

## IMPLICATIONS PHYLOGENETIQUES DU MECHANISME DE RECRUTEMENT CHEZ *Rossomyrmex minuchae* (HYM. FORMICIDAE)

Alberto TINAUT & Francisca RUANO

*Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias, 18071 Granada. (Espagne)*

**Résumé.** Le genre *Rossomyrmex* est un parasite esclavagiste de différentes espèces de *Proformica*. L'un des aspects le plus remarquable de ces fourmis est que le recrutement des individus qui réalisent l'assaut de la colonie cible s'effectue par transport des adultes. Cette méthode n'est utilisée chez les autres Formicidés que pour le déménagement de la fourmière ou les échanges entre nids.

Nous analysons les avantages et inconvénients que peut avoir cette méthode en comparaison avec le recrutement de groupe. Les raisons qui pourraient rendre plus avantageuse cette méthode de recrutement chez une espèce esclavagiste peuvent être un moindre coût énergétique pour la colonie ou bien une plus grande efficacité au moment de l'assaut. De notre analyse il ressort quelques inconvénients pour *Rossomyrmex*. La proximité phylogénétique de ce genre avec *Proformica* et *Cataglyphis*, genres dans lesquels l'unique méthode de recrutement connue est le transport des adultes, nous amène à penser que *Rossomyrmex* utilise pour ses raids l'unique moyen dont elle dispose.

**Mots-clés.** *Rossomyrmex*, esclavagisme, recrutement, phylogénie

### Summary. Phylogenetic implications of the recruitment mechanism of *Rossomyrmex minuchae* (Hym. Formicidae).

The genus *Rossomyrmex* is a slave-maker of different *Proformica* species. The recruitment system used by this genus against host nests is adult transport. This particular method is used by the other ants genera only for nest relocation or exchanges between nests. In this work, we analyse the advantages and disadvantages of recruitment by adults transport in comparison to group recruitment. The advantages of this recruitment method for a slave-maker species may be less energetic effort expended by the nest, or more efficiency in carrying out assaults.

In our analysis, we found only a few disadvantages for *Rossomyrmex*. The phylogenetic position of this genus close to *Proformica* and *Cataglyphis*, both of which only use adult transport, may suggest that *Rossomyrmex* uses this recruitment method because it does not have any other possibility.

**Key words.** *Rossomyrmex*, slavery, recruitment, phylogeny

## INTRODUCTION

Le recrutement est un moyen de communication qui permet de conduire un autre membre de la société dans un point de l'espace où sa présence est nécessaire (Wilson, 1971), et permet un important succès évolutif dans l'optimisation de la récolte de nourriture (Oster et Wilson, 1978; Acosta et al., 1986). Chez les insectes sociaux, de manière générale, les tâches qui requièrent l'intervention de plusieurs ouvrières, et donc l'utilisation du recrutement, sont le fourrageage, le déménagement de la colonie et la défense. Le recrutement en tandem et le recrutement de groupe sont les modes les plus fréquents dans les fourmis, alors que le transport d'adultes est essentiellement utilisé pour le déménagement du nid (Holldobler et Wilson, 1990). Par ailleurs, le tandem et le recrutement de groupe nécessitent implicitement l'utilisation de substances chimiques d'attraction, alors que le transport d'adultes (et dans certains cas, le tandem également) est basé sur des stimuli physiques (comportement d'invitation) (Wilson, 1971; Agbogba, 1984; entre autres).

Le recrutement est caractéristique de chaque espèce donc de sa position phylogénétique, bien que son expression dépende de plusieurs facteurs, tels que la taille ou la densité des proies et les conditions de l'environnement. En outre, le recrutement peut continuellement s'ajuster face à des situations changeantes des ressources alimentaires ou du milieu (Detrain et al., 1990; Crist et Mac Mahon, 1991; Baroni Urbani, 1993). Chez les espèces esclavagistes (Tableau 1) le recrutement est utilisé lors des raids d'approvisionnement en esclaves (il s'agit d'ailleurs là de l'unique comportement que ces fourmis manifestent hors du nid).

SPECIES	NEST RELOCATION	RAIDS
MYRMICINAE		
C. muellerianus	?	Tandem
H. canadensis	?	Tandem
H. sublaevis	?	Tandem
P. americanus	Group	Group
L. duloticus	?	Group
E. ravouxi	?	Group
M. gordiagini	?	Group
FORMICINAE		
M. mimicus	?	Group
F. sanguinea	Carry, Group	Group
Polyergus sp	Carry, Group	Group
Rossomyrmex sp	Carry	Carry

Tableau 1. Types de recrutements et tâches des espèces esclavagistes (d'après Hölldobler et Wilson, 1990 et nos données).

Recruitment systems of slave-makers species (from Hölldobler and Wilson, 1990 and unpublished data)

Il est possible de considérer que les fourmilières cibles sont des proies, surtout si l'on tient compte du fait que l'agressivité intraspécifique est à l'origine de l'esclavagisme (Darwin, 1859; Hölldobler, 1976; Buschinger, 1990; Le Moli et al., 1993). Dans ce cas, l'estimation des coûts et bénéfices du recrutement lors d'un raid contre un nid esclave peut être analysée avec les mêmes arguments que dans le cas d'un recrutement pour l'exploitation d'une proie. Parallèlement à ce qu'indique Taylor (1978) pour les espèces non parasites, la phase de recrutement préparant le raid correspond à une perte d'énergie et le transport de couvain volé à un gain d'énergie (équivalent à une entrée d'aliments).

*Rossomyrmex* est l'unique genre esclavagiste pratiquant le recrutement par la méthode du transport d'adultes. Ceci nous a amené à rechercher comparativement l'existence d'un avantage quelconque dans l'utilisation de cette méthode.

Des raids ont été décrits chez d'autres esclavagistes, notamment dans le genre *Polyergus* (Talbot, 1967; Topoff, 1985; Mori et al. 1991; Hasegawa et Yamaguchi, 1994). Cependant, on ne connaît aucune étude analysant en détail l'efficacité des différents types de recrutement chez ces fourmis. Une telle investigation doit être basée sur la efficacité (fitness) des colonies (Taylor, 1978; Fewell, 1988), qui résulte d'un ensemble de stratégies, dont le type de recrutement n'est qu'un élément parmi d'autres (efficacité de récolte des esclaves, taux de parasitisme, sexués produits par la colonie, comportement de copulation, usurpation de nouvelles fourmilières, etc.). Il est toutefois possible d'émettre quelques considérations théoriques sur les raisons qui peuvent rendre plus favorables l'utilisation d'une méthode de recrutement déterminée chez une espèce esclavagiste. En principe la meilleure méthode serait celle supposant un moindre coût énergétique, soit parce que la méthode est elle-même économique, soit parce qu'elle implique moins d'individus lors du raid. Un autre avantage à prendre en compte est

l'efficacité au moment de l'assaut, celle-ci pouvant être améliorée si le recrutement a lieu quand l'activité de l'espèce hôte est atténuée ou si le type de raid permet un effet de surprise. Enfin, l'impossibilité d'utiliser un autre mécanisme doit aussi être pris en compte.

Dans cet article, nous comparons les deux genres esclavagistes de la tribu des Formicini, en analysant chacun de ces aspects. Pour ce faire, nous utilisons des données tirées de la littérature pour *Polyergus*, et nos propres données sur le comportement de *R. minuchae*. Ces données font partie d'une étude générale de cette espèce, réalisée depuis 5 ans, et dont les résultats sont en cours de publication.

#### Histoire Naturelle de *Rossomyrmex minuchae*.

Du genre *Rossomyrmex* on connaît seulement deux espèces: *R. proformicarum* du Tian-Shan (Kazakhstan) et des plaines de la Caspienne (Russie) et *R. minuchae* de la Sierra Nevada (Espagne) (Tinaut, 1981). Les deux espèces sont parasites esclavagistes de différentes espèces du genre *Proformica*. Les données biologiques sur *R. proformicarum* proviennent d'Arnoldi (1928 et 1932) et de Marikovsky (1974). Bien que peu de données quantitatives soient disponibles, on sait que les ouvrières de cette espèce pratiquent le transport d'adultes lors de la première phase de raid contre *Proformica*. Quant à *R. minuchae*, il s'agit aussi d'une espèce réalisant des raids par transport d'adultes. Quand la fourmière cible est localisée, l'ouvrière exploratrice retourne à son nid. Un moment plus tard, elle en ressort, suivie d'un petit nombre d'ouvrières. Une fois à l'extérieur, et par l'intermédiaire de sollicitations antennaires, une ouvrière se laisse prendre entre les mandibules de l'exploratrice. De cette manière, elle est transportée jusqu'à proximité du nid cible où elle est libérée. Après quelques secondes, les deux ouvrières retournent au nid mère où chacune recrute une autre ouvrière. Cette chaîne s'interrompt au moment où la concentration aux environs de la fourmière cible est suffisante (60 à 90 ouvrières). Ces fourmis commencent alors subitement à creuser près de l'entrée principale pour pénétrer dans le nid cible. Lors des raids les jours suivants les fourmis ont mémorisé l'emplacement du nid cible et n'ont plus besoin d'être transportées.

## MATERIEL ET METHODES

### *Economie de la fourmière*

Selon notre hypothèse il serait intéressant pour la fourmière que le raid contre la colonie cible se fasse de sorte que la plus grande partie des ouvrières investissent un effort minimum, surtout si au moment de l'assaut elles doivent lutter contre les ouvrières cibles, pour ainsi pouvoir investir plus d'énergie dans le vol du couvain. En plus il doit exister un mécanisme de contrôle du nombre d'individus concernés, puisqu'il faut éviter d'impliquer toute la population d'une fourmière, ce qui pourrait être très dangereux pour la survie de celle-ci.

Pour élucider ces aspects on a suivi 18 assauts présentés par 5 nids, tout en notant le nombre d'ouvrières impliquées dans le transport, le nombre total dans l'assaut, la durée de l'assaut et, dans l'ensemble, la dynamique de ces recrutements.

### *Calcul d'effort*

Le recrutement pour assaillir une fourmière dure une heure à une heure et demie. Le chemin parcouru par les ouvrières transporteuses de congénères le premier jour reste le même les jours suivants, mais dans ce cas les ouvrières font le voyage non chargées ce qui est d'un coût énergétique plus faible. La méthodologie consiste à mesurer le temps investi par les ouvrières réalisant le transport d'adultes, et le jour suivant, à la même heure, on mesure à nouveau un nombre égal d'ouvrières sans charge. La différence du temps employé selon qu'elles sont chargées ou non est interprétée comme "coût de transport".

### Rythme d'activité

Afin de voir s'il existe une relation entre le type de recrutement et les conditions du milieu, on a suivi le rythme d'activité de 3 fourmières mixtes (*Rossomyrmex* avec *Proformica*) et de 2 fourmières de *P. longiseti* pures. L'activité a été mesurée par le nombre d'entrées et de sorties pendant 10 min chaque heure, pendant 1 journée, et tous les 15 jours, pendant la période d'activité des fourmis au long de l'été 1995.

## RÉSULTATS

### Économie de la fourmière

La Figure 1, montre la dynamique du recrutement pour une fourmière typique. Cette dynamique a l'allure d'une courbe exponentielle qui résulte du fait que chaque ouvrière recrutée devient recruteuse, ainsi la séquence suit une progression géométrique dont le terme général est  $2^n$ . Cependant cette progression est limitée, puisqu'il arrive un moment où le recrutement s'arrête.

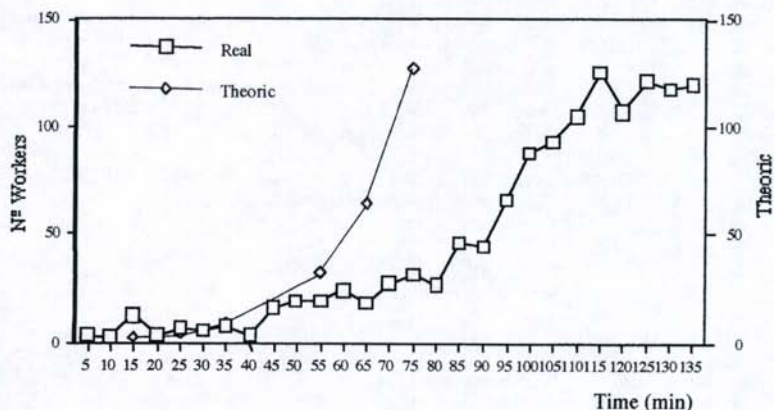


Figure 1. Dynamique du recrutement théorique et réel.  
Dynamic of theoretic and real recruitment.

Si on considère que le nombre d'ouvrières qui participent à l'assaut est d'environ 60-90, ce type de recrutement a pour conséquence le fait que le nombre d'ouvrières ayant réalisé au moins un transport soit de 32. C'est-à-dire qu'approximativement la moitié des individus impliqués ont été transportés et en conséquence n'ont subi aucune dépense d'énergie au cours du déplacement. En outre, pour obtenir ce nombre, il est nécessaire qu'une ouvrière (la première) fasse 6 trajets, la deuxième 5 et ainsi successivement, et environ 16 ouvrières auront réalisé seulement un parcours.

### Calcul de l'effort

Dans la Figure 2, on remarque que le temps nécessaire pour le même trajet par les ouvrières déchargées est presque la moitié de celui des ouvrières transportant une congénère, ce qui signifie probablement que leur effort énergétique est plus important.

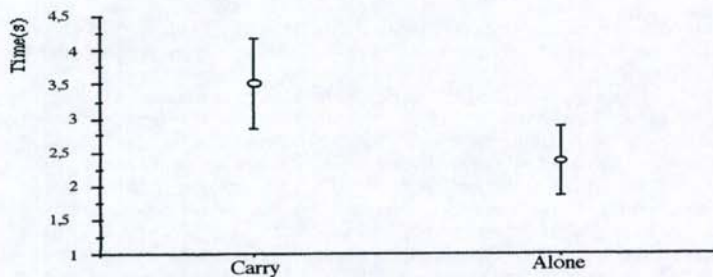


Figure 2. Temps investis pour 15 ouvrières chargées et 15 ouvrières déchargées.  
Time investment for 15 loaded workers and 15 unloaded workers.

### Rythme d'activité

Les ouvrières de *R. minuchae* sont actives de 12 à 20 h. (heure locale) avec un patron d'activité bimodal, correspondant à une diminution d'activité dans les heures les plus chaudes (15-16h.) (Fig. 3). Les ouvrières de *P. longiseta* sont actives plus longtemps (10 à 21h), et présentent un cycle quotidien d'activité unimodal avec un maximum à 16h., quand la température du sol est la plus haute.

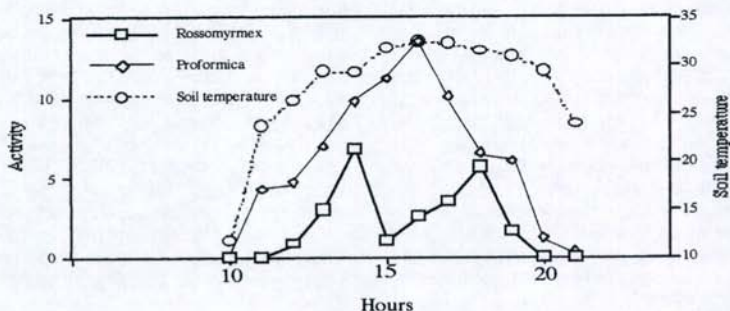


Figure 3. Activité journalière de *Proformica* et de *Rossomyrmex*.  
Diary activity of *Proformica* et and *Rossomyrmex*

## DISCUSSION

Le recrutement de groupe présente l'avantage d'un moindre effort individuel par rapport au transport des adultes qui est significativement coûteux pour l'individu porteur. Dans le recrutement de groupe, le groupe initial se forme par l'émission d'une phéromone de recrutement et le nombre de recrutées peut dépendre de la quantité de phéromone (Deneubourg et al., 1986). Il est connu que les phéromones d'alarme ont un effet local, et l'intensité de la réaction dépend de la distance du point de son émission (Wilson, 1971), pourtant le recrutement d'un nombre supérieur ou inférieur ne suppose aucun effort physique supplémentaire. Le nombre total d'ouvrières recrutées peut être aussi en rapport avec la quantité d'aliments à collecter (Acosta et al., 1986). Finalement, un autre avantage attribuable à ce type de recrutement est l'effet de surprise qu'un groupe d'assaut peut

causer à la colonie cible. Dans le cas de *Polyergus* ssp, on signale (Topoff, 1990) que les ouvrières de *Formica* montrent des réactions de panique devant l'agressivité montrée par les ouvrières de *Polyergus*.

Cependant dans le cas de *Rossomyrmex* tous les avantages qu'on vient de signaler se retournent contre elle, puisque le transport des adultes suppose un effort important. On peut se demander si cet effort supplémentaire signifie réellement un inconvénient pour la colonie. Cette question peut être abordée de plusieurs points de vue. D'une part il est évident que l'accroissement de l'effort nécessité par le transport d'un adulte, représente très peu par rapport à l'effort total que chaque ouvrière doit réaliser pour transporter la totalité des larves et cocons du nid assailli, ce qui représente 2 à 3 jours de travail. L'inconvénient qu'entraîne une longue présence à l'extérieur pour effectuer les transports est que l'ouvrière chargée devient une proie facile pour les prédateurs, surtout pour les araignées. Ces attaques ne sont pas importantes numériquement, cependant elles peuvent occasionner des distorsions lors du recrutement et entraîner son échec. Ce phénomène a déjà été signalé (Marikovskiy et Tischenko, 1970) et nous l'avons parfois observé sur le terrain.

Le problème qui s'ajoute à ce type de recrutement est le contrôle numérique des ouvrières assaillantes. Dans le cas du transport d'adultes, puisque la dynamique de recrutement suit une progression géométrique, son asymptote ne serait atteinte qu'en cas de recrutement de toute la population, et cela ne coïncide pas avec la disparition de l'aliment, comme on a pu le décrire chez les espèces non parasites (Acosta, et al., 1986; Deneubourg et al., 1986; Taylor, 1978). En réalité, le transport d'adultes a besoin d'un contrôle différent. Dans la Figure 2, on peut voir qu'à partir d'un certain moment le nombre d'ouvrières n'augmente pas mais se stabilise. L'absence de nouveau recrutement est due au fait que les individus qui arrivent à la fourmilière visée ne retournent plus au nid et restent pour attendre l'attaque. L'assaut n'a lieu qu'au moment où la majorité ou la totalité des individus impliqués dans le recrutement arrive au point de regroupement. Les causes concrètes qui provoquent l'arrêt du recrutement et le début du regroupement ne nous sont pas encore claires pour nous.

Enfin l'effet de surprise, obtenu par *Polyergus* à l'aide de phéromones (Topoff, 1990), ne doit pas fonctionner dans le cas de *Rossomyrmex*, puisque le regroupement s'effectue à 10 ou 15 cm de l'entrée principale du nid cible et il semble que cette présence n'incommode pas les ouvrières de *Proformica* qui continuent leur activité normale. D'ailleurs *Rossomyrmex* attaque subitement en différents fronts. Notre interprétation est qu'effectivement elles essaient d'obtenir un effet de surprise, ce qui semble confirmé par le petit nombre de combats observés dans les alentours de la fourmilière.

Par conséquent, en comparant le transport d'adultes avec le recrutement de groupe nous ne trouvons aucun avantage, mais plutôt quelques petits inconvénients.

Le maintien de ce type de recrutement au cours de l'évolution doit être expliqué par une autre raison. Celle-ci peut être la taille de la fourmilière de *Rossomyrmex* puisque Deneubourg et al. (1986) suggèrent que le tandem, qui peut être considéré comme une stratégie similaire au transport des adultes, est plus caractéristique des fourmilières peu peuplées. Si on considère exclusivement la population des ouvrières de *Rossomyrmex*, le nombre moyen est de 107 ouvrières, ce qui la situe parmi les colonies de petites tailles. Ceci peut expliquer l'utilisation du transport d'adultes par similitude au tandem. Cependant on a déjà signalé que cette stratégie est utilisée par des espèces très différentes dont quelques-unes forment de grandes colonies, comme dans le genre *Formica* pour le démenagement du nid. Le transport d'adultes représente donc un mécanisme spécial de recrutement dont le sens n'est pas encore clair, c'est pour cela que nous croyons que la taille de la fourmilière ne justifie pas son utilisation au moins dans ce cas là.

Les espèces à fourragement solitaire utilisent toujours le transport des adultes pour le changement de nid, ce qui donne la sensation qu'il s'agit d'un mécanisme de recrutement unique qui peut exister sans la nécessité d'utilisation de substances chimiques. Dans un article en préparation (Ruano & Tinaut, en prép.) nous avons trouvé qu'il existe une relation significative entre l'absence de recrutement chimique et les

conditions du milieu; en effet les espèces qui fourragent sur des sols à haute température tendent à se comporter comme des espèces solitaires. Dans le cas de *Rossomyrmex*, même si cette espèce vit avec d'autres espèces thermophiles à fourragement solitaire (*Proformica* et *Cataglyphis*), son activité se trouve légèrement déplacée par rapport aux heures centrales du jour vers des températures un peu inférieures (Fig. 3). Par conséquent on ne peut plus penser que les conditions du milieu ont favorisé ou justifié l'absence de recrutement chimique, comme cela serait possible chez *Cataglyphis* ou *Proformica*.

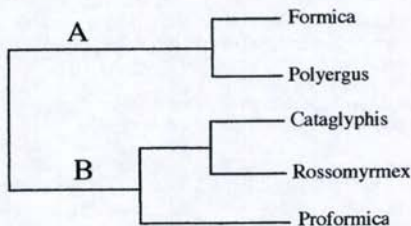


Figure 4. Phylogénie de la tribu des Formicini d'après Hasegawa et al. (en prép).  
Molecular phylogeny of the tribe Formicini (Hasegawa et al., en prép).

L'unique possibilité qui reste envisageable est que l'origine de ce genre de fourmis parasites provient d'un taxon qui ne présentait pas de recrutement chimique. Effectivement la phylogénie des Formicini d'accord avec les résultats du Hasegawa et al. (en prép) et la genitalie (Tinaut et al., 1994) nous permet de distinguer deux groupes d'espèces (Fig. 4) ; d'une part le groupe A constitué par des espèces, incluant les esclavagistes, qui utilisent le recrutement de groupe et d'autre part un autre groupe B constitué par des espèces considérées comme fourrageuses solitaires, avec aussi des espèces esclavagistes, qui par ailleurs maintiennent toujours l'option de transport des adultes. Cela nous amène à considérer 1) que le parasitisme de *Rossomyrmex* aurait pu apparaître dans le groupe d'espèces où l'absence de recrutement en groupe serait un caractère dérivé, et 2) que puisqu'il n'existait pas de possibilité de recruter par des moyens chimiques, ce groupe d'espèces parasites aurait utilisé l'unique moyen dont il disposait, le transport d'adultes.

En résumé nous pensons que *Polyergus* et *Rossomyrmex*, n'ayant pas la même origine phylogénétique ont développé différentes stratégies pour obtenir un même objectif: s'approvisionner en nouvelles esclaves. Bien que la méthode de recrutement de *Rossomyrmex* paraisse plus coûteuse, elle ne doit pas représenter un inconvénient important dans son propre contexte, puisque l'objectif final, la capture d'esclaves s'obtient d'une manière efficace.

## REMERCIEMENTS

Spécialement au Dr. Lenoir pour le temps consacré à cet article et à ses corrections. A tous les membres du Laboratoire d'Ethologie et Pharmacologie du Comportement du Tours pour leur accueil et l'aide apportée. A Raphael Boulay et Abdelmounim Bahdid pour les souffrances occasionnées par la première traduction de cet article.

Ce travail a été réalisé dans le cadre du projet DGICYT PB94-0768 et de l'Action Intégrée Picasso HF1996-0156.

## REFERENCES

- Acosta, F.J., Zorrilla, J.M., Ferradas, M.A., 1986. Interpretación conjunta del reclutamiento y de la desconexión nid/suave afin d'évaluer l'efficacité d'exploitation collective des ressources chez quatre espèces de fourmis. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.* 7: 381-389.
- Agbogba, C., 1984. Observations sur le comportement de marche en tandem chez deux espèces de fourmis Ponérides: *Mesoponera caryaria* (Smith) et *Hypoconerina* sp. (Hym. Formicidae). *Ins.Soc.* 31: 264-276.
- Arnoldi, K.V., 1928. Studien über die Systematik der Ameisen. III. *Rossomyrmex*. Neue Gattung der Ameisen und ihre Beziehungen zu den anderen Gattungen der Formicidae. *Zool. Anz.* 75: 299-311.
- Arnoldi, K.V., 1932. Biologische Beobachtungen an der neuen paläarktischen sklavenhalterameise *Rossomyrmex proformicarum* K. Arn., nebst einigen Bemerkungen über die Beförderungsweise der Ameisen. *Zeit. Morph. Ökol. Tiere*, 24 (2): 319-326.
- Baroni-Urbani, C., 1993. The diversity and evolution of recruitment behaviour in ants, with a discussion of the usefulness of parsimony criteria in the reconstruction of evolutionary histories. *Ins. Soc.* 40: 233-260.
- Buschinger, A., 1990. Sympatric speciation and radiative evolution of socially parasitic ants—Heretic hypothesis and their factual background. *Z. zool. Syst. Evolut.forsch.* 28: 241-260.
- Crist, T.O., MacMahon, J.A., 1991. Foraging patterns of *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera: Formicidae) in a shrub-Steppe Ecosystem: The roles of Temperature, Trunk Trails, and Seed Resources. *Environ. Entomol.* 20: 265-275.
- Darwin, C. R., 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 1st ed. London. J. Murray.
- Deneubourg, J.L., Aron, S., Goss, S., Pasteels, J.M., Duerinck, G., 1986. Random behaviour, amplification processes and number of participants: how they contribute to the foraging properties of ants. *Physica 22D*: 176-186.
- Detrain, C., Pasteels, J.M., Deneubourg, J.L., Goss, S., 1990. Prey foraging by the ant *Pheidole pallidula*: decision making systems in food recruitments. 11th International Congress IUSSI 1990. India.
- Fewell, J., 1988. Variation in foraging patterns of the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis*, in relation to variation in habitat structure, p. 257-258. In: *Interindividual Behavioral Variability in Social Insects*. Jeanne Robert ed. Westview Press. Boulder and London.
- Hasegawa, E., Yamaguchi, T., 1994. Raiding behavior of the Japanese slave-making ant *Polyergus samurai*. *Ins. Soc.* 41: 279-289.
- Hölldobler, B., 1976. Tournaments and slavery in a desert ant. *Science*. 192: 912-914.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O. 1990. *The Ants*. ed. Harvard University press., Harvard, 732 pp.
- Le Moli, F., Grasso, D.A., D'Etorre, P., Mori, A., 1993. Intraspecific slavery in *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera: Formicidae): field and laboratory observations. *Ins. Soc.* 40: 433-437.
- Marikovsky, P.I., 1974. The biology of the ant *Rossomyrmex proformicarum* K.W. Arnoldi (1928). *Ins.Soc.* 21: 301-308.
- Marikovsky, P. I., Tischenko, V.P., 1970. The spider mirmecophile *Zodarium asiaticum* Tysts, sp. n. and some features of its biology. *The works of the Reservation of Alma-Ata*, XI, 198-201.
- Mori, A., Grasso, D.A., Le Moli, F., 1991. Raiding behaviour of the obligatory slave-making ant, *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insect. Soc.* 7: 111-118.
- Oster, G.F., Wilson, E.O., 1978. *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton University Press, New York. 352 pp.
- Talbot, M., 1967. Slave-raids of the ant *Polyergus lucidus* Mayr. *Psyche*, 74 (4): 299-313.
- Taylor, F., 1978. Foraging Behavior of Ants: Theoretical Considerations. *J. theor. Biol.* 71: 541-565.
- Tinaut, A., 1981. *Rossomyrmex minuchae* nov. sp. (Hym. Formicidae) encontrada en Sierra Nevada, España. *Bol. Asoc. esp. Ent.* 4: 195-203.
- Tinaut, A., Ruano, F., Fernández Escudero, I., 1994. Descripción del macho del género *Rossomyrmex* Arnoldi, 1928 (Hymenoptera, Formicidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 1: 347-351.
- Topoff, H., 1985. Ecology of raiding behavior in the western slave-making ant *Polyergus breviceps* (Formicidae). *Southwest. Nat.* 30(2): 259-267.
- Topoff, H., 1990. Slave-making Ants. *American Scientist*, 78: 520-528.
- Wilson, E.O., 1971. *The Insect Societies*. Ed. Harvard University Press. Cambridge. 548 pp.