

MODE DE TRANSFERT D'UN HYDROCARBURE EXOGENE, LE (Z)-9-TRICOSÈNE ENTRE LES OUVRIÈRES DE LA FOURMI *CAMPONOTUS VAGUS* SCOP. RÔLE DES GLANDES POST-PHARYNGIENNES DANS L'HOMOGENÉISATION CHIMIQUE INTRA-COLONIALE.

MESKALI M., PROVOST E., BONAVITA-COUGOURDAN A., BAGNÈRES A. G., DUSTICIER G. & CLÉMENT J. L.

*Lab. Neurobiologie, CNRS
31, Ch. J. Aiguier, 13402 Marseille, France*

Résumé: Pour analyser chez les Fourmis les mécanismes impliqués dans les variations des profils d'hydrocarbures cuticulaires en fonction de l'environnement social, nous avons modifié expérimentalement la signature chimique d'une ouvrière de la Fourmi *Camponotus vagus* et vérifié les modifications dans la signature chimique des autres ouvrières non traitées en contact avec elle. Nous avons déposé sur le thorax d'ouvrières, un hydrocarbure normalement non synthétisé par l'espèce étudiée, le (Z)-9-tricosène ; chaque ouvrière ainsi traitée a été mise en contact avec 5 ouvrières non traitées. Nous avons analysé, en fonction du temps, les quantités de (Z)-9-tricosène échangées à l'intérieur de groupes ainsi formés, quantités se trouvant d'une part sur la cuticule des ouvrières et d'autre part dans les glandes post-pharyngiennes.

Les extraits cuticulaires des ouvrières de chaque groupe ont été réalisés après 30, 90 min et 9, 24, 48, 96, 168, 264 et 336 heures de contact. Les analyses en GC-MS montrent la présence de (Z)-9-tricosène sur la cuticule de quelques ouvrières non traitées pour une cohabitation de 96 et 168 heures avec l'ouvrière traitée. Aucune trace n'a été détectée chez les ouvrières non traitées avant 96 et après 168 heures. Les analyses chimiques effectuées sur les glandes post-pharyngiennes d'ouvrières formant d'autres groupes après les mêmes délais de cohabitation cités plus haut, montrent la présence de (Z)-9-tricosène dès les premières minutes chez les ouvrières non traitées, avec un maximum chez toutes les ouvrières testées de chaque groupe après 24 heures de contact.

Ces résultats suggèrent que le (Z)-9-tricosène est transféré activement au cours des activités de léchage et de toilettage entre les individus d'un même groupe. Après avoir été absorbé par les glandes post-pharyngiennes, le (Z)-9-tricosène semble être transporté par l'hémolymphe et incorporé au niveau de la cuticule des ouvrières non traitées pour les périodes de cohabitation 96 et 168 heures avec les ouvrières traitées. Ceci permet d'expliquer l'un des mécanismes par lequel l'homogénéisation chimique est accomplie dans les sociétés d'insectes au moins en ce qui concerne les substances chimiques impliquées dans la reconnaissance des membres d'une société.

Mots-clés: Hydrocarbures cuticulaires, Signature chimique, Glandes Post-pharyngiennes, Reconnaissance, Hyménoptères sociaux, Fourmis, *C. vagus*.

Summary : Transfer mode of an exogenous hydrocarbon, the (Z)-9-tricosene between *Camponotus vagus* Scop ant workers. Role of the post-pharyngeal glands in intracolony chemical homogeneity.

In order to study variations in the cuticular hydrocarbon profiles as a function of the social environment in ants, we analysed the mechanisms involved in hydrocarbon transfer between members of an ant colony by changing the chemical signature of a *Camponotus vagus* ant worker and then examining whether the signature of the non-treated nestmates any changes. In these experiments, one worker was treated topically with (Z)-9-tricosene, an unsaturated hydrocarbon not normally synthesized by this species, and placed together with 5 non-treated workers to form a group. We then measured the quantities of (Z)-9-tricosene present, over time, in the cuticles and post-pharyngeal glands, transferred between individuals of the same group.

The cuticular profiles of workers in each group were analysed after 30, 90 minutes and 9, 24, 48, 96, 168, 264 and 336 hours of cohabitation. The GC-MS analyses show that (Z)-9-tricosene was present in the cuticles of some non-treated workers which had spent 96 and 168 hours in contact with a treated worker and no (Z)-9-tricosene was detected either before 96 hours or after 168 hours of cohabitation. The post-pharyngeal glands were dissected out and a GC-MS analysis was performed on groups after the same periods of cohabitation as above: the results show that from 30 min to 168 hours of cohabitation, the post-pharyngeal glands contained (Z)-9-tricosene. The highest levels were recorded in all the individuals in each group at about 24 hours of cohabitation. These results suggest that the (Z)-9-tricosene may have been actively transferred between individuals in the same group during licking or grooming activities. After being absorbed by the non-treated workers via the post-pharyngeal glands, (Z)-9-tricosene was probably transported through the cuticle after 96 and 168 hours of

cohabitation with a treated worker. These data may show some of the ways in which chemical homogeneity is achieved in social insect colonies, especially as regards the chemical components involved in nestmate recognition.

Key words: Cuticular hydrocarbons, Chemical signature, Post-pharyngeal glands, Nestmate recognition, Social Hymenoptera, Ants, *C. vagus*.

INTRODUCTION

Chez les Fourmis, l'existence d'une odeur coloniale ou "colony odor" a été proposée par Fielde (1904). Elle a été par la suite supposée être impliquée dans les processus de reconnaissance entre membres d'une colonie d'insectes (cf. Wilson, 1971). Hölldobler et Michener (1980) ont suggéré l'existence de signaux ou "discriminators", produits par les individus eux-même et ayant un rôle dans la reconnaissance individuelle ou la reconnaissance au niveau d'un groupe d'individus. L'origine et la source de ces signaux responsables de l'odeur coloniale ont fait l'objet de nombreux travaux. Howse (1975) a suggéré que les hydrocarbures cuticulaires pourraient être à l'origine de ces signaux. Il a été montré que les hydrocarbures cuticulaires interviennent dans la reconnaissance spécifique chez les Termites *Reticulitermes* (Howard et al., 1982; Bagnères et al., 1988, 1991a). Le rôle de ces hydrocarbures cuticulaires dans la reconnaissance des membres d'une société a été démontré chez les Fourmis *Camponotus vagus* (Bonavita-Cougourdan et Clément, 1986 ; Bonavita-Cougourdan et al., 1987 ; Clément et al., 1987), *C. floridanus* (Morel et al., 1988) et récemment suggéré chez les Abeilles sociales (Page et al., 1991).

Dans les sociétés mixtes hétérospécifiques de *Manica rubida* et *Formica selysi* élevées ensemble dès l'émergence, les travaux sur la reconnaissance spécifique ont montré que les deux espèces ont développé un profil cuticulaire hybride (Errard et al., 1989; Bagnères et al., 1991b) ; cette nouvelle signature chimique, qui résulte d'un changement qualitatif et quantitatif dans les mélanges cuticulaires des deux espèces, pourrait être due soit à une synthèse soit à un transfert actif soit encore à un simple transfert passif des ouvrières d'une espèce aux ouvrières de l'autre (Bagnères et al., 1991b). D'autre part chez la Fourmi *Camponotus vagus*, Bonavita-Cougourdan et al. (1989) ont mis en évidence chez les larves adoptées par des groupes d'ouvrières appartenant à une société étrangère, un changement dans les proportions d'hydrocarbures cuticulaires de la mixture coloniale de ces larves à la suite du changement de l'environnement social.

Chez les Fourmis, des études ont montré qu'il y avait une implication des glandes post-pharyngiennes dans l'absorption des lipides contenus dans les aliments ingérés (Peregrine et al., 1972, 1973; Peregrine et Mudd, 1974; Delage-Darchen, 1976; Attygalle et al., 1985). D'autres travaux ont montré que les composants majeurs des glandes post-pharyngiennes sont des hydrocarbures (Thompson et al., 1981), dont les proportions relatives se rapprochent de celles des hydrocarbures cuticulaires (Bonavita-Cougourdan et al., 1987 ; Clément et al., 1987 ; Bagnères et Morgan, 1991). D'autre part, Hefetz et al. (1992) ont mis en évidence que, dans les colonies mixtes hétérospécifiques, les glandes post-pharyngiennes des ouvrières de *Manica rubida* contiennent des hydrocarbures cuticulaires des ouvrières de *Formica selysi*.

Dans le but d'étudier les mécanismes d'homogénéisation chimique dans un groupe social, nous avons analysé chez *C. vagus*, le transfert en fonction du temps d'un hydrocarbure exogène (normalement non synthétisé par cette espèce) : le (Z)-9-tricosène déposé sur le thorax d'une ouvrière mise en contact avec 5 ouvrières non traitées.

MATERIEL ET METHODES

Cette étude a été réalisée sur des colonies de la Fourmi *Camponotus vagus* (Scop.), une espèce monogyne vivant dans le bois mort. Les colonies ont été récoltées dans le même biotope, Nans les Pins, situé à 45 km de Marseille (France). Au laboratoire, chaque colonie est élevée dans une enceinte en plexiglas connectée

à deux zones de récolte où les insectes se nourrissent de miel et de grillons. L'élevage se fait dans les conditions de laboratoire suivantes : 12/12 heures de photopériode, température de 22° C environ et humidité relative de 70%.

La solution de (Z)-9-tricosène à la concentration de 1000 ng/μl de pentane, qui a été utilisée pour l'application topique, a été préparée à partir d'une solution pure de (Z)-9-tricosène à 97% (Aldrich Inc. France) et du pentane (Atrasol 99 %). Dans chaque groupe, l'ouvrière traitée est marquée à l'aide d'une ceinture de métal (diamètre 0.06 mm) nouée au niveau du pétiole (Provost, 1983). En groupes expérimentaux, les fourmis vivant dans des boîtes en plastique transparent (12 x 8 x 2 cm) et dans les mêmes conditions de laboratoire, se nourrissent avec du sucre (mélange avec de l'eau) et des fragments de grillons fraîchement tués. Les boîtes sont humidifiées tous les 2 jours avec de l'eau.

Le but des trois séries expérimentales est de suivre, en fonction du temps, les échanges de (Z)-9-tricosène entre les individus d'un même groupe.

Série 1. Pour chaque période de cohabitation, 5 groupes ont été étudiés. Dans chaque groupe, une ouvrière est traitée de manière topique sur le thorax avec le (Z)-9-tricosène à 1000 ng/μl soit 890 ng environ ; la fourmi est immédiatement isolée durant 1 heure et ensuite introduite avec 5 ouvrières non traitées dans une boîte en plastique (12 x 8 x 2 cm). Le profil de chacune des 6 ouvrières formant un groupe, a été analysé après 30 et 90 min, 9, 24, 48, 96, 168, 264 et 336 heures de cohabitation. Les produits cuticulaires ont été extraits pendant 5 minutes dans le pentane.

Série 2. Il s'agit du même protocole expérimental que celui de la série 1. La quantité approximative déposée sur le thorax est de 867 ng environ. Au cours de cette série, les glandes post-pharyngiennes ont été disséquées dans de l'eau distillée et extraites dans le pentane (5 min). L'extrait de chaque glande a été par la suite analysé en chromatographie en phase gazeuse. Les mêmes périodes de cohabitation ont été étudiées : 30 (n=5 groupes) et 90 min (n=5), 9 (n=6), 24 (n=5), 48 (n=8), 96 (n=5), 168 (n=5), 264 (n=4) et 336 heures (n=4).

Série 3. Dans le but d'étudier le mode de transfert du (Z)-9-tricosène, on a réalisé l'expérience suivante : l'ouvrière traitée avec la même quantité de (Z)-9-tricosène que précédemment, est séparée pendant 24 heures des 5 ouvrières non traitées par un double grillage. L'expérience est répétée 5 fois, avec des ouvrières différentes. Les glandes post-pharyngiennes des ouvrières ont été disséquées, extraites séparément et ensuite analysées en GC.

Les extraits cuticulaires et glandulaires ont été analysés en chromatographie en phase gazeuse sur colonne capillaire Chrompack CPSil5 WCOT (25 m x 0.25 mm). L'étalon interne est le *n*-docosane (200 ng). La présence de (Z)-9-tricosène, ainsi que l'évaluation de sa quantité dans un ou plusieurs extraits, ont été réalisées en chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse (GC-MS) sur un appareil de modèle Hewlett-Packard 5890 GC avec un 5989A MS. Le tout est piloté par une HP-UX MS Chemstation. La surface de (Z)-9-tricosène a été corrigée par un coefficient de 0.9 calculé à partir de nos expériences préliminaires.

RESULTATS

Série 1. La quantité moyenne de (Z)-9-tricosène déposée au moment de l'application, est de 890 ng (SD=89).

Chez les ouvrières traitées (FIG. 1A), les résultats montrent que la quantité moyenne de (Z)-9-tricosène mesurée sur la cuticule à l'instant t0 (1 heure après l'application) est de 810 ng/insect (SD=168). Cette quantité, réduite approximativement de moitié pour la période de cohabitation 9 heures, continue à diminuer progressivement en fonction de temps. Pour la période 336 heures, les quantités de (Z)-9-tricosène sont pratiquement nulles.

Sur la cuticule des ouvrières non traitées (FIG. 1B), provenant de la même colonie et ayant cohabitées avec l'ouvrière traitée, le (Z)-9-tricosène n'a été détecté que pour les périodes de cohabitation 96 et 168 heures. Pour la période 96 h, les cuticules de 32 % d'ouvrières non traitées (8 sur 25 ouvrières des 5 groupes étudiés), contiennent une moyenne de 30 ng/insect (SD=11). La quantité moyenne sur 25 ouvrières non traitées est de 10 ng (SD=15). La quantité totale de (Z)-9-tricosène chez les 32 % d'ouvrières non traitées a été confirmée par GC-MS. A t0+168 heures de cohabitation, les cuticules de 24 % d'ouvrières non traitées (6 parmi 25) contiennent une moyenne de 40 ng/insect (SD=15) avec une moyenne de 10 ng (SD=18) sur les 25 ouvrières étudiées.

Série 2. Dans cette deuxième série, on cherche à évaluer les quantités de (Z)-9-tricosène, en fonction du temps, dans les glandes post-pharyngiennes d'une ouvrière traitée de manière topique avec le (Z)-9-tricosène et des 5 ouvrières non traitées formant le groupe expérimental. La quantité moyenne de (Z)-9-tricosène déposée sur le thorax de l'ouvrière mise en contact avec 5 ouvrières non traitées, est de 867 ng (SD=140). Les résultats (FIG. 1C)

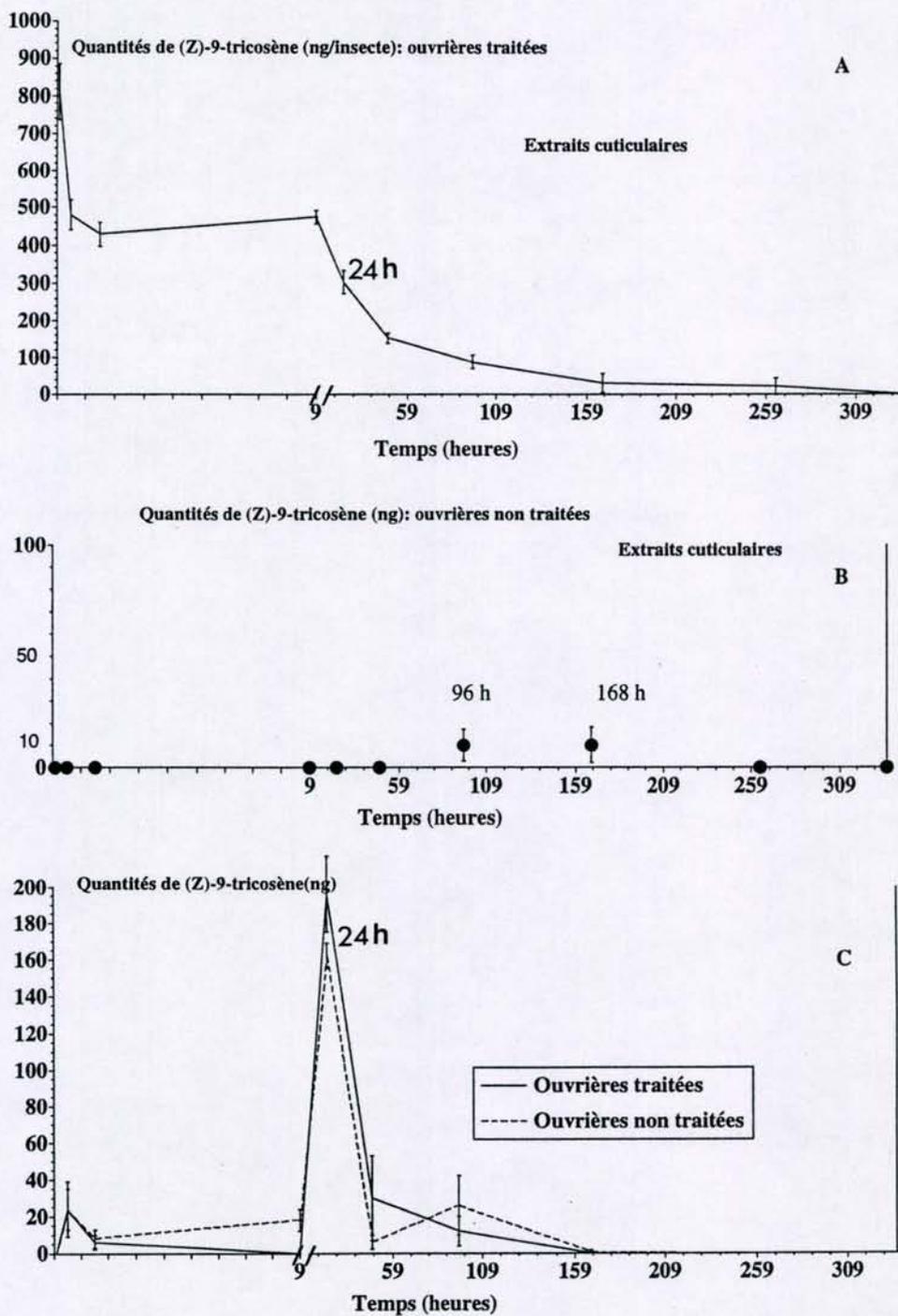


Fig. 1. Quantités moyennes de (Z)-9-tricosène mesurées, en fonction du temps, chez des groupes d'ouvrières: une ouvrière a été traitée de manière topique sur le thorax avec 1 μ l d'une solution de (Z)-9-tricosène à 1000 ng/ μ l approximativement, isolée pendant 1 heure et mise ensuite en contact avec 5 ouvrières non-traitées. Les extraits cuticulaires ont été analysés et quantifiés chez les ouvrières traitées (A) et les ouvrières non traitées (B). Les extraits des glandes post-pharyngiennes, obtenus après les mêmes périodes de cohabitation, ont été analysés et quantifiés chez les ouvrières traitées et non traitées (C). Les barres représentent les intervalles de confiance à $p=0,95$.

Fig. 1. Mean quantities of (Z)-9-tricosene measured with time in groups of workers: a worker topically treated with 1 μ l of the (Z)-9-tricosene solution at 1000 ng/ μ l pentane approximately, isolated 1 hour and placed with 5 untreated workers to form a group. Cuticular extracts were analysed after several time periods and the (Z)-9-tricosene quantified in treated workers (A) and untreated workers (B). Extracts from post-pharyngeal glands, analysed for the same time periods, were quantified in treated and untreated workers (C). Bars represent confidence interval at $p=0.95$.

montrent la présence dans les glandes post-pharyngiennes de quelques ouvrières traitées et non traitées, de quantités moyennes de (Z)-9-tricosène de 69 ng (SD=66) ; de 43 ng (SD=28) et de 53 ng (SD=36) respectivement pour les périodes de cohabitation de 30 minutes (10 sur 24 ouvrières) ; de 90 minutes (5 sur 24 ouvrières) et de 9 heures (10 sur 30 ouvrières). Les quantités les plus élevées ont été mesurées, chez l'ensemble des individus traités et non traités des 5 groupes étudiés, pour la période cohabitation de 24 heures. Des quantités faibles ont été enregistrées pour 48 heures de cohabitation et des quantités pratiquement nulles pour les périodes de cohabitation de 168, 264 et 336 heures. La présence de (Z)-9-tricosène dans les glandes post-pharyngiennes a été confirmée par GC-MS.

Série 3. Dans ces expériences où l'ouvrière traitée est séparée des ouvrières non traitées par un double grillage, la quantité moyenne de (Z)-9-tricosène dans les extraits cuticulaires des ouvrières traitées (pour les 5 groupes étudiés pendant 24 heures) est de 264 ng (SD=82). Au niveau des glandes post-pharyngiennes des ouvrières traitées, le (Z)-9-tricosène a été détecté chez 2 individus sur 5 (10 ng et 71 ng). Chez les ouvrières non traitées isolées de l'ouvrière traitée par le dispositif expérimental, aucune trace n'a été détectée ni dans les extraits cuticulaires, ni dans les extraits des glandes post-pharyngiennes.

DISCUSSION

Lorsqu'une ouvrière, sur laquelle a été déposé du (Z)-9-tricosène est réunie avec 5 ouvrières non traitées et quand on mesure les quantités de ce produit à la fois sur la cuticule et dans les glandes post-pharyngiennes des 6 ouvrières, on constate une décroissance exponentielle des quantités de (Z)-9-tricosène sur la cuticule des ouvrières traitées jusqu'à 336 h ; à ce moment là, le (Z)-9-tricosène a complètement disparu. On enregistre la présence du (Z)-9-tricosène dans les glandes post-pharyngiennes dès les premières minutes de contact chez quelques ouvrières traitées et non traitées, avec un maximum atteint pour une période de cohabitation de 24 heures chez l'ensemble des ouvrières traitées et non traitées. Puis, on détecte du (Z)-9-tricosène sur la cuticule respectivement pour des périodes de cohabitation de 96 et 168 heures chez 32 % et 24 % des ouvrières non traitées.

Ces données montrent qu'il y a d'abord chez l'ouvrière traitée, un transport de (Z)-9-tricosène de la cuticule jusqu'à la glande post-pharyngienne. La présence de (Z)-9-tricosène dans les glandes post-pharyngiennes des ouvrières non traitées indique qu'il y a eu un transfert de ce produit des ouvrières traitées vers les ouvrières non traitées. Ce transfert s'est vraisemblablement réalisé au cours des interactions entre l'individu traité et les individus non traités : contacts trophallactiques, léchages réciproques ; car lorsque le contact est empêché par un double grillage (expériences de la série 3), aucune trace de (Z)-9-tricosène n'est détectée ni sur la cuticule ni dans la glande post-pharyngienne des individus non traités. Au cours des contacts trophallactiques, il y aurait passage du (Z)-9-tricosène de la glande post-pharyngienne de l'ouvrière traitée vers les glandes post-pharyngiennes des ouvrières non traitées. Au cours des léchages, il y aurait passage du (Z)-9-tricosène de la cuticule de l'individu traité vers les glandes post-pharyngiennes des individus non traités. Le fait qu'on ne retrouve pas du (Z)-9-tricosène dans les premières heures de cohabitation sur la cuticule des ouvrières non traitées indique qu'il n'y a pas de transfert passif de ce produit par simple contact entre l'ouvrière traitée et les ouvrières non traitées. Le fait que pour des périodes de cohabitation de 96 et 168 heures, on retrouve du (Z)-9-tricosène sur la cuticule de certaines ouvrières non traitées indique qu'il y a eu un passage de ce produit des glandes post-pharyngiennes jusqu'à la cuticule via le milieu intérieur et/ou un passage du (Z)-9-tricosène au cours des toilettages interindividuels ou des auto-toilettages. La présence du (Z)-tricosène dans les glandes post-pharyngiennes des ouvrières non traitées en quantités importantes pour la période 24 h et en faibles quantités pour la période 48 h alors qu'aucune trace n'a été détectée sur leurs cuticules nous laissent penser que l'hypothèse du passage par le milieu intérieur est, dans notre cas, la plus probable.

Nos résultats vont dans le même sens que ceux de Vinson et al. (1980) ; ces auteurs ont montré que la trioleine marquée radioactivement entre dans les glandes post-pharyngiennes de la reine de *Solenopsis invicta* et environ 50 % de la dose ingérée ont été retrouvés à l'intérieur du corps indiquant un passage de cette molécule dans l'hémolymphe.

A l'heure actuelle, d'autres expériences sont nécessaires pour étudier le transport des hydrocarbures entre les glandes post-pharyngiennes et la cuticule.

Il a été montré que les signaux de reconnaissance d'origine génétique ou "discriminators" sont produits soit surtout par les ouvrières (Morel et al., 1990) soit surtout par les reines (Carlin et Hölldobler, 1986). Les hydrocarbures, pourraient être stockés au niveau des glandes post-pharyngiennes et transférés entre les individus d'un groupe social au cours des contacts trophallactiques, des léchages ou toilettages, dans l'hypothèse d'un "gestalt model" (Crozier et Dix, 1979) où les individus peuvent réguler et ajuster constamment leurs signatures par homogénéisation chimique des produits impliqués dans la reconnaissance des membres d'une société. Ce phénomène de régulation pourrait constituer l'un des mécanismes, par lequel les individus d'une colonie ajustent leurs signaux de reconnaissance par homogénéisation chimique, ce qui permettrait de maintenir une cohésion sociale. Ce mécanisme de régulation coloniale, pourrait expliciter d'une part, la cohabitation observée dans les colonies mixtes artificielles de *Manica rubida* et *Formica selysi* (Bagnères et al., 1991b ; Hefetz et al., 1992) et d'autre part la modification, en fonction de temps, de certains hydrocarbures chez *Solenopsis invicta* (Vander Meer et al., 1989) et le changement synchrone au cours du temps, de la mixture d'hydrocarbures cuticulaires chez la Fourmi *Leptothorax lichtensteini* (Provost et al., 1993).

REFERENCES

- Attygalle, A. B., Billen J. P. J., Morgan, E. D., 1985. The post-pharyngeal glands of workers of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). *Actes Coll. Ins. Soc.* 2:79-86.
- Bagnères, A. G., 1989. *Les hydrocarbures cuticulaires des insectes sociaux*. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie. 150pp.
- Bagnères, A. G., & Morgan, E. D., 1991. The post-pharyngeal glands and the cuticle of Formicidae contain the same characteristic hydrocarbons. *Experientia* 47:106-111.
- Bagnères, A. G., Lange, C., Clément J. L. & Joulie, C., 1988. Les hydrocarbures cuticulaires des *Reticulitermes* français: Variations spécifiques et coloniales. *Actes Coll. Ins. Soc.* 4:297-298.
- Bagnères, A. G., Killian, A., Clément, J. L. & Lange, C., 1991a. Interspecific recognition among termites of the genus *Reticulitermes*: Evidence for a role for the cuticular hydrocarbons. *J. Chem. Ecol.* 17:2397-2419.
- Bagnères, A. G., Errard, C., Mulheim, C., Joulie, C. & Lange, C., 1991b. Induced mimicry of colony odors in ants. *J. Chem. Ecol.* 17:1641-1663.
- Bonavita-Cougourdan, A. & Clément, J. L., 1986. Processus de reconnaissance chez la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. *Bull. S.F.E.C.A.* 1:49-55.
- Bonavita-Cougourdan, A., Clément, J. L. & Lange, C., 1987. Nestmate recognition : the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *J. Entomol. Sci.* 22:1-10.
- Bonavita-Cougourdan, A., Clément, J.L. & Lange, C., 1989. The role of cuticular hydrocarbons in recognition of larvae by workers of the ant *Camponotus vagus* : changes in the chemical signature in response to social environment. *Sociobiology* 16:49-74.
- Carlin, N. F., & Hölldobler, B., 1986. The kin recognition system of carpenter ants (*Camponotus* spp.). I. Hierarchical cues in small colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 19:123-134.
- Clément, J. L. Bonavita-Cougourdan, A., & Lange, C., 1987. Nestmate recognition and cuticular hydrocarbons in *Camponotus vagus* Scop. In: *Chemistry and Biology of social Insects* (J. Eder and H. Rembold, Eds.). Verlag J. Peperny, München, p. 473.
- Crozier R. H. & Dix, M. W., 1979. Analysis of two genetic models for the innate components of colony odor in social Hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4:217-224.
- Delage-Darchen, B., 1976. Les glandes post-pharyngiennes des Fourmis. Connaissances actuelles sur leur structure, leur fonctionnement, leur rôle. *Ann. Biol.* 1-2:63-76.
- Errard, C., Bagnères, A. G., & Clément, J. L., 1989. Les signaux chimiques de la reconnaissance interspécifique chez les fourmis. *Actes Coll. Ins. Soc.* 5:285-292.
- Fielde, A. M. 1904. Power of recognition among ants. *Biol. Bull.* 7:227-250.

- Hefetz, A., Errard, C. & Cojocar, M., 1992. Heterospecific substances in the post-pharyngeal gland secretion of ants reared in mixed groups. *Naturwissenschaften* 79:417-420.
- Hölldobler B. & Michener, C. D., 1980. Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. In: *Evolution of Social Behavior: Hypotheses and Empirical Tests* (H. Markl, Ed.). Verlag Chemie, Weinheim, pp. 35-58.
- Howard R. W., McDaniel, C. A., Nelson, D. R., Blomquist, G. J., Gelbaum, L. T. & Zalkow L. H., 1982. Cuticular hydrocarbons of *Reticulitermes virginicus* (Banks) and their role as potential species and caste recognition cues. *J. Chem. Ecol.* 8:1227-1239.
- Howse, P. E., 1975. Chemical defenses of ants, termites and other insects: Some outstanding questions. In: *Pheromone and Defensive Secretions in Social Insects* (C. Noirot, P. E. Howse and G. Le Masne, Eds.). Dijon, pp. 23-40.
- Morel, L., Vander Meer, R. K., and Lavine, B. K., 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.
- Morel, L., Vander Meer, R. K. & Lofgren, C. S., 1990. Comparison of nestmate recognition between monogyne and polygyne populations of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 83:642-647.
- Page, R. E., Metcalf R. A., Metcalf, R. L., Erickson, E. H. & Lampman, R. L., 1991. Extractable hydrocarbons and kin recognition in honey bee (*Apis mellifera* L.). *J. Chem. Ecol.* 17:745-756.
- Peregrine, D. J. & Mudd, A., 1974. The effects of diet on the composition of the post-pharyngeal glands of *Acromyrmex octospinosus* Reich. *Ins. Soc.* 21:417-424.
- Peregrine D. J., Percy, H. C. & Cherrett J. M., 1972. Intake and possible transfer of lipids by the post-pharyngeal glands of *Atta cephalotes* (L.). *Entomol. exp. appl.* 15:248-249.
- Peregrine, D. J., Mudd, A. & Cherrett J. M., 1973. Anatomy and preliminary chemical analysis of the post-pharyngeal glands of the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* Reich (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.* 20:355-364.
- Provost, E., 1983. Une nouvelle méthode de marquage permettant l'identification des membres d'une société de fourmis. *Ins. Soc.* 30:255-258.
- Provost, E., Rivière, G., Roux, M., Morgan, E. D. & Bagnères, A. G., 1993. Change in the chemical signature of the ant *Leptothorax lichtensteini* Bondroit with time. *Insect Biochem. Molec. Biol.* 23:945-957.
- Thompson, M. J., Glancey, B. M., Robbins, W. E., Lofgren, C. S., Dutky, S. R., Kochansky, J., Vander Meer, R. K. & Glover A. R., 1981. Major hydrocarbons of postpharyngeal glands of mated queens of the imported fire ant *Solenopsis invicta*. *Lipids* 16:485-495.
- Vander Meer, R. K., Saliwanchik, D. & Lavine, B., 1989. Temporal changes in colony cuticular hydrocarbon patterns of *Solenopsis invicta*. Implications for nestmate recognition. *J. Chem. Ecol.*, 15:2115-2125.
- Vinson, S. B., Philips, S. A. & Williams H. J., 1980. The function of the post-pharyngeal glands of the red imported fire ant *Solenopsis invicta* (Buren). *J. Insect Physiol.* 26:645-650.
- Wilson, E. O., 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 548pp.