

APPROCHE EXPERIMENTALE DE LA POLYGYNIE CHEZ LA
FOURMI D'ARGENTINE
(Hymenoptera, Formicidae)

par
Laurent KELLER et Daniel CHERIX

Musée de Zoologie
Pl. de la Riponne 6
CH-1005 LAUSANNE

Résumé: La comparaison des fécondités entre reines de sociétés expérimentales monogynes et polygynes de la fourmi d'Argentine (*Iridomyrmex humilis*) nous a permis de montrer que les reines des sociétés monogynes pondent significativement plus d'oeufs que les reines des sociétés polygynes. Dans ce contexte nous n'avons pas pu mettre en évidence de dominance ou de hiérarchie stricte entre les reines.

Deux hypothèses ont été émises pour expliquer la diminution de la fécondité qui affecte toutes les reines en sociétés polygynes:

- inhibition mutuelle entre reines,
- coordination et efficacité plus faible en sociétés polygynes.

Afin d'intégrer la polygynie dans un cadre évolutif l'hypothèse du "mutualisme" est proposée comme alternative à l'hypothèse de la sélection de parentèle (kin selection).

Mots-clés: *Formicidae, Iridomyrmex humilis, polygynie, monogynie expérimentale, compétition, dominance, mutualisme, sélection de parentèle.*

Summary: Experimental approach of polygyny in the Argentine ant.

Queen fecundity comparison between queens of experimental monogynous and polygynous societies of the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) showed that queens of monogynous societies lay significantly more eggs than queens of polygynous societies. Under this context, we could not demonstrate any dominance or strict hierarchy among queens.

Two hypothesis have been formulated in order to explain the reduction of fecundity which affects all queens in polygynous societies:

- mutual inhibition between queens,

- low coordination and efficiency in polygynous societies

A mutualistic hypothesis is proposed as an alternative to the kin selection hypothesis for the evolution of polygyny.

Key-words: *Formicidae, Iridomyrmex humilis, polygyny, experimental monogyny, competition, dominance, mutualism, kin selection.*

INTRODUCTION

Suivant les modèles conventionnels de l'évolution (Fisher, 1930; Wright, 1931; Haldane, 1932), chaque individu bénéficierait d'un avantage proportionnel à sa capacité de produire un nombre de descendants fertiles.

Afin d'augmenter cette productivité, une compétition intraspécifique s'établit entre individus.

Au sein du monde animal, les exemples de compétition intraspécifique sont nombreux. En ce qui concerne les Insectes sociaux, le nombre de reines présentes dans une société et leur fécondité sont fortement influencés par cette compétition. Des mécanismes souvent complexes interviennent dans la régulation du nombre de reines et de leur fécondité propre.

Ainsi, chez certaines abeilles eusociales primitives (*Lasioglossum ssp*) et chez certaines guêpes eusociales primitives (*Polistes ssp*), les fondatrices coopèrent pour former une nouvelle société. Toutefois au cours du développement du premier couvain, une agressivité entre fondatrices apparaît, conduisant à l'établissement d'une hiérarchie qui s'exprime par une atrophie des ovaires des subordonnées (Pardi, 1948; Free, 1955; Gervet, 1956; West-Eberhard, 1969; Michener, 1974). On parle dans ce cas de monogynie fonctionnelle.

Chez les fourmis, la coexistence de plusieurs reines inséminées, dont une seule possède des ovaires fonctionnels a été observée pour la première fois par Buschinger (1968) chez *Leptothorax gredleri*. D'autres exemples furent découverts par la suite chez *Myrmecina graminicola* (Baroni-Urbani, 1968a), *Formicoxenus nitidulus* (Buschinger et Winter, 1976), *Solenopsis invicta* (Tschinkel et Howard, 1978) *Formicoxenus hirticornis* (Buschinger, 1979), *Leptothorax provancheri* (Buschinger et al., 1980). Toutefois les échantillons examinés nous paraissent trop faibles, voire incomplets pour être acceptés tels quels. Seul le travail de Buschinger et Winter

(1976) sur *Formicoxenus nitidulus* permet de confirmer l'existence d'une monogynie fonctionnelle chez certaines espèces de fourmis.

D'autre part, lors de la fondation, aussi bien chez les guêpes et les abeilles évoluées que chez les fourmis, aucun cas de pléomérose conduisant à une polygynie primaire n'est connu; toutes les sociétés subissent un retour à la monogynie (Michener, 1964, 1974; West-Eberhard, 1973).

La monogynie secondaire peut être soit le résultat de combats entre reines, qui apparaissent dès l'émergence des premières ouvrières (Gaspar, 1965), soit, plus fréquemment, résulter de l'exécution des reines surnuméraires par les premières ouvrières adultes (voir Baroni-Urbani, 1968b; Bartz et Hölldobler, 1982).

Chez les espèces monogynes, ce sont habituellement les ouvrières qui maintiennent la monogynie, en exécutant toute nouvelle reine qui tenterait de s'intégrer. Un tel comportement a été observé chez les Termites (Lüscher, 1952), les Mélipones (Kerr, 1969; Silva et al., 1972) et l'abeille domestique (Darchen et Lensky, 1963). Chez les fourmis nous trouvons de nombreux exemples parmi lesquels nous pouvons citer *Crematogaster scutellaris* (Baroni-Urbani et Soulié, 1962), *Sphaerocrema striatula* (Soulié, 1964), *Leptothorax exilis* (Baroni-Urbani, 1966), *Plagiolepis pygmaea* (Passera, 1963) et *Solenopsis invicta* (Wilson, 1966; Fletcher et Blum, 1983). Chez certaines espèces de fourmis polygynes, il existe aussi des éliminations de reines par les ouvrières; par exemple chez *Iridomyrmex humilis* de telles exécutions ont été observées par Markin (1970) au début de la nouvelle saison de reproduction, de plus nos observations personnelles sur *Formica lugubris* vont dans le même sens.

Ces exemples montrent clairement l'existence d'une forte compétition reproductive parmi les reines. Cette compétition peut s'exercer directement par des combats entre les reines ou par une voie indirecte de nature phéromonale s'exprimant par des modifications comportementales des ouvrières.

On pourrait dès lors supposer que la monogynie devrait être la règle de base de l'eusocialité.

Longtemps la polygynie a été considérée comme un phénomène rare chez les insectes eusociaux (Wilson, 1971). Toutefois, ces dix dernières années ont vu la publication de nombreux travaux faisant état de la polygynie. Par exemple la synthèse de Buschinger (1974a) montre que la moitié des espèces de la myrmécofaune médio-européenne sont polygynes (polygynie facultative ou obligatoire).

Dans ce contexte, la polygynie pose un problème évolutif complexe: comment expliquer la présence de nombreuses reines fécondes coexistant au sein d'une même société ?

Plusieurs travaux ont montré que la fécondité des reines était inversement proportionnelle à leur nombre présent dans une société (Richards et Richards, 1951; Michener, 1964; Fletcher et al., 1980; Mercier, 1983). Pour expliquer cette diminution de fécondité, deux hypothèses ont été émises par Fletcher et Blum (1983):

- chez *Solenopsis invicta*, les reines des sociétés polygynes sont, vu leur nombre (parfois plus de 300), moins nourries, ce qui entraînerait une réduction de leur fécondité;
- les reines possèderaient un mécanisme phéromonal inhibant mutuellement leur fécondité.

Suivant cette deuxième hypothèse on peut se demander si une telle inhibition affecte toutes les reines de la même manière ou dans le cas contraire conduit à l'établissement d'une hiérarchie.

Chez *Leptothorax curvispinosus*, Wilson (1974a et b) montre qu'il y a une oophagie différentielle de certaines reines envers les oeufs pondus par les autres reines de la même société. Cependant, les résultats obtenus semblent plutôt provenir de différences individuelles que d'une véritable hiérarchie.

Eversham (1984) met en évidence chez *Myrmica rubra* des différences comportementales entre reines, toutefois aucune modification physiologique (par exemple la fécondité) due à l'interaction entre reines n'a été relevée.

Dès lors, il apparaît que dans les sociétés matures d'espèces de fourmis polygynes aucun cas de dominance ou de hiérarchie n'a pu, à notre connaissance être démontré clairement.

Afin d'aborder ces problèmes, nous avons tenté de résoudre les questions suivantes chez une espèce de fourmi polygyne: y-a-t'il une inhibition de la ponte chez les reines et si oui mène-t-elle à une hiérarchie ?

Notre choix s'est porté sur une espèce typiquement polygyne: *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (Newell, 1909; Markin, 1970) espèce où la tolérance entre individus de différentes sociétés est très grande (Newell, 1908; Newell et Barber, 1913; Skaife, 1955).

MATERIEL ET METHODES

18 colonies de la fourmi d'Argentine ont été récoltées en novembre 1983 et mars 1984 en France dans la région comprise entre St-Raphaël et Nice. Ces colonies ont été maintenues au laboratoire à une température de $27^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ avec une humidité relative de $55\% \pm 5\%$. L'éclairage est assuré par la lumière naturelle. Chaque colonie dispose d'eau et d'eau sucrée. De la nourriture artificielle, distribuée ad libitum, a été préparée selon une recette modifiée de D. J. C. Fletcher (com. pers.). Des vers de farine sont régulièrement rajoutés à cette diète. Toutes les colonies ont été maintenues dans ces conditions standards pendant un mois minimum avant le début de la partie expérimentale.

- Protocole expérimental

Parmi les 18 colonies nous avons sélectionné 7 colonies, qui ont chacune été scindée en une société polygyne comprenant de 5 à 8 reines et un groupe de 5 à 8 sociétés monogynes (le nombre de sociétés monogynes étant fonction du nombre de reines dans la société polygyne). Au total 42 reines sont réparties dans les 7 sociétés polygynes et 42 reines dans les 7 groupes de sociétés monogynes correspondantes. Chaque reine est marquée individuellement (peinture Marktax[®]) et dispose de 0.9 cm^3 d'ouvrières et de couvain. 10, 20, 30, 50, 80, 120 et 160 jours après le début de l'expérimentation nous procédons à un test d'oviposition: chaque reine est pesée (précision de l'ordre de 0.1 mg), puis isolée pendant 14 heures dans un nid expérimental avant d'être replacée dans sa société. Les oeufs pondus pendant ce laps de temps sont alors dénombrés sous la loupe binoculaire.

En cas de décès d'une reine dans une société polygyne, une des reines du groupe des sociétés monogynes correspondantes est tirée au sort et éliminée. A l'inverse la même démarche est effectuée lors de la mort d'une reine en société monogyne. Ainsi le nombre de reines reste identique dans les deux types de sociétés.

RESULTATS

- Evolution de la fécondité et du poids des reines au cours du temps

La fécondité des reines, en sociétés monogynes et polygynes, évaluée à l'aide du test d'oviposition (tableau 1) augmente pendant les 80 premiers jours de l'expérience, puis diminue régulièrement au cours de 80 jours suivants. Un test de t montre qu'une différence significative existe entre la fécondité des reines en sociétés monogynes et polygynes. Cette différence apparaît dès le 50^e jours (4^e test d'oviposition). En ce qui concerne le poids des reines (tableau 2), nous constatons aussi une augmentation jusqu'à 80 jours puis une diminution. Un test de t montre qu'une différence significative entre le poids des reines des sociétés monogynes et polygynes apparaît déjà à partir du 30^e jour.

- Etude des interactions entre reines

Afin d'étudier ces interactions, nous avons sélectionné 5 sociétés polygynes comprenant encore 5 reines au minimum après 120 jours et comparé les résultats avec le témoin composé des 5 groupes de sociétés monogynes correspondantes. L'analyse porte sur les 120 premiers jours de l'expérience.

Nbre de jours après le début de l'expérience	Nbre de reines (mono)	Nbre d'œufs pondus/reine (mono) = F_m	Nbre de reines (poly)	Nbre d'œufs pondus/reine (poly) = F_p	$\frac{F_m}{F_p}$	Test de t
10	42	4.5 ± 4.9	42	3.5 ± 4.5	1.29	NS
20	42	5.6 ± 3.9	42	4.5 ± 4.5	1.24	NS
30	42	6.9 ± 5.0	42	6.8 ± 5.6	1.01	NS
50	42	15.5 ± 8.2	42	9.7 ± 8.1	1.60	P<0.002
80	38	22.6 ± 9.9	38	11.5 ± 8.9	1.96	P<0.001
120	33	15.8 ± 10.8	33	8.3 ± 8.3	1.90	P<0.001
160	28	6.1 ± 5.7	28	3.2 ± 2.9	1.91	P<0.02

Tableau 1. Résultats détaillés des tests d'oviposition.

Nbre de jours après le début de l'expérience	Nbre de reines (mono)	Poids des reines (mono)	Nbre de reines (poly)	Poids des reines (poly)	Test de t
10	42	3.5±0.5	42	3.4±0.5	NS
20	42	3.7±0.5	42	3.5±0.6	NS
30	42	3.9±0.5	42	3.7±0.4	P<0.05
50	42	4.2±0.5	42	3.8±0.4	P<0.001
80	38	4.4±0.4	38	3.9±0.5	P<0.001
120	33	4.2±0.5	33	3.8±0.5	P<0.001
160	28	3.9±0.4	28	3.5±0.4	P<0.001

Tableau 2. Résultats détaillés des poids des reines (mg).

Le but est de tester l'existence d'une hiérarchie entre reines; ainsi nous déterminons pour chaque société polygyne et pour chacun des 6 tests la reine la plus féconde (tableau 3).

Bien que dans les sociétés polygyne certaines reines se retrouvent fréquemment "meilleure pondeuse", il n'est pas possible de conclure à l'existence d'une hiérarchie, puisque le même phénomène se retrouve dans les groupes de sociétés monogynes. Les différences observées entre reines sont vraisemblablement d'ordre physiologique.

	10	20	30	50	80	120	Tot
F_m	D	D	B/D	C	B/E	B	B/D (2x)
K_m	C	E	A	E	C/D/E	D/E	E (3x)
L_m	H	H	H	H	A	A	H (4x)
P_m	B/C/E	C/E	C/D	E	E	D	E (3x)
Q_m	H	A/H	A	A/D	H	H	H (3.5x)
F_p	I/J/M	K	H	I	H	H	H (3x)
K_p	J	H	Ø	Ø	K	Ø	Ø (3x)
L_p	I	L	N	K	L	L	L (3x)
P_p	J	Ø/J	I	J	J	J	J (4.5x)
Q_p	M	M	M	N	N	O	M (3x)

Tableau 3: Recherche des reines "meilleures pondueuses" de chaque société polygyne ($F_p - Q_p$) et de chaque groupe de sociétés monogynes correspondantes ($F_m - Q_m$) lors des 6 tests d'oviposition (10, 20, 30... 120 jours). Chaque lettre désigne une reine, la dernière colonne indique le nombre de tests où une même reine a été la plus féconde.

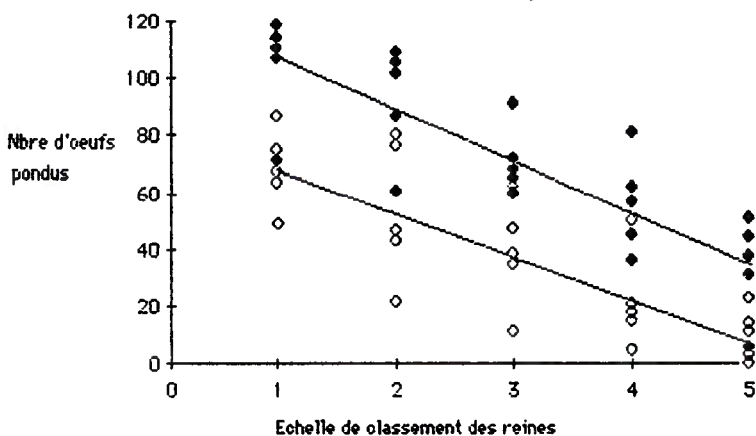


Figure 1: Nombre d'oeufs pondus par les reines des sociétés polygynes (symboles ouverts) et les reines des sociétés monogynes (symboles fermés) au cours des 6 tests en fonction de leur classement au sein de leur société.

Afin d'affiner notre analyse, les taux de ponte de toutes les reines ont été pris en considération: nous avons calculé le nombre d'oeufs pondus sur l'ensemble des 6 tests d'oviposition et établi dans chaque société polygyne et dans chaque groupe de sociétés monogynes

un classement des reines allant de 1 à 5 (rang 1 = meilleure pondeuse). Lorsqu'une société polygyne et son groupe de sociétés monogynes correspondant possèdent plus de 5 reines, une moyenne des oeufs pondus par les "reines intermédiaires" est établie et utilisée comme résultat de rang 3 (figure 1).

En comparant le nombre d'oeufs pondus par les reines des sociétés polygynes nous constatons une forte différence entre les reines "meilleures pondeuses" (rang 1) et les "mauvaises pondeuses" (rang 5). Relevons de plus l'existence d'une relation linéaire en fonction du classement ($n = 25$, $r = 0.81$). Cependant nous obtenons des résultats similaires dans les groupes de sociétés monogynes, ce qui ne nous permet pas de conclure à l'existence d'une hiérarchie.

D'autre part si l'on compare les sociétés monogynes et polygynes, on remarque que les reines des sociétés polygynes pondent moins d'oeufs que les reines des sociétés monogynes occupant un même rang; la diminution de fécondité affecte donc toutes les reines. Afin d'éliminer cette différence globale de ponte dans la comparaison entre les deux types de sociétés, nous avons exprimé la contribution des reines en pourcent (les reines des sociétés polygynes par rapport à l'ensemble des reines en sociétés polygynes, idem pour les reines des sociétés monogynes).

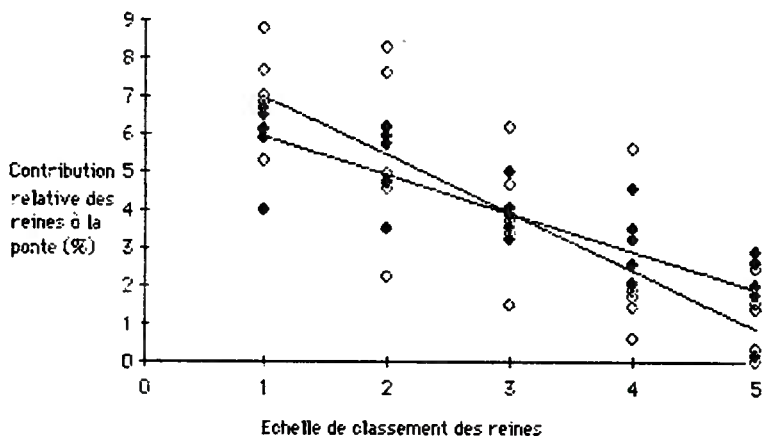


Figure 2: Idem figure 1, mais le nombre d'oeufs pondus est exprimé en pourcent du nombre total d'oeufs pondus

Nous constatons (figure 2) que la contribution des reines "bonnes pondeuses" des sociétés polygynes est plus élevée que celle des sociétés monogynes. L'inverse se produisant pour les reines "mauvaises pondeuses".

Une analyse statistique comparant les droites de régression ne montre cependant aucune différence significative ($t \text{ calc.} = 1.990$; $dl = 46$).

Nous avons effectué une deuxième comparaison entre les fécondités des reines des deux types, non plus en établissant un classement de la fécondité sur l'ensemble des 6 tests d'oviposition, mais en établissant un classement lors de chaque test. Puis nous avons additionné, sur les 6 tests, le nombre d'œufs pondus en fonction de ce classement. Nous considérons dans ce cas les reines selon un classement variable au cours du temps (figure 3).

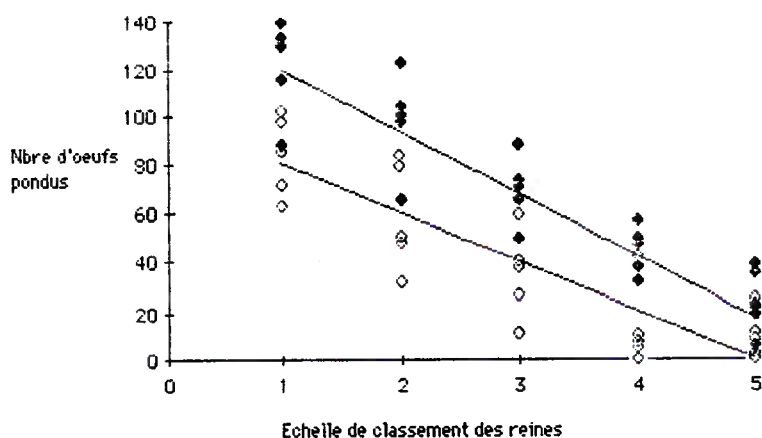


Figure 3: Idem figure 1, mais les reines sont classées selon un classement variable pour chaque test d'oviposition (voir texte).

Une telle analyse permet de fortement diminuer les variances et de mettre en évidence de façon significative une différence entre les pentes des droites de régression des contributions relatives des reines à la ponte (figure 4) ($t_{\text{calc.}} = 2.470$; $dl = 46$; $P < 0.02$).

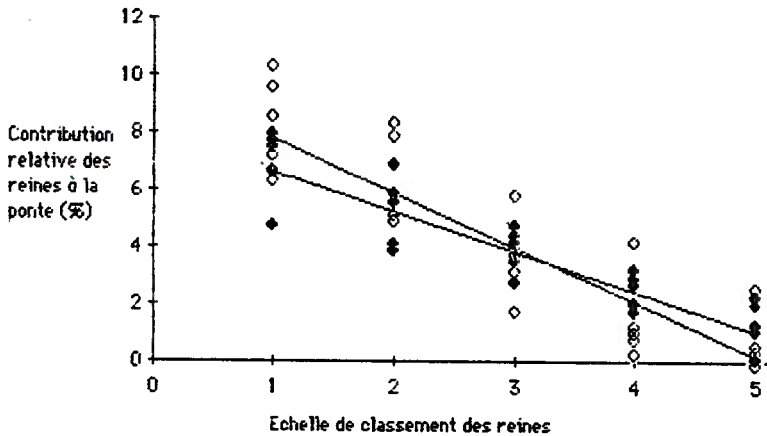


Figure 4: *idem* figure 2, mais les reines sont classées selon un classement variable pour chaque test d'oviposition.

DISCUSSION

- Evolution de la fécondité et du poids au cours du temps

L'augmentation du poids et de la fécondité pendant les 80 premiers jours de l'expérimentation, puis leurs diminutions lors des 80 jours suivants sont vraisemblablement le reflet d'un cycle interne, les reines ayant besoin d'un repos physiologique (Benois, 1973).

- Différences de fécondité et de poids entre reines des sociétés monogynes et polygynes.

Bartels (1983) a aussi tenté de mettre en évidence des différences dans la production de couvain entre sociétés monogynes et polygynes chez la fourmi d'Argentine. De plus dans son expérimentation, il nourrit ses sociétés avec trois diètes différentes: pauvre, intermédiaire et riche. Il n'obtient des différences significatives qu'avec les deux premières diètes citées. Il conclut que la production des reines des sociétés polygynes n'est inférieure à celle des reines des sociétés monogynes que si la nourriture est limitée. Ceci paraît être en contradiction avec nos résultats, notre diète pouvant être considérée comme riche (dans nos expériences, les reines pondent 3 à 4 fois plus d'oeufs!).

Un examen attentif de ses résultats montre que la production d'oeufs par reines en société monogyne est deux fois plus importante que celle des reines des sociétés polygynes. Cependant la faible taille de ses échantillons ne lui permet pas de mettre en évidence cette différence de façon significative. Nous pouvons conclure que quelle que soit la diète, la productivité du couvain et la fécondité des reines est supérieure en sociétés monogynes. Cette différence se retrouve aussi lorsque l'on considère le poids des différentes reines (voir tableau 2).

La comparaison des fécondités entre reines d'une même société n'a pas permis de mettre en évidence une hiérarchie entre ces reines. Cependant l'examen des figures 2 et 4 montre que les différences de fécondité relative entre reines des sociétés polygynes sont plus élevées que celles existant entre reines des sociétés monogynes. Une telle différence pourrait s'expliquer de la façon suivante: les reines "bonnes pondeuses" des sociétés monogynes sont plus proches du seuil physiologique de fécondité maximale, si bien que les différences entre "bonnes" et "mauvaises pondeuses" sont moins importantes que dans les sociétés polygynes.

Bartels (1983) a tenté une approche de cette question et bien que ses échantillons soient trop faibles pour tirer des conclusions certaines, il avait déjà pressenti que les interactions entre reines ne sont pas un facteur majeur des différences de fécondité.

Ces résultats nous amènent à formuler deux hypothèses afin d'expliquer les différences de fécondité et de poids entre les reines des sociétés monogynes et polygynes.

Compte tenu du fait que la réduction de la fécondité affecte toutes les reines des sociétés polygynes et qu'il n'existe pas de dominance ou de hiérarchie stricte, nous pouvons envisager:

- une inhibition mutuelle de la fécondité entre reines; cette inhibition serait de nature phéromonale, aucune agressivité entre reines n'ayant jamais été observée (Bartels, 1983; observations personnelles),

- Une coordination et efficacité réduite des ouvrières en sociétés polygynes; plusieurs auteurs (Brian, 1950, 1957; Michener, 1964) ont montré que chez les Insectes sociaux, l'efficacité des ouvrières était inversement proportionnelle à la taille des sociétés. Dans nos expériences, les sociétés polygynes étant plus peuplées, un phénomène semblable pourrait se retrouver. De plus, la présence de plusieurs reines, dans une même société, pourrait aussi perturber

certaines régulations sociales et être la cause de la diminution de l'efficacité et de la coordination des ouvrières.

- La polygynie dans un contexte évolutif.

Chez la fourmi d'Argentine, la fécondité des reines n'est pas véritablement influencée par une inhibition compétitive. Comme une telle compétition n'a à notre connaissance jamais été démontrée chez une espèce de fourmis strictement polygyne, nous pouvons tenter d'intégrer la polygynie dans un contexte évolutif basé sur les deux propositions suivantes: sélection de parentèle ("kin selection") et mutualisme.

Suivant la théorie de Hamilton (1964 a), intitulée par la suite "kin selection" (Maynard Smith, 1964), la polygynie serait expliquable si les reines étaient apparentées (Hamilton, 1964 b; Wilson, 1966, 1971; Hölldobler et Wilson, 1977). En ce qui concerne les fourmis, plusieurs travaux ont tenté de mettre en évidence le degré de parenté entre reines de sociétés polygynes (Craig et Crozier, 1979; Pamilo et Varvio-Aho, 1979; Pamilo, 1981, 1982; Pearson, 1982, 1983). Ces études montrent que les reines sont souvent apparentées, mais qu'il ne s'agit pas d'une règle absolue.

Une autre tentative serait de considérer la polygynie non pas comme la résultante d'actes "altruistes", mais plutôt de mutualisme. en effet dans certains milieux, les avantages sélectifs de la polygynie semblent nombreux pour certaines espèces (Hölldobler et Wilson, 1977). Une telle hypothèse n'est envisageable que si la polygynie est une acquisition secondaire, ce qui semble bien être le cas chez les fourmis (Wilson, 1974b; Brian, 1983). Cependant comme l'ont relevé Rosengren et Pamilo (1983), pourquoi ne pas imaginer que certaines reines redeviennent "égoïstes" en ne produisant plus que des sexués par exemple. De telles sociétés comprenant plusieurs reines "égoïstes" seraient moins fonctionnelles. Dès lors il est vraisemblable qu'une forte sélection agissant au niveau de la colonie ou de la population, sélection envisagée par Sturtevant (1938), puis discutée par Oster et Wilson (1978) et Crozier (1979) s'opérerait contre ces nouvelles sociétés. Il est évident que ces deux théories, sélection de parentèle et mutualisme, ne sont pas exclusives, leur importance relative pouvant fortement varier d'une espèce à l'autre et même au sein d'une espèce lorsqu'elle occupe des milieux différents.

Remerciements

Nous tenons à remercier ici tout particulièrement le Service Socio-culturel de l'Université de Lausanne, la Fondation Georgine Claraz par l'entremise de son président, M. le Doyen de la Faculté des Sciences de l'Université de Lausanne et la Société Académique vaudoise (Fonds Reymond) pour leur aide financière, sans laquelle ce travail n'aurait pas été réalisable. Nos chaleureux remerciements s'adressent aussi à Mme J. Casevitz-Weulersse (Museum d'Histoire Naturelle, Paris) et M. J.-P. Marro (INRA, Antibes) pour leur aide lors de la récolte du matériel en France.

Références

- Baroni-Urbani, C., 1966.- Ulteriori osservazioni ed esperenze sulla monoginia dei formicidi: saggio di un analisi del comportamento in *Leptothorax exilis* Em.. *Ins. Soc.* 13: 173-183.
- Baroni-Urbani, C., 1968a.- Dominance et monogynie fonctionnelle dans une société digynique de *Myrmecina graminicola* Latr.. *Ins. Soc.* 15: 407-411.
- Baroni-Urbani, C., 1968b.- Monogyny in ants societies. *Zool. Anz.* 181: 269-277.
- Baroni-Urbani, C. et Soulié, J., 1962. - Monogynie chez la fourmi *Crematogaster scutellaris*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 97: 29-34.
- Bartels, P. J., 1983.- Polygyny and the reproductive biology of the Argentine ant. *Ph. D. Thesis, University of California*; Santa Cruz. 205 pp.
- Bartz, S. H. and Hölldobler, B., 1982.- Colony founding in *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera, Formicidae) and the evolution of foundress associations. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 137-147.
- Benois, A., 1973.- Incidences des facteurs écologiques sur le cycle annuel et l'activité saisonnière de la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (Hymenoptera, Formicidae), dans la région d'Antibes. *Ins. Soc.* 20: 267-296.
- Brian, M. V., 1950.- The stable winter population structure in species of *Myrmica*. *J. of Anim. Ecology* 19: 119-123.
- Brian, M. V., 1957.- The growth and development of colonies of the ant *Myrmica*. *Ins. Soc.* 4: 177-190.

- Brian, M., V., 1983.- *Social Insects: ecology and behavioral biology*. Chapman and Hall, London/New-York, 377 pp.
- Buschinger, A., 1968.- Mono- und Polygynie bei Arten der Gattung *Leptothorax* Mayr (Hymenoptera, Formicidae). *Ins. Soc.* 15: 217-226.
- Buschinger, A., 1974.- Mongynie und Polygynie im Insektensozietäten. In: *Sozialpolymorphismus bei Insekten*. Schmidt G. H., (Hrsg), Wissenschaftliche Verlagsges. Stuttgart: 862-867.
- Buschinger, A., 1979.- Functional monogyny in the american guest ant *Formicoxenus hirticornis* (Emery) (= *Leptothorax hirticornis*), (Hym. Form.). *Ins. Soc.* 26: 61-68.
- Buschinger, A. und Winter, U., 1976.- Funktionelle Monogynie bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (Nyl.) (Hym., Form.). *Ins. Soc.* 23: 549-558.
- Buschinger, A., Francoeur, A. and Fischer, K., 1980.- Functional monogyny, sexual behavior and karyotype of the guest ant *Leptothorax provancheri* Emery. (Hym., Formicidae). *Psyche* 87: 1-12.
- Craig, R. and Crozier, R., H., 1979.- Relatedness in the polygynous ant *Myrmecia pilosula*. *Evolution* 33: 335-341.
- Crozier, R., H., 1979.- Genetics of sociality. in *Social Insects*, vol 1, H.R., Hermann (ed). Acad. Press, New-York: 223-286.
- Darchen, R. et Lensky, J., 1963.- Quelques problèmes soulevés par la création de colonies polygynes d'abeilles. *Ins. Soc.* 10: 337-357.
- Eversham, E., J., M., 1984.- Queen distribution movements and interactions in a semi natural nest of the ant *Myrmica rubra* L.. *Ins. Soc.* 31: 5-19.
- Fisher, R., A., 1930.- *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press., Oxford, XIV, 272 pp.
- Fletcher, D., J., C., Blum, M., S., 1983.- Regulation of queen number by workers in colonies of social insects. *Science* 219: 312-314.
- Fletcher, D., J., C., Blum, M., S., Whitt, T., V., and Tempel, N., 1980.- Monogyny and polygyny in the fire ant *Solenopsis invicta* Buren. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 73: 658-661.
- Free, J., B., 1955.- The behavior of egg-laying workers in Bumblebee workers. *Brit. J. Anim. Behav.* 3: 147-153.

- Gaspar, Ch., 1965.- La monogynie chez *Lasius niger* Linnaeus, résultats d'une sélection des femelles par les jeunes ouvrières. *Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembloux*, 33: 217-220.
- Gervet, J., 1956.- L'action des températures différentielles sur la monogynie fonctionnelle chez les Polistes (Hym., Vespidae). *Ins. Soc.*, 3: 159-176.
- Haldane, J., B., S., 1932.- *The causes of evolution*. Longmans, Green, London. vii. 234 pp.
- Hamilton, W., D., 1964a.- The genetical evolution of social behavior, I. *J. Theor. Biol.* 7: 1-16.
- Hamilton, W., D., 1964b.- The genetical evolution of social behavior, II. *J. Theor. Biol.* 7: 17-52.
- Hölldobler, B. and Wilson, E., O., 1977.- The number of queens: an important trait in an evolution. *Naturwissenschaften* 64: 8-15.
- Kerr, W., E., 1969.- Some aspects of the evolution of social bees. *Evolut. Biol.*, 3: 119-175.
- Lüscher, M., 1952. Die Produktion und Elimination von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termiten *Kaloterme flavicollis* Fabr. *Zeitschr. für Vergl. Phys.*, 34: 123-141.
- Markin, G., P., 1970.- The seasonal life cycle of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera, Formicidae), in southern California. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 63: 1238-1242.
- Maynard Smith, J., 1964.- Group selection and kin selection. *Nature* 201: 1145-1147.
- Mercier, B., 1984.- Rôle de la polygynie dans la productivité des reines de la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Thèse 3^e cycle*, Université Paul-Sabatier, Toulouse, 130 pp.
- Michener, C., D., 1964.- Reproductive efficiency in relation with colony size in hymenopterous societies. *Ins. Soc.*, 11: 317-341.
- Michener, C., D., 1974.- *The social behavior of bees: a comparative study*. Cambridge, Mass., Belknap Press. Harvard Univ. Press, 404 pp.
- Newell, W., 1908.- Notes on the habits of the Argentine or "New Orleans" ant, *Iridomyrmex humilis* Mayr. *J. Econ. Ent.* 1: 21-34.

- Newell, W., 1909.- The life history of the Argentine ant. *J. Econ. Ent.* 2: 174-192.
- Newell, W. and Barber, T., C., 1913.- The Argentine ant. U.S.D.A. Bureau of Entomology, *Bull.* 122, 98 pp.
- Oster, G., and Wilson, E., O., 1978.- *Caste ecology in the social insects*. Princeton University Press, Princeton, N. J., 352 pp.
- Pardi, L., 1948.- Dominance order in Polistes wasps. *Physiol. Zool.*, 21: 1-13.
- Pamilo, P., 1981.- Genetic organization of *Formica sanguinea* populations. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9: 45-50.
- Pamilo, P., 1982.- Genetic populations structure in polygynous *Formica* ants. *Heredity* 48: 95-106.
- Pamilo, P. and Varvio-Hao, S., L., 1979.- Genetic structure of nests in the ant *Formica sanguinea*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6: 91-98.
- Passera, L., 1963.- Les relations sociales chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hyménoptères, Formicoidea, Formicidae). *Ins. Soc.* 10: 103-110.
- Pearson, B., 1982. Relatedness of normal queens (macrogyne) in nests of the polygynous ant *Myrmica rubra* L.. *Evolution* 36: 107-112.
- Pearson, B., 1983. Intra-colonial relatedness amongst workers in a population of nests of the polygynous ant, *Myrmica rubra* Latr.. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 1-4.
- Rosengren, R. and Pamilo, P., 1983. The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. *Acta Ent. Fenn.* 42: 65-77.
- Richards, O., W. and Richards, M., J., 1951.- Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). *Trans. Roy. Entom. Soc. London* 102: 1-170.
- Silva, P., L., N., da, Zucchi, R. and Kerr, W., E., 1972.- Biological and behavioral aspects of the reproduction in some species of *Melipona*. *Anim Behav.* 20: 123-132.
- Skaife, S., H., 1955.- The Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Trans. Roy. Soc. South-Africa* 34: 355-377.
- Sturtevant, A., H., 1938.- Essays on evolution. II. On the effects of selection on social insects. *Quart. Rev. Biol.*, 13: 74-76.

- Tschinkel, W., R., and Howard, D., F., 1978.- Queen replacement in orphaned colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3: 297-310.
- West-Eberhard, M., J., 1969.- The social biology of polistine wasps. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan* 140: 1-100.
- West-Eberhard, M., J., 1973.- Monogyny in "polygynous" social wasps. *Proc. VIIIth Int. Congr. IUSSI, London*, 396-403.
- Wilson, E., O., 1966.- Behavior of social insects. *Symp. Roy. Entomol. Soc., London*, 3: 81-96.
- Wilson, E., O., 1971. - *The Insect Societies*. Cambridge, Mass. Belknap Press, Harvard Univ. Press., 548 pp.
- Wilson, E., O., 1974a.- The population consequences of polygyny in the ant *Leptothorax curvispinosus*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 67: 781-786.
- Wilson, E., O., 1974b.- Aversive behavior and competition with colonies of the ant *Leptothorax curvispinosus*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 67: 777-780.
- Wright, S., 1931.- Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-158.

