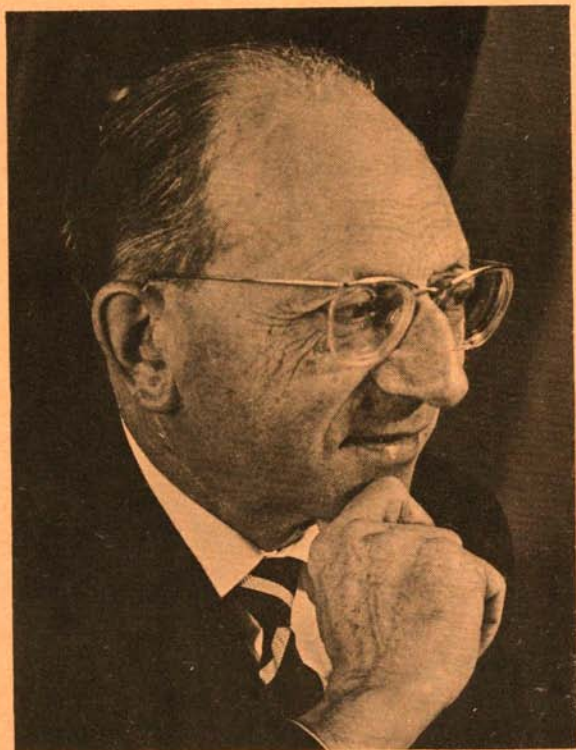


ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux
Section française

VOL.3 -COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL ,

VAISON LA ROMAINE 12-14 Sept. 1985



(photo A.DEVEZ)

Pierre-Paul GRASSÉ

FERMETURE DES SOCIÉTÉS PARTHENOGENÉTIQUES DE
CATAGLYPHIS CURSOR (Hymenoptera, Formicidae)

Comparaison des possibilités d'adoption d'ouvrières étrangères ou soeurs par des colonies normales (ayant conservé la reine) et des colonies orphelines

par

F. BERTON et A. LENOIR

*Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysiology
Faculté des Sciences, Parc de Grandmont, 37200 Tours (France)*

RESUME

Des pourvoyeuses déposées isolées ou par groupes de 10 dans l'aire de récolte d'une colonie soeur ou étrangère ont été repérées 72h après leur introduction. D'une manière générale chez Cataglyphis cursor la fermeture de la colonie n'est pas absolue.

Les colonies orphelines comme les colonies normales reconnaissent mieux leurs soeurs qu'elles réadoptent plus facilement (80%) que les étrangères (environ 50%) sur l'ensemble des tests.

Le seuil de tolérance des étrangères s'élève lorsque les ouvrières sont déposées par groupes de 10 : les agressions augmentent, les adoptions sont moins fréquentes surtout chez les orphelines.

Le comportement par rapport à des étrangères fluctue au cours de la saison estivale : les colonies orphelines en particulier, plus ouvertes en milieu de saison, reviennent à l'état initial avant l'hivernation.

Les sociétés avec reine se comportent de façon stable vis-à-vis de leurs soeurs. Les orphelines réadoptent d'abord plus facilement leurs soeurs puis développent une agressivité qui ne s'exprime qu'au bout de quelques mois. L'orphelinage semble donc diminuer la cohésion au sein de la colonie ce qui entraîne une dérive très lente du comportement concernant la reconnaissance des soeurs.

MOTS-CLES : Fermeture Sociétés, Cataglyphis, Formicidae, colonies orphelines.

* Travail effectué avec le soutien du CNRS : ATP Biologie des Populations.

SUMMARY

The closing of the Parthenogenetic society of Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae). Comparison of the possibilities of adopting foreign workers or sister workers by normal (having kept their queen) and queenless colonies.

- Foraging ants removed singly or grouped in tens on the harvesting area were observed during the quarter hour following their introduction, then for five minutes at the end of 24 hours, 48 hours, 72 hours.

- Ants observed in the nest taking part in the colony activities were considered as Adopted, the ants which never entered the nest were Tolerated and relegated into harvesting area, the dead ones were Rejected.

1 - Usually in Cataglyphis cursor, colonies are not absolutely closed : about 50% of foreigners are adopted or tolerated. When the colony is split up, workers are more easily adopted or tolerated (more than 80%).

2 - Orphan colonies accept their sisters (about 80%) more easily than aliens (55%) and seem to have fewer antagonistic reactions than normal colonies.

Tolerance of foreign workers is more limited when the workers are put in by groups of ten : aggression increases and adoptions become less frequent.

3 - Sisters separated for variable lengths of time are recognized, yet when introduced into the area in large numbers some agitation develops in queenless colonies.

4 - Behaviour alters in Summer : queenless colonies are less closed up in the middle of the season ; their initial state is restored before hibernation.

5 - Considering seasonal fluctuations, queenright societies behave in a stable manner towards their sisters. Queenless workers first adopt their sisters more easily, then develop some aggressivity which increases gradually and seems to be more and more pronounced a year later.

So being queenless seems to reduce cohesion within the colony which slowly leads to a drift in their behaviour concerning their sisters.

KEY-WORDS : incompatibility, Cataglyphis, Formicidae, queenless colonies.

INTRODUCTION

Chez les fourmis, on considère généralement que la relation Fermeture de la société/Monogynie est très étroite (HÖLLDOBLER et WILSON, 1977), cependant le genre Cataglyphis semble faire exception à la règle (NOWBAHARI et LENOIR, 1984).

Des échanges d'ouvrières, de couvain ou de nourriture entre nids appartenant à une même société monogyne ont été observés dans la nature chez Cataglyphis iberica (DE HARO et CERDA, 1984), chez C. bicolor (WEHNER et Coll., 1983). Chez C. cursor, alors que l'espèce est toujours monocalique, on peut observer le même phénomène (PONDICQ,

1983 et QUERARD, 1985). Ces auteurs ont noté qu'aux comportements agressifs quasiment absents se substituent des comportements d'évitement. Chez cette espèce les domaines vitaux se chevauchent complètement et il n'y a pas de territoire défendu. Ces observations pourraient s'expliquer par le mode de propagation de l'espèce ; en effet, la dissémination pourrait se faire grâce à un phénomène de bouturage (LENOIR et CAGNIANT, sous presse).

Cataglyphis cursor se caractérise aussi par l'aptitude des ouvrières isolées à redonner par parthénogénèse thélytoque des femelles (reines et ouvrières) et des mâles, fait maintes fois vérifié, en particulier par CAGNIANT (1983). LENOIR et CAGNIANT (sous presse) ont émis l'hypothèse que la thélytoquie pourrait s'instaurer lors du bouturage de l'espèce. Ces colonies issues d'une même société appartiendraient à la même lignée et montreraient peu de variabilité génétique (QUERARD et LENOIR, en préparation). Cependant, les études sur le terrain ne permettent pas encore de comprendre le rôle de la parthénogénèse thélytoque des ouvrières dans la dissémination de l'espèce.

Les fourmis utilisent des signaux chimiques pour reconnaître leur colonie. Les odeurs impliquées peuvent être en relation avec leur régime alimentaire, l'environnement du nid et sont susceptibles de variations saisonnières comme CLEMENT l'a observé chez le termite Reticulitermes (1982). Le processus responsable de la production de l'odeur coloniale n'est pas connu même si l'on s'accorde à impliquer une origine cuticulaire à ces signaux. Dans certains cas ces odeurs sont également liées à l'émission d'autres phéromones provenant en particulier de la glande mandibulaire (JAFFE, 1983).

L'étude au laboratoire de colonies scindées en 2 ou 3 lots dont l'un conserve la reine, est un moyen de mesurer la reconnaissance interindividuelle. Si les ouvrières d'une colonie reconnaissent mieux leurs sœurs que des étrangères, on dispose sans doute d'un indice comportemental permettant d'apprécier la parenté génétique.

La scission des colonies permet d'aborder la recherche du rôle de la reine dans la production de l'odeur coloniale ; est-elle comme chez Camponotus (CARLIN et HÖLLDOBLER, 1984) la source directe d'émission des substances de reconnaissance de la colonie ou comme chez Pseudomyrmex (MINTZER, 1982) un individu comparable aux autres?

MATERIEL ET METHODES

1) ELEVAGES

Une cinquantaine de colonies provenant de l'élevage du laboratoire ont été utilisées. Ces colonies récoltées en 1982, 83, 84 ou 85 sont issues de différentes régions : LE MUY (Var), APT (Vaucluse), MONTPELLIER (Hérault), NARBONNE (Aude), BANYULS (Pyrénées-Orientales), BARCELONE (Espagne). Le nombre important de colonies permet de multiplier les tests en évitant de perturber les nids avec beaucoup d'étrangères.

2.3) les tests (Fig. 1)

Des pourvoyeuses ont été introduites dans l'aire de récolte d'une colonie étrangère au moment où l'activité de la colonie est intense, en général entre 11 h et 16 h, 24 h au plus tôt après le marquage. Soeurs ou étrangères ont été déposées soit isolément (s ou e), soit par groupes de 10 (S ou E). Les soeurs sont testées après un temps de séparation très variable selon les cas : quelques jours, 1 mois, 2 ou 3 mois, 1 an, 2 ou 3 ans... Des tests témoins ont été effectués : des ouvrières homocoloniales ont été réintroduites dans leur propre nid au plus tôt 24 h après le marquage et réadoptées à 100%.

Les pourvoyeuses testées ont été observées pendant le 1/4 d'h consécutif à l'introduction puis repérées 24 h, 48 h, 72 h après et leur comportement instantané noté.

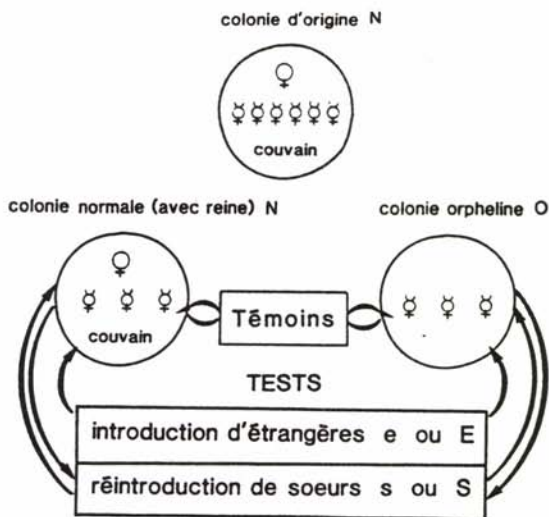


Fig. 1 : Protocole expérimental

Pourvoyeuses introduites : e = 1 étrangère ; E = 10 étrangères ; s = 1 soeur ; S = 10 soeurs.

Résultats des tests : A = Adoptées ; T = Tolérées ; R = Refusées.

Dans tous les cas, ont été déclarées ADOPTÉES les fourmis observées dans le nid participant aux activités de la colonie, TOLÉRÉES les fourmis ne pénétrant apparemment jamais dans le nid, reléguées dans l'aire de récolte mais vivantes, REJETÉES les fourmis mortes.

Au laboratoire, les colonies sont installées dans un nid d'élevage (ISINGRINI, 1983) peint en noir, adapté à la taille de la société : plus elle est peuplée, plus le nid est grand. Ce nid obscur où règne une atmosphère humide (éponge et coton humectés, régulièrement renouvelés) est relié à un monde extérieur grâce à un tuyau de polyvinyle souple, transparent, de longueur variable (20 à 60 cm). L'aire de récolte est également adaptée à la taille de la colonie : 30*30 cm pour les grosses colonies (400 à 1500 individus), 10*20 cm pour les petites (100 à 400 individus). Les parois verticales sont enduites de fluon dans leur partie supérieure afin d'éviter les fuites. Le sol est recouvert d'une couche mince de terre d'origine. Un abreuvoir rempli d'eau et une coupelle contenant du miel liquide sont déposés dans ce milieu. Un apport protéique est effectué sous forme de grillons morts et de larves vivantes de ténébrions.

Les colonies élevées au laboratoire depuis plusieurs années sont soumises à un hivernage artificiel (12°C) progressif dès fin septembre. La photopériode instaurée début mars augmente parallèlement à la température, et atteint 12/12h de mai à septembre ; une lampe "pousse-plantes" éclaire l'aire de récolte. Au cours de cette période la température de la pièce est maintenue à 27°C.

2) METHODOLOGIE

2.1) Le matériel

De grosses colonies (1500 ouvrières au moins) ont été scindées en 2 parties : l'une appelée colonie normale N (avec reine, couvain et la moitié des ouvrières), l'autre appelée colonie orpheline O formée uniquement de la moitié des ouvrières (Fig. 1). Lors de la scission, chaque individu de la colonie a été marqué à l'aide de taches de peinture céramique à froid (thorax, gstre, pattes). Ces taches peuvent tenir plusieurs mois, voire plusieurs années ; cependant lors des tests les fourmis intruses sont soit fortement léchées puis adoptées, soit fortement décapées puis tuées et deviennent parfois difficiles à repérer. De plus, ce dépôt de peinture peut ne pas sembler aussi inoffensif qu'on le supposait et affecter le taux de mortalité lorsque les colonies sont suivies plusieurs mois ou plusieurs années. Cependant aucune mortalité n'est enregistrée au bout de 3 jours : 100% des ouvrières ainsi marquées sont réadoptées. Ont été également utilisées des colonies normales non scindées et des colonies devenues accidentellement orphelines.

2.2) Un suivi biologique de ces colonies a été pratiqué afin de déceler le niveau d'activité, l'état du couvain, etc... Pour séparer les générations, outre la tache de peinture, l'ablation de l'article distal du tarse postérieur droit ou gauche selon les cas a semblé plus fiable. La perturbation entraînée par cette petite opération paraît minime : aucune mortalité n'est décelée 3 jours plus tard et les opérées sont réadoptées à 100%.

La signification des Tolérées est complexe. On peut les considérer dans certains cas comme des Rejetées en sursis (suivies au delà des 72 h du cadre de l'expérimentation, la plupart finissent par mourir délaissées par les habitantes de la colonie, parfois même encore agressées), ce délai est un critère d'appréciation supplémentaire du niveau d'agressivité ; dans d'autres cas, en particulier chez les colonies orphelines il est le moyen de mettre en valeur le manque de capacité d'organisation d'une réponse rapide cohérente.

RESULTATS

1) Résultats globaux

- D'une manière générale, chez *Cataglyphis cursor*, la fermeture de la colonie n'est pas absolue.

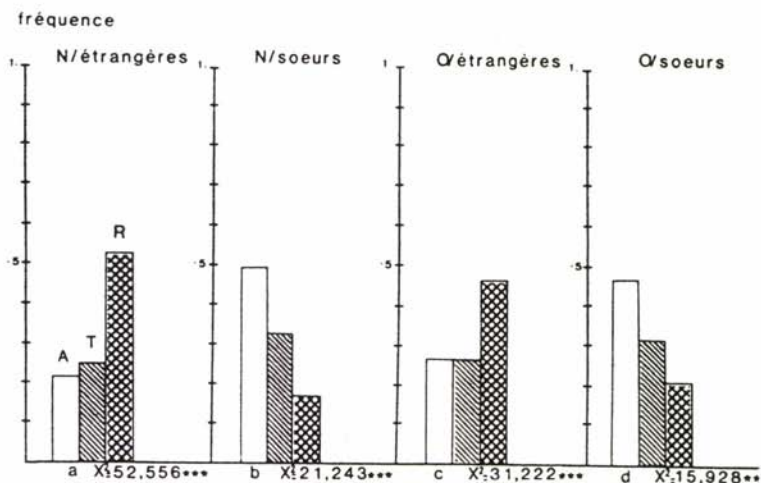


Fig. 2 : Agressivité des colonies N (ayant gardé la reine) et des colonies O (orphelines) après introduction dans l'aire de récolte de pourvoyeuses étrangères ou soeurs.

A = Adoptées ; T = Tolérées ; R = Rejetées.

* P(0,05 ; ** P(0,01 ; *** P(0,005.

- La Fig. 2a montre que sur l'ensemble des tests concernant les colonies normales, environ 50% des pourvoyeuses étrangères sont adoptées ou tolérées. Lorsque la colonie est scindée (Fig. 2b) les ouvrières soeurs sont réadoptées ou tolérées à plus de 80%, c'est-à-dire beaucoup plus facilement que les étrangères (Fig. 2a/b - $\chi^2 = 107,629$ ***).

On notera cependant que lors des expériences de séparation pendant un temps variable, 20% des soeurs sont tuées.

- De même, les colonies orphelines réadoptent mieux leurs soeurs (80%) que les étrangères (55%) (Fig. 2c/d - $X^2 = 63,951$ ***). Alors qu'elles agressent moins les étrangères que les colonies normales (Fig. 2a/c - $X^2 = 7,807$ *), elles ne semblent pas réadopter plus facilement leurs soeurs : 47% contre 50% (Fig. 2b/d - $X^2 = 1,447$, Non Significatif).

- Si l'on compare les résultats obtenus après introduction soit de groupes de 10 fourmis, soit de fourmis isolées, on observe que le seuil de tolérance des étrangères s'élève significativement lorsque les étrangères sont déposées par groupes de 10 : si les agressions n'augmentent que chez les colonies orphelines, (environ 10%) (Fig. 3 - b1/b2), les adoptions sont moins fréquentes (diminution de 7%) chez les colonies ayant gardé la reine (Fig. 3 - a1/a2).

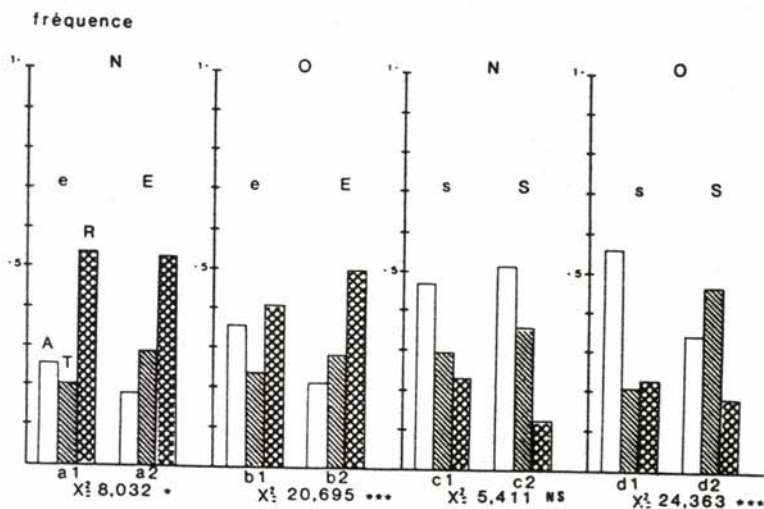


Fig. 3 : Agressivité des colonies N (ayant gardé la reine) et des colonies O (orphelines) après introduction dans l'aire de récolte de pourvoyeuses étrangères ou soeurs soit isolément soit par groupes de 10. e = 1 étrangère ; E = 10 étrangères ; s = 1 soeur ; S = 10 soeurs ; A = Adoptées ; T = Tolérées ; R = Rejetées.

* $P < .05$; ** $P < .01$; *** $P < .005$; NS : Non Significatif.

Les colonies normales ne semblent pas modifier de façon sensible leur comportement lorsque le nombre d'intruses soeurs varie (Fig. 3 - c1/c2, NS). Cependant, le nombre des rejets diminue et cette chute (10%) devient significative si les Tolérées sont regroupées avec les Adoptées ($X^2 = 5,166 *$) ou si les Tolérées ne sont pas prises en compte ($X^2 = 4,19 *$).

Chez les orphelines, on observe une diminution importante (20%) des adoptées, une augmentation des tolérées (25%) qui démontre la difficulté de mise en place d'une réponse cohérente alors que les agressions sont en légère baisse (4%) (Fig. 3 - d1/d2).

Les résultats des différents tests faisant intervenir le paramètre nombre d'intruses confirment les remarques générales précédentes : les étrangères sont moins facilement adoptées que les soeurs, que les colonies soient normales ou orphelines (Fig. 3 - a1/c1, $X^2 = 31,756 ***$; a2/c2, $X^2 = 82,079 ***$; b1/d1, $X^2 = 22,704 ***$; b2/d2, $X^2 = 42,503 ***$).

- Les deux types de sociétés révèlent quelques différences vis-à-vis d'étrangères déposées isolément (a1/b1, $X^2 = 10,967 ***$), les orphelines sont plus ouvertes (58% d'Adoptées + Tolérées) que les colonies normales (46% de A + T). Les différences ne sont plus significatives (50% de A + T) lorsque le nombre des intruses est égal à 10 (a2/b2, $X^2 = 1,291$, NS).

Vis-à-vis de leurs soeurs déposées une par une, les orphelines montrent un taux de réadoption comparable à celui des colonies gardant la reine (50%) (c1/d1, $X^2 = 3,116$, NS). Ce taux accuse une forte baisse lorsque les soeurs sont déposées par groupes de 10 : les orphelines réadoptent alors plus difficilement leurs soeurs (35% contre 52%) ; elles ont tendance à les agresser plus fréquemment (18,5% que ne le font les colonies normales (12,5%) (c2/d2, $X^2 = 7,767 *$).

2) Evolution au cours de la saison

- Les comportements par rapport à une intruse étrangère fluctuent au cours de la saison estivale (Fig. 4). Les sociétés semblent devenir plus ouvertes au milieu de l'été (15 juillet - 15 août) puis revenir à l'état initial avant l'hivernation. Cependant, l'ouverture observée n'est significative que dans le cas des colonies orphelines (Fig. 4-II, X^2 a'/c' = 7,823 * ; X^2 c'/f' = 8, 058 *).

Chez les colonies normales, aucune comparaison n'est significative, que les 3 critères (Adoptées, Tolérées, Refusées) soient pris en compte séparément ou regroupés (Adoptées et Tolérées formant alors une catégorie comparée aux Refusées) ou que 2 critères seulement soient opposés : Adoptées et Refusées (les tolérées étant laissées de côté).

Au début de l'été, l'évolution des 2 types de sociétés semble parallèle (Fig. 4-1 et II, $X2 (a + b)/(a' + b') = 0,573$, NS). Au milieu de la saison, les colonies orphelines s'ouvrent de façon significative et diffèrent en cela des colonies normales. (Fig. 4-1 et II, $X2 (c + d)/(c' + d') = 6,907$ *) ; elles retrouvent leur état initial en septembre, de nouveau comparables aux colonies gardant la reine (Fig. 4-1 et II, $X2 (e + f)/(e' + f') = 0,846$, NS).

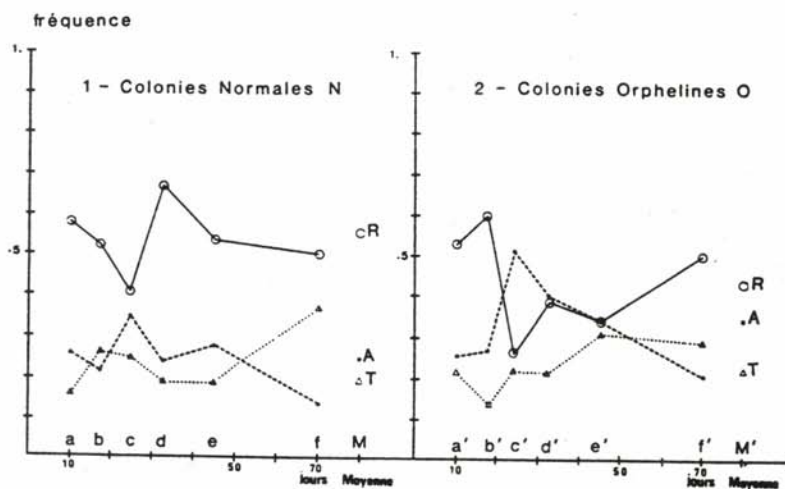


Fig 4 : Fluctuations saisonnières affectant la reconnaissance interindividuelle au cours de la saison estivale après l'introduction d'étrangères isolées (Résultats 1983 + 84 + 85 regroupés).

A = Adoptées ; T = Tolérées ; R = Refusées ; a/a', b/b',... b'/f' = tests effectués à des temps t variables ; M/M' = moyenne des tests effectués aux différents temps t.

- Compte-tenu des fluctuations saisonnières, les colonies normales se comportent de façon remarquablement stable envers leurs soeurs déposées isolément dans l'aire de récolte, quel que soit le temps écoulé depuis la séparation (Fig. 5-1) : aucune comparaison a/b, a/c... a/f, a/M2 n'est significative. Dans bien des cas cependant, il est impossible de calculer le $X2$, plusieurs classes théoriques ayant des effectifs

inférieurs à 5. Les regroupements de classes ne montrent aucune différence significative.

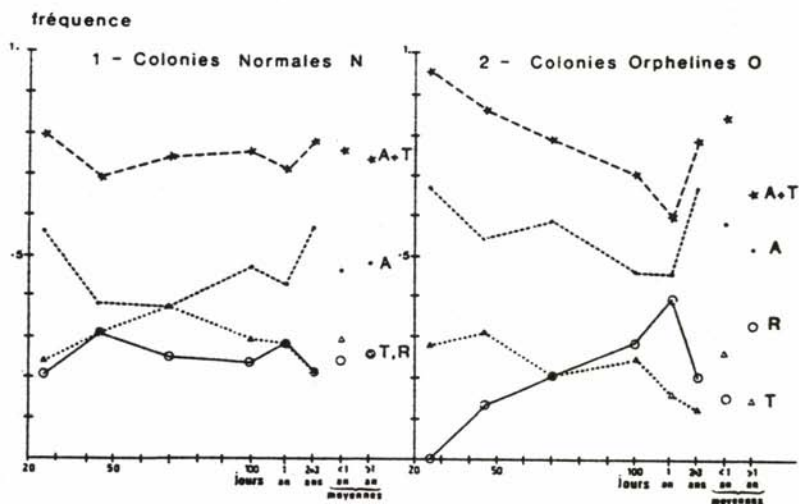


Fig. 5 : Reconnaissance des soeurs réintroduites isolément après un temps de séparation variable (Résultats 1983 + 84 + 85 regroupés).
A = Adoptées ; T = Tolérées ; R = Refusées ; a/a', b/b',... f/f' = tests effectués à des temps variables t ; M1/M'1 = moyennes des tests effectués à des temps variables t, tels que t < 1 an de séparation ; M2/M'2 = moyennes des tests effectués à des temps variables t, tels que t > 1 an de séparation.

Le niveau des Tolérées ajouté à celui des Adoptées plafonne à 70% et ne varie guère, même au-delà de un an (Fig. 5-I : M1) et plus (Fig. 5-I : M2) ; aucune différence significative n'est révélée.

Les orphelines réadoptent d'abord facilement leurs soeurs (95%) (Fig. 5-II) puis développent une agressivité qui augmente progressivement pour devenir décelable au bout d'environ 3 mois (Fig. 5-II, X2 a'/d' = 6,081 *), elle deviendrait plus marquée un an après (Fig. 5-II, X2 a'/e' = 16,051 **).

Deux ans après la séparation, une augmentation des adoptions parallèle à une chute des rejets (Fig. 5-II, $X^2_{a'/f'} = 5,331 *$) met en évidence un phénomène qui pourrait être complexe et se rapporter d'une part à l'effet de la maintenance des colonies en laboratoire pendant plusieurs années et d'autre part à la représentativité des comportements de lots numériquement faibles (30 à 100 individus en fin de saison).

Compte-tenu de ces remarques, les résultats révèlent que l'orphelinage perturbe la reconnaissance des soeurs. En diminuant la cohésion au sein de la colonie, il entraîne une dérive très lente du comportement que nous n'avons pu mettre clairement en évidence : la comparaison des taux de réadoption des soeurs par ces deux types de sociétés en fonction du temps de séparation montre en effet un certain parallélisme (Fig. 5-I et II). Aucune comparaison n'est significative en dehors des 50 premiers jours ($(a + b)/(a' + b')$, $X^2 = 5,221 *$).

DISCUSSION

Ces travaux confirment l'existence d'une ouverture relative des sociétés de Cataglyphis cursor par rapport à des ouvrières étrangères.

Nous avons observé des différences de niveau d'agressivité entre nos colonies en fonction de leur provenance : si les colonies d'origine voisine sont peu agressives, il n'en est pas de même des colonies fort éloignées géographiquement où les taux de rejets atteignent 100% (en préparation). Nous retrouvons la corrélation Distance géographique/Fermeture de la colonie démontrée par NOWBAHARI et LENOIR (1984).

Dans ces conditions il n'a pas été possible de déceler d'éventuelles variations saisonnières de l'intensité de l'agression chez les colonies normales, sans doute plus discrètes que chez les colonies orphelines : seules les différences de comportement des 2 sociétés ont pu être révélées.

Les colonies orphelines obéissent aux mêmes principes en ce qui concerne la reconnaissance intercoloniale : varient le délai de mise en place et l'intensité de la réponse à un stimulus donné.

Les soeurs, matériel de choix car génétiquement proches sont très bien reconnues. Compte-tenu des fluctuations saisonnières, la reconnaissance intracoloniaire suivie pendant plusieurs mois et même plusieurs années est remarquablement stable : les colonies normales réadoptent ou tolèrent leurs soeurs à plus de 70%. Globalement, il en est de même pour les sociétés orphelines. Cependant, le suivi parallèle et rigoureux des 2 types de sociétés permet de déceler quelques différences. Les orphelines réadoptent d'abord plus facilement leurs soeurs puis développent une agressivité qui s'accroît progressivement. Ce phénomène évolue très lentement.

Le processus est accéléré et amplifié par l'introduction de 10 pourvoyeuses soeurs. Concevable d'un point de vue écologique en raison de l'absence de territoire et du chevauchement des domaines vitaux (PONDICQ, 1983 ; QUERARD, 1985), ce test a donné des résultats intéressants. Alors que les colonies normales réagissent au stimulus nombre d'intruses soeurs sans modifier le nombre des adoptions ou des rejets, les colonies ayant perdu la reine semblent faire fréquemment la confusion soeurs-étrangères et avoir des difficultés à organiser une réponse cohérente.

Ces résultats encourageants se sont heurtés à des problèmes d'ordre pratique : les tests, facilement effectués sur des colonies vigoureuses deviennent irréalisables sur des colonies affaiblies par des scissions et une maintenance de plusieurs mois au laboratoire : en particulier, si une colonie orpheline ne redonne pas par parthénogenèse thélytoque une femelle qui sera fécondée dans les 2 à 3 mois qui suivent l'orphelinage, elle dépérit. De plus ces tests, moyen commode et efficace de mesurer les réactions d'agressivité mettent en relief la variabilité intercoloniale qui n'est plus alors compensée par la diversité des tests.

Nous envisageons de suivre les descendance des colonies séparées depuis un certain temps, en particulier celles des orphelines : F1, F2...etc... afin de mesurer les intensités des agressions : la réalisation est difficile pour les mêmes raisons que précédemment ; bien que très prolifiques (la production d'oeufs est multipliée par 5 ou 10 au moins) une faible proportion du couvain arrive au terme imago.

Cette chute de la taille de la colonie est bien sûr amplifiée par la fréquence des tests et l'on peut douter de la représentativité de petits lots d'ouvrières : donnent-ils une image correcte de la structure sociale d'une société complète?

Malgré les décalages observés, colonies normales et orphelines répondent de façon comparable au stimulus intrusion. Seules les variations des niveaux d'agressivité démontrent le rôle de la reine dans la reconnaissance inter et intra-coloniale : son pouvoir agrégatif permet peut-être une meilleure coordination des réponses.

L'absence de reine (jamais observée dans la nature) ne serait pas dramatique : la société orpheline pourrait sans trop de dommages attendre que les ouvrières redonnent une femelle par parthénogenèse thélytoque. La parthénogenèse thélytoque des ouvrières, processus très efficace ne serait qu'un mécanisme de secours.

REFERENCES

- CAGNIANT, H. (1983) : La parthénogenèse thélytoque et arrhénotoque des ouvrières de la fourmi *Cataglyphis cursor*. Etude biométrique des ouvrières et de leurs potentialités reproductrices. *Insectes Soc.*, **30**, 241-254.

CARLIN, N.F. et HÖLDOBLER B. (1983) : Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants. *Science*, 222, 1027-1029.

CLEMENT, J.L. (1982) : Les termites européens du genre Reticulitermes. I. Statut spécifique des populations. C.R. Séances Soc. Biogéogr., 58, 145-158.

DE HARO, A. et CERDA, X. (1984) : Communication entre nids à travers le transport d'ouvrières chez Cataglyphis iberica. In "Processus d'acquisition précoce. Les Communications", A. DE HARO et X. ESPADALER eds, Public. Univ. Autonoma Barcelona et SFECA, 227-233.

HÖLDOBLER, B. et WILSON, E.O. (1977) : The number of queens, an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64, 8-15.

ISINGRINI, M. (1983) : La reconnaissance coloniale dans les soins au couvain chez la fourmi Cataglyphis cursor. DEA Biologie du Comportement, Univ. Paris-Nord, 102 p.

JAFFE, K. et MARCUSE, M. (1983) : Nestmate recognition and territorial behaviour in the ant Odontomachus bauri Emery (Formicidae : Ponerinae). *Insectes Soc.*, 30, 446-481.

LENOIR, A. et CAGNIANT, H. (sous presse) : Role of worker thelytoky in colonies of the ant Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae). *Entomol. Gener.*

MINTZER, A. (1982) : Nestmate recognition and Incompatibility between colonies of the Acacia-Ant Pseudomyrmex ferruginea. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 10, 165-168.

NOWBAHARI, M. et LENOIR, A. (1984) : La fermeture des sociétés de la fourmi Cataglyphis cursor : Relations avec la distance géographique. In "Processus d'acquisition précoce. Les Communications", A. DE HARO et X. ESPADALER eds, Public. Univ. Autonoma Barcelona et SFECA, 457-461.

PONDICQ, N. (1983) : Etude des territoires chez la fourmi Cataglyphis cursor (Fonsc.) (Hym. Formicidae). DEA Ecologie, Univ. de TOURS, 39 p.

QUERARD, L. (1985) : Reproduction et exploitation de l'habitat chez la fourmi Cataglyphis cursor (Fonsc.) (Hyménoptères - Formicidae). DEA Ecologie, Univ. de TOURS, 49 p.

WEHNER, R., HARKNESS, R.D., SCHMID-HEMPEL, P. (1983): Foraging strategies in individually searching ants. Cataglyphis bicolor (Hymenoptera : Formicidae). *Information Processing in Animals*, 1, Fischer Verlag, 79 p.