant une durée déterminée.

L'observation a été réalisée à l'aide d'une loupe sous éclairage d'une lampe. Cette technique a révélé qu'il était possible de prendre en compte en continu, sur un groupe restreint d'adultes, la totalité des comportements exprimés.

#### Technique de marquage du couvain

S'agissant d'expériences de choix, où des groupes de fourmis sont observés en présence de deux catégories de couvain d'origines coloniales différentes, la mise en place d'une technique permettant de distinguer les animaux s'est révélée nécessaire. Le marquage a été réalisé à l'aide d'une tâche de couleur rouge ou bleue selon la colonie d'appartenance, déposée avec de la peinture à l'eau, à même la cuticule. A l'aide d'expériences contrôles, nous avons pu établir que la couleur n'influçait pas le choix des animaux.

#### Comportements observés

##### \* Les léchages

Généralement les fourmis lèchent fréquemment la surface du corps et la tête des larves. Nous avons pu observer qu'elles dirigeaient le même comportement envers des nymphes extraites artificiellement de leur cocon. Les fourmis ne prodiguent pas (ou très rarement) de léchages aux cocons. Ce type de comportement n'est donc pas approprié pour mettre en évidence des différences dans la reconnaissance des cocons homocoloniaux et des cocons étrangers (cf. résultats).

Les léchages peuvent être plus ou moins longs, de moins d'une seconde à plus de 40 secondes, généralement leur durée est de 5 à 10 secondes.

Nous avons comptabilisé comme unité de comportement, les léchages dont la durée était au moins égale à une seconde, des expériences préliminaires ayant montré que ce critère était suffisant pour mettre en évidence les différences d'attractivité indépendamment de la durée.

##### \* Les transports

Ce comportement est exprimé aussi bien en présence des cocons que des nymphes. La séquence comportementale se présente de la façon suivante : la fourmi saisit le cocon ou la nymphe avec ses mandibules avant de procéder à un déplacement. Parfois le cocon ou la larve n'est pas déplacé. Nous avons comptabilisé comme transport toute prise dans les mandibules, suivi du soulèvement de l'animal.

##### \* Les contacts

Ce comportement apparaît également en présence des cocons et des nymphes. Il ne s'agit pas d'un comportement de soin, néanmoins il semble révéler l'attraction particulière des adultes pour le couvain. Il se présente sous la forme suivante, la fourmi s'approche du cocon ou de la nymphe, puis demeure immobile près de

lui ou  
(antennes,  
comportement  
avons com  
5 secondes

#### Protoc

##### \* Exp

Dans  
prélevées  
10 indivi  
installé  
soumis à  
de 4 cocor.

##### \* Exp

Dans  
repos, les  
d'une duré  
et 4 nymph  
soigner c  
précédente  
déchirant

#### RESULTATS

##### \* Exp

TABLEAU I  
contacts e.  
standard p  
Test de Wil

TABLE I: D  
cocoon ca:  
10 minutes  
\*\*\* = P < .

#### Comportement

##### Léchages

##### Transport

##### Contacts immobilit

lui ou sur lui en maintenant une partie de son organisme (antennes, pattes, abdomen) en contact avec lui. La durée de ce comportement varie de quelques secondes à plus d'une minute. Nous avons comptabilisé cette unité lorsqu'elle dépassait au moins 5 secondes.

#### Protocole expérimental

##### \* Expérience I

Dans un premier temps, à partir de fourmis adultes soigneuses prélevées dans 4 colonies, 11 groupes, composés chacun de 10 individus homocoloniaux ont été réalisés. Chaque groupe fut installé dans un nid expérimental à l'intérieur duquel il fut soumis à un test de choix d'une durée de 10 minutes, en présence de 4 cocons homocoloniaux et 4 cocons étrangers de la même espèce.

##### \* Expérience II

Dans un deuxième temps, après avoir été laissé une heure au repos, les onze groupes furent soumis à un deuxième test de choix d'une durée de 10 minutes en présence de 4 nymphes homocoloniales et 4 nymphes étrangères, de la même espèce. Chaque groupe reçut à soigner des nymphes provenant des cocons de l'expérience précédente. Les nymphes furent extraites artificiellement en déchirant la soie de leur cocon.

#### RESULTATS

##### \* Expérience I

TABLEAU I : Distribution des comportements de soins et des contacts en fonction de la catégorie de cocons. Moyenne et erreur standard pour 10 fourmis pendant 10 minutes) - (Expérience I) t : Test de Wilcoxon pour groupes appariés ; \*\*\* =  $P < .01$ .

TABLE I: Distribution of care and contact behaviour in relation to cocoon category. (Mean and standard error for 10 ants over 10 minutes (experiment I). t: Wilcoxon test for paired data; \*\*\* =  $P < .01$ .

Comportements	Cocons		t
	Homocoloniaux	Etrangers	
Léchages	0,90 ± 0,47	0,36 ± 0,24	Impossible
Transports	11,45 ± 1,72	6,63 ± 1,40	***
Contact (avec immobilité)	5,63 ± 1,44	2,09 ± 0,61	***

Les résultats obtenus, indiqués au Tableau 1, montrent que les fourmis transportent plus souvent, de façon significative, les cocons appartenant à leur colonie. On observe également une fréquence plus importante, significative, de comportements de contacts (immobilité en contact avec le cocon) orientés vers les cocons homocoloniaux.

Les comportements de léchages dirigés vers les cocons étant pratiquement inexistant il s'est révélé impossible d'évaluer l'importance de la différence observée.

Sur la figure 1, regroupant la totalité des comportements, on peut constater que 66,5 % des soins sont orientés vers les cocons homocoloniaux.

Ces observations démontrent donc l'existence d'un phénomène de reconnaissance coloniale des cocons chez la fourmi *Cataglyphis cursor*.

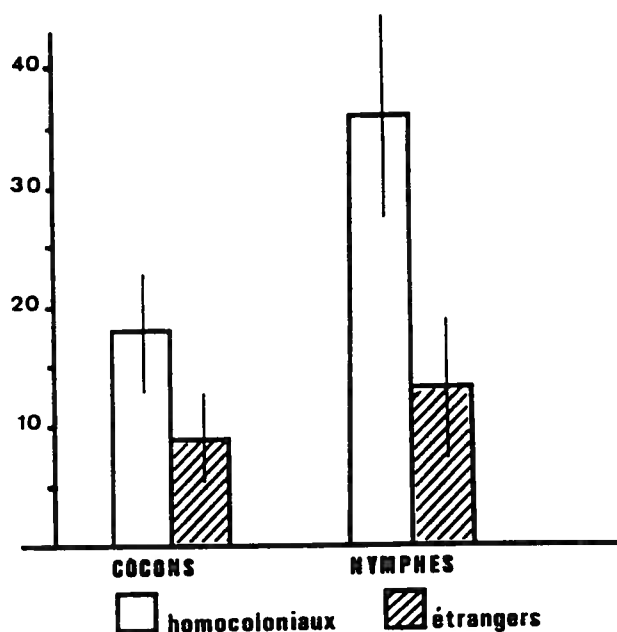


FIGURE 1 : Sommes des comportements de soins (léchages, transports) et des contacts en fonction de la catégorie de cocons et de nymphes, pour les expériences I et II. (Moyennes et intervalles de confiance pour 10 fourmis pendant 10 minutes).

FIGURE 1: Sums of care (licking, transport) and contact behaviour in relation to category of cocoon and of nymphs, in experiments I and II. (Means and confidence intervals for 10 ants over 10 minutes).

\* Expérience II

Le Tableau II montre que les fourmis orientent plus souvent, de façon significative, leurs comportements vers les nymphes homocoloniales.

Cette observation est valable pour les trois comportements observés : léchages, transports et contacts.

TABLEAU n°II : Distribution des comportements de soins et des contacts en fonction de la catégorie de nymphes (Moyenne et erreur standard pour 10 fourmis pendant 10 minutes). t : test de Wilcoxon pour groupes appariés ; \*\*\* = P < .01.

TABLE II: Distribution of care and contact behaviour in relation to nymph category (mean and standard error for 10 ants over 10 minutes). t: Wilcoxon test for paired data; \*\*\* = P < .01.

Comportements	Nymphes		t
	Homocoloniales	Etrangères	
Léchages	17,36 ± 2,75	5,90 ± 1,12	***
Transports	12,01 ± 1,73	6,81 ± 1,78	***
Contacts	5,36 ± 1,24	1,18 ± 0,37	***

Ici encore, on peut voir à la figure 1, que 71,50 % des comportements sont dirigés vers les nymphes homocoloniales. On peut donc avancer qu'il existe chez *Cataglyphis cursor* une reconnaissance coloniale des nymphes.

DISCUSSION

Les résultats observés ont confirmé l'existence chez la fourmi *Cataglyphis cursor* d'un phénomène de reconnaissance coloniale des cocons.

Ces observations vont dans le sens de celles déjà réalisées chez la même espèce (Lenoir, 1984 ; Isingrini, Lenoir et Jaisson, 1985) en ce qui concerne la discrimination des larves.

De façon plus générale, elles s'accordent également avec des travaux effectués chez d'autres espèces d'Hyménoptères sociaux à

propos de la reconnaissance coloniale des larves (voir revue de Isingrini et Lenoir, 1986), des cocons (Lenoir, 1981 chez *Lasius niger*) et des nymphes (Robinson et Cherrett, 1974 chez *Atta cephalotes* ; Meudec, 1978 chez *Tapinoma erraticum*).

Les différentes études réalisées sur la discrimination coloniale du couvain chez la fourmi *Cataglyphis cursor*, montrent que durant son ontogenèse, au moins pour la période qui va de la vie larvaire à la vie adulte, l'individu est porteur de signaux spécifiques à la colonie.

On sait à l'heure actuelle que chez les hyménoptères sociaux, les signaux impliqués dans la reconnaissance interindividuelle sont de nature chimique. Néanmoins, la question de leur origine reste posée. Carlin et Hölldobler (1986) soulignent que les substances chimiques utilisées pour la discrimination coloniale peuvent avoir quatre sources. Il peut s'agir :

- 1) de substances provenant de l'environnement,
- 2) de phéromones produites par les individus eux-mêmes,
- 3) de substances variées produites par chaque individu et distribuées à tous les membres de la colonie pour constituer un "mélange" caractéristique de celle-ci (modèle de la Gestalt),
- 4) de substances produites par la reine et distribuées aux ouvrières.

Chez *Pseudomyrmex*, Mintzer (1982) a pu déterminer que dans cette espèce ni la reine, ni les substances environnementales n'étaient à l'origine de l'odeur coloniale. Cependant, récemment Carlin et Hölldobler (1986) et Provost (1986) ont montré que les substances provenant de la reine seraient prépondérantes dans le déterminisme de la reconnaissance coloniale, chez des fourmis du genre *Leptothorax* et *Camponotus*.

Les observations que nous avons faites chez *Cataglyphis cursor* nous fournissent quelques indications à propos de ce problème.

D'une part, il est apparu que la reconnaissance coloniale du couvain persiste sur deux années dans les colonies en élevage du laboratoire, bien que la nourriture soit identique pour toutes les colonies. Cet élément nous amène à penser que les substances d'origine environnementale ne semblent pas détenir un rôle prépondérant dans le processus de discrimination coloniale chez cette espèce.



D'autre part, le fait d'avoir observé qu'à l'instar des cocons, les nymphes homocoloniales sont également reconnues par les adultes, laisse supposer qu'elles sont porteuses de substances coloniales qui, selon le modèle avancé par Jaisson (1980) à propos de l'odeur de l'espèce, seraient produites par la nymphe elle-même et diffuseraient à travers le réseau de soie du cocon.

Ces observations ne permettent pas cependant d'écarter pleinement l'hypothèse selon laquelle la reine serait à l'origine des substances coloniales. Cette question pourrait faire l'objet d'un travail ultérieur.

Par ailleurs, il paraît important de souligner que les résultats observés ici, semblent montrer que l'odeur coloniale constitue un élément d'information dont le rôle serait d'augmenter, voire d'optimiser, la fréquence des comportements de soins. Comme le soulignent Hölldobler et Michener (1980) la fonction principale de la reconnaissance coloniale serait de jouer un rôle prépondérant dans l'organisation et le maintien de l'intégrité sociale.

Néanmoins, l'odeur coloniale ne paraît pas constituer chez le couvain, le seul élément déclencheur des comportements de soins. En effet, nous avons pu constater que le couvain étranger de la même espèce est toujours accepté et soigné même si cela est réalisé dans une moindre mesure.

Ces observations semblent rejoindre celles de Glancey et al. (1970) chez *Solenopsis saevissima* et Brian (1975) chez *Myrmica rubra* qui ont montré l'existence de substances sécrétées par le couvain et qui joueraient un rôle attractif pour les ouvrières.

Des travaux sur les fourmis (Bigley et Vinson, 1975) et d'autres plus récents sur les abeilles et les frelons (Koeniger, 1984) ont permis de préciser que le stimulus déclencheur du comportement de soins aux larves et aux pupes est une substance chimique particulière. Koeniger et Weith (1983) ont identifié cette substance chez les frelons, il s'agit du (Z)-9-pentacosène, un hydrocarbure aliphatique, chez les nymphes d'abeille d'un glycéryl-dioléate-palmitate, substance très voisine de la trioléine qui a été identifiée chez la fourmi *Solenopsis* (Bigley et Vinson, 1975). Il semblerait donc que les substances responsables des comportements de soins soient identiques pour le

couvain d'une espèce donnée, ce qui expliquerait le fait qu'il soit généralement adopté dans les cas de transfert intercoloniaux au sein de la même espèce.

Néanmoins, les résultats des recherches menées sur la reconnaissance coloniale du couvain suggèrent que les substances coloniales sont présentes elles aussi chez le couvain. Elles seraient cependant à rechercher du côté des hydrocarbures cuticulaires (Howse, 1975 ; Howard et Blomquist, 1982).

Jaisson (1985) propose d'expliquer l'absence d'agressivité envers le couvain étranger par le fait que les substances attractives spécifiques seraient en quantité plus importante que les substances de reconnaissance coloniale, alors que chez des adultes on observerait le phénomène inverse avec une primauté des substances caractérisant la colonie.

Une autre hypothèse explicative pourrait être que le couvain émet une substance inhibitrice du comportement agonistique de l'adulte.

Ce dernier point de vue s'accorderait plus facilement avec le fait qu'il est possible de réaliser des colonies hétérosécifiques en faisant accepter par des ouvrières d'une espèce donnée, du couvain d'espèces différentes.

#### REFERENCES

- BIGLEY, W.S., VINSON, S.B., 1975. Caractérisation of a brood pheromone isolated from sexual brood of the imported fire ant *Solenopsis invicta*. Ann. Entomol. Soc. Am., 68, 301-304.
- BRIAN, M.V., 1975. Larval recognition by workers of the ant *Myrmica*. Anim. Behav., 23, 745-756.
- CARLIN, N.F., HÖLDOBLER, B., 1986. The skin recognition system of carpenter ants (*Camponotus* spp.). Behav. Ecol. Sociobiol., 19, 123-124.
- FEBWAY, G., MALLET, F., KERMARREC, A., 1984. Attractivité du couvain et comportement des ouvrières de la fourmi Attine *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hym. Formicidae). Actes Coll. Insect. Soc., 1, 79-86.
- GADAGKAR, R., 1985. Kin recognition in social insects and other animals. A review of recent findings and a consideration of their relevance for the theory of kin selection. Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.), 94, 587-621.
- GLANCEY, B.M., STRINGER, C.E., CRAIG, C.H., BISHOP, P.M., MARTIN, B.B., 1970. Pheromone may induce brood tending in the fire ant, *Solenopsis saevissima*. Nature, 226, 863-864.
- HARE, J.F., ALLOWAY, T.M., 1987. Early learning and brood discrimination in Leptothoracine ants (Hymenoptera: Formicidae). Anim. Behav., 35, 1720-1724.

HÖLLDC  
a  
e  
HOWARI  
t  
l  
HOWSE,  
i  
c  
e  
ISINGE  
l  
ISINGE  
e  
c  
ISINGE  
-  
JAISSO  
c  
JAISSO  
s  
JAISSO  
F  
c  
KHLAN  
l  
KOENIG  
l  
KOENIG  
l  
LE MO  
-  
LENOI  
-  
LENOI  
-  
LENOI  
-  
MEUDE  
-  
MINTZ  
-  
NOWBA  
-  
PAGE,

- HÖLDOBLER, B., MICHENER, C.D., 1980. Mechanism of identification and discrimination in social Hymenoptera. In: "Evolution of social behavior", H. Markl, Ed. Verlag Chemie GmbH, 35-58.
- HOWARD, R.W., BLOMQUIST, G.J., 1982. Chemical ecology and biochemistry of insect hydrocarbons. *Ann. Rev. Entomol.*, 27, 149-172.
- HOWSE, P.E., 1975. Chemical defenses of ants, termites and other insects: some outstanding questions. In: "Pheromones and defensive secretions in social insects". Noirot C., Howse P.E. and Le Masne G. Eds, Univ. Dijon, 23-40.
- ISINGRINI, M., 1987. La reconnaissance coloniale des larves chez la fourmi *Cataglyphis cursor*. *Insect. Soc.* 34, 1, 20-27.
- ISINGRINI, M., LENOIR, A., JAISSON, P., 1985. Preimaginal learning as a basis of colony-brood recognition in the ant *Cataglyphis cursor*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 82, 8545-8547.
- ISINGRINI, M., LENOIR, A., 1986. La reconnaissance coloniale chez les Hyménoptères sociaux. *Ann. Biol.*, 25, 219-254.
- JAISSON, P., 1975. L'imprégnation dans l'ontogénèse des comportements de soins aux cocons chez la jeune fourmi rousse (*Formica polyctena* Först). *Behaviour*, 52, 1-37.
- JAISSON, P., 1980. La relation parentale chez les Hyménoptères sociaux. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 20, 3B, 771-778.
- JAISSON, P., 1985. Social behaviour. In: "Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology" Eds Kerkut G.A. and Gilbert L.I., Pergamon Press, London, 9, 673-694.
- KHLAN, J.E., GAMBOA, G.J., 1983. Social wasps: discrimination between kin and non kin brood. *Science*, 221, 482-484.
- KOENIGER, N., 1984. Brood care and recognition of pupae in the honey bee (*Apis mellifera*) and the hornet (*Vespa crabro*). In: "insect communication", Roy. Entomol. Soc. London., 267-282.
- KOENIGER, N., VEITH, H.J., 1983. Glyceryl-1, 2-dioleate 3-palmitate, a brood pheromone of the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Experientia*, 39, 1051-1052.
- LE MOLI, F., PASSETTI, M., 1977. The effect of early learning on recognition acceptance and care of cocoons in the ant *Formica rufa* L.. *Atti. Soc. Ital. Sci. Nat. Museo Civ. Stor. Nat. Milano*, 118, 49-64.
- LENOIR, A., 1981. Brood retrieving in the ant *Lasius niger* L.. *Sociobiology*, 6, 153-178.
- LENOIR, A., 1984. Brood-colony recognition in *Cataglyphis* worker ants (*Hymenoptera, Formicidae*). *Anim. Behav.*, 32, 942-944.
- LENOIR, A., PROVOST, E., 1986. La fermeture des sociétés d'insectes. *Bull. SFECA.*, 1, 293-296.
- MEUDEC, M., 1978. Response to and transport of brood by workers of *Tapinoma erraticum* (*Formicidae, Dolichoderinae*) during nest distances. *Behavioural Processes*, 3, 199-209.
- MINTZER, A., 1982. Nestmate recognition and incompatibility between colonies of the acacia-ant *Pseudomyrmex ferruginea*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 10, 165-168.
- NOWBAHARI, M., LENOIR, A., 1984. La fermeture des sociétés de la fourmi *Cataglyphis cursor*, relation avec la distance géographique. In: "Processus d'Acquisition précoce, Les Communications", A. de Haro et X. Espadaler Eds., Univ. Autònoma Barcelona et SFECA, 457-461.
- PAGE, R.E., ERIKSON, E.H., 1984. Selective rearing of queens by workers honeybees: kin or nestmate recognition. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 77, 578-580.

- PLATEAUX, L., 1960. Adoptions expérimentales de larves entre des fourmis de genres différents : *Leptothorax nylanderi* Förster et *Solenopsis fugax* Latreille. *Insectes Sociaux*, 7, 163-170.
- PROVOST, E., 1986. Etude de la fermeture de la société chez les fourmis. Analyse des interactions entre ouvrières de sociétés différentes lors de rencontres expérimentales chez les fourmis du genre *Leptothorax* et chez les *Camponotus lateralis*. *Insect. soc.*, 32, 445-462.
- ROBINSON, S.W., CHERRETT, J.M., 1974. Laboratory investigations to evaluate the possible use of brood pheromones of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae, Attini) as a component in an attractive bait. *Bull. Ent. Res.*, 63, 519-524.
- ROSENGREN, R., CHERIX, D., 1981. The pupae carrying test as a taxonomic tool in the *Formica rufa* group. In: "Biosystematics of Social Insects", P.E. Howse and J.L. Clément eds, Academic Press, 263-281.
- WALSH, J.P., TSCHINKEL, W.R., 1974. Brood recognition by contact pheromone in the red imported fire ants, *Solenopsis invicta*. *Anim. Behav.*, 22, 695-704.
- WILSON, E.O., 1971. *The insects societies*. Belknap Press Harvard, Cambridge, 548 p.



f  
 C  
 C  
 J  
 a  
 C  
 S  
 C  
 a  
 r  
 r  
 -  
 C  
 S  
 C  
 C  
 r  
 u  
 t  
 S  
 C  
 F  
 C  
 F  
 C  
 t  
 t  
 K  
 C

Re  
 La