

## LE COMPORTEMENT NÉCROPHORIQUE CHEZ LA FOURMI *LASIVS NIGER* L.

H. ATAYA et A. LENOIR

*Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysiologie, Faculté des Sciences  
Parc de Grandmont, F 37200 Tours*

Reçu le 15 juillet 1982.

Accepté le 3 octobre 1983.

### RESUME

On a étudié, sur des petites colonies de *Lasius niger*, le transport de 3 types de cadavres : des fourmis de la même colonie, des fourmis d'une colonie étrangère et des drosophiles. Les diverses séquences du comportement aboutissant au transport sont décrites. Les cadavres familiers sont rapidement rejetés s'ils sont laissés quelques heures à l'air libre. Les cadavres étrangers sont évacués avec des comportements agressifs. Les cadavres de drosophiles sont au contraire ramenés dans le nid comme nourriture. Les fourmis sont donc capables de différencier les cadavres. On en conclut à la réalité du comportement nécrophorique, qui est le moyen pour la colonie de se débarrasser rapidement de toute congénère morte. Ce comportement ne s'accompagne pas de rituels spécifiques et les cadavres sont simplement rejetés sur le tas de détritits à l'extérieur du nid.

### SUMMARY

#### **Necrophoric behaviour of *Lasius niger* L.**

Transport of three types of corpses was studied on small colonies of *Lasius niger* : ants of the same colony, ants of an alien colony and *Drosophila*. Behaviour patterns and sequences leading to transport are described. Familiar corpses are rapidly carried out if they are left some hours in open air. Alien corpses are treated like enemies and *Drosophila* corpses like food. As ants are able to discriminate between several types of corpses, it is concluded that necrophoric behaviour is a specific pattern which permits the elimination of dead nestmates. The transport of corpses is not organized in a particular ritualistic fashion and the "cemetery" described by some previous authors is only a refuse pile.

## INTRODUCTION

Si la plupart des anciens auteurs ayant écrit sur les fourmis signalent l'existence de « funérailles » chez ces insectes, les observations par MAC COOK (1879, 1882) du comportement des fourmis moissonneuses, et des fourmis à miel envers leurs cadavres, sont probablement parmi les premières études les plus objectives (in HOWARD et TSCHINKEL, 1976). Plus tard WHEELER (1926) indique que chez de nombreuses espèces de fourmis, les ouvrières se défont des cadavres, des aliments en excès et d'autres déchets sur un tas de détritus.

Ce sont WILSON *et al.* (1958) qui ont employé pour la première fois le terme de comportement nécrophorique, pour distinguer le rejet des cadavres de fourmis, des autres tâches sanitaires de la colonie. D'autres recherches ont été effectuées par BLUM (1970) chez *Solenopsis invicta*, HASKINS et HASKINS (1974) chez les fourmis primitives *Myrmecia vindex*, HOWARD et TSCHINKEL (1976) chez *Solenopsis invicta*, et enfin LEGAKIS (1979) chez *Monomorium pharaonis*. Tous ces travaux vont dans le même sens : les fourmis mortes produisent des substances chimiques, qui incitent les ouvrières à se débarrasser des cadavres.

Dans les autres groupes d'insectes sociaux on a peu de données. Les Termites utilisent les cadavres de leurs congénères comme une ressource alimentaire (GRASSÉ, 1949). Les abeilles et les guêpes se débarrassent assez rapidement des cadavres de leurs congénères mortes dans les alvéoles (LUBBOCK, 1883 ; ROTHENBUHLER, 1967 ; DU BUYSSON, 1903).

Chez les fourmis, jusqu'à présent, ce sont surtout les stimulus chimiques déclencheurs du comportement nécrophorique qui ont été étudiés. En ce qui nous concerne, nous avons abordé :

- d'une part, l'aspect éthologique en décrivant les différentes séquences du comportement ;
- d'autre part, l'aspect interindividuel, en étudiant le polyéthisme, grâce au marquage individuel.

## MATERIEL ET METHODES

Nous avons choisi *Lasius niger* L., élevée au Laboratoire à partir de femelles essayantes. La fourmière artificielle est constituée de 3 parties : un tube de verre, un abreuvoir et un monde extérieur.

Le tube de verre a été conçu spécialement pour pouvoir introduire les cadavres de fourmis à l'intérieur du tube, près du couvain ; à cet effet, il a été perforé en 2 endroits différents ; les deux orifices sont distants de 5 centimètres l'un de l'autre et obturés d'un fragment de scotch. Ce tube a 20 cm de longueur et 15 mm de diamètre. L'abreuvoir est un tube en Pyrex rempli d'eau distillée, fermé par un tampon de coton bien serré. Il sert à entretenir l'humidité du nid. Un cache obscurcit la zone située près de l'abreuvoir où se trouvent les fourmis avec leur couvain. Le monde extérieur est fixé à l'autre extrémité du tube d'élevage, formé d'une boîte en polystyrène circulaire de 8,2 cm de diamètre et de 5 cm de hauteur. La technique utilisée pour le marquage individuel des fourmis a été mise au point par VERRON et BARREAU (1974) chez *Lasius niger* ; elle consiste à coller sur le dos des fourmis de petites étiquettes portant une lettre ou un

chiffre. Cela nous a permis de marquer un grand nombre de fourmis et de les suivre individuellement pendant plusieurs mois.

### DESCRIPTION DU TEST

Les fourmis ont été tuées par congélation à  $-10^{\circ}\text{C}$  pendant 5 minutes. On procède ensuite de la manière suivante : le cache noir est tiré doucement en direction de l'abreuvoir jusqu'à l'apparition de l'ensemble des fourmis présentes dans le tube ; on soulève avec précaution le scotch qui ferme l'orifice ; on introduit alors les cinq cadavres à l'aide d'un pinceau fin dans le nid à 2 ou 3 centimètres de l'emplacement du couvain. La durée du test est le temps écoulé entre l'introduction des cadavres et le dépôt du cinquième cadavre dans le monde extérieur. Dans la plupart des cas, la taille du lot expérimental a été maintenue constante durant toutes les expériences en prenant soin dès le début des tests de mettre en réserve des fourmis appartenant à chaque lot, afin de les utiliser comme cadavres.

### RESULTATS

#### Apparition du stimulus déclencheur après la mort de l'animal

Nous avons utilisé 12 nids de fourmis (non marquées). Tous les cadavres introduits appartiennent à la même colonie que les ouvrières proposées.

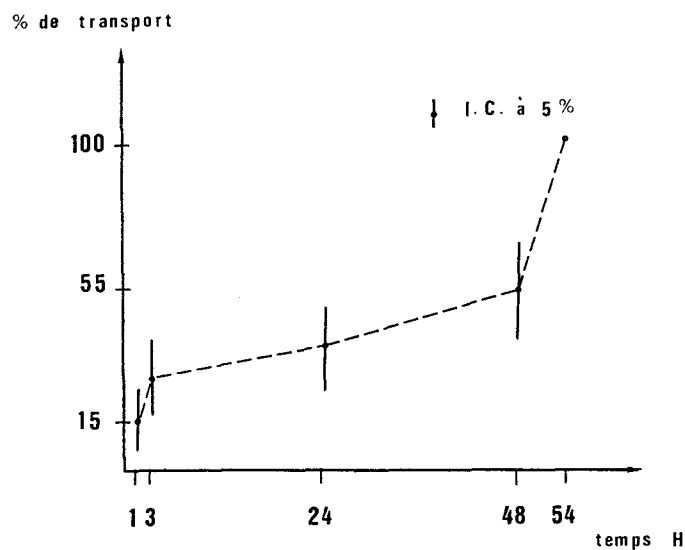


Fig. 1. — Pourcentage de transport de cadavres en fonction du temps écoulé depuis leur introduction dans le nid. (Fourmis tuées et introduites dans le nid au temps 0.)

Fig. 1. — Percent of corpses transported in relation with the time passed since their introduction in the nest. (Ants killed and introduced in the nest at time 0 hour.)

*Expérience n° 1.* — Des lots de cinq fourmis tuées par congélation sont proposés immédiatement aux nids (cadavres frais).

L'expérience a été répétée trois fois à trois jours d'intervalles : 15 % des cadavres sont transportés au bout d'une heure d'expérience, ce nombre atteint 28,3 % après trois heures d'expérience ; n'est qu'au bout de 54 heures que la totalité des cadavres proposés aux 12 nids sont alors transportés vers le monde extérieur (*fig. 1*).

On remarque que les cadavres transportés dans les premières heures de l'expérience sont entiers et n'ont subi aucune lésion ou décomposition, par contre les cadavres transportés après 24 heures sont découpés en plusieurs fragments ; on retrouve surtout des têtes, des pattes et des gastres vides de leur contenu, ce qui suppose qu'une bonne partie de ces cadavres a été mangée par les ouvrières.

Le comportement nécrophorique n'apparaît donc pas normalement chez les cadavres frais introduits dans le nid : ils sont le plus souvent d'abord soignés, léchés en particulier, puis utilisés partiellement comme nourriture.

*Expérience n° 2.* — Des lots de cinq cadavres tués par congélation et laissés à la température ambiante du laboratoire (25° C) sont présentés ensuite aux

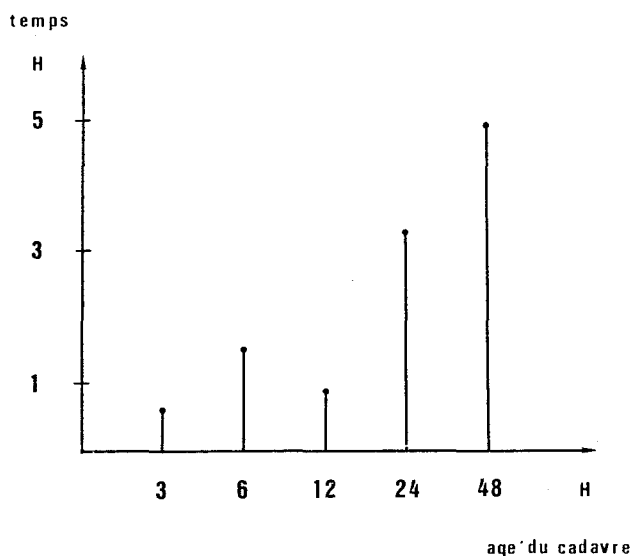


Fig. 2. — Temps de transport de la totalité des cadavres dans les différentes expériences.  
« Age » du cadavre : temps écoulé entre la mort et l'introduction dans le nid.

Fig. 2. — Time necessary for transporting all the corpses for the different experiences.  
"Age" of the corpse : time passed between the death and the introduction in the nest.

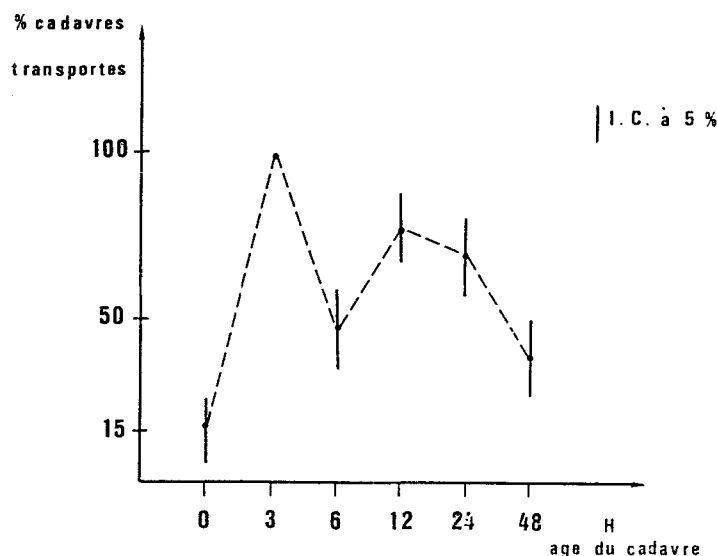


Fig. 3. — Pourcentage de cadavres transportés au bout d'une heure d'expérience dans les différentes expériences.

« Age » du cadavre : voir *figure 2*.

Fig. 3. — Percent of corpses transported after one hour of observation for the different experiences.

"Age" of corpse : see *figure 2*.

différents nids, 3 heures, 6 heures, 12 heures, 24 heures ou 48 heures après leur mort. L'inspection par les ouvrières des cadavres vieilliss est de plus courte durée qu'en présence de cadavres frais ; ce temps d'inspection tend à diminuer au fur et à mesure que la date de mort de la fourmi est éloignée.

La *figure 2* montre les temps moyens mis par les ouvrières pour transporter les cinq cadavres hors du nid : c'est avec les cadavres de 3 heures que le rejet est le plus rapide.

A l'examen de la *figure 3*, nous pouvons comparer les pourcentages de cadavres transportés au cours de la première heure lors des différentes expériences. Le score est maximal pour 3 heures (100 % de transport) et tend à diminuer progressivement pour les tests suivants. Si l'on compare avec l'expérience précédente (cadavre frais introduit, temps = 0), on trouve une différence significative avec tous les autres tests.

Le stimulus déclencheur atteint donc son maximum d'efficacité trois heures après la mort de l'animal et tend à diminuer progressivement par la suite.

### Analyse séquentielle du comportement nécrophorique

#### *Protocole expérimental*

Nous avons utilisé des lots de 5 cadavres laissés pendant trois heures à la température ambiante avant de les présenter aux nids expérimentaux. On a vu que cette durée de trois heures permet d'obtenir un rejet rapide des cadavres de la colonie d'origine.

Trois types de cadavres sont utilisés : cadavres de fourmis *Lasius niger* d'une même colonie ; cadavres de fourmis *Lasius niger* d'une colonie étrangère ; cadavres de Drosophiles.

L'ordre de présentation de ces trois types de cadavres a été généralement respecté avec un repos de 30 minutes à chaque fois : chaque colonie a été testée 10 fois à 1 ou 2 jours d'intervalle.

#### *Les comportements observés et leur fréquence*

Nous avons constitué à partir de nos observations un diagramme de transition ou « diagramme cinétique » (SUSTARE, 1978), pour chaque type d'expérience (*fig. 4, 5 et 6*).

On remarque que la probabilité des fréquences d'apparition des actes diminue d'une étape à l'autre, sauf pour les déplacements (DE) ; par exemple pour la *figure 4* cette fréquence passe de 33,3 % (APO) à 15 % (IBO) ou 18 % (ILO) ; ensuite elle descend à 11,8 % (LEO) pour remonter par la suite à 15 % (DEO), et atteint enfin 6 % (TRO).

Les comportements d'approche et d'inspection sont les comportements le plus souvent observés, on les rencontre dans les trois types d'expérience. L'approche est le déplacement simple de l'ouvrière vers le cadavre (AP), elle peut être suivie ou non d'une inspection. L'inspection brève (IB) consiste à explorer le cadavre avec les antennes et les pattes antérieures dans un laps de temps assez court (< 3 s), sinon on parle d'inspection longue (IL).

Le comportement de léchage (LE) n'est apparu qu'avec les cadavres du même nid (*fig. 4*) ; les ouvrières lèchent d'une manière intensive l'abdomen, la tête, le thorax, les antennes et les pattes des cadavres. L'intensité du léchage est en corrélation avec « l'âge » du cadavre : plus le cadavre est frais, plus il sera léché ; les cadavres de 12 heures, 24 heures et plus seront moins léchés que des cadavres de moins de 12 heures.

Les comportements d'attaque et de morsure ont été observés vis-à-vis des cadavres de fourmis étrangères à la colonie et vis-à-vis des cadavres de Drosophiles (*fig. 5 et 6*). L'attaque se résume à des contacts avec le cadavre très brefs et brutaux des antennes et des pattes, avec libération d'acide formique. L'abdomen est recourbé sous le thorax et le venin projeté vers l'avant (AT). Les attaques s'accompagnent souvent de morsures avec les mandibules portées surtout sur les antennes et les pattes, donc les parties les plus accessibles de la victime (MO).

Le déplacement a été noté dans les trois types d'expérience : l'ouvrière

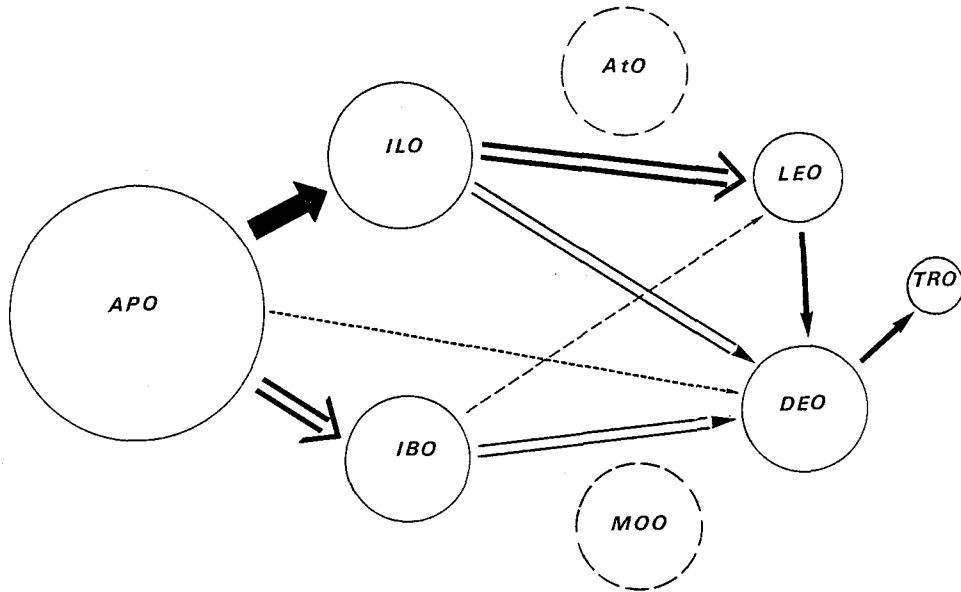


Fig. 4. — Diagramme de transition du comportement nécrophorique vis-à-vis des cadavres du nid d'origine (O).

AP: Approche; IL: Inspection longue; IB: Inspection brève; AT: Attaque; MO: Morsure; LE: Léchage; DE: Déplacement; TR: Transport.

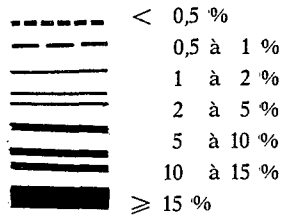
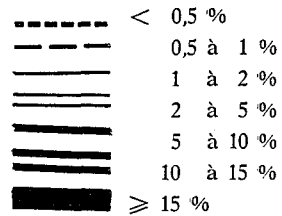


Fig. 4. — Diagram of transition for necrophoric behaviour toward corpses of the same nest (O).

AP: Approach; IL: Long inspection; IB: Short inspection; AT: Attack; MO: Biting; LE: Licking; DE: Displacement; TR: Transport.



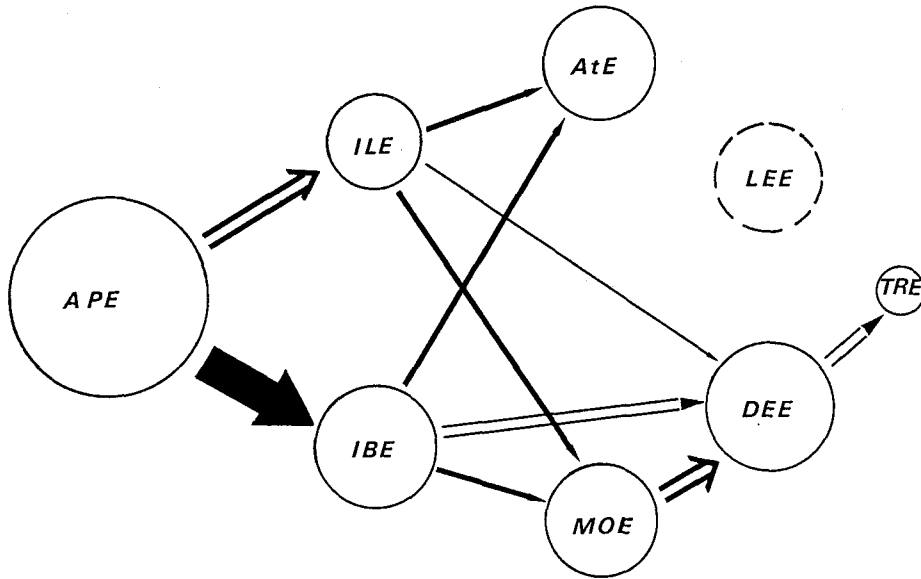


Fig. 5. — Diagramme de transition du comportement vis-à-vis des cadavres étrangers (E). Pour les symboles, voir figure 4.

Fig. 5. — Diagram of transition for behaviour toward alien corpses (E). For symbols, see figure 4.

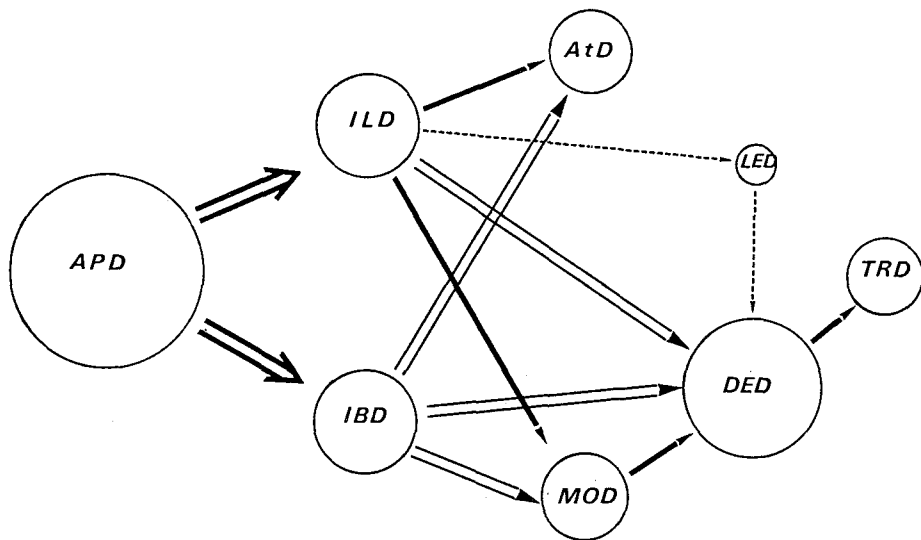


Fig. 6. — Diagramme de transition du comportement vis-à-vis des cadavres de *Drosophila*. Pour les symboles, voir figure 4.

Fig. 6. — Diagram of transition for behaviour toward corpses of *Drosophila*. For symbols, see figure 4.



saisit avec ses mandibules un membre ou une partie du corps du cadavre et le tire dans un sens ou dans un autre sur quelques millimètres (DE). Le transport consiste à saisir par les mandibules le cadavre au niveau du pétiole, du cou ou des pattes, et à le soulever du sol, puis à le transporter, la tête du cadavre dirigée vers le haut ou vers le bas (TR). Les cadavres de fourmis sont transportés en direction du monde externe ; par contre, les cadavres de drosophiles sont dirigés vers la zone interne et le couvain.

Si on étudie maintenant les différents types d'expériences entre elles deux par deux par le test du  $\chi^2$  :

- la comparaison entre cadavres familiers et cadavres étrangers montre une différence très significative ( $p < .001$ ) ;
- la comparaison entre cadavres familiers et drosophiles donne également une différence très significative ( $p < .001$ ) ;
- et enfin, la comparaison entre cadavres étrangers et drosophiles montre une différence significative à  $p < .01$ .

Les flèches représentent la probabilité de transition d'un acte à un autre acte, permettent de remarquer que le parcours le plus probable avec un cadavre de la même colonie est Approche (APO), Injection longue (ILO), Léchage (LEO), Déplacement (DEO) et Transport (TRO). Avec un cadavre étranger ou une drosophile, les inspections conduisent souvent à une attaque qui constitue généralement la fin d'une séquence. Les morsures sont plus fréquentes avec les drosophiles.

#### **La spécialisation dans le comportement nécrophorique**

A partir des expériences présentées dans le paragraphe précédent, on a effectué l'analyse de l'activité de chacune des fourmis.

##### *Le comportement nécrophorique vis-à-vis de cadavres du même nid*

La *figure 7* montre l'évolution du nombre moyen d'ouvrières participant à chaque test aux différentes étapes du comportement nécrophorique : 15,3 (soit 28,2 % des ouvrières) s'approchent du cadavre (APO), et ce nombre diminue progressivement pour atteindre 1,9 (soit 3,8 %). Pour l'ensemble des tests, le nombre total d'ouvrières ayant transporté au moins une fois représente 11,4 fourmis, soit 20,8 % de l'effectif.

##### *Le comportement nécrophorique vis-à-vis de cadavres étrangers ou de drosophiles*

Si l'on considère la *figure 8*, on peut constater que le nombre total des ouvrières transporteuses pour chaque test est de 3,3 pour l'ensemble des tests 12, ce qui représente 5,5 % et 22 % de l'ensemble des ouvrières ; ces chiffres sont assez proches de ceux des transports de cadavres du même nid (3,8 et 20,8 %).

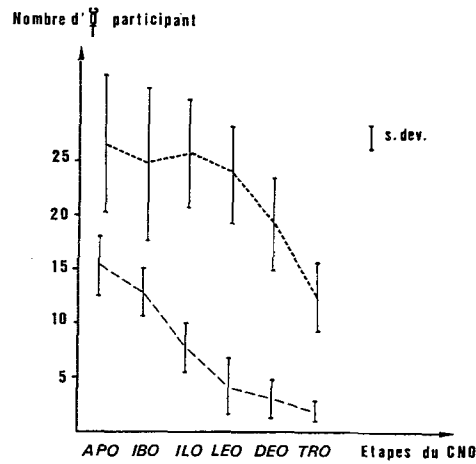


Fig. 7. — Moyenne du nombre d'ouvrières participant aux diverses étapes du comportement nécrophorique vis-à-vis de cadavres familiers (CNO):

— pour l'ensemble des tests -----

— pour chaque test — — — — —

Pour les symboles, voir figure 4.

Fig. 7. — Mean of ants numbers participating to each step of necrophoric behaviour toward familiar corpses (CNO):

— for all the tests -----

— for each test — — — — —

For symbols, see figure 4.

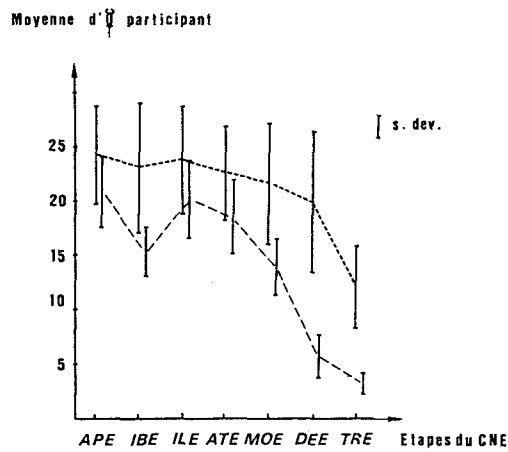


Fig. 8. — Id. figure 7: Comportement vis-à-vis de cadavres étrangers (CNE).

Fig. 8. — Id. figure 7: Behaviour toward alien corpses (CNE).

Les courbes obtenues avec les drosophiles se superposent avec celles de la figure 8, les moyennes sont toujours très proches et jamais significativement différentes. On ne les a donc pas portées sur le graphique.

*Analyse globale pour les trois types d'expériences*

Le but est de savoir s'il existe une spécialisation pour chaque type de cadavre, si les mêmes individus exécutent indifféremment l'une ou l'autre des tâches.

Parmi la population totale, c'est-à-dire 314 ouvrières observées, 37,2 % ont, pendant une série de 30 essais, effectué des transports, les autres n'ont jamais transporté de cadavres.

Sur la figure 9, nous avons placé, à titre d'exemple, en abscisse les numéros des ouvrières transporteuses classées en fonction de la somme décroissante des charges transportées, et en ordonnée, le pourcentage de cadavres transportés pour une colonie. La courbe a un aspect exponentiel et ressemble à

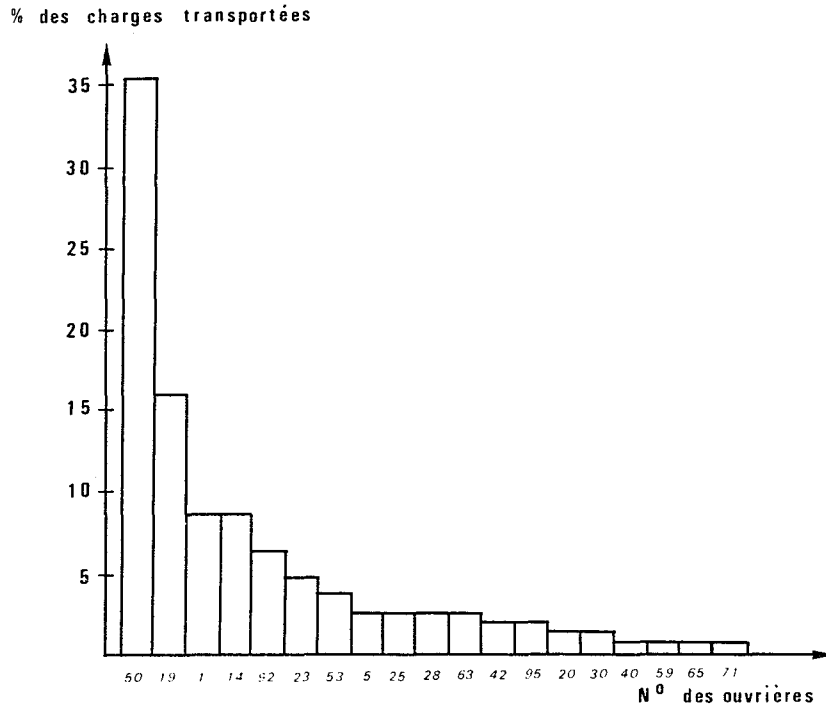


Fig. 9. — Pourcentage des charges transportées par chaque ouvrière, dans les 3 types d'expériences. Les ouvrières sont classées par ordre décroissant (exemple pour une colonie).

Fig. 9. — Percent of loads transported by each worker, for all the 3 experiments, workers are classified according decreasing order (example for one colony).

celles qu'on trouvées divers auteurs pour d'autres comportements : MÖGLICH et HÖLLDOBLER (1974) puis ABRAHAM (1980) lors des déménagements chez *Formica fusca* et *Myrmica rubra*, LENOIR et ATAYA (1983) pour tous les comportements de *Lasius niger*.

Le groupe d'ouvrières transporteuses des colonies étudiées se répartit en trois catégories selon le type d'expérience effectuée :

- 1 — 32,5 % des ouvrières ont transporté les trois types de cadavres que nous avons proposés ;
- 2 — 33,3 % des ouvrières ont participé au transport de deux types de cadavres ;
- 3 — 34,1 % des fourmis se sont manifestées dans un seul type de transport.

Parmi celles-ci :

- 52,7 % dans le transport des cadavres de *Drosophiles* ;
- 25,2 % dans le transport des cadavres du même nid ;
- 22 % seulement dans le transport des cadavres d'un autre nid.

A la lumière de cette analyse on constate que la majorité des ouvrières transporteuses, transportent deux ou trois types de cadavres et quelques-unes seulement semblent se « spécialiser » dans le transport d'un seul type de cadavre. Il est à noter que la spécialisation dans le transport des *Drosophiles* est deux fois plus importante que dans les autres types d'expérience.

Nous avons étudié, par la suite, la répartition des fourmis dans la colonie en fonction des comportements observés et on a constaté qu'il existe deux groupes de fourmis :

- 1 — celles qui ne participent à aucune des étapes du comportement nécrophorique, elles représentent 44 % des individus de la colonie ;
- 2 — et celles qui participent au comportement nécrophorique, vis-à-vis de trois, deux ou un types de cadavres (D.O. et E.), soit 56 % des fourmis.

Parmi celles-ci on a vu que 37,2 % interviennent au moins une fois dans la dernière étape qui est le transport ; ainsi, près de 20 % des fourmis s'intéressent de quelque manière aux cadavres sans les transporter.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

Les trois types d'expériences que nous avons effectués sur des petites colonies de fourmis *Lasius niger*, pastillées et suivies individuellement, nous ont permis de décrire les étapes du comportement nécrophorique qui se termine par le transport du cadavre proposé.

Le déclencheur du comportement nécrophorique est absent à la mort de

l'animal, mais apparaît après un certain laps de temps et se traduit par le transport. Il est vraisemblable que les cadavres d'ouvrières mortes dans le nid sont considérés d'abord comme une ouvrière vivante puis progressivement comme une proie et consommés. Les débris des parties chitinisées sont ensuite rejetés. Les cadavres laissés à l'air libre quelques heures déclenchent rapidement un comportement véritablement nécrophorique avec rejet dans le milieu extérieur.

On peut penser que les différents résultats obtenus entre ces deux situations peuvent s'expliquer par l'humidité relative importante qui existe dans le nid et que l'on ne retrouve pas dans l'atmosphère ambiante du laboratoire. Les cadavres pourraient être beaucoup plus déshydratés dans le second cas, ce qui expliquerait les réactions plus rapides des fourmis.

D'après les différents auteurs qui ont étudié ce phénomène, comme WILSON *et al.* (1958), HASKINS et HASKINS (1974), et surtout HOWARD et TSCHINKEL (1976), les composés de putréfaction s'accumulent et incitent les ouvrières à se débarrasser du cadavre. Parmi ces composés de putréfaction, le plus important semblait être l'acide oléique (WILSON *et al.*, 1958), mais LEGAKIS (1979) n'a pas retrouvé le même résultat. GORDON (1983) a montré que la réponse à l'acide oléique dépendait en fait du contexte social.

Le mécanisme de transport n'est d'ailleurs certainement pas aussi simple qu'il apparaît au premier abord. Il arrive, en effet, que des ouvrières se trompent et transportent une congénère vivante qui se laisse faire comme dans un déménagement. C'est ainsi que des ouvrières de *Cataglyphis* (HARKNESS, 1977) ou de *Platythyrea* et *Paltothyreus* (LEVIEUX, 1976) peuvent être rejetées hors du nid et revenir par leurs propres moyens.

Il semble que dans chaque type d'expérience, quelques ouvrières se montrent plus particulièrement concernées (« spécialisées ») mais, quand on effectue d'autres expériences, ces mêmes ouvrières interviennent également dans les nouvelles tâches. Une certaine régulation existe au sein de chaque colonie et les ouvrières interviennent en fonction des besoins du nid. Les relations entre ces diverses tâches de transports de cadavres et le polyéthisme général de la colonie sont étudiées par ailleurs : les transporteuses se situeraient plutôt parmi les pourvoyeuses (LENOIR et ATAYA, 1983).

On n'a cependant jamais observé, chez les *Lasius*, de véritable « cimetière » recevant uniquement des cadavres de fourmis, ni de transport des morts selon un « rite » particulier.

Certaines espèces, comme les fourmis légionnaires du genre *Eciton*, empiètent leurs morts et leurs déchets dans un emplacement situé à proximité du nid ou du bivouac (RETTENMEYER, 1963) tandis que les fourmis champignonnistes du genre *Atta* utilisent à cet effet des chambres ou des galeries abandonnées (MOSER, 1963).

Le comportement nécrophorique permet d'éliminer rapidement tout individu mort dans le nid, risquant d'être le point de départ de quelque

infection. Ce contrôle simple est toutefois complété par le fait que les individus mourants ont tendance à sortir seuls du nid. Ce fait tout à fait remarquable est signalé par divers auteurs, par exemple WILSON (1971) chez *Pogonomyrmex*. On a observé chez *Lasius niger* que les ouvrières mourantes peuvent même, en élevage artificiel, rester définitivement dans la zone où sont accumulés les cadavres et déchets. MARIKOVSKY (1962) a décrit un phénomène de même nature chez les ouvrières de *Formica rufa* parasitées par un champignon.

Au total la colonie de fourmis est bien protégée mais il n'est pas impensable d'imaginer que l'on puisse tromper ses mécanismes de défense.

#### Bibliographie

- ABRAHAM M., 1980. — Comportement individuel lors de déménagements successifs chez *Myrmica rubra* L. C.R. U.I.E.I.S. Sect. Française, Lausanne, 7-8 sept. 1979, D. Cherix Ed., 17-19.
- BLUM M.S., 1970. — The chemical basis of insect sociability. In *Chemicals controlling insect behavior*, Ed. M. Beroza, Academic Press, New York.
- BUYSSON (du) R., 1903. — Monographie des guêpes ou *Vespa*. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 72, 260-288.
- GORDON D.M., 1983. — Dependence of necrophoric response to oleic acid on social context in the ant. *J. Chem. Ecol.*, 9, 105-111.
- GRASSÉ P.P., 1949. — Ordre des Isoptères ou Termites. In *Traité de Zoologie*, Ed. P.P. Grassé, 9, Masson et C<sup>o</sup>, Paris, 408-544.
- HARKNESS R.D., 1977. — The carrying of ants (*Cataglyphis bicolor* Fab.) by others of the same nest (Hym. Formicidæ). *J. Zool.*, 183, 419-430.
- HASKINS C.P., HASKINS E.F., 1974. — Notes on necrophoric behavior in the archaic ant *Myrmecia vindex* (Formicidæ: Myrmecinae). *Psyche*, 81, 258-267.
- HOWARD D.F., TSCHINKEL W.R., 1976. — Aspects of necrophoric behavior in the red imported fire ant *Solenopsis invicta*. *Behaviour*, 56, 157-180.
- LEGAKIS A., 1979. — *Aspects of chemical communication in Pharaoh's ant*, *Monomorium pharaonis* (L.). Phil. diss., University of Southampton, 199 p.
- LENOIR A., ATAYA H., 1983. — Polyéthisme et répartition des niveaux d'activité chez la fourmi *Lasius niger* L. *Z. Tierpsychol.*, 63, 213-232.
- LEVIEUX J., 1976. — La structure du nid de quelques fourmis arboricoles d'Afrique tropicale. *Ann. Univ. Abidjan, Sér. C*, 12, 5-22.
- LUBBOCK J., 1883. — *Fourmis, abeilles et guêpes*, Baillière et C<sup>o</sup>, Paris, Tome I: + 196 p. + 1 pl., t.; Tome II: 200 p.
- MÖGLICH M., HÖLDOBLER B., 1974. — Social carrying behavior and division of labor during nest moving in ants. *Psyche*, 81, 219-236.
- MARIKOVSKY P.I., 1962. — On some features of behavior of the ants *Formica rufa* L. infested with fungus disease. *Ins. Soc.*, 9, 173-179.
- MOSER J.C., 1963. — Contents and structure of *Atta texana* nests in summer. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 56, 286-291.
- RETTENMEYER E.W., 1963. — Behavioral studies of army ants. *Kansas Univ. Sc. Bull.*, 44, 281-465.
- ROTHENBUHLER W.C., 1967. — Genetic and evolutionary considerations of social behavior of honeybees and some related insects. In *Behavior Genetic Analysis*, J. Hirsch Ed., Mc Graw Hill, chap. 5, 61-106.
- SUSTARE B.D., 1978. — Systems Diagrams. In *Quantitative Ethology*, Ed. P.W. Colgan, Wiley and Son, 276-329.
- VERRON H., BARREAU S., 1974. — Une technique de marquage des insectes de petite taille. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 108, 259-262.
- WHEELER W.M., 1926. — *Les sociétés d'insectes, leur origine, leur évolution*, Doin, Paris, XII + 468 p., 61 fig.
- WILSON E.O., 1971. — *The Insect Societies*, Belknap Press, Harvard, 548 p.
- WILSON E.O., DURLACH N.I., ROTH L.H., 1958. — Chemical releaser of necrophoric behavior in ants. *Psyche*, 65, 108-114.