

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *WASMANNIA AUROPUNCTATA* (R.) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

por

Patricia Chacón de Ulloa¹

Resumen

Chacón de Ulloa P.: Biología reproductiva de *Wasmannia auropunctata* (R.) (Hymenoptera: Formicidae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **27**(104): 441-447. 2003. ISSN 0370-3908.

Se estudió la biología reproductiva de la pequeña hormiga de fuego *Wasmannia auropunctata* (Roger), especie poliginia y de origen neotropical. La investigación se centró sobre la biología de las reinas, especialmente en el estudio de dos factores que afectan la fecundidad: edad de las reinas y número de reinas presente en las colonias. Se encontró una correlación significativa entre fecundidad y edad. La postura es muy elevada en las reinas jóvenes y decrece a lo largo de la vida, cuya duración varía entre 11 y 15 meses. Observaciones realizadas bajo condiciones de campo y laboratorio, mostraron una relación inversa entre el número de reinas y la fecundidad individual de las reinas.

Palabras clave: Hormigas, fecundidad de reinas, edad de reinas, poliginia.

Abstract

The reproductive biology of the little fire ant *Wasmannia auropunctata*, a neotropical polygynous species was studied. The research was centered on the biology of queens especially the study of two factors affecting fecundity: age of queens and number of queens present in the colonies. There is a significant correlation between queen fecundity and their age. Egg-laying in young queens is very sharply decreasing through life-time varying between 11 and 15 months. Observations performed under field and laboratory conditions, showed that queen fecundity is also influenced by the number of queens present. There is an inverse relationship between queen number and individual queen fecundity.

Key words: Ants, queen fecundity, queen age, polygyny.

¹ Departamento de Biología. Universidad del Valle. Apartado Aéreo 25360 Cali, Colombia.

Introducción

En las sociedades experimentales de la pequeña hormiga de fuego (*Wasmannia auropunctata*), la tasa de postura de las reinas es bastante elevada y varía significativamente de una reina a otra (Ulloa-Chacón & Cherix, 1988). Por ejemplo, estudios preliminares sobre la fecundidad de reinas en condiciones de laboratorio, muestran que la producción de huevos por reina durante un período de 12 semanas tiene un rango de 305 a 942 con un valor promedio de 599 ± 193 huevos. Esta variabilidad individual que también ha sido observada en otras especies de hormigas (Fletcher *et al.*, 1980, Brian, 1986), condujo a abordar los factores que afectan la fecundidad de las reinas de *W. auropunctata* y que pueden ser de gran importancia en la regulación y crecimiento de las colonias. El presente estudio trata de la influencia de dos factores: edad de las reinas como factor de carácter individual y número de reinas por colonia, como factor de carácter social.

En cuanto al primer factor, varios estudios han demostrado que la edad de las reinas afecta significativamente la fecundidad (Petersen-Braun, 1975; Mercier, 1984; Edwards, 1987; Ulloa-Chacón & Cherix, 1989; Keller & Passera, 1990). La relación entre la edad y la fecundidad parece ser un fenómeno muy complejo ligado a otros aspectos como la composición de las sociedades, especialmente al número de reinas (especies monoginas o poliginias) y al estilo de fundación de nuevas sociedades (dependiente o independiente de la ayuda de obreras) (Keller & Passera, 1990). Así, en las especies monoginas que practican una fundación independiente en la cual una reina se aísla después del vuelo nupcial e inicia la nueva sociedad sin la ayuda de obreras, se observa que la longevidad de las reinas es elevada y que la fecundidad aumenta significativamente en el curso del tiempo. Podemos citar algunas especies como *Lasius niger*, *Camponotus herculeanus* y *C. ligniperda* (Keller & Passera, 1990). En *Camponotus lateralis*, las reinas de 1 a 3 años de edad ponen pocos huevos mientras que las reinas de 5 a 6 años ponen abundantemente (Palma-Valli & Délye, 1981). Contrariamente, en las especies poliginias que practican una fundación dependiente en la cual las reinas parten con un grupo de obreras a fundar una nueva sociedad, y se caracterizan por tener una longevidad baja, la situación es diferente. Se observa que la fecundidad es muy elevada desde la fecundación y no cambia significativamente durante el transcurso del tiempo como en *Linepithema humile* (*Iridomyrmex humilis*) (Keller & Passera, 1990), o se observa que la fecundidad varía en función de un ciclo interno como en *Monomorium pharaonis* (Petersen-Braun, 1975; Edwards, 1987).

En cuanto al factor número de reinas se ha notado que el total de huevos por sociedad es más elevado cuando hay una mayor cantidad de reinas, pero la fecundidad de cada reina disminuye a medida que aumenta su número en las sociedades. Por ejemplo, *Solenopsis invicta* (Fletcher *et al.*, 1980), *Plagiolepis pygmaca* (Mercier *et al.*, 1985a) y *Lasius sakagami* (Yamauchi *et al.*, 1982). Estudios detallados a nivel de laboratorio, confirman esta relación inversa entre número de reinas y fecundidad individual (Fletcher & Blum, 1983a; Greenberg *et al.*, 1985; Vargo y Fletcher, 1989; Mercier *et al.*, 1985 b; Keller, 1988; Arcila *et al.*, 2002).

W. auropunctata es una especie con estructura social poliginia ya que sus sociedades poseen varias reinas fértiles y fecundas (Ulloa-Chacón & Cherix, 1990). En sociedades naturales se observó, durante un año, que el número de reinas por m² varió de 8.4 a 68.6 con un promedio de 18 reinas, de las cuales el 73% estaban inseminadas. Además, hay tendencia a producir nuevas reinas cuando la población de reinas por colonia es muy baja, lo cual conduce al mantenimiento de una poliginia permanente. Con base en lo anterior, se abordó el estudio de la fecundidad de reinas en sociedades de campo y en sociedades experimentales monoginas y poliginias.

Materiales y métodos

Origen de las colonias de hormigas. Las colonias de la pequeña hormiga de fuego fueron recolectadas en la estación experimental de la Universidad del Valle (Cali, Colombia), localizada a una altura de 970 msnm, con una temperatura promedio anual de 24°C y una humedad relativa del 65-70%, caracteres que determinan una zona de vida de bosque seco tropical (Espinal, 1968).

Influencia de la edad de las reinas. Sociedades compuestas por gran cantidad de hembras aladas, machos, obreras y cría, fueron trasladadas al laboratorio donde se esperó a que las reinas perdieran sus alas. Luego se procedió a formar 4 colonias experimentales, cada una de las cuales contenía 5 reinas jóvenes y 1.500 obreras (Figura 1). Durante 15 meses, las colonias fueron mantenidas en un insectario ($26 \pm 2^\circ\text{C}$ y $70 \pm 5\%$ H.R.) y se alimentaron con larvas de insectos, agua y miel de abejas. Cada dos meses se realizaron observaciones sobre el peso y la fecundidad de todas las reinas ($n = 20$). Así, cada reina era pesada en una balanza Mettler (sensibilidad ± 0.1 mg) y luego se sometía a un test de oviposición, que consistía en aislar la reina con 50 obreras durante 24 horas, al cabo de las cuales se procedía a contar, bajo el microscopio estereoscópico, el número de huevos puestos.

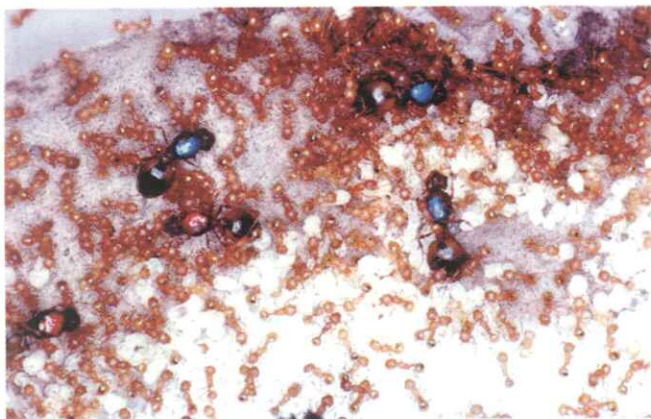


Figura 1.

Influencia del número de reinas. Se escogieron 48 reinas de peso comparable (valor promedio = 1.87 ± 0.17 mg) con las cuales se formaron 24 colonias monoginas y 3 colonias poliginias (cada una con 8 reinas). Cada reina fue acompañada por 300 obreras tanto en las colonias monoginas como en las colonias poliginias. Después de 30 días, cada reina fue pesada y sometida al test de oviposición de 24 horas. El peso y número de huevos puestos por las reinas de las colonias monoginas fueron comparados con los valores obtenidos con las reinas de las colonias poliginias.

Las observaciones en colonias de campo consistieron en examinar las reinas de 25 nidos recolectados durante el mes de abril (estación lluviosa) y de 25 nidos recolectados en el mes de junio (estación seca). En las colonias del mes de abril se contabilizaron 341 reinas y en las colonias del mes de junio se contabilizaron 164. Se escogieron al azar 50 reinas en abril y 50 reinas en junio. Cada reina fue pesada y sometida al test de oviposición de 24 horas. Al final del test, las reinas fueron disectadas con el fin de determinar si habían sido fecundadas.

Análisis estadísticos. Los datos correspondientes a los test de oviposición (número de huevos por reina en 24 horas), fueron transformados en su raíz cuadrada con el fin de aproximarlos a una distribución normal. Posteriormente se realizaron análisis de varianza, comparación de dos promedios, mediante el test de t, pruebas de X^2 , cálculo de coeficientes de correlación de Pearson y regresiones simples (Zar, 1984).

Resultados

Influencia de la edad de las reinas. Durante esta experiencia se realizó un total de 122 test de oviposición. Se observó que cuando las reinas son jóvenes (1 a 2 me-

ses) la postura promedio se eleva a 32.5 huevos por reina en 24 horas, con un valor máximo de 73 huevos. En cambio, cuando las reinas son "viejas", de unos 14 meses de edad, la postura promedio disminuye en un 85% para alcanzar sólo 5 huevos por reina con un máximo de 15 huevos. Se encontró una correlación negativa altamente significativa entre la fecundidad de las reinas y su edad ($r = -0.727$; g.l.=113; $P < 0.0001$) (Figura 2). Un análisis de varianza mostró que existen diferencias significativas ($F_{6,108} = 25.97$; $P < 0.0001$) entre las diferentes edades y la fecundidad de las reinas; además, estas diferencias son bien marcadas desde la edad de 8 meses.

La evolución del peso de las reinas a través del tiempo se indica en la figura 3. Las reinas son más pesadas durante los primeros meses de su vida y a partir del cuarto mes su peso disminuye. Sin embargo, la pérdida de peso observada en las reinas viejas (14 meses) no es superior al 20% en relación con las reinas jóvenes (1 a 2 meses). Un análisis de varianza muestra que existen diferencias significativas entre los diferentes intervalos de edad ($F_{5,94} = 3.60$; $P < 0.005$). Un análisis a posteriori indica que en las reinas muy jóvenes (1 a 2 meses), el peso promedio de 2.24 ± 0.23 mg, difiere significativamente del observado a la edad de 6 meses (2.01 ± 0.17 mg) ($t=3.23$; $dl=33$; $P < 0.01$) y a la edad de 14 meses (1.94 ± 0.32 mg) ($t=3.58$; $dl=38$; $P < 0.001$).

En cuanto a la duración promedio de la vida de las reinas, se observó que al final de los 14 meses del experimento, 6 de las 20 reinas habían muerto. Esta observación confirma un trabajo precedente que reveló una duración promedio de vida de 13.0 ± 1.8 meses (Ulloa-Chacón &

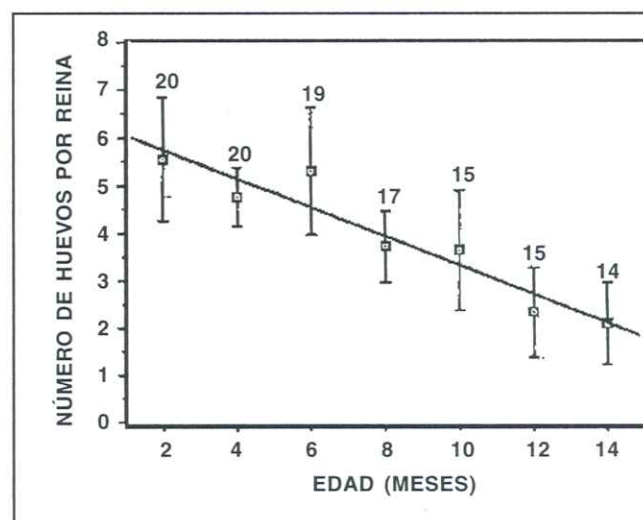


Figura 2.

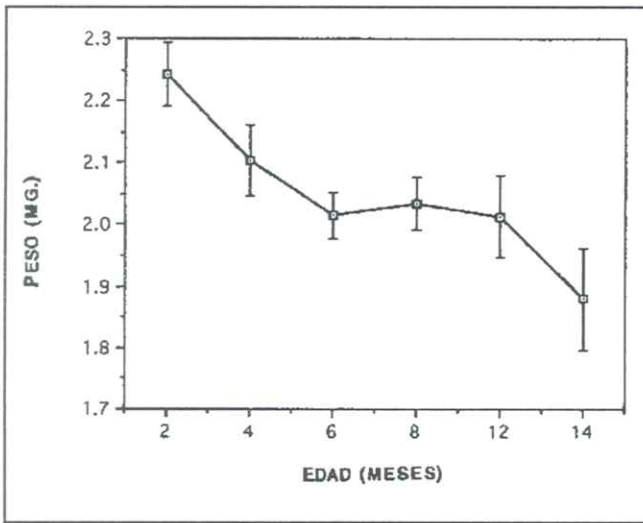


Figura 3.

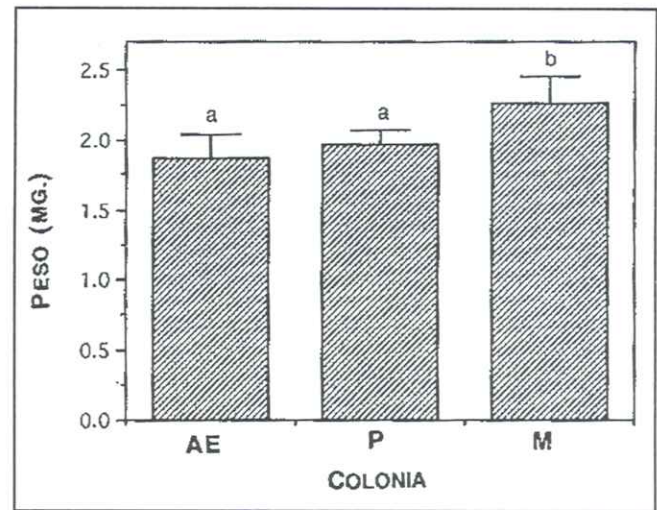


Figura 4.

Cherix, 1989). Finalmente, la disección de las reinas al cabo de los 14 meses permitió observar la espermateca y verificar que todas ellas estaban inseminadas.

Influencia del número de reinas. En las colonias de laboratorio, teniendo en cuenta el valor promedio del peso de cada reina al inicio del experimento (1.87 ± 0.17 ; $n = 48$) y el valor observado 30 días después, se nota que las reinas de las colonias monoginas sufrieron un aumento promedio de 0.39 ± 0.14 mg por reina, mientras que el peso de las reinas en las colonias poliginias aumentó sólo 0.12 ± 0.10 mg por reina (Figura 4). La diferencia entre el peso promedio de las reinas de las colonias monoginas y de las colonias poliginias es estadísticamente significativa ($t = 6.37$; $dl = 47$; $P < 0.001$).

Las observaciones sobre el peso de las reinas, se relacionan con los resultados obtenidos en los 48 test de oviposición realizados con las reinas de los dos tipos de colonias. La postura de cada una de las reinas de las colonias monoginas y de las colonias poliginias se representa en la figura 5. Dos aspectos sobresalen en esta figura: la variación individual entre las reinas de ambos tipos de colonias y las diferencias entre las reinas de colonias monoginas y poliginias. Primero, una comparación de la fecundidad de las reinas pertenecientes a las colonias monoginas, muestra que existen diferencias significativas entre ellas ($X^2 = 81.3$; $gl = 23$; $P < 0.0001$); la postura varía de 16 a 41 huevos por reina en 24 horas. Lo mismo ocurre con las reinas de las colonias poliginias ($X^2 = 40.9$; $gl = 23$; $P < 0.05$); la postura varía de 5 a 25 huevos por reina en 24 horas. Segundo, si se compara la fecundidad de las reinas en las dos clases de colonias, se comprueba

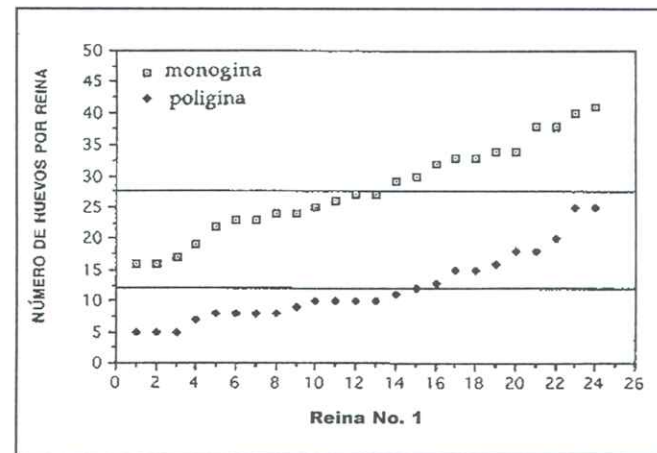


Figura 5.

que el número promedio de huevos puestos por reina en las colonias monoginas (27.4 ± 7.0 ; $n = 24$) es significativamente más elevado que el observado en las colonias poliginias que contienen 8 reinas (12.3 ± 5.8 ; $n = 24$) ($t = 8.39$; $dl = 46$; $P < 0.0001$).

Para las colonias de campo, se presentan en la tabla 1 los valores sobre poblaciones de reinas en los meses de abril y de junio y los resultados obtenidos durante los test de oviposición. El número promedio de reinas por nido en las colonias de abril es el doble que el observado en las colonias del mes de junio (test de t). En cuanto a la postura de las reinas, una proporción del total de reinas probadas, 10% en abril y 16% en junio, no pusieron huevos durante las 24 horas del test. Teniendo en cuenta los individuos que pusieron ($n = 87$), se observa que las reinas de las colo-

Tabla 1.

Estación	Número de reinas por nido	% reinas inseminadas	Peso (mg)	Número de huevos por reina
Lluviosa (abril)	13.11 ± 5.99 (2-26)	74.0	1.99 ± 0.20	16.3 ± 7.9 (5-35)
Seca (junio)	6.83 ± 6.40 (0-24)	86.0	2.24 ± 0.23	30.6 ± 14.7 (8-69)
test de t	t=3.75; gl=48 P< 0.001		t=3.89; gl = 85 P< 0.001	t =5.98; gl = 5 P< 0.0001

nias de abril y de junio, difieren significativamente en cuanto a su peso y a su fecundidad individual. Así, las reinas pertenecientes a las colonias con mayor número de reinas (abril), son menos pesadas (1.99 mg.) y ponen menos (16.3 huevos por reina). Inversamente, en las colonias con un menor número de reinas (junio), estas son más pesadas (2.24 mg.) y ponedoras (30.6 huevos por reina).

La figura 6 representa la distribución de frecuencias de la postura de reinas de las colonias de los meses de abril y junio. La postura de los individuos del mes de abril no es superior a 35 huevos por reina y la mayoría de los individuos (70%) pusieron entre 5 y 20 huevos. Mientras que las reinas del mes de junio, la postura llegó hasta

69 huevos por reina y la mayoría de los individuos (69%) pusieron más de 20 huevos. Estas observaciones confirman el estudio de laboratorio: el número promedio de huevos puestos por cada reina en una colonia, disminuye cuando se aumenta el número de reinas.

Discusión

Se comprobó que tanto la fecundidad como el peso de las reinas son más elevados durante los dos primeros meses de vida y permanecen altos durante aproximadamente seis meses. A partir del séptimo mes, comienzan a disminuir significativamente y alcanzan valores mínimos cuando las reinas tienen más de un año de edad. Al cabo de este tiempo, el 25% de los individuos llegan al final de su vida confirmando así nuestras observaciones sobre la corta vida de las reinas. Estos resultados, así como las observaciones sobre la evolución de las sociedades en la naturaleza (Ulloa-Chacón, 1990), sugieren que en esta especie existe un ciclo de la sociedad cuya duración podría estar en relación con la longevidad de las reinas.

En lo que respecta a los datos sobre la fecundidad y la edad de las reinas, conviene ser prudente cuando se intentan establecer comparaciones con otras especies de hormigas. Lo anterior se debe al hecho de que las sociedades de *W. auropunctata*, como otras especies tropicales, son activas durante todo el año (Ulloa-Chacón, 1990), mientras que en las especies de zonas templadas existen períodos de actividad y de reposo (hibernación) bien marcados, que afectan el ritmo de postura de las reinas (Passera, 1984). Sin embargo, es muy interesante destacar varios puntos en común con otras especies de hormigas poliginias estudiadas. En *Monomorium pharaonis*, una especie igualmente tropical, la longevidad de las reinas también es bastante

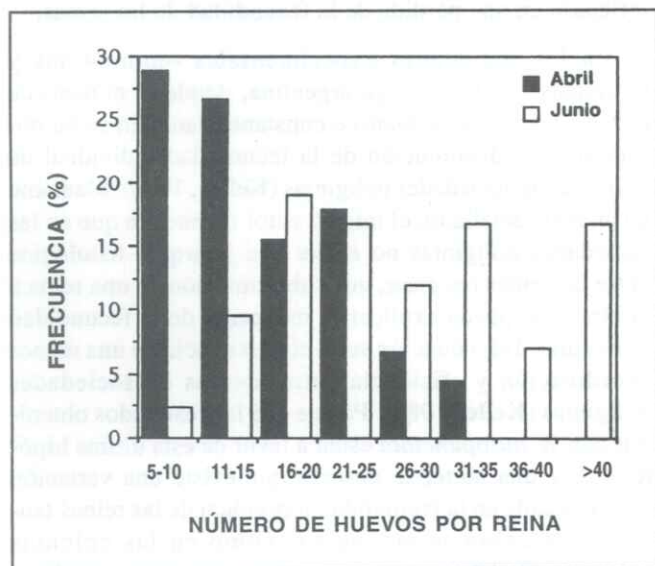


Figura 6.

corta (aproximadamente 200 días), pero las reinas pasan por tres fases: una fase juvenil y una fase senil, durante las cuales la postura es bastante reducida y una fase fértil con una fecundidad máxima (Petersen-Braun, 1975). Según Edwards (1987), las reinas de esta especie mantenidas en condición digna ponen en promedio 5 huevos por día a la edad de 1 mes (fase juvenil), 24 huevos por día a los 4 meses (fase fértil) y 10 huevos por día durante su último mes de vida (fase senil). En *Myrmica rubra*, la fecundidad de las reinas es más importante durante su segundo año de vida y muy baja en las reinas jóvenes y en las reinas viejas (Brian, 1988). En *Plagiolepis pygmaea*, Mercier (1984), observa en sociedades experimentales monoginas, que las reinas jóvenes (9 meses) ponen 636 huevos en cinco semanas, mientras que las reinas viejas (mayores de 21 meses), ponen solamente 337 huevos. En la misma especie, Keller & Passera (1990), notan que las reinas jóvenes ponen el doble de huevos de las reinas viejas, pero la diferencia observada no es significativa. En *Iridomyrmex humilis*, las reinas viven menos de un año (Keller et al., 1989) y la postura alcanza su máximo en las reinas jóvenes (Keller & Passera, 1990), pero la fecundidad no cambia significativamente durante el transcurso del tiempo.

Se ha comprobado que la fecundidad individual de las reinas de *W. auropunctata* es afectada por el número de reinas presentes en las colonias. Bajo condiciones controladas de laboratorio (número constante de obreras por reina, alimento abundante, temperatura y humedad constantes), las reinas de las colonias monoginas son más pesadas y producen más del doble de huevos (27.4 huevos por reina) que las reinas de colonias poliginias (12.3 huevos por reina). Estos resultados son comparables con los obtenidos en colonias de laboratorio de *Plagiolepis pygmaea* (Mercier, et al., 1985b), *Iridomyrmex humilis* (Keller, 1988), *Solenopsis invicta* (Vargo & Fletcher, 1989) y *Paratrechina fulva* (Arcila et al., 2002).

En las colonias examinadas directamente del campo, la fecundidad individual de las reinas está en relación con la densidad de las reinas en las colonias. Cuando la densidad de las reinas es elevada, el peso y la tasa de postura de cada reina son significativamente más bajos que aquellos observados cuando las colonias contienen un menor número de reinas. Se destaca que en el mes de abril, el número de reinas es 2.1 veces más elevado que en el mes de junio, pero en este último la postura fue 1.9 veces mayor. Así, al interior de las sociedades la disminución de la postura individual de las reinas sería compensada por un número de reinas ponedoras más elevado y el aumento de la postura individual resultaría de la disminución del número de reinas por nido.

Varias hipótesis intentan explicar la disminución de la fecundidad individual de las reinas en las sociedades poliginias. En *P. pygmaea*, el tamaño de las colonias es considerado como un factor determinante. Cuando en las sociedades experimentales se aumenta el número de reinas sin aumentar proporcionalmente el número de obreras, la fecundidad individual de las reinas se disminuye fuertemente; pero, cuando el número de obreras por reina permanece constante, la fecundidad de las reinas no cambia (Passera, 1984). Así, la pérdida de peso y de fecundidad, serían debidas a una disminución de la cantidad de alimento recibido por cada reina. Sin embargo, observaciones más precisas sobre la misma especie, indican que las obreras ajustan su comportamiento de recolección de alimento al número de reinas que deben nutrir (Mercier et al., 1986). Entonces, la reducción de la fecundidad de las reinas en sociedades poliginias no sería significativamente influida por el tamaño de las colonias.

Según las observaciones sobre las sociedades poliginias de la hormiga de fuego, la relación inversa entre el número de reinas y su fecundidad sería el resultado de una inhibición mutua entre las reinas, debida a una emisión de feromonas (Fletcher et al., 1980; Vargo & Fletcher, 1989). En esta especie se ha demostrado que existe un control de carácter feromonal: las reinas ponedoras inhiben el desarrollo ovárico de las reinas vírgenes probablemente al suprimir la producción de la hormona juvenil (Fletcher & Blum, 1981, 1983 b; Willer & Fletcher, 1986). Vargo & Fletcher (1989) piensan que de manera similar a la acción de esas feromonas inhibitorias, las feromonas emitidas por las reinas de sociedades poliginias afectan la tasa de hormona juvenil, disminuyendo su producción. Lo anterior se reflejaría en una pérdida de la fecundidad de las reinas.

En las sociedades experimentales –monoginas y poliginias– de la hormiga argentina, donde el número de obreras por reina permanece constante, también se ha observado una disminución de la fecundidad individual de las reinas de sociedades poliginias (Keller, 1988). Mediante un análisis detallado, el mismo autor demuestra que en las sociedades poliginias no existe una jerarquía fisiológica entre las reinas (es decir, una subordinación de una reina a la otra) que pueda explicar la reducción de la fecundidad individual. Tal reducción sería consecuencia de una menor coordinación y eficiencia entre obreras de sociedades poliginias (Keller 1988). Parece que los resultados obtenidos con *W. auropunctata* están a favor de esta última hipótesis. Por una parte, se observa que existe una variación muy marcada en la fecundidad individual de las reinas tanto en las colonias monoginas como en las colonias poliginias de laboratorio: hay reinas que ponen mucho y reinas que ponen poco en las dos clases de colonias. Lo

anterior sugiere ausencia de una jerarquía entre las reinas de las colonias poliginias. Por otra parte, las observaciones sobre la composición de las colonias en la naturaleza, sugieren que el rendimiento de las obreras es mejor en las colonias pequeñas. En efecto, en *W. auropunctata* las colonias nunca están formadas por grandes agregaciones, sino divididas en varios nidos que se comunican y que contienen un número variable de individuos (reinas, obreras y crías), cuyas proporciones varían en forma bastante interdependiente (Ulloa-Chacón & Cherix 1990).

Agradecimientos

Se agradece al Dr. Daniel Cherix, conservador del Museo de Zoología de Lausanne (Suiza), por toda la colaboración brindada a lo largo de este estudio, así como por las valiosas sugerencias y comentarios sobre los resultados obtenidos.

Bibliografía

- Arcila, A.M., Ulloa-Chacón, P. & Gómez, L.A. 2002. Factors that influence individual fecundity of queens and queen production in crazy ant *Paratrechina fulva* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **39** (2): 323-334.
- Brian, M. V. 1986. The distribution, sociability and fecundity of queens in normal groups of the polygynous ant *Myrmica rubra*. *Insectes Soc.*, **33**: 118-131.
- . 1988. The Behavior and fecundity of queens of different ages in synthetic groups of *Myrmica rubra* L. with different workers populations. *Insectes Soc.*, **35**: 153-166.
- Edwards, J. P. 1987. Caste regulation in the pharaoh's ant *Monomorium pharaonis*: the influence of queens on the production of new sexual forms. *Physiol. Entomol.*, **12**: 31-39.
- Espinal L. S. 1968. Visión ecológica del departamento del Valle del Cauca. Universidad del Valle, Cali-Colombia, 40 pp.
- Fletcher, D. J. C. & Blum, M. S. 1981. Pheromonal control of dealation and oogenesis in virgin queen fire ants. *Science*, **212**: 73-75.
- . 1983 a. Regulation of queen number by workers in colonies of social insecto. *Science*, **219**: 312-314.
- . 1983 b. The inhibitory pheromone of queen fire ants (*Solenopsis invicta*): effects of disinhibition on dealation and oviposition by virgin queens. *Comp. Physiol. A.*, **153**: 467-476.
- Fletcher, D. J. C., Blum, M. S., Whitt, T. V. & Tempel, N. 1980. Monogyny and polygyny in the fire ant *Solenopsis invicta* Burén. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **73**: 658-661.
- Greenberg, L., Fletcher, D. J. C. & Vinson, S. B. 1985. Difference in worker size and mound distribution in monogynous and polygynous colonies of the fire ant *Solenopsis invicta* Burén. *J. Kansas Entomol. Soc.*, **58**: 9-18.
- Keller, L. 1988. Evolutionary implications of polygyny in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (Hymenoptera, Formicidae): an experimental study. *Anim. Behav.*, **36**: 159-165.
- Keller, L. & Passera, L. 1990. Fecundity of ant queens in relation to their age and the mode of colony founding. *Insectes Soc.*, **37**: 116-130.
- Keller, L., Passera, L. & Suzzoni, J. P. 1989. Queen execution in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Physiol. Entomol.*, **14**: 157-163.
- Mercier, B. 1984. Role de la polygynie dans la productivité des reines de la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). These 3^{ème} cycle, Université Paul-Sabatier, Toulouse, 130 pp.
- Mercier, B., Passera, L. & Suzzoni, J. P. 1985 a. Etude de la polygynie chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). I. La fécondité des reines en condition expérimentale monogyne. *Insectes Soc.*, **32**: 335-348.
- . 1985 b. Etude de la polygynie chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). II. La fécondité des reines en condition expérimentale polygyne. *Insectes Soc.*, **32**: 349-362.
- . 1986. La polygynie chez *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae): Les interactions royales et la fécondité. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, **3**: 173-185.
- Palma-Valli, G. & Délye, G. 1981. Contrôle neuro-endocrine de la ponte chez les reines de *Camponotus lateralis* Olivier (Hymenoptère, Formicidae). *Insectes Soc.*, **28**: 167-181.
- Passera, L. 1984. L'organisation sociale chez les fourmis. Ed. Univ. Paul Sabatier Toulouse, France, 360 p.
- Petersen-Braun, M. 1975. Untersuchung zur sozialen Organisation de Pharaomeise *Monomorium pharaonis* (L.) (Hymenoptera, Formicidae). 1. Der Brutzyklus und seine Steuerung durch populationseigene Faktoren. *Insectes Soc.*, **22**: 269-292.
- Ulloa-Chacón, P. 1990. Biologie de la reproduction chez la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera, Formicidae). These de doctorat, Université de Lausanne, 161 p.
- Ulloa-Chacón, P. & Cherix, D. 1988. Quelques aspects de la biologie de *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, **4**: 177-184.
- . 1989. Etude de quelques facteurs influenciant la fécondité des reines de *Wasmannia auropunctata* (R.) (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes Soc.*, **5**: 121-129.
- . 1990. The little fire ant, *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera, Formicidae). In: *Applied Myrmecology: A world perspective*. Vander Meer, R.K., Jaffe, K. And Cedeño, A. (eds.). Westview press, Boulder, Colorado.
- Vargo, E. L. & Fletcher, D. J. C. 1989. On the relationship between queen number and fecundity in polygynous colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*, **14**: 223-232.
- Willer, D. E. & Fletcher, D. J. C. 1986. Differences in inhibitory capability among queens of the ant *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*, **11**: 475-482.
- Yamauchi, K., Kinomura, K. & Miyake, S. 1982. Sociobiological studies of the polygynous ant *Lasius sakagami*. 2. Production of colony members. *Insectes Soc.*, **29**: 164-174.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Inc., New Jersey.