

**PLASTICITÉ DU PROFIL CUTICULAIRE SPÉCIFIQUE DES
HYDROCARBURES CHEZ LES FOURMIS : FACTEURS PHYSIOLOGIQUES
ET ENVIRONNEMENTAUX**

**E. PROVOST, A. BONAVIDA-COUGOURDAN, G. RIVIÈRE
ET A.G. BAGNERES**

*Laboratoire de Neurobiologie. Equipe Communication Chimique. C.N.R.S.,
31 chemin Joseph Aiguier, 13402 Marseille Cedex 20*

Résumé : Les travaux les plus récents montrent que le profil des hydrocarbures cuticulaires des Fourmis n'est pas fixé une fois pour toute. Il se modifie non seulement quand l'individu passe d'un stade de développement à un autre, mais aussi en fonction de l'état physiologique des individus. C'est ainsi que chez *C. vagus*, les récolteuses présentent un profil cuticulaire différent de celui des nourrices par la proportion de certains des hydrocarbures. L'âge des individus, probablement lié à un état physiologique différent, apparaît comme un paramètre de variation important. La reine, selon qu'elle est en période d'activité ovarienne ou qu'elle entre en hivernage, ne présente pas le même spectre d'hydrocarbures cuticulaires.

Les proportions de certains hydrocarbures de la mixture cuticulaire varient en fonction de l'environnement social. Par exemple, chez *Leptothorax lichtensteini*, elle varie en fonction de la composition de la société, qui subit d'importants changements au cours d'une saison d'activité. Les larves de *C. vagus*, lorsqu'elles sont adoptées par des ouvrières d'une colonie étrangère, présentent un spectre d'hydrocarbures qui se rapproche de celui des larves de la colonie adoptive. Le modèle des colonies mixtes naturelles de *Polyergus* et de *Formica* apporte des résultats nouveaux par rapport aux colonies mixtes artificielles quant à la régulation des hydrocarbures cuticulaires. Il n'y a pas ici formation d'un spectre intermédiaire entre les 2 espèces mais ajustement des produits communs aux 2 espèces.

Les conséquences de cette plasticité du profil cuticulaire sont discutées dans le cadre des mécanismes de reconnaissance entre membres d'une société de fourmis.

Mots-clés : Plasticité, hydrocarbures cuticulaires, état physiologique, environnement social, Fourmis

Abstract : **Plasticity of specific cuticular hydrocarbons profile in ants : physiological and environmental factors.** Recent studies have shown that Ants' cuticular hydrocarbon profiles are not determined once and for all. They tend to change not only as an individual goes through the various stages of development, but also depending on that individual's physiological state. In *C. vagus*, for example, the cuticular profile of the foragers and that of the brood-tenders differ in the proportions of some of the components. An individual's age, which probably corresponds to a particular physiological state, was found to be an important factor on which the hydrocarbon profile depends. In this species, the queen's cuticular hydrocarbon spectrum varies depending on whether she is undergoing a period of ovarian activity or beginning to hibernate.

The proportions of some of the hydrocarbons in the cuticular mixture also depend on the social environment. In *Leptothorax lichtensteini*, for example, the cuticular mixture varies with the composition of the colony, which changes considerably in the course of the seasonal cycle. When *C. vagus* larvae are adopted by workers from an alien colony, their hydrocarbon

spectrum tends to resemble that of this colony 's own larvae. Naturally mixed *Polyergus* and *Formica* colonies have provided some further information about the regulation of the cuticular hydrocarbons, in addition to what was previous known from studies on artificially mixed colonies. Instead of producing an intermediate spectrum, the naturally mixed colonies re-adjusted the proportions of those substances which were common to both species.

The possible significance of the plasticity of the cuticular hydrocarbon profile is discussed from the point of view of the recognition mechanisms at work among the members of an ant colony.

Key words : Plasticity, cuticular hydrocarbons, physiological state, social environment, Ants.

INTRODUCTION

Chez les Insectes, les hydrocarbures, constituants de l'épicuticule, seraient produits soit au niveau des cellules épidermiques, soit à un niveau plus profond, par les oenocytes, cellules du corps gras. On sait le rôle important qu'ils jouent non seulement dans la vie de l'individu (rôle de barrière physico-chimique contre la pénétration des produits toxiques et des micro-organismes, rôle antifongique...), mais aussi lors des interactions entre individus. En effet, il a été montré, en particulier chez les Fourmis, que les hydrocarbures cuticulaires interviennent de façon prépondérante dans les processus de reconnaissance entre membres de la société, et dans la discrimination entre individus appartenant à des colonies différentes. Par exemple, Bonavita-Cougourdan *et al.* (1987) ont montré que chez *C.vagus*, ce sont les proportions de certains hydrocarbures minoritaires, essentiellement des diméthylalcanes, qui constituent la signature coloniale. Celle-ci est partagée par tous les membres de la colonie ; elle est différente d'une colonie à une autre.

Les travaux récents montrent que le spectre d'hydrocarbures cuticulaires peut changer non seulement avec l'âge des individus adultes, comme Fielde (1905) l'avait pressenti, mais aussi avec le stade de développement. Nos recherches ont porté sur d'éventuelles modifications qualitatives et quantitatives des hydrocarbures en fonction de l'état physiologique des individus. Le profil des hydrocarbures cuticulaires peut également être modifié sous l'influence de l'environnement social (Bonavita *et al.*, 1989 ; Provost *et al.*, 1993).

Le but du présent travail est de rechercher, chez quelques espèces de fourmis, comment ces divers paramètres (stade de développement, âge, état physiologique, environnement social) agissent sur la signature chimique des individus

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Seront indiqués ici les travaux relatifs aux 2 espèces de Fourmis *Camponotus vagus* et *Leptothorax lichtensteini*, et à l'espèce "esclavagiste" *Polyergus rufescens* vivant en colonie mixte avec *Formica rufibarbis* ou *F. cunicularia*. Les fourmis sont récoltées dans la région de Marseille (*C. vagus*, *L. lichtensteini*, *P. rufescens* vivant avec *F. rufibarbis*) ou à St Martin d'Entraunes (Alpes- Maritimes, *P. rufescens* vivant avec *F. cunicularia*).

Les méthodes sont celles de l'Ethologie expérimentale (modification de l'environnement social par adoptions croisées de larves par des ouvrières de colonies différentes, par orphelinage de colonies, par permutation de l'espèce esclave dans les colonies de *Polyergus*), menées en parallèle avec une analyse chimique des hydrocarbures par chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse (GC/MS). Les données sont traitées statistiquement par des analyses multivariées (analyse factorielle des correspondances, analyse en composantes principales).

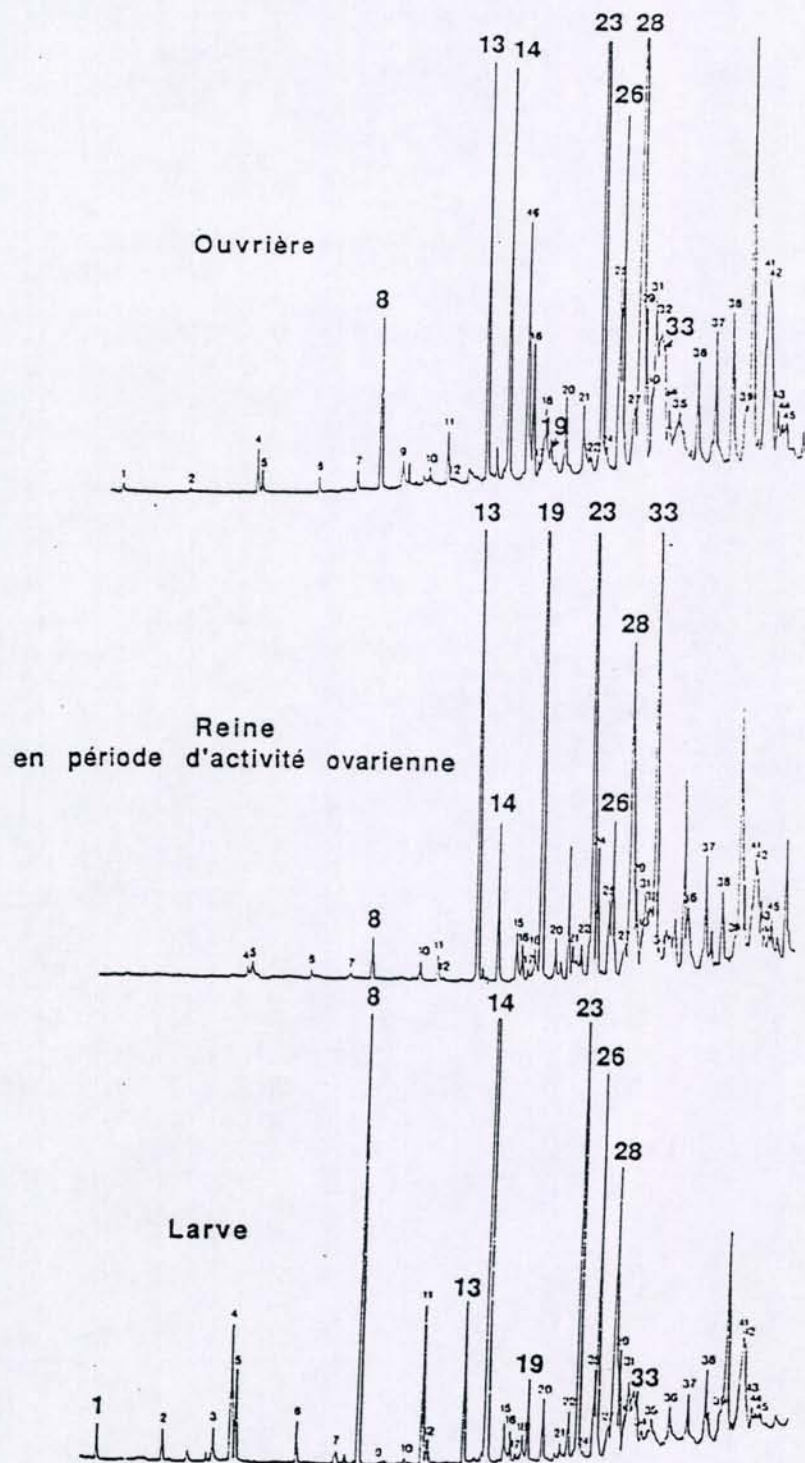


Figure 1 : Profils des hydrocarbures cuticulaires de 3 catégories d'individus de la société de *C. vagus* : ouvrières, reine en période d'activité ovarienne et larves. Les 3 types de profil sont caractérisés par des pics majoritaires différents, quelle que soit la société considérée.

Figure 1 : Cuticular hydrocarbon profiles of 3 categories of individuals in a *C. vagus* colony : workers, the queen during a period of ovarian activity, and larvae. The profiles of the 3 types all have different main peaks, whatever the colony we consider.

RÉSULTATS

Au sein d'une colonie de *C. vagus*, les différentes catégories d'individus présentent des spectres cuticulaires qui diffèrent par la proportion des produits majoritaires (les produits sont les mêmes). On distingue ainsi 3 principaux types de spectres (Fig. 1) : celui des ouvrières et des sexués ailés mâles et femelles, celui de la reine en période d'activité ovarienne, celui des larves.

Les hydrocarbures qui interviennent dans cette différenciation sont pour l'essentiel des *n*-alcane et des monométhylalcanes. Le spectre des ouvrières est caractérisé par les 2 pics majoritaires 23 (4-meC₃₀) et 28 (mélange de 15-,13-,11-meC₃₁) entourant un double pic 25-26. Des hydrocarbures d'importance quantitative moindre permettent de distinguer les ouvrières des sexués et les sexués selon leur sexe. Le spectre des reines en période d'activité ovarienne est caractérisé par les pics majoritaires 13 (4-meC₂₈), 19 (nC₃₀), 23 (4-meC₃₀), et 33 (x, y dimeC₃₁). Celui des larves par les pics majoritaires 8 (nC₂₇), 14 (nC₂₉), et 23 (4-meC₃₀) (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1990 ; Bonavita-Cougourdan et Clément, 1994).

1. Variations du profil des hydrocarbures cuticulaires liées à des facteurs physiologiques.

a) Le spectre de l'ouvrière change au cours de sa vie comme les fonctions qu'elle exerce au sein de la société : l'ouvrière récolteuse de *C. vagus* a un spectre différent de celui de l'ouvrière nourrice (Bonavita- Cougourdan *et al.*, 1993).

L'analyse en composantes principales réalisée à partir de 5 groupes de récolteuses et de 5 groupes de nourrices et prenant en compte uniquement les diméthylalcanes, sépare les nourrices des récolteuses le long de l'axe 2 (l'axe 1 sépare les têtes et les thorax des ouvrières). Les résultats sont identiques, que l'on prenne en compte l'ensemble des hydrocarbures du spectre ou seulement l'une des familles chimiques : *n*-alcane, monométhylalcanes ou diméthylalcanes. Les produits majoritaires sont les mêmes, mais la proportion de nombreux autres changent.

b) Chez la reine, les variations du spectre cuticulaire au cours de l'année sont de forte amplitude : elles portent sur les pics majeurs, contrairement aux variations du spectre cuticulaire des ouvrières. A l'automne, à l'entrée de la période d'hivernage, le profil de la reine se rapproche de celui des ouvrières et des sexués ailés par la nature des produits majoritaires : le 4 meC₃₀ (pic 23) reste majoritaire, mais les autres produits qui étaient majoritaires quand la reine pondait cessent de l'être, au profit du mélange 15-,13-,11-meC₃₁ (pic 28), majoritaire chez les ouvrières et les sexués ailés (cf Fig. 1). Le spectre que présente alors la reine est très voisin de celui qu'elle présentait avant d'être fécondée et de fonder sa société (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1990 ; Bonavita-Cougourdan et Clément, 1994).

Ces caractéristiques physiologiques qui déterminent les variations du spectre cuticulaire des individus sont elles-mêmes dépendantes de l'environnement et plus particulièrement de l'environnement social.

2. Les facteurs de l'environnement social peuvent agir sur le profil des hydrocarbures cuticulaires des fourmis tant au stade adulte que larvaire.

a) Chez *Leptothorax lichtensteini*, pendant les 4 mois d'activité de la colonie, nous avons mis en évidence, par dosage à intervalles réguliers des hydrocarbures cuticulaires des récolteuses, une modification au cours du temps des proportions de certains d'entre eux (Provost, 1993). L'analyse en composantes principales (Fig.2) montre que ces modifications se produisent de manière synchrone et dans le même sens, pour tous les individus de la société testés à un instant donné. Les différents groupes se séparent le long de l'axe 2. Ce changement du profil cuticulaire apparaît également dans des colonies privées de reine. Cependant, la

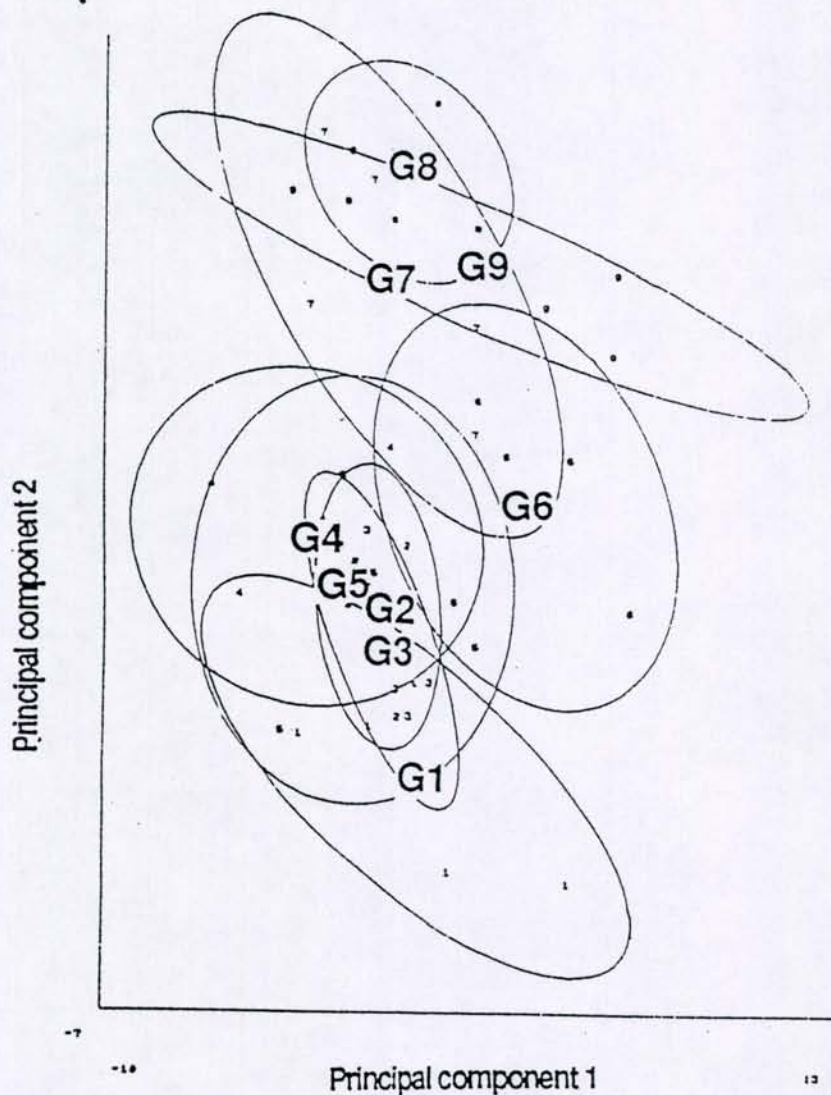


Figure 2 : Analyse en composantes principales prenant en compte l'ensemble des hydrocarbures cuticulaires de la fourmi *Leptothorax lichtensteini*. Cinq individus sont analysés tous les 15 jours pendant les 4 mois de l'étude. Les groupes de 5 individus tendent à se séparer le long de l'axe 2, représentant 15% de la variation. Les ellipses de confiance au risque 5% sont représentées.

Figure 2 : Principal component analysis on all the cuticular hydrocarbons of the ant *Leptothorax lichtensteini*. Five individuals were analysed every 2 weeks throughout the 4-month study period. The groups of 5 individuals tended to be separated along the axis 2, amounting to 15% of the total variation. Confidence ellipses with a risk level of 5% are given.

présence de la reine semble accélérer cette évolution, sur une durée d'un an. Les hydrocarbures dont la proportion varie appartiennent à toutes les familles chimiques (*n*-alcane, mono-, di-, et triméthylalcanes). Ils sont en grande partie les mêmes pour les 2 colonies avec reine étudiées. Ce sont également les mêmes hydrocarbures dont les proportions varient au cours du temps pour les 2 colonies privées de reine étudiées; mais ils diffèrent entre colonies complètes et colonies orphelines, sauf pour 2 monométhylalcanes (Tab.1).

b) La modification de l'environnement social peut être réalisée expérimentalement en mettant en contact des individus ayant des signatures chimiques, coloniales ou spécifiques, différentes.

Compounds	Queenright colonies		Queenless colonies	
	5	7	9	10
<i>n</i> -Hexacosane	-	-	+	
<i>n</i> -Heptacosane	+			
<i>n</i> -Nonacosane	+			
8-Methylhexacosane		-		
6-Methylhexacosane	-			
4-Methylhexacosane	-	-	-	-
5-Methylheptacosane			-	-
3-Methylheptacosane			-	-
6-Methyloctacosane			-	-
4-Methyloctacosane	+	+	-	-
3-Methylnonacosane		+		
14 + 12-Methyltriacontane	+			
8-Methyltriacontane			+	+
2-Methyltriacontane	+			
11,15-Dimethylheptacosane	-	-		
3,7-Dimethylheptacosane				+
Heptacosene	-			
x17			+	+

Tableau 1 : Hydrocarbures cuticulaires dont les proportions changent au cours des 4 mois d'activité, pour les colonies complètes et celles privées de reine.

Table 1 : Cuticular hydrocarbons the proportions of which underwent a change during the 4-month period of activity, in queenright and queenless colonies.

Si, chez *C. vagus*, on fait élever des larves d'une société A par des ouvrières appartenant à une société B et inversement, on constate au bout de 20 jours que la signature chimique coloniale de ces larves se modifie au contact des ouvrières étrangères qui les ont soignées. Les larves gardent leur spectre caractéristique de larve (pics 8, 14, 23 majoritaires, cf Fig.1) mais elles acquièrent, au moins en partie, la signature coloniale des ouvrières qui les ont adoptées. Ainsi, elles présentent un spectre qui se rapproche de celui des larves de la société adoptive (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1989).

c) Il est possible de modifier l'environnement social, non plus en réunissant des individus de la même espèce appartenant à des sociétés différentes, mais en réunissant des individus appartenant à des espèces différentes.

Nous nous sommes intéressés à un cas de société mixte naturelle, constituée par les fourmis esclavagistes *Polyergus rufescens* et leurs esclaves *Formica* (Bonavita-Cougourdan *et al.*, à paraître). Nous avons analysé les spectres d'hydrocarbures de *Polyergus* vivant avec des *F. rufibarbis*, de *Polyergus* vivant avec des *F. cunicularia*, de *Formica* vivant en colonie mixte avec des *Polyergus*, ainsi que les spectres de *Formica* prélevées dans des nids "purs", pillés par les *Polyergus*.

Si on ne prend en compte que les produits décelables par GC/MS, chacune de ces 3 espèces possède sa propre mixture : il y a des différences qualitatives et quantitatives d'une espèce à l'autre. Outre un ensemble de produits communs aux 3 espèces, un ensemble de produits (absents chez *F. rufibarbis*) caractérise les *Polyergus* et *F. cunicularia* et sont : les alcènes impairs en C₂₃, C₂₅, C₂₇, et C₂₉. Les alcènes pairs (C₂₆:1, C₂₈:1, C₃₀:1, C₃₂:1), ainsi que les alcènes lourds impairs (C₃₁:1, C₃₃:1) sont présents uniquement chez *F. cunicularia*. Sont présents chez *Polyergus* et *F. rufibarbis* et absents chez *F. cunicularia* des produits qui ont le même temps de rétention que les alcènes propres à *F. cunicularia* : un produit inconnu qui a le même temps de rétention que l'alcène en C₂₆, -un diméthyl-C₂₇ qui a le même temps de rétention que l'alcène en C₂₈, -un diméthyl-C₃₀ qui remplace l'alcène en C₃₁, -un diméthyl-C₃₁ qui remplace l'alcène en C₃₂, -un diméthyl-C₃₂ qui remplace l'alcène en C₃₃. Enfin, sont présents uniquement chez *F. rufibarbis* : le 4-meC₂₆ qui a le même temps de

réention que l'alcène en C₂₇, -un produit non identifié qui a le même temps de réention qu'un autre alcène en C₂₇, -un diméthyl-C₂₈ qui remplace un alcène en C₂₉.

Une analyse en composantes principales (Fig.3), portant sur l'ensemble des hydrocarbures et prenant en compte 10 *Polyergus* pour chacun des 2 nids mixtes *Polyergus* / *F. rufibarbis* analysés (notés 1 et a) et 10 *F. rufibarbis* pour chacun des 4 nids purs de 2 sites différents (notés 3, 4 et c, d) et des 2 nids mixtes (notés 2 et b), sépare, sur l'axe 1, les *Polyergus* des *Formica* pures et mixtes, par des différences à la fois qualitatives et quantitatives. On note que les *Formica* mixtes n'occupent pas une position intermédiaire entre *Polyergus* et *Formica* pures. Ainsi, le spectre cuticulaire des *Formica* esclaves ne se modifie pas au contact des *Polyergus* et les *Polyergus* n'acquièrent pas les produits qui sont propres à l'espèce de *Formica* avec laquelle ils vivent.

Les 2 nids mixtes *Polyergus* / *F. rufibarbis* et les nids purs pillés par chacun de ces 2 nids mixtes se distinguent sur l'axe 2 par la proportion de certains *n*-alcane, mono- et

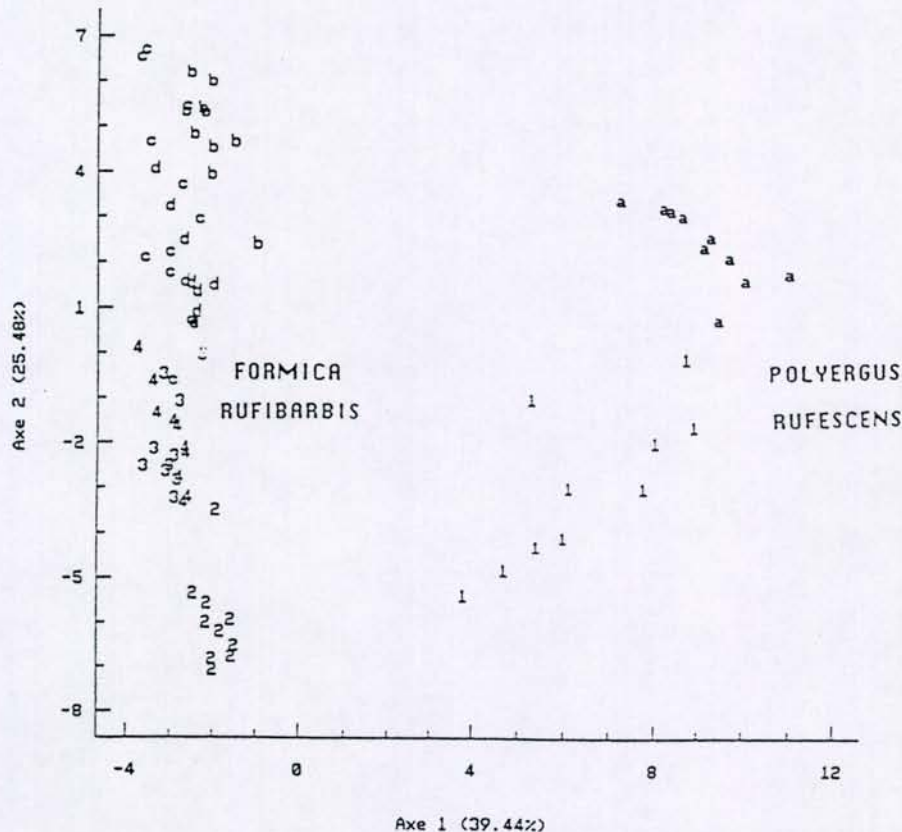


Figure 3 : Analyse en composantes principales portant sur 64 hydrocarbures cuticulaires de 10 individus pour chacun des 2 nids de *Polyergus* et de 10 individus pour chacun des 4 nids purs et des 2 nids mixtes de *F. rufibarbis*. Voir détails dans le texte.

Figure 3 : Principal component analysis on 64 of the hydrocarbons present in the spectra of 10 individuals at each of 2 *Polyergus* nests and in those of 10 individuals at each of 4 unmixed and 2 mixed *F. rufibarbis* nests. See text for further details.

diméthylalcane. On constate que les spectres cuticulaires des *Polyergus* sont davantage proches des *Formica* avec lesquelles ils vivent.

Ces résultats sont confirmés par ceux que fournissent les expériences d'inversion d'esclaves : des *Polyergus* qui vivaient avec *F. rufibarbis* sont placés pendant 50 jours avec des *F. cunicularia* issues d'une société mixte, et inversement. On réalise une analyse en composantes principales (Fig.4) portant sur la plus grande partie des produits (64) du spectre cuticulaire des *Polyergus* qui ont changé de *Formica* et des 2 *Formica* qui ont changé de *Polyergus* (notés EP, EFr ou EFc), ainsi que sur les témoins de cette expérience, individus vivant en petits groupes mixtes, dans les conditions du laboratoire, notés TP, TFr et TFc, selon

qu'il s'agit de *Polyergus*, de *F. rufibarbis* ou de *F. cunicularia*, enfin sur les *Polyergus* et les *Formica* analysés au moment de la récolte, 50 jours avant le début de l'expérience (notés NP, NFr ou NFc). Sur la partie positive de l'axe 1 se projettent les *F. cunicularia*, ainsi que les *Polyergus* vivant avec cette espèce. Sur la partie négative de l'axe 1 se projettent les *F. rufibarbis* ainsi que les *Polyergus* vivant avec cette espèce. Lorsque les *Polyergus* changent de *Formica*, les groupes EP se déplacent le long de l'axe 1 du côté de la nouvelle espèce esclave avec laquelle ils vivent. (Fig.4, flèches). Au contraire, les *Formica* qui ont changé de *Polyergus* ne se déplacent pas sur l'axe 1 (groupes EFr et EFc).

Ainsi, on retrouve les résultats précédents : 1) le spectre cuticulaire des *Formica* ne se modifie pas, ou peu, au contact des *Polyergus*. 2) le spectre cuticulaire des *Polyergus* se rapproche de celui des *Formica* avec lesquelles ils vivent.

On notera que les *Polyergus* (ainsi que les *Formica*) témoins et ceux prélevés dans la nature et directement analysés forment des groupes en partie distincts, peut-être à la suite d'un

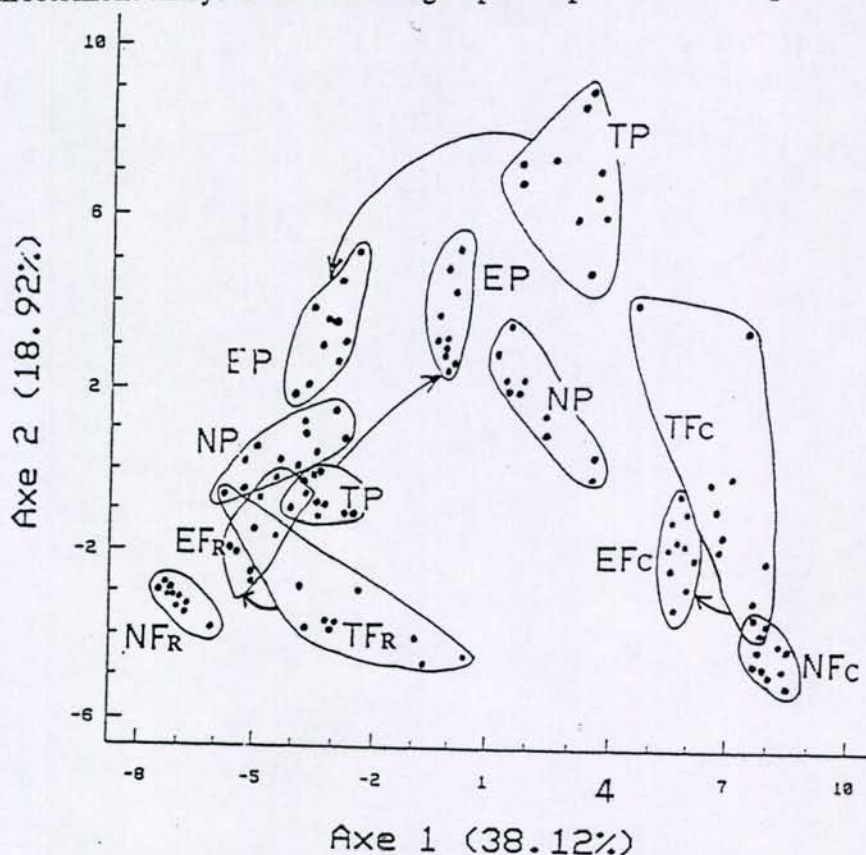


Figure 4 : Analyse en composantes principales portant sur 64 hydrocarbures du spectre cuticulaire des *Polyergus* dont on a changé l'espèce de *Formica* (groupes EP), sur celui des *F. rufibarbis* associées à des *Polyergus* qui vivaient avec *F. cunicularia* (groupe EFr), sur celui des *F. cunicularia* associées à des *Polyergus* qui vivaient avec *F. rufibarbis* (groupe EFc), sur celui des *Polyergus* et des *Formica* témoins (groupes TP, TFr et TFC), sur celui des *Polyergus* et *Formica* testés le jour de la récolte, 50 jours avant le début de l'expérience (groupes NP, NFr et NFc). Voir détails dans le texte.

Figure 4 : Principal component analysis on 64 hydrocarbons of the cuticular spectrum of *Polyergus* living with a new (experimentally changed) species of *Formica* (EP groups), that of *F. rufibarbis* living with new *Polyergus* individuals (which were previously living with *F. cunicularia*) (EFr group), that of *F. cunicularia* living with new *Polyergus* individuals (which were previously living with *F. rufibarbis*) (EFc group), that of control *Polyergus* and *Formica* groups (TP, TFr and TFC), and that of *Polyergus* and *Formica* individuals tested just after the collect, 50 days before the beginning of the experiment (NP, NFr and NFc). See text for further details.

phénomène de dérive chimique engendré, pour les individus témoins, par la vie en petits groupes dans les conditions du laboratoire.

DISCUSSION

Le spectre d'hydrocarbures cuticulaires d'un individu apparaît donc plastique, dans certaines limites imposées par le programme génétique. Il peut se modifier en fonction de l'âge de l'individu, de son stade de développement, de son état physiologique. Il est sous l'influence de son environnement social, qui lui-même se modifie à plusieurs reprises. Cette plasticité n'est pas propre aux stades jeunes ; elle intervient également chez l'adulte. Ainsi le spectre d'hydrocarbures cuticulaires d'une ouvrière nourrice de *Camponotus vagus* se modifie quand l'ouvrière devient récolteuse. Il est probable que ces changements sont liés à l'âge et à l'état endocrinien des individus. De même, il est probable que les variations cycliques du spectre de la reine de *C. vagus*, liées à la saison et à l'activité de ponte, sont contrôlées hormonalement. Chez *Leptothorax lichtensteini*, les changements réguliers du profil des hydrocarbures ne présentent pas un caractère saisonnier. Ils sont probablement liés aux modifications de l'environnement social, continus pendant les 4 mois de l'expérience, qui correspondent à la période d'activité de la colonie : émergence de nouvelles ouvrières, mort d'un certain nombre d'autres, ponte de la reine.

L'adoption croisée des larves de *C. vagus* ainsi que les études portant sur les colonies mixtes naturelles *Polyergus / F. rufibarbis* ou *Polyergus / F. cunicularia* posent le problème du mode de régulation des hydrocarbures au sein d'une colonie. Transfert passif par contact, transfert actif au cours des toilettes réciproques et des contacts trophallactiques, synthèse ou modulation de la production des hydrocarbures en réaction à la perception par les organes olfactifs des signatures des autres individus, sont les hypothèses généralement évoquées. Néanmoins, il semble que dans la mixture cuticulaire tous les hydrocarbures ne soient pas soumis aux mêmes mécanismes de régulation. Par exemple, les larves de *C. vagus*, adoptées par un groupe d'ouvrières étrangères, ne "prennent" pas les hydrocarbures caractéristiques des ouvrières adoptives, mais adoptent la signature coloniale de la société adoptive (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1989). Un autre exemple est donné par les colonies mixtes naturelles de *Polyergus* et de *Formica* où, à la différence des colonies mixtes artificielles (Bagnères *et al.*, 1991), il n'y a pas formation d'un spectre intermédiaire entre les 2 espèces : les *F. cunicularia* possédant seules des alcènes pairs et impairs lourds ne les transmettent pas aux *Polyergus*, qu'elles toiletent et nourrissent.

Il est connu, au moins chez certaines espèces, que les hydrocarbures cuticulaires sont à l'origine des processus de reconnaissance. La plasticité du spectre cuticulaire pose le problème du réajustement permanent qui doit intervenir entre le modèle mémorisé et le signal perçu.

REFERENCES

- Bagnères, A-G, Errard, C., Mulheim, C., C. Joulie and C. Lange, 1991. Induced mimicry of colony odors in ants. *J. Chem. Ecol.* 17: 1641-1664.
- Bonavita-Cougourdan, A. and J.L. Clément, 1994. Complexité du message chimique cuticulaire chez les Fourmis : le modèle *Camponotus vagus*. *Memorabilia zoologica*, sous-
presse.
- Bonavita-Cougourdan, A., J.L. Clément and C. Lange, 1987. Nestmate recognition : the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus*. *J. Entomol. Sci.* 22:1-10.
- Bonavita-Cougourdan, A., J.L. Clément and C. Lange, 1989. The role of cuticular hydrocarbons in recognition of larvae by workers of the ant *Camponotus vagus* : changes in the chemical signature in response to social environment (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology* 16:49-74.
- Bonavita-Cougourdan, A., J.L. Clément and A. Pováda, 1990. Les hydrocarbures cuticulaires et les processus de reconnaissance chez les Fourmis : le code d'information complexe de *Camponotus vagus*. *Actes Coll. Ins. Soc.* 6 : 273-280.
- Bonavita-Cougourdan, A., J.L. Clément and C. Lange, 1993. Functional subcaste discrimination (foragers and brood-tenders) in the ant *Camponotus vagus* SCOP. : polymorphism of cuticular hydrocarbon patterns. *J. Chem. Ecol.* 19 : 1461-1477.

- Bonavita-Cougourdan, A., Provost, E., Rivière, G., Roux, M., A. G. Bagnères and J.L. Clément, à paraître. Cuticular hydrocarbon profiles of the slave-maker ants *Polyergus rufescens* Latr., their slaves *Formica rufibarbis* Fab. and *Formica cunicularia* Latr. and the free-living *F. rufibarbis* and *F. cunicularia*. Selective adaptation of these profiles.
- Fielde, A.M., 1905. The progressive odor of ants. *Biol. Bull.* 10:1-16.
- Provost, E., Rivière, G., Roux, M., E.D. Morgan and A. G. Bagnères, 1993. Change in the chemical signature of the ant *Leptothorax lichtensteini* Bondroit with time. *Ins. Biochem. Molec. Biol.* 23:945-957.