

**LE ROLE DES REINES DANS L'AGRESSION DU
COUVAIN SEXUE PAR LES OUVRIERES
DE LA FOURMI D'ARGENTINE *IRIDOMYRMEX HUMILIS***

Didier BACH, Luc PASSERA & Serge ARON

*Centre de Recherche en Biologie du Comportement, (URA CNRS 664),
Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne, F-31062 Toulouse cedex (France)*

Résumé : Le rôle possible des reines dans l'agression du couvain sexué par les ouvrières chez la fourmi d'Argentine a été étudié à l'aide d'unités standardisées obtenues à partir de colonies prélevées sur le terrain. On a montré que dans les unités pourvues de reines, le couvain sexué femelle est éliminé par les ouvrières, alors qu'il est élevé dans les unités orphelines. Cette discrimination ne s'exerce qu'à l'encontre des formes femelles, les larves et nymphes mâles étant épargnées. Nos expériences suggèrent que les ouvrières nourrices sont capables de distinguer le sexe, la caste et l'âge des larves. L'élimination des formes royales concerne principalement les larves de reines au moment de leur différenciation et celles de taille moyenne; elle ne se produit qu'en présence de reines fécondées. Cet effet royal peut être partiellement reproduit en employant des cadavres frais de femelles fécondées, mais il est totalement supprimé si ces cadavres sont lavés dans du pentane. Ces derniers résultats renforcent l'hypothèse de l'existence d'une phéromone royale déterminant le comportement agressif des ouvrières. Cette phéromone semble en partie volatile puisque des reines fécondées vivantes peuvent exercer leur influence à courte distance.

Mots-clés : *Fourmi d'Argentine, contrôle royal, phéromone royale, reconnaissance du couvain*

Abstract : **The role of queens in the aggression of sexual brood by workers of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*.**

The possible role of queens in the aggression of sexual brood by Argentine ants' workers is investigated, using standard units originating from colonies collected in the field. In queenright units, female sexual brood is eliminated by workers; by contrast, this brood is reared in queenless units. Our experiments suggest that nurse workers are able to distinguish sex, caste and age of the larvae, as brood elimination only concerns queens larvae; males larvae and pupae are reared whatever the experimental situation. The elimination of queen brood mainly concerns queen larvae at the time of differentiation and middle sized larvae, and only occurs in the presence of mated queens. This effect can be partly reproduce using corpses of inseminated females, but these corpses washed in pentane are inefficient. Our results support the existence of a queen pheromone inducing the workers' aggressive behavior. The pheromone seems partly volatile as living queens exert their influence at a short distance.

Key words : *Argentine ant, queen control, queen pheromone, brood recognition.*

INTRODUCTION

Le rôle inhibiteur des reines dans le déterminisme des castes chez les fourmis est bien établi (FLETCHER et ROSS, 1985; BUSCHINGER, 1990). Plusieurs travaux ont montré que les femelles reproductrices contrôlent la différenciation des formes sexuées en amenant les ouvrières nourrices à choisir un programme alimentaire adéquat. C'est le cas par exemple de *Plagiolepis pygmaea* où les ouvrières ajustent la ration alimentaire selon qu'elles élèvent des reines ou des ouvrières (PASSERA, 1980). Dans d'autres situations, en particulier lorsque la différenciation est entamée, les ouvrières peuvent encore intervenir en mordant les larves royales comme chez *Myrmica rubra* (BRIAN, 1973a, 1973b, 1975a; BRIAN et coll., 1981) ou en les éliminant comme chez *Monomorium pharaonis* (EDWARDS, 1991) et chez *Iridomyrmex humilis* (VARGO et PASSERA, 1991). Chez cette dernière espèce, l'élimination des larves royales semble systématique lors de l'introduction de reines fécondées dans un élevage orphelin. VARGO et PASSERA n'ont cependant pas étudié ce phénomène en fonction de la nature exacte des larves concernées (stade, âge, etc.). Nous nous proposons, dans le présent travail, d'étudier ce dernier aspect.

La fourmi d'Argentine est une dolichoderine originaire d'Amérique du Sud; très polygyne et polycalique, elle a envahi depuis le début du siècle plusieurs biotopes à climat méditerranéen. En France, cette espèce introduite accidentellement par l'homme avant la première guerre mondiale (MARCHAL, 1917) a maintenant colonisé la majeure partie de la côte méditerranéenne.

L'élevage des sexués est annuel. Dans la nature, les sexués femelles ailés apparaissent au printemps, pendant une courte période qui suit l'exécution de 90% des reines fécondées par les ouvrières (MARKIN, 1970; KELLER et coll., 1989). Ce fait suggère l'existence d'une phéromone royale inhibitrice contrôlant le déterminisme de la caste; la baisse soudaine du taux de phéromone lors de l'exécution des reines résidentes permettrait alors l'apparition de nouveaux sexués femelles ailés. Les travaux de VARGO et PASSERA (1991) et la présente étude renforcent cette hypothèse.

MATERIEL ET METHODES

Les fourmis ayant servi à cette étude ont été récoltées à Port-Leucate (sud-ouest de la côte méditerranéenne française). Elles sont élevées au laboratoire dans les conditions décrites par PASSERA et coll., (1988). Des élevages stocks possédant de nombreuses ouvrières et du couvain de tous âges sont régulièrement privés de leurs reines fécondées. Dans ces conditions ces élevages élèvent de grandes quantités de sexués mâles et femelles que nous utilisons pour notre expérimentation (VARGO et PASSERA, 1992). D'autre part des unités expérimentales sont mises en place sous la forme de nids standardisés comprenant 1 cm³ d'ouvrières (soit 600 à 700 individus). Ces ouvrières sont soit laissées orphelines, soit accompagnées selon le cas de:

- (a) 2 reines fécondées âgées de plusieurs mois et prélevées dans les nids stocks.
- (b) 2 reines vierges ailées; elles ont été isolées avec quelques ouvrières depuis le stade nymphal afin de préserver leur virginité.
- (c) 2 reines fécondées tuées par congélation (20 minutes au congélateur).
- (d) 2 reines fécondées mortes par congélation et lavées 10 minutes dans 2 ml de pentane.
- (e) 2 reines fécondées vivantes et emprisonnées dans un petit tube en compagnie de quelques ouvrières nourrices. Le tube ouvert à une extrémité est muni d'une double grille empêchant tout contact direct entre les reines et les ouvrières du nid mais autorisant la circulation d'odeurs.

Le test éthologique employé consiste à introduire dans ces petits élevages du couvain sexué que nous recensons au jour 1, au jour 2 et au jour 7. Les différentes catégories de

larves et nymphes élevées dans les nids stocks (ouvrières, mâles et reines) se distinguent facilement en combinant entre eux des critères de longueur et de brillance (PASSERA et coll., 1988). C'est ainsi que l'on peut isoler facilement les larves royales des larves ouvrières. Les premières sont mates sous l'éclairage de la binoculaire alors que les dernières brillent dans les mêmes conditions d'éclairage. Les larves royales utilisées ont été réparties en 3 classes d'âge: petite taille (moins de 2 mm), taille moyenne (de 2 à 2,5 mm), grande taille (longueur supérieure à 3 mm). Les larves mâles pour leur part ont une brillance identique à celle des larves ouvrières. Il n'est donc pas possible de distinguer les jeunes larves mâles. Toutefois, les larves mâles âgées ont une longueur supérieure à celle des plus grandes larves ouvrières (1,8 mm). Nous avons donc utilisé des larves mâles mesurant au minimum 1,9 mm.

RESULTATS

Agression du couvain selon sa nature et selon la présence/absence de reines fécondées.

Afin de tester l'effet de la présence des reines nous avons introduit des lots de 5 larves royales de taille moyenne dans deux groupes d'unités standardisées: l'un comprenant 5 unités orphelines, l'autre 10 unités pourvues de reines fécondées. Dans le premier cas, les larves ont été élevées par les ouvrières; dans le second (avec reines), les larves ont été attaquées et 86% d'entre elles ont été détruites en 7 jours (fig. 1).

Dans une seconde série d'expériences, nous introduisons conjointement dans des unités pourvues de reines fécondées 5 larves femelles de taille moyenne et 10 larves mâles. Les formes sexuées femelles sont, ici aussi, détruites alors que les larves mâles sont épargnées (fig. 2). De la même manière, les ouvrières nourrices conservent les nymphes mâles. Les ouvrières nourrices traitent différemment les larves royales et les larves mâles ce qui suggère qu'elles sont capables de les identifier.

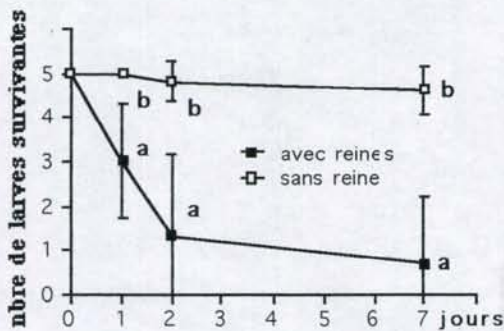


Figure 1. Mortalité des larves royales ($X \pm SD$) dans des unités orphelines (sans reine, $n=5$) et dans des unités pourvues de reines (avec reines, $n=10$). Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes ($P < 0,05$ test U de Mann-Whitney).

Mortality of queen larvae ($X \pm SD$) in queenless units (sans reine, $n=5$) and in queenright units (avec reines, $n=10$). Values followed by different letters are significantly different ($P < 0.05$ Mann-Whitney U test).

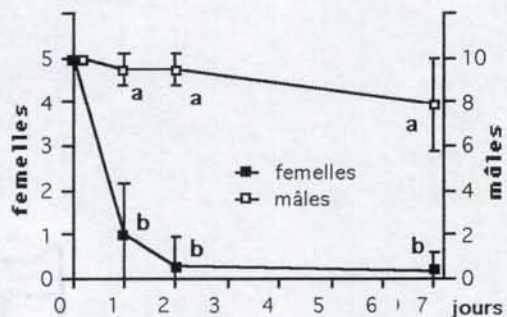


Figure 2. Mortalité des larves de sexués mâles et femelles ($X \pm SD$) dans des unités pourvues de reines ($n=10$). Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes ($P < 0,05$ test U de Mann-Whitney après transformation des données en arcsinus des racines carrées).

Mortality of male and female sexual larvae ($X \pm SD$) in queenright units ($n=10$). Values followed by different letters are significantly different ($P < 0.05$ Mann-Whitney U test, square-root and arcsinus transformation).

Dans une autre série d'expériences, nous avons testé le comportement agressif des ouvrières à l'égard de larves royales à diverses étapes de leur ontogenèse. Cinq catégories ont été étudiées, toutes facilement identifiables par l'expérimentateur: petites larves, larves

moyennes, grandes larves, prénymphe et nymphe. Des lots de 5 individus d'une même catégorie sont introduits dans des unités pourvues de 2 reines fécondées et dans des élevages orphelins (témoin).

Les résultats (fig. 3) indiquent qu'en présence de reines fécondées, l'élimination par les ouvrières concerne principalement les petites larves et celles de taille moyenne; les grandes larves, proches de la nymphose, sont plus rarement attaquées. Les nymphes et prénymphe de reine sont, elles, totalement épargnées.

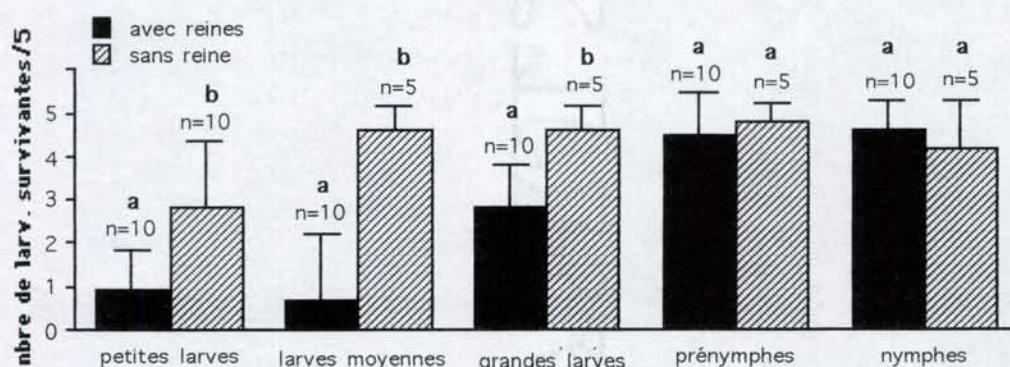


Figure 3. Mortalité du couvain sexué femelle ($X \pm SD$) 7 jours après son introduction dans des unités orphelines (sans reine) et dans des unités pourvues de reines (avec reines). Les valeurs significativement différentes sont indiquées par des lettres différentes au-dessus des colonnes ($P < 0,05$ test U de Mann-Whitney).

Mortality of sexual female brood ($X \pm SD$) 7 days after introduction in queenless units (sans reine) and queenright units (avec reines). Significantly different values are indicated by different letters above bars ($P < 0.05$ Mann-Whitney U test).

Agression du couvain en présence de reines vierges.

L'influence des reines vierges a été étudiée dans les mêmes conditions que précédemment. Nous avons remplacé les reines fécondées par de jeunes reines vierges ailées, âgées de moins de 5 jours ($n = 10$) ou par des reines vierges ailées, âgées de 7 à 9 semaines ($n = 10$). La survie des larves royales de taille moyenne a été comparée à celle obtenue dans des unités témoins orphelines ($n = 15$). Aucune différence significative quant à la survie des larves n'apparaît entre ces sociétés, toutes les trois élèvent le couvain sexué femelle introduit ($P < 0,05$, test de Kruskal-Wallis suivi d'un test de Tukey). Les reines vierges sont donc incapables d'induire l'élimination des larves royales.

Rôle éventuel d'une phéromone induisant l'agression.

Afin de tester cette hypothèse, nous avons réalisé une série d'expériences comparant le nombre de larves royales survivantes dans trois situations différentes: (i) en présence de deux cadavres frais de femelles fécondées, (ii) en présence de deux corps de reines mortes lavées dans du pentane, (iii) en présence de deux reines vivantes (témoin). Dans le cas d'utilisation de reines mortes, les cadavres ont été renouvelés chaque 12 heures et l'expérience a été limitée à 48 heures. Les cadavres frais de reines se révèlent actifs (fig. 4), mais toutefois moins que des reines vivantes (respectivement, $3,25 \pm 1,39$ et 0 larves royales survivantes; $P < 0,005$, test U de Mann-Whitney). A l'inverse, les reines mortes et lavées au pentane sont totalement inefficaces. Les unités pourvues de cadavres lavés se comportent comme des unités orphelines (fig. 4). Une substance chimique émise par les reines fécondées vivantes semble donc impliquée dans le comportement agressif des ouvrières. Cette substance est susceptible de rester active au moins 12 heures sur des

cadavres.

La phéromone royale semble au moins en partie volatile: comparés à des unités témoins orphelines, des élevages comprenant deux reines fécondées vivantes encagées éliminent les larves royales (fig. 5). Cet effet est cependant moins prononcé que lors de l'utilisation de reines libres, indiquant que le contact direct avec la femelle fécondée renforce son efficacité.

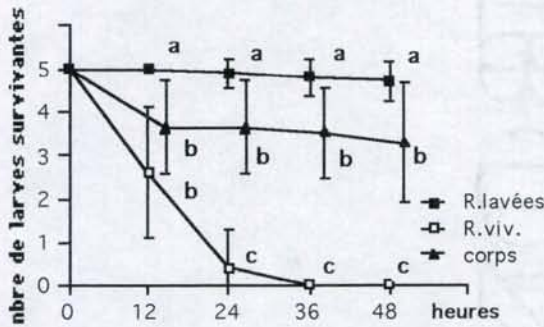


Figure 4. Mortalité de larves royales ($X \pm SD$) en présence de 2 cadavres royaux (corps, $n=8$), 2 cadavres lavés au pentane (R.lavées, $n=10$), 2 reines vivantes (R.viv., $n=5$). Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes ($P < 0,05$ test de Kruskal-Wallis, test de Tukey).

Mortality of queen larvae ($X \pm SD$) in the presence of 2 queen corpses (corps, $n=8$), 2 corpses washed in pentane (R.lavées, $n=10$), 2 queens alive (R.viv., $n=5$). Values followed by different letters are significantly different ($P < 0.05$ Kruskal-Wallis test, Tukey test).

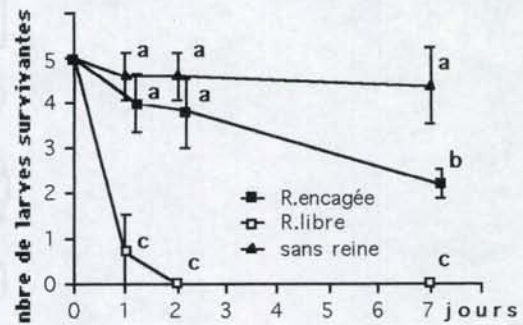


Figure 5. Mortalité de larves royales ($X \pm SD$) en présence de 2 reines vivantes encagées (R.encagées, $n=10$), 2 reines libres (R.libres, $n=5$), ou dans des unités orphelines (sans reines, $n=5$). Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes ($P < 0,05$ test de Kruskal-Wallis, test de Tukey).

Mortality of queen larvae ($X \pm SD$) in the presence of 2 queens alive in cage (R.encagées, $n=10$), 2 free queens (R.libres, $n=5$), or in queenless units (sans reines, $n=5$). Values followed by different letters are significantly different ($P < 0.05$ Kruskal-Wallis test, Tukey test).

DISCUSSION

Le rôle des reines de fourmis dans le développement du couvain royal est connu (BRIAN, 1980; PASSERA, 1984; FLETCHER et ROSS, 1985; BUSCHINGER, 1990). On peut admettre que la reine émet une ou plusieurs phéromones de déclenchement qui déterminent les ouvrières nourrices à alimenter modérément les larves femelles encore bipotentiels. Soumises à un tel régime, les larves s'engagent dans la voie ouvrière. En l'absence de reine, donc de phéromones royales, certaines larves sont suralimentées et s'engagent dans la voie royale (BONAVITA-COUGOURDAN et PASSERA, 1978; PASSERA et SUZZONI, 1991). L'existence de telles phéromones n'a encore été démontrée que pour un nombre réduit d'espèces: *Monomorium pharaonis* (BERNDT, 1977), *Plagiolepis pygmaea* (PASSERA, 1980), *Solenopsis invicta* (VARGO et FLETCHER, 1986; VARGO, 1988). La fourmi d'Argentine rentre aussi dans cette catégorie (VARGO et PASSERA, 1991).

Un mécanisme un peu différent, impliquant des agressions, se rencontre chez *Myrmica rubra* (BRIAN, 1973a, 1975b). En réglant l'activité des ouvrières nourrices, la reine s'efforce de raccourcir la période d'alimentation des larves ce qui a pour effet de déclencher la métamorphose en ouvrière. Les larves qui échappent à ce contrôle entrent en diapause hivernale et ont toutes les chances au printemps suivant de se nymphoser en reines. La reine pondreuse peut alors intervenir en urgence en amenant les ouvrières à mordre ces larves ce qui a pour effet de hâter la métamorphose et par conséquent leur

transformation en ouvrières.

Un tel mécanisme apparaît sous une forme encore plus radicale chez *Monomorium pharaonis*. Chez cette espèce vagabonde qui présente de nombreux points communs avec la fourmi d'Argentine (PASSERA, 1993), l'introduction de larves sexuées déclenche immédiatement un comportement agressif de la part des ouvrières (EDWARDS, 1991). En moins de 10 minutes, les larves sexuées sont attaquées, leur cuticule est déchirée et elles sont dévorées par les ouvrières. Les résultats que nous présentons ici sont assez comparables: en présence d'une reine fécondée, les larves royales sont victimes d'une attaque et sont détruites. La rapidité d'intervention des ouvrières est toutefois moins rapide que chez *M. pharaonis* puisque l'élimination demande au moins 24 heures. Elle est beaucoup plus comparable à celle notée par VARGO & FLETCHER (1986) chez *S. invicta*.

Le comportement agressif des ouvrières d'*I. humilis* implique un double processus de reconnaissance: les ouvrières nourrices doivent d'abord percevoir la présence royale, et doivent identifier les larves à détruire. Concernant le premier aspect, nos résultats démontrent l'existence d'une ou de plusieurs phéromones royales qui déclenchent le comportement agressif des ouvrières. Cette phéromone reste active au moins pendant 12 heures sur les cadavres de reines, quoiqu'elle soit moins efficace que celle produite par une reine vivante. Cette baisse d'activité peut être due à une évaporation de la phéromone et/ou à sa dégradation progressive (oxydation par exemple). On ne peut aussi exclure un renforcement par des stimulations tactiles au contact d'une reine vivante. Il est important de noter que cette phéromone possède au moins une partie volatile qui agit à distance à travers les mailles d'une grille. Chez *P. pygmaea* (PASSERA, 1980), *S. invicta* (VARGO, 1988) ou encore chez *M. pharaonis* (EDWARDS, 1991), les phéromones de déclenchement semblent non volatiles, nécessitant un contact direct avec le corps de la reine. Elles n'agissent jamais à distance.

Concernant l'identification du couvain à détruire, nos travaux montrent clairement que les ouvrières différencient les larves mâles qui sont épargnées, des larves royales qui sont attaquées. C'est là un résultat que l'on peut comparer à celui obtenu par BRIAN (1981) chez *M. rubra*: les larves mâles sont traitées différemment par les ouvrières selon que la société est orpheline ou non, indiquant par là qu'elles sont identifiées. Par contre, chez *S. invicta* (VARGO & FLETCHER, 1986) et *M. pharaonis* (EDWARDS, 1991), chez lesquelles il semble très complexe de différencier le sexe des larves, des lots de larves sexuées introduits dans des colonies pourvues de reines sont totalement détruits, indiquant que les ouvrières ne savent pas différencier les deux sexes.

Chez *I. humilis*, il est important de remarquer que la destruction du couvain royal est fonction de son degré de développement. La destruction est très efficace lorsque les larves royales sont petites (moins de 2 mm) ou de taille moyenne (de 2 à 2,5 mm) (respectivement, mortalité au jour 7 = 82% et 86%). Les larves royales bien développées (> à 3mm) sont beaucoup moins attaquées et les prénymphe et nymphes ne le sont presque pas (respectivement, mortalité au jour 7 = 44%, 10% et 8%). C'est là une preuve supplémentaire des capacités de discrimination des ouvrières. En fait, il semble que la capacité de destruction soit d'autant plus forte que la larve est proche du point de divergence reine/ouvrière.

Nous manquons encore de données relatives à la connaissance du signal permettant la discrimination du sexe et de la caste par les ouvrières. Il peut bien sûr être d'origine chimique, chaque larve portant selon son sexe, son phénotype et son âge, une signature particulière. C'est ainsi que chez *Myrmica rubra* les larves du troisième et dernier stade susceptibles d'évoluer en larves royales après la diapause hivernale sont mordues par les ouvrières en présence d'une reine. Ces larves sont manifestement identifiées par les ouvrières par l'intermédiaire d'un signal chimique largement répandu sur la surface de leur corps (BRIAN, 1975b). Chez de nombreuses espèces dont *Camponotus vagus* (BONAVITA-COUGOURDAN et coll., 1988), les ouvrières sont susceptibles de différencier les larves de leur société et les larves issues de sociétés étrangères; le spectre de leurs hydrocarbures cuticulaires présentant des patterns qui leurs sont propres. Mieux encore, la signature chimique est différente à l'intérieur d'une même société entre larves jeunes et

larves âgées (BONAVITA-COUGOURDAN et coll., 1990). Selon EDWARDS (1991) un signal physique pourrait également être mis en cause. Un examen des larves ouvrières et royales au microscope à balayage, chez *M. pharaonis*, révèle de grandes différences de pilosité entre les deux types de larves. Cette pilosité aiderait les ouvrières à distinguer les deux phénotypes. Enfin on ne peut exclure un signal comportemental: le fait que les prénymphe et les nymphes royales sont épargnées chez *I. humilis* alors que ces formes n'ont plus de contact nourricier avec les ouvrières, pourrait impliquer que des comportements spécifiques associés aux mouvements des pièces buccales jouent un rôle dans la reconnaissance des larves.

REFERENCES

- BERNDT, K.P., 1977. Physiology of reproduction in the pharaoh's ant (*Monomorium pharaonis*). 1. Pheromone mediated cyclic production of sexuals. *Wiadomos Parazytologiczne* 23: 163-166.
- BONAVITA-COUGOURDAN, A., J.L. CLEMENT & C.L. LANGE, 1988. Reconnaissance des larves chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop. Phénotypes larvaires des spectres d'hydrocarbures cuticulaires. *C. R. Acad. Sc., Paris* 306: 299-305.
- BONAVITA-COUGOURDAN, A., J.L. CLEMENT & A. POVEDA, 1990. Les hydrocarbures cuticulaires et les processus de reconnaissance chez les fourmis. Le code d'information complexe de *Camponotus vagus*. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 6: 273-280.
- BONAVITA-COUGOURDAN, A. & L. PASSERA, 1978. Etude comparative au moyen d'or radioactif des régimes alimentaires des larves d'ouvrières et des larves de reine chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. *Ins. Soc.* 25: 275-287.
- BRIAN, M.V., 1973a. Caste control through worker attack in the ant *Myrmica*. *Ins. Soc.* 20: 87-102.
- BRIAN, M.V., 1973b. Queen recognition by brood-rearing workers of the ant *Myrmica rubra* L. *Anim. Behav.* 21: 691-698.
- BRIAN, M.V., 1975a. Caste determination through a queen influence on diapause in larvae of the ant *Myrmica rubra*. *Ent. Exp. Appl.* 18: 429-442.
- BRIAN, M.V., 1975b. Larval recognition by workers of the ant *Myrmica*. *Anim. Behav.* 23: 745-756.
- BRIAN, M.V., 1980. Social control over sex and caste in bees, wasps and ants. *Biol. Rev.* 55: 379-415.
- BRIAN, M.V., 1981. Treatment of male larvae in ants of the genus *Myrmica*. *Ins. Soc.* 28: 161-166.
- BRIAN, M.V., R.M. JONES & J.C. WARDLAW, 1981. Quantitative aspects of queen control over reproduction in the ant *Myrmica*. *Ins. Soc.* 28: 191-207.
- BUSCHINGER, A., 1990. Regulation of worker and queen formation in ants with special reference to reproduction and colony development. In: *Social insects, an evolutionary approach to caste and reproduction* (W. Engels ed.), Springer-Verlag, Berlin pp. 37-57.
- EDWARDS, J.P., 1991. Caste regulation in the pharaoh's ant *Monomorium pharaonis*: recognition and cannibalism of sexual brood by workers. *Physiol. Entomol.* 16: 263-271.
- FLETCHER, D.J.C. & K.G. ROSS, 1985. Regulation of reproduction in eusocial Hymenoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 30: 319-343.
- KELLER, L., L. PASSERA & J.P. SUZZONI, 1989. Queen execution in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*. *Physiol. Entomol.* 14: 157-163.
- MARCHAL, P., 1917. La fourmi d'Argentine (*Iridomyrmex humilis* Mayr). *Bull. Soc. Et. Vulg. Zool. Agric., Bordeaux* 16: 23-26.
- MARKIN, G.P., 1970. The seasonal life of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae) in southern California. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 63: 1238-1242.

- PASSERA, L., 1980. La fonction inhibitrice des reines de la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr.: Rôle des phéromones. *Ins. Soc.* 27: 212-225.
- PASSERA, L., 1984. L'organisation sociale des fourmis. Privat, Toulouse 360 pp.
- PASSERA, L., 1993. Characteristics of tramp species. In: *Exotic ants: biology, impact and control of introduced species*. (D.F. Williams ed.), Westview Press, Boulder (in press).
- PASSERA, L. & J.P. SUZZONI, 1991. Role of morphogenetic hormones in caste polymorphism in ants. In: *Morphogenetic Hormones in Arthropods*. (A.P. Gupta ed.), Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey 3: 400-430.
- PASSERA L., L. KELLER & J.P. SUZZONI, 1988. Control of brood male production in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Ins. Soc.* 35: 19-33.
- VARGO, E.L., 1988. A bioassay for a primer pheromone of queen fire ants (*Solenopsis invicta*) which inhibits the production of sexuals. *Ins. Soc.* 35: 382-392.
- VARGO, E.L. & D.J.C. FLETCHER, 1986. Evidence of pheromonal queen control over the production of male and female sexuals in the fire ant *Solenopsis invicta*. *J. Comp. Physiol. A.* 159: 741-749.
- VARGO, E.L. & L. PASSERA, 1991. Pheromonal and behavioral queen control over the production of gynes in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 161-169.
- VARGO, E.L. & L. PASSERA, 1992. Gyne development in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*: role of overwintering and queen control. *Physiol. Entomol.* 17: 193-201.