

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Édités par l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux
Section française

VOL. 4 – COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,

PAIMPONT 17-19 Sept. 1987



Charles Fernal
1899

POLYGYNIE ET RECONNAISSANCE COLONIALE CHEZ LA
FOURMI D'ARGENTINE, IRIDOMYRMEX HUMILIS (MAYR)

par

L. KELLER⁽¹⁾, L. PASSERA⁽²⁾ & A. GRIMAL⁽²⁾

(1) Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 10000 Lausanne 17 (Suisse)

(2) Lab. d'Entomologie, UPS, 118 rte de Narbonne, 31062 Toulouse (France)

Résumé

Afin d'étudier l'influence du nombre de reines par colonie sur les processus de reconnaissance, nous avons effectué des tests d'attraction d'ouvrières envers des reines homo et hétérocoloniales. Ces tests ont démontré que le niveau d'attraction des ouvrières était plus élevé envers les reines homocoloniales qu'envers les reines hétérocoloniales, ce qui démontre que les ouvrières sont capables de discriminer entre les deux types de reines. Cette discrimination résulte de l'apprentissage par les ouvrières de l'odeur coloniale probablement juste après l'émergence ou même peut-être avant. Dans nos expériences, les reines étaient vraisemblablement une source importante de cette odeur coloniale.

La comparaison entre des sociétés expérimentales monogynes et polygynes a montré que les processus de reconnaissance étaient perturbés en sociétés polygynes. Ces résultats nous amènent à formuler l'hypothèse qu'en sociétés polygynes, le mélange de plusieurs complexes phéromonaux produits par chacune des reines entraîne une odeur coloniale moins spécifique qu'en société monogyne où il y a production d'un complexe phéromonal royal unique. Ces résultats sont discutés par rapport aux autres implications de la polygynie et tout particulièrement la perte d'agressivité entre individus de différentes colonies chez I. humilis et d'autres espèces de fourmis polygynes.

Mots clés : Iridomyrmex humilis, polygynie, reconnaissance coloniale, attractivité.

Summary

Nestmate recognition in the argentine ant Iridomyrmex humilis (Mayr)

To investigate the influence of the number of queens per colony on nestmate recognition in I. humilis, comparative assays were performed to study the attraction of workers to queens. These assays demonstrate that a phenomenon of recognition is superimposed on the attraction of workers to queens. Workers are able to discriminate non-nestmate queens from their nestmate queen to which they are significantly more attracted. This discrimination is based on the learning by workers of queen and probably colony odor, which seems to occur at the time of emergence. In our experiments, the differentiation in odor between colonies resulted from cues which are produced at least partially by queens.

Comparison of experimental monogynous and polygynous colonies showed that the level of attraction of workers to non-nestmate queens was similar in monogynous and polygynous colonies, whereas the level of attraction of workers to nestmate queens was significantly lower in polygynous colonies. This difference in the level of attraction of workers to nestmate queens almost certainly resulted from a lower efficiency in nestmate recognition in polygynous colonies. It is hypothesized that the mixture of pheromonal sources produced by several queens in polygynous colonies may result in a less distinct colony odor than a single pheromonal source in monogynous colonies. The results are discussed with regard to some implications of polygyny

and particularly to the loss of intercolonial aggressiveness in *I. humilis* as well as in other polygynous ant species.

Key words : *Iridomyrmex humilis*, polygyny, nestmate recognition, queen attractiveness.

Introduction

Le pouvoir de discrimination entre individus apparentés et individus non-apparentés joue un rôle primordial dans la structure sociale d'un grand nombre d'espèces animales. Chez les insectes sociaux les individus d'une société sont aussi capables de discriminer entre les individus de leur propre colonie et les autres individus homospécifiques (Wilson, 1971). Chaque individu de la même société porte une "odeur" similaire. Différents travaux ont montré que cette odeur avait une origine partiellement génétique (Kukuk *et al.*, 1977; Greenberg, 1979; Jutsum *et al.*, 1979; Breed, 1981, 1983; Mintzer, 1982; Carlin et Hölldobler, 1983, 1986; Pfennig *et al.*, 1983 a, b; Rosengren et Pamilo, 1983; Mintzer et Vinson, 1985; Gamboa *et al.*, 1986) et partiellement environnementale (Jutsum *et al.*, 1979; Gamboa *et al.*, 1986). L'importance relative de ces deux sources semble varier considérablement selon les espèces.

Chez les fourmis, les individus de différentes sociétés sont généralement très agressifs entre eux. Toutefois, le niveau d'agressivité dépend de plusieurs facteurs comme par exemple la distance géographique entre colonies (Nowbahari et Lenoir, 1984; Rosengren *et al.*, 1986). Un autre facteur primordial est le nombre de reines présentes par colonie. Une très grande agressivité intercoloniale est la règle chez les espèces monogynes (=une seule reine pondeuse par société) alors que chez les espèces polygynes (=plusieurs reines pondeuses par société), l'agressivité intercoloniale est généralement plus faible (Hölldobler et Michener, 1980; Brian 1983; Fletcher et Blum, 1983). Chez des espèces unicoloniales comme *Iridomyrmex humilis* et *Monomorium pharaonis* par exemple, il n'y a jamais d'agressivité intercoloniale, ni même de territoire délimité entre sociétés (Hölldobler et Wilson, 1977). Deux mécanismes peuvent être à l'origine de la diminution de territorialité et d'agressivité intercoloniale chez les espèces polygynes: 1) diminution de l'agressivité des ouvrières. 2) diminution du pouvoir de discrimination intercoloniale par les ouvrières. Dans les deux cas, la question suivante se pose: par quel mécanisme la présence de plusieurs reines dans la même société influence-t-elle le niveau d'agressivité intercoloniale et/ou de discrimination intercoloniale?

Afin d'étudier ces questions, notre choix s'est porté sur une espèce typiquement polygyne: la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (Newell 1909; Markin 1970), espèce où la tolérance entre individus de différentes sociétés est très grande (Newell, 1908; Newell et Barber, 1913; Skaife 1955). Chez cette espèce, le pouvoir attractif des reines envers les ouvrières dépend du nombre de reines par société (Keller et Cherix, 1987; Keller, 1988). Chez *Solenopsis invicta*, Jouvenaz *et al.* (1974) ont montré que ce pouvoir attractif des reines envers les ouvrières est lié à un facteur de reconnaissance des reines par les ouvrières. Dans ce travail, nous nous proposons d'étudier l'influence du nombre de reines présentes dans chaque colonie sur leur pouvoir attractif et sur les processus de reconnaissance coloniale.

Matériel et Méthodes

Quatre grandes colonies (appelées colonies-stock) de *I. humilis* ont été récoltées en novembre 1985 à Port Leucate (près de Perpignan) dans le Sud de la France. Chaque colonie-stock a été divisée en deux sociétés expérimentales polygynes contenant chacune huit reines et 16 sociétés expérimentales monogynes. Chaque société monogyne était formée de 0.9 cm³ d'ouvrières et de couvain (environ 600 ouvrières) et chaque société polygyne de 7.2 cm³ d'ouvrières et de couvain (8 x 0.9 cm³). Le nombre d'ouvrières par reine était ainsi identique dans les sociétés monogynes et polygynes. Toutes les sociétés ont été nourries de la même manière et maintenues dans des conditions de laboratoire similaires à celles décrites par Passera *et al.* (sous presse). Chaque reine a été marquée individuellement.

Tests d'attraction

Afin de comparer le pouvoir de discrimination des ouvrières entre reines de leur société et reines d'autres sociétés, nous avons étudié le pouvoir attractif des reines envers des ouvrières homo et hétérocoloniales par un test d'attraction similaire à celui décrit par Keller (1988). Cinquante ouvrières d'une société expérimentale sont placées dans une enceinte circulaire en

plastique (8 cm diamètre avec les bords enduits de Fluon) avec une reine de leur société et une reine d'une autre société. Chacune des deux reines est enfermée dans un anneau de treillis (1.5 cm diamètre, 4 mm haut) recouvert d'une lamelle de verre. La maille de ce treillis a été choisie de telle manière que seules les ouvrières peuvent le traverser. Après 15 minutes d'acclimatation, le nombre d'ouvrières présentes dans chaque anneau est déterminé toutes les 5 minutes durant une heure. Le pouvoir attractif de chaque reine est évalué par la moyenne de ces 12 valeurs. Les tests d'attraction ont été effectués 0, 30, 45, 60, 90 et 120 jours après le début de la formation des sociétés expérimentales. Tous les tests ont été effectués avec un nombre identique de sociétés originaires de chacune des 4 colonies-stocks.

Afin d'éliminer l'influence de l'odeur de la colonie-stock d'origine, tous les tests ont été effectués en choisissant des paires de reines et d'ouvrières provenant de la même colonie-stock. De plus, afin d'éliminer, pour une paire de reines données, l'erreur résultant des différences individuelles de leur pouvoir d'attraction envers les ouvrières, chaque paire de reines a subi 2 tests d'attraction, une fois avec les ouvrières de la société d'une des reines et une fois avec les ouvrières de la société de l'autre reine. Les deux tests ont été effectués à 24 heures d'intervalle.

Résultats

Expérience 1: sociétés monogynes

Afin de tester si les ouvrières des sociétés monogynes étaient préférentiellement attirées par des reines homo ou hétérocoloniales, les niveaux d'attraction des ouvrières envers les deux types de reines ont été comparés (Fig. 1).

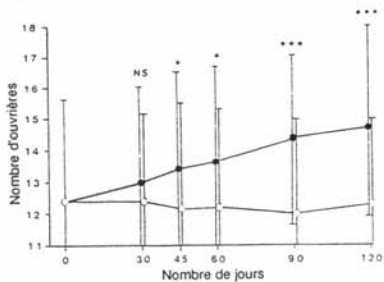


Fig.1 Niveau d'attraction des ouvrières en sociétés monogynes envers reines homocoloniales (cercles pleins) et reines hétérocoloniales (cercles vides). Moyennes \pm SE; NS= $P>0.05$; *= $P<0.05$; **= $P<0.01$; ***= $P<0.001$.

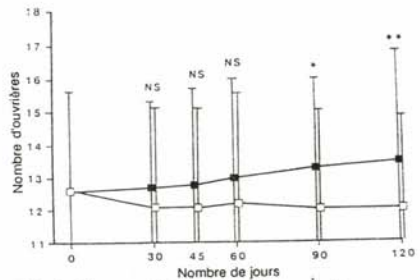


Fig.2 Niveau d'attraction des ouvrières en sociétés polygynes envers reines homocoloniales (carrés pleins) et reines hétérocoloniales (carrés vides). Probabilités identiques à la Fig. 1

Les 864 tests d'attraction effectués durant les 120 jours d'expérience montrent qu'il y a eu une augmentation régulière du niveau d'attraction des ouvrières envers les reines de leur société expérimentale alors que le niveau d'attraction envers les reines d'autres sociétés est resté stable durant toute la durée de l'expérimentation. Dès le 45^{ème} jour d'expérimentation, les moyennes des niveaux d'attraction des ouvrières envers les reines homo et hétérocoloniales sont significativement différentes (Fig. 2). Il apparaît ainsi clairement que les ouvrières reconnaissent et sont préférentiellement attirées par les reines de leur société. Chez *L. humilis*, le temps de développement du stade de l'oeuf jusqu'à l'émergence est d'environ 65 jours (Benois, 1973). Toutes les ouvrières ayant émergé avant cette durée de 65 jours provenaient donc du couvain originaire des colonies-stock. Comme tous les tests d'attraction ont été effectués avec des paires de reines et ouvrières provenant des mêmes colonies-stock, le degré de parenté n'était pas supérieur entre reines et ouvrières de la même société qu'entre reines et ouvrières de sociétés différentes. Ainsi, avant le 65^{ème} jour, les facteurs génétiques n'ont pas pu jouer un rôle dans la capacité des ouvrières de reconnaître la reine de leur société. Comme la différence des niveaux d'attraction des ouvrières envers les reines homo et hétérocoloniales est significative dès le jour 45 ($t=2.17$; $dl=124$; $P<0.05$) il est possible de

conclure que la reconnaissance des reines par les ouvrières ne résulte pas d'un facteur génétique mais d'un apprentissage par les ouvrières. De plus, comme le niveau d'attraction des ouvrières envers les reines homocoloniales ne semble pas augmenter plus vite après 60 jours (Fig. 1), il semblerait que des facteurs génétiques ne jouent pas un rôle primordial dans l'apprentissage par les ouvrières de l'odeur de la reine et/ou de l'odeur coloniale.

Expérience 2: Sociétés polygynes

Le protocole de cette série d'expériences était identique à celui de la première, mais il a été effectué avec des reines et ouvrières provenant de sociétés polygynes (fig. 2), (854 tests d'attraction). D'une manière similaire aux sociétés monogynes, le niveau d'attraction des ouvrières envers les reines homocoloniales a augmenté durant toute la durée de l'expérimentation, alors que le niveau d'attraction des ouvrières envers des reines hétérocoloniales est resté stable. Toutefois, l'augmentation du niveau d'attraction des ouvrières envers les reines homocoloniales semble être moins rapide dans les sociétés polygynes que monogynes.

Comparaison des niveaux d'attraction des ouvrières envers les reines entre sociétés monogynes et polygynes

Le niveau d'attraction des ouvrières envers les reines hétérocoloniales est resté stable durant toute la durée d'expérimentation aussi bien pour les sociétés monogynes que polygynes (Fig.3).

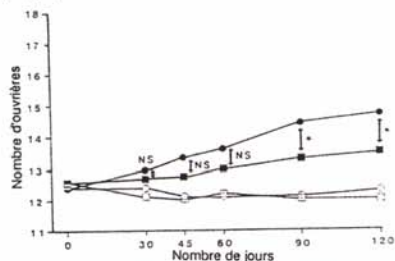


Fig.3 Niveau d'attraction des ouvrières en société monogynes envers les reines homocoloniales (cercles pleins) et reines hétérocoloniales (cercles vides) ainsi que de ouvrières en société polygynes envers reines homocoloniales (carrés pleins) et reines hétérocoloniales (carrés vides).

Le niveau moyen d'attraction des ouvrières envers les reines hétérocoloniales en sociétés monogynes (12.1 ± 0.2 ; $N=864$) ($X \pm SD$) a été très similaire à celui en société polygynes (12.0 ± 0.2 ; $N=854$). Un test de t montre que ces deux moyennes ne sont pas statistiquement différentes ($P > 0.05$). Par contre, le niveau d'attraction des ouvrières envers les reines homocoloniales a augmenté plus vite dans les sociétés monogynes que polygynes (Fig. 3). Après 90 jours d'expérience, cette différence est significative (test de t; $P < 0.05$).

Discussion

Lorsque des ouvrières sont simultanément mises en présence de reines homo et hétérocoloniales, elles sont préférentiellement attirées par les reines homocoloniales. L'interaction d'un facteur de reconnaissance sur le niveau d'attraction des ouvrières envers les reines pourrait résulter de deux mécanismes. 1) Les reines produiraient un complexe phéromonal unique agissant à la fois comme phéromone attractive envers les ouvrières et comme phéromone de reconnaissance. L'existence de complexes phéromonaux remplissant plusieurs fonctions simultanément a été démontré chez *Solenopsis invicta*, par exemple (Vander Meer, 1980). 2) Toutes les reines produisent une phéromone attractive, mais les ouvrières sont préférentiellement attirées par les reines homocoloniales qu'elles reconnaissent grâce à un ou plusieurs autres signaux autres que la phéromone attractive. Seule l'identification

et la synthèse du complexe phéromonal concerné permettra de déterminer lequel des deux mécanismes est responsable de l'interaction d'un facteur de reconnaissance sur le niveau d'attraction des ouvrières envers les reines.

Dans nos expériences, la similarité génétique entre individus n'a probablement joué aucun rôle ou seulement un rôle négligeable dans le pouvoir de discrimination par les ouvrières entre reines homo et hétérocoloniales. L'augmentation graduelle en fonction du temps du pouvoir de discrimination des ouvrières entre reines homo et hétérocoloniales résulte de l'apprentissage par les ouvrières de l'odeur de la reine soit d'un complexe phéromonal d'attraction-reconnaissance ou d'un autre signal de reconnaissance comme par exemple les hydrocarbures cuticulaires (cf. Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1987). L'augmentation régulière du niveau d'attraction des ouvrières envers les reines pourrait résulter d'une imprégnation des ouvrières au moment de l'émergence ou même avant. Dans nos expériences, des ouvrières ont été régulièrement produites. Le nombre d'ouvrières écloses dans les sociétés expérimentales par rapport au nombre total d'ouvrières a donc constamment augmenté en fonction du temps. Ainsi, si l'apprentissage a eu lieu au moment de l'émergence ou avant, le rapport du nombre d'ouvrières imprégnées de l'odeur coloniale a augmenté régulièrement en fonction du temps, ce qui expliquerait parfaitement l'augmentation constante du niveau d'attraction des ouvrières envers les reines homocoloniales. Chez les autres espèces de fourmis, l'imprégnation a aussi probablement lieu durant les premiers jours avant l'émergence (Jaisson, 1975; Jaisson et Fresneau, 1978; Le Moli et Passetti, 1978; Le Moli et Mori, 1982; Carlin et Hölldobler, 1983, 1986; Errard, 1984), ou même avant l'émergence (Isingrini *et al.*, 1985, 1986). D'autre part, les travaux mentionnés ci-dessus montrent aussi que l'odeur coloniale résulte de signaux chimiques qui sont transférés entre les différents individus de la société et appris au stade de jeune ouvrière ou larve. Si un tel mécanisme existe aussi chez *L. humilis*, il est vraisemblable que les ouvrières reconnaissent non seulement les reines mais aussi les ouvrières homocoloniales des ouvrières hétérocoloniales. L'absence d'agressivité intercoloniale chez *L. humilis* ne résulterait ainsi pas, pour les ouvrières, d'une perte totale de leur pouvoir de discrimination entre individus homo et hétérocoloniaux.

Le pouvoir de discrimination des ouvrières entre reines homo et hétérocoloniales a augmenté plus rapidement dans les sociétés monogynes que polygynes, ce qui suggère que la présence de plusieurs reines au sein d'une même société altère certains processus de reconnaissance. Chez les insectes sociaux, l'odeur coloniale peut provenir des insectes eux-mêmes (avec des variations génétiques entraînant des odeurs coloniales différentes) et/ou de facteurs environnementaux tels que la nourriture ou le matériel utilisé pour la fabrication du nid (Crozier et Dix, 1979; Hölldobler et Michener, 1980). Dans nos expériences, il est peu probable que des facteurs environnementaux aient pu jouer un rôle dans la formation d'odeurs coloniales différentielles entre sociétés; toutes les sociétés provenaient des mêmes colonies-stock, ont été élevées dans des conditions similaires et ont été nourries de la même façon. Ainsi, la formation de différentes odeurs coloniales a résulté de facteurs de reconnaissance produits par les reines et/ou les ouvrières. Toutefois, l'hypothèse que les ouvrières sont les uniques responsables de la formation de l'odeur coloniale semble peu probable en regard du pouvoir de discrimination inférieur des ouvrières entre reines homo et hétérocoloniales dans les sociétés polygynes; la production de facteurs de reconnaissance par les ouvrières pourrait expliquer la formation d'une odeur coloniale moins spécifique en société polygyne et ainsi une perturbation du processus de reconnaissance seulement s'il y avait un coefficient de parenté plus faible entre ouvrières en sociétés polygynes que monogynes. Toutefois, dans nos expériences, cela n'a pas été le cas avant le 65^{ème} jour de l'expérience. Comme l'odeur coloniale était déjà moins distincte dans les sociétés polygynes que dans les sociétés monogynes avant le 65^{ème} jour, l'hypothèse que les ouvrières sont la seule source de l'odeur coloniale semble peu probable.

Au contraire, si les reines étaient partiellement ou totalement responsables de la formation de l'odeur coloniale, la présence de plusieurs reines dans une même société pourrait expliquer une perturbation des processus de reconnaissance au sein des sociétés polygynes; l'odeur coloniale des sociétés polygynes résulterait du mélange de signaux de reconnaissance produits par plusieurs reines, alors que l'odeur coloniale des sociétés monogynes résulterait d'un signal de reconnaissance unique produit par une seule reine. Chez les insectes sociaux, ce sont sûrement des phéromones qui sont responsables des processus de reconnaissance (Crozier et Dix, 1979; Hölldobler et Michener, 1980). L'odeur des sociétés polygynes résulterait ainsi du mélange de plusieurs complexes phéromonaux produit par chaque reine, ce qui entraînerait une odeur coloniale moins spécifique chez les sociétés polygynes.

Chez les autres espèces de fourmis, l'agressivité intercoloniale est généralement plus faible chez les espèces polygynes que chez les espèces monogynes (Hölldobler et Wilson, 1977; Hölldobler et Michener, 1980; Miranda et Vinson, 1982; Brian, 1983; Fletcher et Blum, 1983). Notre hypothèse émise afin d'expliquer l'odeur coloniale moins spécifique des sociétés polygynes que monogynes de L. humilis pourrait aussi expliquer la plus faible agressivité des espèces polygynes si des facteurs génétiques étaient responsables de l'odeur coloniale chez les autres insectes sociaux. De nombreux travaux chez les abeilles (Breed, 1981, 1983), chez Lasioglossum Zephyrum (Kukuk et al., 1977; Greenberg, 1979), chez différentes espèces de Polistes (Pfennig et al., 1983 a, b; Gamboa et al., 1986) et chez les fourmis (Jutsum et al., 1979; Mintzer, 1982; Mintzer et Vinson, 1985; Carlin et Hölldobler, 1983, 1986; Rosengren et Pamilo, 1983) ont effectivement montré que des facteurs endogènes étaient impliqués dans l'odeur coloniale. A partir de nos résultats, nous suggérons que comme chez L. humilis, la présence de plusieurs reines dans la même société pourrait entraîner une diminution de la spécificité de l'odeur coloniale et ainsi, de l'agressivité intercoloniale.

Une autre particularité des espèces polygynes est que la fécondité des reines est inversement proportionnelle à leur nombre dans la société (Michener, 1964; Passera, 1969; Fletcher et al., 1980; Keller et Cherix, 1985; Mercier et al., 1985 a, b; Roisin et Pasteels, 1985; Vargo et Fletcher, 1985, 1987; Keller, 1988). Chez L. humilis, il a été démontré qu'il n'y avait pas de dominance hiérarchique entre reines et que la fécondité inférieure des reines en sociétés polygynes résulte probablement partiellement de la diminution de nourriture qu'elles reçoivent en raison de leur pouvoir attractif inférieur envers les ouvrières (Keller, 1988). Les résultats du présent travail montrent que la présence de plusieurs reines au sein de la même société peuvent perturber certaines régulations sociales telles que reconnaissance coloniale et pouvoir attractif des reines. Ces perturbations sociales jouent probablement un rôle important dans la fécondité inférieure des reines en sociétés polygynes.

Remerciements

Nous aimerions remercier le Dr. E. Vargo pour ses commentaires et suggestions, ainsi que les Drs. J. J. Boomsma, D. Cherix, R. H. Crozier, P. Pamilo, R. Rosengren et K. Ross pour leurs commentaires sur ce travail. Cette étude a été rendue possible grâce à une bourse de l'Université de Lausanne allouée à L.K. pour un stage d'une année à l'étranger.

Références

- Benois, A., 1973. - Incidences des facteurs écologiques sur le cycle annuel et l'activité saisonnière de la fourmi d'Argentine Iridomyrmex humilis (Mayr) (Hymenoptera, Formicidae), dans la région d'Antibes. Insectes Soc., 20, 267-296.
- Bonavita-cougourdan, A., Clément, J. L. and Lange, C., 1987. - Nestmate recognition: the role of cuticular hydrocarbons in the ant Camponotus vagus Scop. J. Entomol. Sci., 22, 1-10.
- Breed, M. D., 1981. - Individual recognition and learning of queen odors by worker honey bees. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 78, 2635-2637.
- Breed, M. D., 1983. - Do workers honey bees discriminate among unrelated and related larval phenotypes? Ann. Entomol. Soc. Am., 77, 737-739.
- Brian, M. V., 1983. - Social insects. Ecology and behavioural biology. London: Chapman and Hall 377 pp.
- Buckle, G. R. and Greenberg, L., 1981. - Nestmate recognition in sweet bees (Lasioglossum zephyrum): does an individual recognize its own odour or only odours of its nestmates? Anim. Behav., 29, 802-809.
- Carlin, N. F. and Hölldobler B., 1983. - Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. Science, 222, 1027-1029.
- Carlin, N. F. and Hölldobler B., 1986. - The kin recognition system of carpenter ants (Camponotus spp.) 1. Hierarchical cues in small colonies. Behav. Ecol. Sociobiol., 19, 123-134.
- Crozier, R. H. and Dix, M. W., 1979. - Analysis of two genetic models for the innate components of colony odor in social hymenoptera. Behav. Ecol. Sociobiol., 4, 217-224.
- Errard, L., 1984. - Evolution en fonction de l'âge des relations sociales dans les colonies mixtes hétérosécifiques chez les fourmis du genre Camponotus et Pseudomyrmex. Insectes Soc., 31, 185-198.

- Fletcher, D. J. C. and Blum, M. S., 1983. - Regulation of queen number by workers in colonies of social insects. Science, 219, 312-314.
- Fletcher, D. J. C., Blum, M. S., Whitt, T. V. and Tempel, N., 1980. - Monogyny and polygyny in the fire ant *Solenopsis invicta* Buren. Ann. Entomol. Soc. Am., 73, 658-661.
- Gamboia, G. J., Reeve, H. K. and Pfennig, D. W., 1986. - The evolution and ontogeny of nestmate recognition in social wasps. Ann. Rev. Entomol., 31, 431-454.
- Greenberg, L., 1979. - Genetic component of bee odor in kin recognition. Science, 206, 1095-1097.
- Hölldobler, B. and Michener, C. D., 1980. - Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. In: Evolution of Social Behaviour: Hypothesis and Empirical Tests, (Ed. by H. Markl), Dahlem Konferenzen 1980, Verlag Chemie GmbH, Weinheim pp: 35-38.
- Hölldobler, B. and Wilson, E. O., 1977. - The number of queens: an important trait in ant evolution. Naturwissenschaften, 64, 8-15.
- Isingrini, M., Lenoir, A. and 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., Jaisson, P. and Lenoir, A., 1986. - Influence of preimaginal experience on the social behaviour of adult ants and the importance of fellowship in nestmate recognition. In: The individual and the society Lachaud, J. P. and Passera L. Ed.) Privat, Toulouse, pp. 39-43.
- Jaisson, P., 1975. - L'imprégnation dans l'ontogenèse des comportements au soin aux cocons chez la fourmi rousse (*Formica polyctena* Först.). Behaviour, 52, 1-37.
- Jaisson, P. and Fresneau, D., 1978. - The sensitivity and responsiveness of ants to their cocoons in relation to age and methods of measurement. Anim. Behav., 26, 1064-1071.
- Jouvenaz, D. P., Banks, W. A. and Lofgren, C. S., 1974. - Fire ants: attraction of workers to queen secretions. Ann. Ent. Soc. Am., 67, 833-839.
- Jutsum, A. R., Saunders, T. S. and Cherrett, J. M., 1979. - Intraspecific aggression in the leaf cutting ant *Acromyrmex octospinosus*. Anim. Behav., 27, 839-844.
- Keller, L., 1988. - Evolutionary implications of polygyny in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). An experimental study. Anim. Behav., 36, 159-165.
- Keller, L. and Chérix, D., 1985. - Approche expérimentale de la polygynie chez la fourmi d'Argentine. Actes Coll. Ins. Soc., 2, 263-279.
- Keller, L. and Chérix, D., 1987. - Queen competition in polygynous societies and other implications of polygyny in the Argentine ant. Proc. 10 th. Int. Cong. IUSSI München p. 563.
- Keller, L. and Passera, L., . - Energy investment in gynes of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr) in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera: Formicidae). Int. J. Inv. Repr. in press.
- Kukuk, P. F., Breed, M. D., Sobti, M. D. and Bell, W. S., 1977. - The contributions of kinship and conditioning to nest recognition and colony member recognition in primitively eusocial bee, *Lasiglossum zephyrum* (Hymenoptera: Halictidae). Behav. Ecol. Sociobiol., 2, 319-327.
- Le Moli, F. and Mori, A., 1982. - Early learning and cocoon nursing behaviour in the red wood ant *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidae). Bull. Zool., 49, 93-97.
- Le Moli, F. and Passeti, M., 1978. - The effect of early learning on recognition, acceptance and care of cocoons on the ant *Formica rufa* L. Atti Soc. Ital. Sci. Nat. , 118, 49-64.
- Markin, G. P., 1970. - The seasonal life cycle of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera, Formicidae), in southern California. Ann. Entomol. Soc. Am., 63, 1238-1242.
- Mercier, B., Passera, L. and Suzzoni, J. P., 1985a. - Etude de la polygynie chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae). I. La fécondité des reines en condition expérimentale monogyne. Ins. Soc., 32, 335-348.
- Mercier, B., Passera, L. and Suzzoni, J. P., 1985b. - Etude de la polygynie chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae). I. La fécondité des reines en condition expérimentale polygyne. Insectes Soc., 32, 349-362.
- Michener, C. D., 1964. - Reproductive efficiency in relation with colony size in hymenopterous societies. Insectes Soc., 11, 317-341.
- Mintzer, A., 1982. - Nestmate recognition and incompatibility between colonies of the Acacia ant *Pseudomyrmex ferruginea*. Behav. Ecol. Sociobiol., 10, 165-168.

- Mintzer, A. and Vinson, S. B., 1985. - Kinship and incompatibility between colonies of the *Acacia* ant *Pseudomyrmex ferruginea*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*,17, 75-78.
- Mirenda, J.T. and Vinson S.B., 1982. - Single and multiple colonies of imported fire ants in Texas. *The South. Entomol.*,7, 135-141.
- Newell, W., 1908. - Notes on the habits of the Argentine or New Orleans ant, *Iridomyrmex humilis* Mayr. *J. Econ. Ent.*,1, 21-34.
- Newell, W., 1909. - The life history of the Argentine ant. *J. Econ. Ent.*,2, 174-192.
- Newell, W. and Barber, T. C., 1913. - The Argentine ant. *U.S.D.A. Bureau of Entomology Bull.*,122, 98 pp.
- Nowbahari, M. and Lenoir, A., 1984. - La fermeture des sociétés de la fourmi *Cataglyphis cursor*: relation avec la distance géographique. In: *Processus d'acquisition précoce. Les communications* (Ed. by K. De Haro and X. Espadaler) pp. 457-462.
- Passera, L., 1969. - Interaction et fécondité des reines de *Plagiolepis pygmaea* et de ses parasites sociaux *P. grassei* et *P. xene* (Hym. Formicidae). *Insectes Soc.*,16, 179-194.
- Passera, L., Keller, L. and Suzzoni, J. P., 1988. - The control of brood male differentiation in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Insectes Soc.*, in press.
- Pfennig, D. W., Gamboa, G. J., Reeve, H. K. Shellman-Reeve, J. and Ferguson, I. D., 1983a. - The mechanism of nestmate discrimination in social wasps (Polistes, Hymenoptera; Vespidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*,13, 299-305.
- Pfennig, D. W., Reeve, H. K. and Shellman, J. S., 1983b. - Learning component of nestmate discrimination in workers of a social wasp, *Polistes fuscatus* (Hymenoptera, Vespidae). *Anim. Behav.*,31, 412-416.
- Roisin, Y. and Pasteels, J. M., 1985. - Polymorphism and polygyny in the Neo-Guinean termite *Nasutitermes princeps* Desneux. *Insectes Soc.*,32, 142-157.
- Rosengren, R., Cherix, D. and Pamilo, P., 1986. - Insular ecology of the red wood ant *Formica truncorum*: II. Distribution, reproductive strategy and competition. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*,59, 63-93.
- Rosengren, R. and Pamilo, P., 1983. - The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. *Acta Entomol. Fennica*,42, 65-77.
- Skaife, S. H., 1955. - The Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Trans. Roy. Soc. South-Africa*,34, 355-377.
- Vander Meer, R. K., Glancey, B. M., Lofgren C. S., Glover, A., Tumlinson, J. H. and Rocca, J., 1980. - The poison gland of the red imported fire ant queens: source of a pheromone attractant. *Ann. Entomol. Soc. Am.*,73, 609-612.
- Vargo, L. E. and Fletcher, D. J. C., 1986. - Queen number and the production of sexuals in the fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*,19, 41-47.
- Vargo, L. E. and Fletcher, D. J. C., 1987. - Effect of queen number on the production of sexuals in natural populations of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*,12, in press.
- Wilson, E. O., 1971. - *The Insect Societies*. Cambridge, Mass. Belknap Press, Harvard Univ. Press, 548pp.