

Relations entre la fourmi parasite *Formicoxenus provancheri* et son hôte *Myrmica incompleta*. Données biologiques et éthologiques (Hym. Formicidae)

A. Lenoir*, C. Errard*, A. Francoeur** and R. Loiselle**

* *Laboratoire d'Éthologie et Sociobiologie, Université Paris Nord, Av. J. B. Clément,
F-93430 Villetaneuse, France*

** *Laboratoire de Biosystématique, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Quebec, Canada,
G7H 2B1*

Key words: Parasite ant, grooming, appeasement behaviour, nestmate recognition, species recognition, polycalism.

Résumé

La biologie et le comportement de *Formicoxenus provancheri*, fourmi parasite de *Myrmica incompleta*, sont précisées. Cette espèce forme de grandes sociétés polycaliques où chaque unité conserve une certaine autonomie (mise en évidence par le faible taux de passage d'une unité à l'autre et la discrimination du couvain de chaque unité). L'adoption des *Formicoxenus* par les *Myrmica* est facile et n'entraîne qu'une mortalité très faible parmi les parasites, même lorsqu'il s'agit de *Myrmica* totalement indemnes de parasites. Nous décrivons deux comportements importants dans les interactions entre les deux espèces: le léchage de l'hôte et le comportement d'apaisement envers l'hôte. Les larves de *Formicoxenus* sont consommées par l'hôte *Myrmica*, ce qui explique la nécessité pour les *Formicoxenus* de garder leur couvain à l'écart de l'hôte. Il est probable que la formation des supercolonies s'effectue par bouturage d'une gyne (ou d'une ergate fécondée) accompagnée d'ergates, qui va fonder une nouvelle calie à la périphérie de la société hôte. Le problème de la dissémination du parasite est posé: les gynes après fécondation sont fortement agressées si on tente de les introduire dans une société étrangère.

Summary

Biological and ethological observations on the interactions between the parasite ant Formicoxenus provancheri and its host Myrmica incompleta (Hym. Formicidae)

Information on the biology and the behaviour of *Formicoxenus provancheri*, a parasite of *Myrmica incompleta*, is presented. *F. provancheri* forms large polycalic societies which each unit maintaining some independence: movements from one unit to another are not frequent and there is brood discrimination between different units. Adoption of *Formicoxenus* ergates by *Myrmica* societies is

easy, the mortality is very low among the parasites, even if the adoptive *Myrmica* were previously completely parasite free. The larvae of *Formicoxenus* can be eaten by the host *Myrmica*; this explains the necessity for the *Formicoxenus* to keep their brood apart from the host. Grooming of the host is very frequent. This might enable the parasite to acquire the species-specific odour of the host colony. Grooming might also be a way of obtaining some nutritious substances from the host body. Appeasement behaviour presented by the *Formicoxenus* is described. New small units of colonies, at the periphery of the host society, are probably founded by budding of any fecundated female leaving the nest with some ergates. This leads to the formation of super-societies by the parasite. The problem of how the parasite spreads is not answered by this study because it was shown that newly fecundated gynes suffer strong aggression when they enter an alien host society.

Introduction

Formicoxenus provancheri est une fourmi *xénobionte*, c'est-à-dire vivant en étroite dépendance avec son hôte, *Myrmica incompleta*, mais sans être un véritable parasite social. Elle construit des nids à la périphérie du nid de l'espèce hôte, nourrit et soigne elle-même son couvain. Ce mode de vie est intermédiaire entre la *cleptobiose* où les fourmis volent du couvain ou de la nourriture à l'hôte, et les véritables parasites sociaux qui forment des colonies mixtes avec leur hôte (Wheeler, 1910; Wilson, 1971; Buschinger, 1986; Hölldobler et Wilson, 1990). La *xénobiose* semble exceptionnelle chez les fourmis puisqu'elle n'est décrite en dehors des *Formicoxenus* que chez quelques rares espèces (Wilson, 1971; Buschinger, 1990; Hölldobler et Wilson, 1990) concernant trois genres de myrmicines: *Monomorium* (*M. nouhalieri*/*M. subnitidum*, Wheeler, 1910; Bolton, 1987 – *xénobiose* douteuse dans ce cas); *Megalomyrmex* (*M. symmetochus*/*Sericomyrmex amabilis*, Wheeler, 1925; *M. wheeleri*/*Cyphomyrmex costatus*, Weber, 1940), et *Crematogaster* (*C. limata*/*Ectatomma tuberculatum*, Wheeler, 1986). Le genre *Formicoxenus* a été récemment révisé par Francoeur et al. (1985) qui montraient l'existence de deux espèces très voisines *F. provancheri* et *F. quebecensis* parasitant respectivement *M. incompleta* et *M. alaskensis*. *F. provancheri* a longtemps été considérée comme une *Leptothorax*, et connue sous le nom de *Leptothorax emersoni* (Wheeler, 1901), un synonyme de *Leptothorax provancheri*, avant d'être rattachée au genre *Formicoxenus*. *M. incompleta* est synonyme de *Myrmica brevinodis* (Francoeur et Béique, 1966).

Les principales caractéristiques de la biologie de *F. provancheri* ont été décrites dans les articles de Buschinger et al. (1980), Francoeur et al. (1985) et quelques données préliminaires sur les interactions entre les deux espèces ont été présentées par Lenoir et al. (1989).

Nous précisons ici certains points de la biologie de *F. provancheri* et présentons de nouvelles données sur:

- l'organisation sociale de ce *xénobionte*,
- les relations entre adultes des deux espèces,
- les relations entre adultes et le couvain homospécifique ou hétérospécifique.

Toutes les formes femelles pouvant être fécondées, nous utiliserons ici la terminologie de Loiselle et Francoeur (1988) pour les nommer: *gynes* (reines ailées ou non), *ergatogynes* (intermorphes) et *ergates* (ouvrières).

Matériel et méthodes

Les fourmis ont été récoltées au Québec depuis les alentours de la ville de Québec (Saint-Augustin, Loretteville) jusqu'à la frontière américaine (Lac Mégantic, Lac Drolet...). Elles sont élevées dans des boîtes de Pétri selon la technique d'Alloway (1979), à 20°C et soumises à une photopériode L:D = 12:12 h. Elles possèdent un abreuvoir et plusieurs nids circulaires dont un pour les *Formicoxenus* avec un orifice de petit diamètre gênant le passage des *Myrmica*. Les colonies sont nourries avec des fragments d'insectes (vers de farine, mouches) ou des drosophiles associés à la diète artificielle de Bhatkar fournissant un supplément de sucres et de vitamines.

Résultats

1. Données sur la biologie et le comportement des *Formicoxenus*

Les *F. provancheri* en colonie pure se nourrissent de miel liquide, de diète artificielle. La prise de nourriture est accompagnée de nombreuses stridulations. Elles mangent les drosophiles qu'elles peuvent ramener au nid pour leurs larves. Les colonies privées de l'hôte *Myrmica* subsistent un certain temps, mais périclitent inexorablement. Cette fourmi est bien inféodée à son hôte et ne peut vivre sans lui.

Le couvain de *Formicoxenus* est soigné uniquement par les individus de son espèce. Quand des *Myrmica* arrivent à pénétrer dans le nid du parasite, les intruses sont tenues à distance afin de protéger le couvain (Wheeler 1901). Eventuellement, la chambre à couvain sera vidée et le couvain transporté ailleurs. Nous avons observé des sollicitations de larves *Myrmica* par des *Formicoxenus*, les larves réagissent en émettant par l'anus une gouttelette claire, qui est immédiatement consommée (décrit par Le Masne, 1953 chez diverses espèces, voir aussi Wilson, 1971). Les fourmis aident les nouveau-nées à sortir de leur mue imaginale. L'ergate nouveau-née, toute pâle, avec des traces d'exuvie, est léchée très rapidement par ses congénères. Les léchages interindividuels entre adultes *Formicoxenus* sont très fréquents, surtout lorsque de la nourriture est déposée après une période de jeûne, et la plupart du temps ils sont accompagnés de stridulations.

L'accouplement se fait après un appel sexuel de la femelle. Cet appel sexuel, observé par Buschinger (1976b) chez *F. nitidulus*, puis chez *F. provancheri* (Buschinger et al., 1980) est tout-à-fait similaire à celui d'*Harpagoxenus* et autres parasites sociaux de la tribu Leptothoracini (Buschinger, 1986). Il n'a cependant pas été observé chez *Formicoxenus diversipilosus* par Alpert et Akre (1973). Presque toutes les femelles sont potentiellement fécondables. Nous avons observé au laboratoire une jeune ergate (encore pâle) sortir du nid, élever l'abdomen et émettre une gouttelette (l'aiguillon sorti) de phéromone volatile, attractive pour les mâles. L'appel sexuel a duré quelques secondes. Immédiatement de nombreux mâles sont arrivés autour du point d'appel. L'un d'eux s'est accouplé avec l'ergate, durant 4 minutes, les autres mâles très excités essayaient de s'accoupler avec les autres ergates rencontrées, mais sans succès. Cette phase d'excitation a duré environ 5 minutes. Les mâles sont capables, au laboratoire, de voler sur une distance de quelques mètres.

Les relations avec l'hôte ont fait l'objet de nombreuses observations qui ont permis de faire un éthogramme (Lenoir et al., 1989). Les comportements de *Formicoxenus* ont été regroupés en 4 catégories: agressions de l'hôte (AG), agressée par l'hôte (AGE), apaisements (AP) et non agonistiques ou amicaux (NAGO) (Errard et al. sous presse). Nous décrivons ici plus en détail deux types de comportements qui sont très importants, les léchages et les apaisements.

- Les léchages très fréquents et intenses de l'hôte par les *Formicoxenus*. Ils représentent la majorité des comportements amicaux. Il s'agit d'un véritable shampooing (Wheeler, 1901) (Fig. 1); Hölldobler et Wilson (1990) parlent d'ailleurs à propos de *F. provancheri* de «*Shampoo ant*». Pour Wheeler (1903) le shampooing est bénéfique pour l'hôte, mais plus tard cet auteur considère les *Formicoxenus* comme de simples parasites: les sociétés hôtes comporteraient proportionnellement moins d'ergates quand le parasite est présent (Wheeler, 1910). Nous n'avons pu vérifier ce fait, car toutes nos récoltes de *Myrmica incompleta* au Québec, contenaient des *Formicoxenus provancheri*, sauf à proximité de l'aéroport de Québec (Loretteville) où nous avons trouvé une société géante de *M. incompleta* sans traces de *Formicoxenus* malgré des recherches approfondies poursuivies sur plusieurs années.
- La posture d'apaisement est très typique des *Formicoxenus provancheri*. Lorsqu'une ouvrière hôte s'approche, l'ergate soulève son abdomen et émet une gouttelette de liquide volatil (Fig. 2); le comportement est exactement similaire à l'appel sexuel (cf. Buschinger et al., 1980: Fig. 1). L'ouvrière *Myrmica* ainsi visée, en général, se calme et n'agresse pas la *Formicoxenus*. Ce comportement a été décrit par Staeger (1925) sur *F. nitidulus*, et cet auteur lui attribuait un effet répulsif. Chez *F. provancheri*, ce comportement a un réel apaisant sur la fourmi hôte. Il n'avait pas encore été signalé chez cette espèce.

Composition des sociétés de F. provancheri: Les sociétés de *F. provancheri* comprennent jusqu'à une centaine d'individus (Francoeur et al., 1985) et sont souvent à la périphérie d'un nid de *Myrmica*. Elles forment des "super-colonies". Nous avons récolté plusieurs de ces ensembles vers le 14 juillet 1988, période de production maximale des ergates et des individus ailés.



Figure 1. Léchage (shampooing) de *M. incompleta* par *F. provancheri*

Figure 1. Licking (shampooing) of *M. incompleta* by *F. provancheri*



Figure 2. Comportement d'apaisement de *F. provancheri* face à une *M. incompleta*

Figure 2. Apeasement behaviour of *F. provancheri* facing a *M. incompleta*

Tableau 1. Composition (nombre d'individus de chaque catégorie) de 3 super-sociétés et de 7 petites sociétés de *F. provancheri* récoltées en juillet 1988 au Québec (total 25 colonies). ⁽¹⁾ Lac Mégantic, ⁽²⁾ Drolet ⁽³⁾ 25% des colonies sans gyne ⁽⁴⁾ 13,3% des colonies sans gyne

Table 1. Composition (number of individuals for each category) of 3 super-societies and 7 small societies of *F. provancheri* collected in July 1988 in Quebec (total 25 colonies). ⁽¹⁾ Lac Mégantic, ⁽²⁾ Drolet ⁽³⁾ 25% of the colonies without a gyne ⁽⁴⁾ 13.3% of the colonies without a gyne

	3 super-sociétés (nb sous-unités)			7 Petites sociétés	Moy $\pm sd$ (mini-maxi)	Buschinger et al. (1980)
	6 ⁽¹⁾	5 ⁽¹⁾	7 ⁽²⁾	(1)+(2)		
Adultes						
– gynes désailées	0,17	0,2	0,47	0,14	0,24 \pm 0,44 (0–1) ⁽³⁾	0,13 ⁽⁴⁾
– ergates + intermorphes	22,5	12,6	41,4	32,4	24,7 \pm 80,5 (5–107)	32,3
– gynes ailées	3	0,2	6	2,1	3 \pm 4,7 (5–107)	0
– mâles	1,67	0,2	3,4	1,4	1,8 \pm 3,2 (0–13)	2,9
Nymphes						
– ergates + intermorphes	9	8,2	18,4	9,4	11,6 \pm 11,7 (0–39)	19,8
– gynes ailées	6	2,2	6,7	6,4	5,6 \pm 8,9 (0–36)	0,2
– mâles	21,2	5,6	8,9	7,43	10,8 \pm 12,8 (0–38)	6,4
Prénymphes	11,8	13	10	7,1	10,1 \pm 8,8	
Larves	27,3	15,6	35,6	16,4	20,9 \pm 24,8 (0–97)	
Oeufs	6,71	6,8	16,4	2,28	8,1 \pm 19 (0–95)	
Total	108,8	64	147,3	73,3	100,7 \pm 88,1 (6–379)	

Trois de ces «super-colonies» composées de 5 à 7 unités, et 7 petites colonies récoltées isolément ont été dénombrées (Tabl. 1). Il n'y a aucune différence significative entre ces diverses colonies; nous n'avons donc donné que les moyennes globales. La taille de la colonie semble limitée à la centaine d'individus. Les données sont comparables à celles de Buschinger et al. (1980) qui ont récolté fin août (fin de la saison). A cette époque, il n'y a plus de gynes ailées dans le nid, mais on trouve encore quelques mâles. Nous avons encore récolté des mâles début octobre. L'un de ces mâles a fécondé une ergate au laboratoire. De très nombreuses colonies sont dépourvues de gynes: 25% dans nos observation, 13,3% pour Buschinger et al. (1980). Alpert et Akre (1973) ont étudié la composition des sociétés de *Formicoxenus diversipilosus* qui vit dans des nids de *Formica*: la société est aussi scindée en de nombreuses sous-unités de 1 à 35 ergates.

Nous avons observé les relations entre individus de colonies différentes à l'intérieur des «super-colonies». Les fourmis de 3 colonies de *F. provancheri* ont été marquées avec une tache de peinture de couleur différente, et mises en élevage dans des boîtes séparées rayonnant autour d'une aire centrale à laquelle elles sont reliées par un tube. La nourriture est déposée dans cette aire centrale. Des loges de *Myrmica* sont présentes dans les 3 boîtes.

Le nombre de *Formicoxenus* étrangères pénétrant dans les nids est noté tous les jours pendant 10 jours puis aux 14^{ème} et au 20^{ème} jours (Tabl. 2).

Nous avons noté des explorations permanentes dans toute la surface d'élevage. Les *Formicoxenus* fourragent pacifiquement dans les aires extérieures où elles rencontrent des congénères, mais ne rentrent pas souvent dans d'autres nids. Les passages d'une colonie à l'autre existent, mais les étrangères sont rarement nombreuses à l'intérieur d'un nid, en moyenne moins de 10%, sauf pour la colonie C2 qui était envahie par 22,9% d'étrangères. De même le pourcentage d'exploratrices

Tableau 2. Évolution du nombre d'ergates intruses dans un nid et % d'individus d'un nid pénétrant dans un autre nid

Table 2. Evolution of the number of intruder ergates into a nest and % of individuals penetrating into another nest

nid	nb d'ergates	nb d'ergates étrangères dans le nid													% moy d'individus dans les autres nids		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	14	20	moy %			
1	A1	22	1	2	3	1	2	2	1	2	2	1	-	1	1	7,2%	0,7%
	B1	26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	1	1	0,6%	0,6%
	C1	18	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0,5%	9,7%
2	A2	37	0	0	0	1	1	3	5	4	5	5	-	3	3	6,8%	10,8%
	B2	73	0	0	1	2	3	2	0	4	3	2	-	1	3	2,4%	6,6%
	C2	20	2	5	3	5	8	5	5	5	6	5	-	3	3	22,9%	8,7%
3	A3	28	0	0	0	0	0	0	1	2	1	1	-	0	0	1,5%	0%
	B3	35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0%	4%
	C3	13	0	1	1	0	0	3	2	2	2	1	-	0	0	7,7%	0%

d'une colonie présentes dans les autres nids est faible (maximum 10%). Le nombre d'intruses reste relativement stable: il n'y a pas de fusions de colonies pendant la période d'observation. L'intégrité coloniale est maintenue. Nous avons montré par ailleurs que les sociétés de *Formicoxenus provancheri* sont potentiellement très ouvertes entre elles, même s'il existe une certaine identité coloniale: dans un même habitat, pratiquement 80% des intruses prélevées dans des sociétés proches (maximum 50 m) sont retrouvées dans le nid des résidentes au bout de 24 h, 6% seulement font l'objet d'agressions (Lenoir et al., 1989). Cette structure polycalique conserve pour chaque entité une certaine autonomie. Les colonies doivent se reproduire par bouturage, les colonies filles gardent des contacts avec la colonie mère. Ainsi nous avons un système intermédiaire entre la société polycalique et la société monocalique. Alpert et Akre (1973) avaient observé le même phénomène chez *Formicoxenus diversipilosus* où les interactions entre sous-unités sont peu fréquentes. Les gynes, les ergatogynes et même les ergates à gastre développé sont des reines pondeuses, et uniques dans chaque sous-unité (monogynie fonctionnelle, Buschinger et al., 1980).

2. Relations entre les *Formicoxenus* et leur hôte

a) *Le comportement des gynes fécondées*: Une série de tests a été réalisée en utilisant des gynes de *F. provancheri*, quelques heures après l'accouplement. Les expériences ont consisté à mettre en présence 5 ergates de *Myrmica* et une gyne de *Formicoxenus* (ailée ou désailée) dans une petite boîte de Pétri. Les observations et les relevés sont effectués pendant 10 minutes par balayage instantané toutes les 5 secondes après un délai d'environ 10 minutes suivant l'introduction de la gyne et permettant la stabilisation des comportements agonistiques. Les résultats sont comparés à ceux obtenus avec une ergate de *F. provancheri*, témoin testée dans les mêmes conditions. Les tests ont été répétés 10 fois. Les résultats, exprimés en fréquence moyenne, (Fig. 3) montrent que les gynes de *Formicoxenus* sont agressées significativement plus que les *Formicoxenus* provenant de l'élevage témoin (AGE $F = 7,73$; $P < 0,001$). Les gynes ne présentent que peu de comportements d'apaisement (AP; NS), de comportements non-agonistiques (surtout léchages NAGO; NS) et de comportements agressifs (AG; NS). La gyne est donc fortement agressée par les ergates, ce qui pose le problème des possibilités d'infestation de nouvelles colonies hôtes. Malgré cela, il nous a été possible de faire adopter des gynes fécondées par de petites sociétés de quelques ergates de *Myrmica*. Le résultat final a toujours été un échec. Après la sortie d'hibernation, on n'a jamais observé de pontes de la *Formicoxenus*, mais cela ne veut pas dire que ce soit impossible dans la nature.

b) *Relations entre adultes*: Dans les mêmes conditions que pour l'expérience précédente une butineuse *Formicoxenus* a été testée en présence de 5 *Myrmica* ergates nourrices ou nouveau-nées (moins de 10 heures) ou gynes désailées (10 tests pour chaque catégorie).

La figure 4 montre que les fourmis hôtes sont toujours très attractives pour les *Formicoxenus*. Les léchages représentent plus de 60% des observations. Il y a peu de

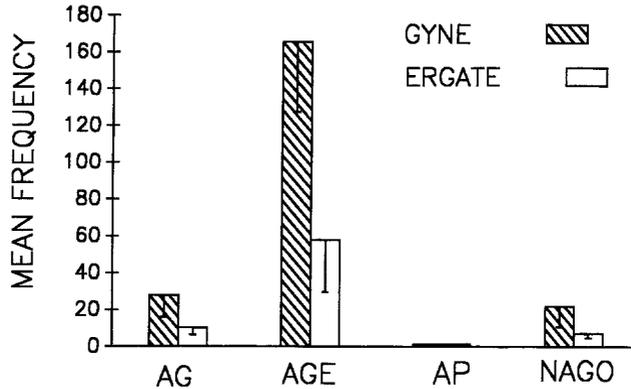


Figure 3. Fréquences moyennes de comportements d'une gyne récemment fécondée de *F. provancheri* face à 5 ergates de *M. incompleta*: agressions (AG), apaisements (AP) et comportements non agonistiques (NAGO) de la gyne; agressions des *Myrmica* (AGE)

Figure 3. Mean frequency of the behaviour of a newly fecundated gyne *F. provancheri* facing 5 *M. incompleta* ergates: aggressions (AG), apasements (AP) and on agonistic behaviours (NAGO) of the gync; agressions of the *Myrmica* (AGE)

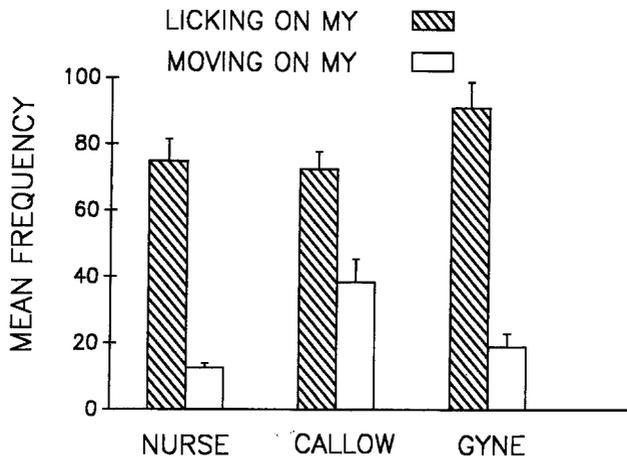


Figure 4. Fréquences moyennes des léchages et déplacements d'une butineuse de *F. provancheri* en présence de 5 ergates *Myrmica* nourrices ou nouveau-nées, ou de 5 gynes désaillées *Myrmica*

Fig. 4. Mean frequency of the licking and movements of a *F. provancheri* forager in front of 5 *Myrmica* ergates nurses or newborn, or of 5 dealates gynes *Myrmica*

différence entre les nourrices et les nouveau-nées ($U = 24$; NS) mais les *Formicoxenus* se déplacent beaucoup ($U = 6$; $P < 0,1$); elles passent fréquemment d'une fourmi à l'autre, les léchages sont de courte durée et saccadés. Les *Myrmica* nouveau-nées ont-elles des sécrétions cuticulaires en quantité insuffisante? Les gynes *Myrmica* sont plus attractives que les ergates (91 contre 74,9; $U = 24$; $P = 0,025$) et les léchages très stables à cause de la grande taille des gynes (pas de différence pour les déplacements,

$U = 40,5$; NS). Avec des nouveau-nées ou des gynes, il n'y a jamais de comportement agressif ni dans un sens, ni dans l'autre; les apaisements sont toujours absents.

c) *Adoption des Formicoxenus dans les sociétés de Myrmica*: Nous avons effectué plusieurs séries de tests d'adoption d'ergates de *Formicoxenus provancheri* par des sociétés de *M. incompleta*. Le résultat était noté 24 h après et, si besoin, au bout de 3 jours. Sont considérées comme adoptées les intruses qui séjournent pacifiquement dans le nid de l'espèce hôte. Les intruses sont marquées avec une tache de peinture, et sont introduites par groupes de 5.

Nous avons testé 3 types de sociétés:

- sociétés mixtes *Myrmica/Formicoxenus*. Les intruses *Formicoxenus* provenaient soit du même habitat, soit d'habitats très éloignés (150 km);
- sociétés mixtes dans lesquelles les *Formicoxenus* ont été enlevés depuis plus d'une semaine;
- enfin, sociétés pures de *Myrmica* provenant de Loretteville, dans lesquelles nous n'avons jamais trouvé de *Formicoxenus*.

Dans tous les cas les nids de *Myrmica* étaient composés de 50 à 100 ergates, d'une gyne et de couvain. Le même nid hôte est laissé au repos après avoir enlevé les intruses au moins une semaine.

Il apparaît que les *Formicoxenus* introduites dans des nids mixtes *Myrmica/Formicoxenus* d'un même habitat rentrent dans le nid de l'hôte rapidement. Au bout de 24 h, 88% sont dans le nid de *Myrmica* et aucune agression ne se manifeste (Tabl. 3). Cela se comprend, car nous avons montré que les colonies de *M. incompleta*, très polygynes, sont complètement ouvertes; elles forment des super-sociétés et ne sont pas agressives entre elles, même si elles proviennent d'habitats distants (Lenoir et al., 1989). Si les *Formicoxenus* viennent de colonies distantes de 20 km elles sont moins nombreuses à pénétrer dans le nid hôte et 5% meurent. Avec une distance de 150 km il se produit une mortalité non négligeable: 14% en 24 h et 20% en 3 jours. L'adoption est plus difficile quand le couple hôte/intruse a des origines géographiques éloignées ($P < 0,01$). Cela ne provient pas de l'agression entre *Formicoxenus*: nous avons en effet montré qu'elle est pratiquement nulle. Entre deux sociétés de *Formicoxenus* distantes de 150 km, il y a seulement 4% de mortalité au bout de 3 jours, mortalité comparable à celle de témoins provenant du même habitat (Lenoir et al., 1989). Par contre des agressions *Formicoxenus* → *Myrmica* apparaissent.

Lorsque les *Myrmica* sont en colonie homospecificque depuis au moins une semaine (les *Formicoxenus* sont enlevées des colonies), le taux de rejet des intruses (provenant de 150 km) augmente: il passe de 20% à 34% bien que la différence ne soit pas significative (Tabl. 3d/f). Il semble que les *Myrmica* qui sont familiarisées à la présence des *Formicoxenus* le restent, même s'il y a un début d'oubli au bout d'une semaine de séparation.

Le tableau 4 donne les résultats d'adoptions de *Formicoxenus* par des groupes constitués à partir d'une société géante de Loretteville, société indemne de parasites. Les résultats obtenus en octobre 1988 montrent une mortalité importante pour les

Tableau 3. Probabilité d'adoption de *Formicoxenus* dans des sociétés de *Myrmica*. Sociétés mixtes: - 24 h X^2 lignes a b c = 11,94⁽¹⁾, $P < 0,01$ - 150 km X^2 lignes c d = 9,05, $P < 0,05$; sociétés privées de *Formicoxenus*: - 24 h X^2 lignes c e = 0,38⁽²⁾, NS - 3 j X^2 lignes d f = 3,17⁽²⁾, NS - (1) colonnes 1 + 2/3 + 4⁽²⁾ colonnes 1 + 2/3/4

Table 3. Probability of adoption of *Formicoxenus* into *Myrmica* societies. Mixed societies: - 24 h X^2 lines a b c = 11.94⁽¹⁾, $P < 0.01$ - 150 km X^2 lines c d = 9.05, $P < 0.05$; societies deprived of *Formicoxenus* - 24 h X^2 lines c e = 0.38⁽²⁾, NS - 3 j X^2 lines d f = 3.17⁽²⁾, NS - (1) columns 1 + 2/3 + 4⁽²⁾ columns 1 + 2/3/4

Société d'adoption	1. nid <i>Myrmica</i>	2. nid <i>Form.</i>	3. aire extérieure	4. mortes	nb de fourmis
<i>Myrmica</i> sociétés mixtes (avec <i>Formicoxenus</i>)					
- même habitat					
- 24 h (a)	0,88	-	0,12		17
- 20 km					
- 24 h (b)	0,65	-	0,30	0,05	20
- 150 km					
- 24 h (c)	0,32	0,12	0,42	0,14	50
- 3 j (d)	0,23	0,34	0,23	0,20	44
<i>Myrmica</i> privées de <i>Formicoxenus</i> depuis plus d'une semaine					
- 24 h (e)	0,48	-	0,36	0,16	50
- 3 j (f)	0,54	-	0,12	0,34	50

Tableau 4. Probabilité d'adoption de *Formicoxenus* dans des sociétés pures de *Myrmica* (* deuxième essai réalisé 4 jours après le premier)

Table 4. Probability of adoption of *Formicoxenus* into pure *Myrmica* societies (* second trial realised 4 days after the first)

Sociétés et date d'adoption	nid <i>Myrmica</i>	aire extérieure	mortes	nombre de fourmis	X^2	P
a Témoins	0,65	0,30	0,05	20	a-b a-c a-d	<0,02 NS NS
<i>Myrmica</i> pure						
octobre 88						
b essai 1	0,24	0,48	0,28	25		
c essai 2*	0,67	0,20	0,13	15	b-c	<0,1
d juin- juillet 89	0,64	0,34	0,02	50	c-d	NS

intrusés: 28 % contre 5 % pour les témoins. Cette forte mortalité est associée à une faible présence dans le nid de l'hôte (24 % contre 65 %). Les mêmes nids de *Myrmica* ont été testés à nouveau avec d'autres *Formicoxenus* 4 jours plus tard. Dans ce cas la réponse est très semblable à celle du témoin. Le succès des adoptions par des *Myrmica* naïves augmente avec la répétition des contacts, il pourrait exister une certaine mémoire de l'odeur du parasite. Une deuxième série de tests a été réalisée en juin-

Tableau 5. Survie des larves au bout de 3 jours en fonction des modalités d'élevage (*My* = *Myrmica*, *Fo* = *Formicoxenus*) (comparaison des Témoins *Formicoxenus/Myrmica*: $X^2 = 0,610$; NS)**Table 5.** Survival of larvae after 3 days in relation to rearing modalities (*My* = *Myrmica*, *Fo* = *Formicoxenus*) (comparaison for controls *Formicoxenus/Myrmica*: $X^2 = 0.610$; NS)

	% survie	n	
<i>Formicoxenus</i>			
+ larves <i>Fo</i> (T)	0,86	50	$X^2 = 43,675$
+ larves <i>My</i>			
grosses	0,87	50	$P < 0,005$
petites	0,36	50	
<i>Myrmica</i>			
+ petites larves <i>My</i> (T)	0,78	50	$X^2 = 27,051$
+ larves <i>Fo</i>	0,24	50	$P < 0,005$

juillet 1989, les résultats sont très différents, puisque dès la première présentation les *Myrmica* naïves acceptent les intruses comme les témoins. L'acceptation des *Formicoxenus* par les sociétés de *Myrmica* semble plus facile pendant la belle saison qu'à la fin de celle-ci juste avant l'entrée en hibernation. Il est possible que des facteurs tels que la composition de la population jouent un rôle.

3) Relations avec le couvain

Les *Formicoxenus* éloignent leur couvain des *Myrmica*, mais elles se promènent au milieu des chambres à couvain de leur hôte. Nous avons approfondi ces observations en donnant à soigner des larves à des groupes d'ergates des deux espèces, et à l'aide de tests de reconnaissance coloniale et spécifique.

a) *Expériences de survie des larves*: Des groupes de 10 larves d'une des 2 espèces ont été placés dans un nid contenant 10 ergates de *Formicoxenus* ou de *Myrmica* et suivis pendant 3 jours. Les nids étaient nourris abondamment.

Il apparaît que chez les témoins, on observe une mortalité de l'ordre de 14 à 22 %, probablement liée aux conditions du test, il n'y a pas de différence entre les deux espèces. Les *Formicoxenus* rejettent les grosses larves *Myrmica* sans les manger, elles finiraient par mourir à cause du manque de soins. Les petites larves sont mangées (36 % de survie). Les *Myrmica* consomment rapidement des larves (de petite taille) de *Formicoxenus*. Ainsi s'expliquent les observations: les *Formicoxenus* doivent protéger leur couvain de l'hôte, car il serait détruit rapidement. Les *Formicoxenus* peuvent aussi consommer des petites larves de l'hôte. Les *Formicoxenus* sont parfois observées en train de sucer des larves *Myrmica* plus ou moins vidées, mais cela semble exceptionnel. Les larves sont plutôt attractives et léchées.

b) *Reconnaissance coloniale du couvain*: Dans toutes les expériences de reconnaissance de larves, cinq ergates ont été placées en présence de 5 larves homocoloniales et de cinq larves étrangères hétérocoloniales dans une boîte de Pétri (diamètre 5 cm). Les larves sont marquées à l'aide d'une petite tache de peinture à l'eau, non toxique,

qui est décollée rapidement lorsqu'elles sont replacées dans leur nid. Les observations ont été réalisées pendant 5 minutes, et le comportement noté toutes les 5 secondes: inspections antennaires, déplacements, prise dans les mandibules, léchages. Nous avons aussi considéré comme soins passifs les périodes où une fourmi est immobile sur une larve. Nous avons des larves provenant de colonies différentes de même habitat dont nous pouvons penser qu'elles forment une seule super-société poly-calique (voir paragraphe 1). Deux séries de fourmis ont été testées: des nourrices prélevées dans le nid occupées à soigner du couvain (16 tests), et des butineuses dans le milieu extérieur (12 tests). Les résultats de la figure 5 montrent que:

- Les nourrices effectuent beaucoup plus de soins que les butineuses (pour les soins totaux aux deux catégories de larves $z = 4,4$; $P < 0,001$). Les butineuses *Formicoxenus* se désintéressent des larves dans cette situation et les quelques comportements de soins présentés le sont indifféremment vers le couvain homo ou hétéro-colonial ($T = 2$; NS).
- Les nourrices sont capables de différencier les larves homocoloniales de larves hétérocoloniales, même dans les conditions les plus difficiles où les colonies sont proches et probablement plus ou moins parentes ($T = 22$; $P < 0,01$). Cela correspond au comportement des adultes qui manifestent une fidélité à leur nid (cf. paragraphe 1).

c) *Reconnaissance du couvain hétérosécificique*: La préférence des fourmis pour des larves homosécificiques est un phénomène bien connu, on verra par exemple chez les *Leptothorax* le travail de Hare et Alloway (1987). Nous avons effectué les tests dans les mêmes conditions que précédemment avec des larves homocoloniales et hétérosécificiques de même taille. Dans ce cas, il n'est pas nécessaire de marquer les

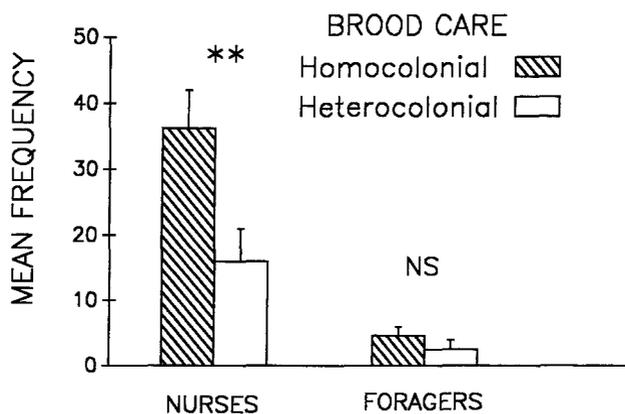


Figure 5. Fréquences moyennes des soins au couvain de nourrices ou fourrageuses de *F. provancheri* en situation de choix envers des larves homo ou hétérocoloniales

Figure 5. Mean frequency of the brood nursing behaviour of *F. provancheri* nurses or foragers in a choice situation with homo or heterocolonial larvae

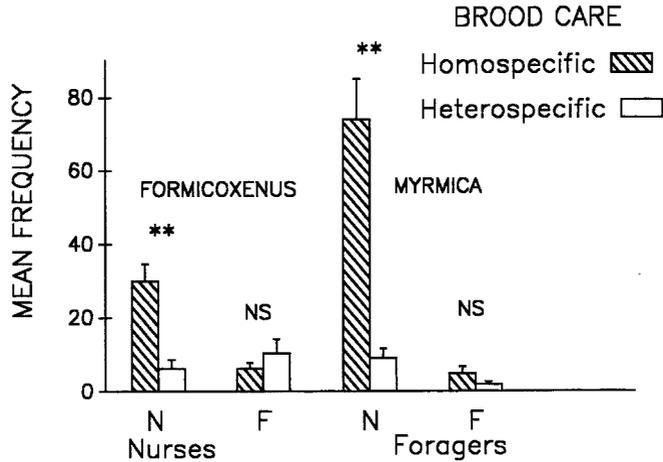


Figure 6. Fréquences moyennes des soins au couvain de nourrices (N) ou fourrageuses (F) de *F. provancheri* ou de *M. incompleta* en situation de choix envers des larves homo ou hétérospecifices

Figure 6. Mean frequency of the brood nursing behaviour of nurses (N) ou foragers (F) of *F. provancheri* or *M. incompleta* in a choice situation between homo or heterospecific larvae

larves, car leur pilosité est très différente. Il est facile de les différencier à la loupe stéréoscopique. Les nourrices et butineuses de *Formicoxenus* et les *Myrmica* ont été testées dans ces conditions (12 tests pour la première espèce et 16 pour la seconde) (Fig. 6).

La figure 6 montre que:

- Les *Formicoxenus* nourrices soignent beaucoup plus les larves homospécifiques que les larves de l'hôte ($T = 5$; $P \ll 0,01$) alors que les butineuses sont intéressées par les deux types de larves ($T = 42$; NS). Cela ne veut pas dire que les butineuses ne reconnaissent pas les larves *Myrmica*, mais plutôt qu'elles cherchent sur ces larves des substances nutritives. Des stridulations (qui ne sont jamais observées pendant des soins au couvain homospécifique), peuvent apparaître pendant les léchages de larves *Myrmica*. Les stridulations étant fréquentes quand la fourmi s'alimente ou léche une adulte, on peut penser qu'elles recherchent aussi sur les larves des substances alimentaires. Nous avons remarqué par ailleurs que de jeunes ergates élevées en absence d'hôte sont très attirées par des larves *Myrmica* qu'elles léchent abondamment et dont elles provoquent des sécrétions anales (Errard et al., sous presse).
- Les *Myrmica* nourrices ont une préférence très marquée pour leurs larves ($T = 0$; $P \ll 0,01$) alors que les pourvoyeuses se désintéressent presque complètement des larves quelle que soit leur origine ($T = 32$; NS).
- D'une manière générale, les nourrices sont plus actives envers le couvain, que ce soit chez *Formicoxenus* ($Z = 2,92$; $P < 0,002$) ou chez *Myrmica* ($Z = 4,67$; $P < 0,001$) – (Tests *U* effectués sur la totalité des soins).

Discussion

Nous avons précisé l'organisation sociale de *F. provancheri* par différents tests. Cette fourmi forme des sociétés polycaliques avec des unités relativement autonomes, non agressives entre elles, mais ne se mélangeant pas. Le couvain de chaque unité est bien discriminé par les ergates dans tous les cas. Les *Formicoxenus* doivent isoler leur couvain de celui de l'hôte, car il est considéré par celui-ci comme une proie et consommé; cela explique la ségrégation des chambres à couvain entre les deux espèces.

L'adoption du parasite par les *Myrmica* semble liée à plusieurs phénomènes:

1. Les sociétés de l'hôte sont très ouvertes, ce qui constitue une prédisposition favorable au parasitisme (Lenoir et al., 1989). Cette ouverture sociale caractérise des espèces très polygynes, on la trouve par exemple chez *Myrmica americana* (Ayre, 1971), *Myrmica rubra* (Le Roux, 1980; Cammaerts et Cammaerts, 1984).
2. Les *Formicoxenus* s'avèrent extrêmement attirées par les *Myrmica*. C'est un trait fondamental de leur comportement. Nous avons montré par ailleurs que cette attirance n'est que peu sujette aux facteurs d'expérience précoce: de jeunes *F. provancheri* isolées à la naissance et privées de contacts avec les *Myrmica* demeurent toujours aussi attirées par leur hôte (Errard et al., sous presse). De même Alloway et Hare (1989) ont observé que les jeunes ouvrières de *Leptothorax longispinosus* sont attirées préférentiellement vers les larves de leur hôte *Harpagoxenus americanus*, quelles que soient les conditions d'élevage précoce. Nous avons obtenu facilement des sociétés mixtes *F. provancheri*/*Myrmica rubra* (de France) et *F. p./Myrmica alaskensis* (espèce jumelle de *M. incompleta* au Québec). L'attirance pour les espèces du genre *Myrmica* n'apparaît donc pas spécifique.
3. On sait que la reconnaissance coloniale est liée au profil des hydrocarbures cuticulaires (Bonavita-Cougourdan et al., 1987; Morel et al., 1988; Lenoir et al., 1988; Nowbahari et al., 1990). Nous avons montré que les profils des hydrocarbures cuticulaires des *F. provancheri* et des *M. incompleta* sont très voisins, ce qui permet au parasite de passer pratiquement inaperçu dans la société hôte (Lenoir et al., 1990). Ce mimétisme chimique pourrait être facilité si l'espèce hôte a une odeur coloniale formée du mélange des odeurs individuelles comme c'est le cas chez les *Leptothorax* (Stuart, 1987); dans ce cas l'espèce serait prédisposée au parasitisme social.

Le problème des larves de *Formicoxenus* qui sont consommées par les *Myrmica* est à étudier, elles ont peut-être une odeur différente de celle des adultes. Il faut aussi étudier l'odeur coloniale des fourmis de Loretteville qui ne sont pas parasitées, alors qu'on trouve des *Formicoxenus* à 10 km de cette localité et qu'en laboratoire elles sont parasitées facilement! Ce fait dépend peut-être des modalités de dissémination des *Formicoxenus*: les gynes (ou ergates) après la fécondation sont fortement agressées lorsqu'elles pénètrent dans une société étrangère. La propagation se fait certainement beaucoup plus facilement par retour au nid des femelles fécondées et bouturage. Ainsi des super-sociétés de l'hôte pourraient-elles rester indemnes si elles sont isolées par des zones non colonisées.

L'alimentation des *Formicoxenus* demeure l'un des problèmes majeurs de leur biologie. Pour Wheeler (1901), les lèches de l'hôte ont pour but d'obtenir une régurgitation. Cependant, cet auteur constate que la persévérance du parasite n'est pas forcément récompensée et il se demande si les lèches assidues du corps de l'hôte ne correspondent pas à la recherche d'une sécrétion: "if... it found the surface covered with some agreeable secretion". Les *Formicoxenus* peuvent rechercher à la surface du corps de l'hôte des sécrétions cuticulaires qui pourraient faciliter leur insertion. Rettenmeyer (1961), puis Akre et Torgerson (1968), avaient suggéré que les myrmécophiles des fourmis légionnaires prélèvent activement l'odeur coloniale de leurs hôtes en les léchant. Ce pourrait être aussi le cas des grillons *Myrmecophila* (Wheeler, 1900; Hölldobler, 1947). Il est connu que certains coléoptères, comme les *Myrmecaphodius*, acquièrent l'odeur de leur hôte *Solenopsis* (Vander Meer and Wojcik, 1982). Franks et al. (1990) ont observé que les reines parasites de *Leptothorax kutteri* lèchent la reine hôte avec une fréquence exceptionnelle, et émettent l'hypothèse que ce comportement leur permet d'acquérir l'odeur de la colonie hôte. Nous émettons l'hypothèse complémentaire que, dans le cas des *Formicoxenus*, le parasite se nourrit au moins partiellement de champignons microscopiques (spores par ex.) qu'il récupère à la surface du corps de la *Myrmica*. Malyshev (1968) avait signalé que les fondatrices de *Lasius niger* consomment des spores pendant leur claustration. Cette hypothèse reste à vérifier, mais elle est étayée par le fait que les fourmis strident intensément quand elles lèchent leur hôte, ce qui est caractéristique d'un comportement alimentaire (Alpert et Akre, 1973 chez *Formicoxenus diversipilosus*; Stuart et Bell, 1980 chez *Leptothorax*). Il est à noter que les *Formicoxenus* vivant avec des *Formica* ne pratiquent pas ce shampooing de l'hôte comme cela a été signalé chez *Formicoxenus nitidulus* (divers auteurs, Wilson, 1971; Hölldobler et Wilson, 1990) et *F. diversipilosus* (Alpert et Akre, 1973). Il est d'ailleurs difficile dans le cas de ces espèces d'observer des interactions entre *Formicoxenus* et *Formica*, et les régurgitations sont peu fréquentes. Nous avons peut-être une différence de mode d'alimentation entre les deux groupes d'espèces de *Formicoxenus* selon le type d'association (*Formicoxenus/Myrmica* ou *Formicoxenus/Formica*). L'association *Formicoxenus/Formica* pourrait ressembler à celle décrite par Van Pelt (1971): *Liometopum apiculatum*, est une petite fourmi qui utilise les traces de *Solenopsis xyloni* ou *Camponotus sayi*, et se fait nourrir par son hôte. Pour répondre à ces questions il faudra élever des *F. provancheri* avec des *Formica*, et des *F. nitidulus* avec des *Myrmica*.

References

- Akre, R. D. and R. L. Torgerson, 1968. The behavior of *Diploeciton nevermanni*, a staphylinid beetle associated with army ants. *Psyche*. 75:211–215.
- Alloway, T. M., 1979. Raiding behaviour of two species of slave-making ants, *Harpagoxenus americanus* (Emery) and *Leptothorax duloticus* Wesson (Hymenoptera Formicidae). *Anim. Behav.* 27:202–210.
- Alloway, T. M. and J. F. Hare, 1989. Experience-independent attraction to slave-maker ant larvae in host-species ant workers (*Leptothorax longispinosus*; Hymenoptera: Formicidae). *Abim. Behav.* 110:93–105.

- Alpert, G. D. and R. D. Akre, 1973. Distribution, abundance and behavior of the inquiline ant *Leptothorax diversipilosus*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 66:753–760.
- Ayre, G. L., 1971. Preliminary studies on the foraging and nesting habits of *Myrmica americana* Wheeler in eastern Canada. *Z. Angew. Entomol.* 68:295–299.
- Bolton, B., 1987. A review of the *Solenopsis* genus-group and revision of Afrotropical *Monomorium* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Bull. British Museum (Nat. Hist.), Entomol.* 54:263–452.
- Bonavita-Cougourdan, A., J. L. Clément and C. Lange, 1987. Nestmate recognition: the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *J. Entomol. Soc.* 22:1–10.
- Buschinger, A., 1976a. Eine Methode zur Zucht der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) mit *Leptothorax acervorum* (Fabr.) als "Wirtameise" (Hymenoptera, Formicidae). *Ins. Soc.* 23:205–214.
- Buschinger, A., 1976b. Giftdrüsensekret als Sexualpheromon bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) (Hymenoptera, Formicidae). *Ins. Soc.* 23:215–225.
- Buschinger, A., 1986. Evolution of social parasitism in ants. *TREE*, 1:155–160.
- Buschinger, A., 1990. Sympatric speciation and radiative evolution of socially parasitic ants – Heretic hypotheses and their factual background. *Z. zool. Syst. Evol.forsch.* 28:241–260.
- Buschinger, A., A. Francoeur and K. Fischer, 1980. Functional monogyny, sexual behaviour and karyotype of the guest ant *Leptothorax provancheri* Emery (Hymenoptera Formicidae). *Psyche* 87:1–12.
- Cammaerts, M. C. et R. Cammaerts, 1984. Adoption ou élimination de reines étrangères par les ouvrières de *Myrmica rubra* L. (Formicidae). Devenir des sociétés orphelines. *Ann. Sc. Nat.* 6, 13^{ème} Série:207–220.
- Errard, C., A. Lenoir and A. Francoeur. Ethogenesis of interactions between *Formicoxenus provancheri* and its host *Myrmica incompleta* (Hymenoptera Formicidae). *Anim. Behav.*, sous presse.
- Francoeur, A. et R. Bélique, 1966. Les formicides de Provancher. *Can. Entomol.* 98:140–145.
- Francoeur, A., R. Loiselle et A. Buschinger, 1985. Biosystématique de la tribu Leptothoracini (Formicidae, Hymenoptera). 1 – Le genre *Formicoxenus* dans la région holarctique. *Naturaliste Can.* 112:343–403.
- Franks, N., M. Blum, R.-K. Smith and A. B. Allies, 1990. Behavior and chemical disguise of cuckoo ant *Leptothorax kutteri* in relation to its host *Leptothorax acervorum*. *J. Chem. Ecol.* 16:1431–1444.
- Hare, J. F. and T. M. Alloway, 1987. Early learning and brood discrimination in leptothoracine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Anim. Behav.* 35:1720–1724.
- Hölldobler, K., 1947. Studien über die Ameisengrille (*Myrmecophila acervorum* Panzer) im mittleren Maingebiet. *Mitt. Schweiz. Entomol. Gesell.* 20:607–648.
- Hölldobler, B. and E. O. Wilson, 1990. *The ants*. Springer-Verlag, Berlin, 732 pp.
- Le Masne, G., 1953. Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les fourmis. *Ann. Sci. Nat.* 15 (11^e série):1–56.
- Lenoir, A., J. L. Clément, M. Nowbahari, C. Lange, 1988. Les hydrocarbures cuticulaires de *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera Formicidae): variations géographiques et rôle dans la reconnaissance coloniale. *Actes Colloques Ins. Soc.* 4:273–283.
- Le Roux, A., 1980. Possibilités de réintégration dans leur groupe d'origine d'individus ayant subi une période d'isolement ou un changement de milieu social (*Myrmica laevinodis* Nyl. et *M. ruginodis* Nyl.). *Biol. Ecol. Medit.* 7:203–204.
- Lenoir, A., N. Barbazanges, R. Yamaoka, C. Errard and A. Francoeur, 1990. Communication between the parasitic ant *Formicoxenus provancheri* and its host *Myrmica incompleta* (Hymenoptera Formicidae). In: *Social Insects and the Environment* (G. K. Vereesh, B. Mallik and C. A. Viraktamath, Eds), Oxford and IMH New-Dehli, p. 409.
- Lenoir, A., A. Francoeur, C. Errard et P. Jaisson, 1989. Résultats préliminaires sur le comportement de *Formicoxenus provancheri* en relation avec son hôte *Myrmica incompleta* (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Ins. Soc.* 5:225–232.
- Loiselle, R. et A. Francoeur, 1988. Régression du dimorphisme sexuel dans le genre *Formicoxenus* et polymorphie comparée au niveau de la famille (Formicidae, Hymenoptera). *Naturaliste Can.* 115:367–378.

- Malyshev, S. I., 1968. *Genesis of the social Hymenoptera and the phases of their evolution*. (O. W. Richards and B. Uvarov Eds), London Methuen and Co. 319 pp.
- Morel, L., R. K. Vander Meer and B. K. Lavigne, 1988. Ontogeny of nestmate recognition cues in the red carpenter ant (*Camponotus floridanus*): behavioral and chemical evidence for the role of age and social experience. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22:175–183.
- Nowbahari, E., A. Lenoir, J. L. Clément, C. Lange, A. G. Bagnères and C. Joulie, 1990. Individual, geographical and experimental variation of cuticular hydrocarbons of the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae): Their use in nest and subspecies recognition. *Biochem. System. Ecol.* 18:63–73.
- Rettenmeyer, C. W., 1961. *Arthropods associated with Neotropical army ants with a review of the behavior of these ants (Arthropoda: Formicidae: Dorylinae)*. PhD Dissertation, Univ. Kansas, Lawrence, 605 pp.
- Staeger, R., 1925. Das Leben der Gastameise (*Formicoxenus nitidulus* Nyl.) in neuer Beleuchtung. *Z. Morph. Oek. (A)*. 3:452–476.
- Stuart, R. L., 1987. Individual workers produce colony-specific nestmate recognition cues in the ant, *Leptothorax curvispinosus*. *Anim. Behav.* 35:1062–1069.
- Stuart, R. L. and P. D. Bell, 1980. Stridulation by workers of the ant, *Leptothorax muscorum* (Nylander) (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 87:199–210.
- Vander Meer, R. K. and D. P. Wojcik, 1982. Chemical mimicry in the myrmecophilous beetle *Myrmecaphodius excavaticollis*. *Science* 21:806–808.
- Van Pelt, A., 1971. Trophobiosis and feeding habits of *Liometopum apiculatum* in the Chisos mountains, Texas. *Ann. Soc. Ent. Amer.* 64:1186.
- Weber, N. A., 1940. The biology of the fungus-growing ants, Part VI: Key to to *Cyphomyrmex*, new Attini and a new guest ant. *Revista Entomol.* 11:406–427.
- Wheeler, D. E., 1986. *Ectatomma tuberculatum*: foraging biology and association with *Crematogaster* (Hymenoptera Formicidae). *Ann. Soc. Entomol. Amer.* 79:300–303.
- Wheeler, W. M., 1900. The habits of *Myrmecophila nebrascensis* Brunner. *Psyche* 9:111–115.
- Wheeler, W. M., 1901. The compound and mixed nests of american ants. I & II. *Amer. Nat.* 35:431–448, 513–539.
- Wheeler, W. M., 1903. Ethological observations on an american ant (*Leptothorax emersoni* Wheeler). *J. Psychol. Neurol.* 2:31–47.
- Wheeler, W. M., 1910. *Ants*. Columbia University Press. New York and London, 661 pp.
- Wheeler, W. M., 1925. A new guest ant and other Formicidae from Barro Colorado Island, Panama. *Biol. Bull. Marine Biol. Lab. Woods Hole* 49:150–181.
- Vienne, C., A. G. Bagnères, C. Lange et C. Errard, 1990. Etude chimique de la reconnaissance interindividuelle chez *Myrmica rubra* et *Manica rubida* (Formicidae, Myrmicinae) élevées en colonies mixtes artificielles. *Actes Coll. Ins. Soc.* 6:261–265.
- Wilson, E. O., 1971. *The Insect Societies*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 548 pp.

Received 20 March 1991;
revised 26 November 1991;
accepted 2 December 1991.