

**SPÉCIALISATION SEXUELLE CHEZ LA FOURMI
PHEIDOLE PALLIDULA: UN TEST D'HYPOTHÈSES**

Eric CAMPAN¹, Serge ARON¹, Luc PASSERA¹ & Jacobus J. BOOMSMA²

¹ *Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale, CNRS 5550, Université Toulouse III, 31062 Toulouse Cédex 4 (France)*

² *Department of Ecology and Genetics, University of Aarhus, DK - 8000 Aarhus C, (Denmark)*

Résumé. Les colonies de la fourmi *Pheidole pallidula* présentent une distribution bimodale de la sex-ratio: certaines colonies se spécialisent dans la production quasi exclusive de femelles reproductrices, alors que d'autres colonies produisent presque exclusivement des mâles. Deux hypothèses ont principalement été avancées pour rendre compte d'une telle distribution de la sex-ratio chez les Hyménoptères sociaux. Selon l'hypothèse de la disponibilité en ressources alimentaires (RLH - Nonacs, 1986), les colonies dont les ressources sont limitées produiraient des mâles, alors que celles bénéficiant d'abondantes ressources investiraient dans les deux sexes de la descendance, en biaisant sensiblement la sex-ratio en faveur du sexe femelle. L'hypothèse des asymétries de parenté (RAH - Boomsma et Grafen, 1990, 1991) soutient que les variations dans la structure génétique des colonies induiraient les ouvrières à biaiser la sex-ratio en faveur de l'un ou l'autre sexe, afin d'accroître leur propre succès reproducteur. Nos résultats suggèrent que ces deux explications pourraient agir conjointement dans la spécialisation sexuelle des colonies de *P. pallidula*.

Mots-Clés. *Sex-ratio, Formicidae, structure génétique, ressources*

Abstract. *Split sex-ratio in the ant Pheidole pallidula: a test of hypothesis.*

Colonies of the ant *Pheidole pallidula* show a strong bimodal distribution of the secondary sex-ratio, with most of the colonies producing reproductives of one sex. Such split sex-ratios have been mostly explained in two different ways in eusocial Hymenoptera. According to the resource level hypothesis (RLH - Nonacs, 1986), food-constrained colonies would produce males, whereas well fed colonies would rear both male and female sexuals and will realise a relative over investment in female reproductives. The relatedness asymmetries hypothesis (RAH - Boomsma and Grafen, 1990, 1991) predicts that split sex-ratio results from workers assessing the relatedness asymmetry in their own colony, and biasing the sex ratio toward their own reproductive interests. Variations in relatedness asymmetries between colonies may be due to all factors affecting the kin structure of colonies. Our results suggest that both explanations could be responsible for the sex specialisation of colonies in *P. pallidula*.

Key words. *Sex-ratio, Formicidae, relatedness, genetic structure, food availability*

INTRODUCTION

La fourmi *Pheidole pallidula* présente une distribution très fortement bimodale de la sex-ratio secondaire: certaines colonies sont spécialisées dans la production quasi exclusive de mâles, alors que d'autres colonies ne produisent que des femelles reproductrices. La comparaison de la sex-ratio primaire (proportion d'oeufs haploïdes pondus par les reines) et de la sex-ratio secondaire (proportion de mâles adultes parmi les sexués) dans les deux types de colonies indique que les reines des sociétés à mâles et des sociétés à femelles pondent une proportion identique d'oeufs haploïdes, et que la spécialisation sexuelle des colonies est largement due à une manipulation différentielle de la sex-ratio par les ouvrières (Aron et al., 1995; Keller et al. 1996).

Deux hypothèses principales ont été proposées pour justifier de la spécialisation sexuelle des colonies chez les *Formicidae*. Primo, l'hypothèse de la disponibilité en ressources ou "*Resource Level Hypothesis*" (RLH) prédit que des variations dans la qualité et/ou la quantité des ressources disponibles peut entraîner un shift de la sex-ratio des colonies en faveur de l'un ou l'autre sexe (Nonacs, 1986). Dans la mesure où la quantité de ressources disponibles influence directement le développement des larves femelles en ouvrières ou en reines, les colonies dont l'apport énergétique est limité (à cause du faible nombre d'ouvrières ou du manque de disponibilité en ressources alimentaires dans le milieu) produiraient des ouvrières plutôt que des femelles reproductrices, alors que les mâles - peu coûteux à produire - arriveraient à maturité. Lorsque les ressources sont abondantes, les colonies investiraient dans les deux sexes de la descendance sexuée, en favorisant l'investissement dans le sexe femelle. Plusieurs travaux réalisés chez les fourmis et les abeilles ont mis en évidence l'étroite association entre l'apport en nourriture, l'investissement sexuel, et la sex-ratio des colonies (Nonacs, 1986; Deslippe et Savolainen, 1995; Rosenheim et al., 1996; mais voir Backus et Herbers, 1992 pour des résultats contradictoires).

Secundo, l'hypothèse des asymétries génétiques ou "*Relative Relatedness Asymmetries Hypothesis*" (RAH) tient compte des variations dans les asymétries de parentés d'une colonie à l'autre, variations dues à divers facteurs tels le nombre de reines dans les sociétés, le nombre d'accouplements de celles-ci, le degré de stérilité des ouvrières, ou encore le degré d'apparentement entre les individus reproducteurs (Boomsma et Grafen, 1990, 1991). Ces asymétries de parenté correspondent au rapport entre le degré de parenté moyen d'une ouvrière avec les femelles sexuées et avec les mâles, au sein de chaque colonie (Trivers et Hare, 1976). Selon cette hypothèse, les ouvrières évalueraient leur apparentement au couvain mâle et femelle, et manipuleraient la sex-ratio afin d'accroître leur propre succès reproductif, en élevant principalement des femelles dans les colonies au sein desquelles les asymétries de parenté sont supérieures à l'asymétrie moyenne calculée sur l'ensemble de la population, et en élevant préférentiellement des mâles dans les colonies au sein desquelles les asymétries de parenté sont inférieures à celle de la population. L'influence des asymétries de parenté sur la spécialisation sexuelle des colonies a été rapportée chez les abeilles (Boomsma, 1991; Mueller, 1991), les guêpes (Queller et al., 1993), et les fourmis (Sundström, 1994; Evans, 1995; Sundström et al., 1996).

Dans ce travail, nous avons testé la valeur respective de ces 2 hypothèses dans les variations inter coloniales de la sex-ratio chez *Pheidole pallidula*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Trente-neuf colonies de *Pheidole pallidula* issues d'une même population ont été récoltées à Bruniquel (France), les 30 juin et 6 juillet 1995. A cette période de l'année, la majorité des sexués ont atteint le stade adulte. Bien que nous ayons récolté le plus grand nombre d'individus sexués, l'excavation complète des nids est impossible compte

tenu de la nature rocheuse du sol. En outre, les nids de cette espèce sont étendus et en été les reines sont généralement localisées dans la partie la plus profonde du nid, ce qui rend leur récolte impossible. Par conséquent, nous ne possédons qu'une estimation approximative du nombre total de sexués produits, de la population totale d'ouvrières et du nombre de reines dans chaque colonie.

Sex ratio des colonies

La sex-ratio numérique des colonies a été estimée en sexant tous les reproducteurs récoltés (nymphe et ailés). Seules les colonies produisant plus de 20 sexués ont été considérées ($n=36$). Parmi celles-ci, les colonies produisant plus de 80% de mâles ou de femelles sexuées ont été respectivement référencées comme des colonies "à mâles" ou des colonies "à femelles". Pour chaque colonie, l'investissement énergétique dans les deux sexes est estimée en multipliant le nombre de mâles et de femelles sexuées par leur poids sec à l'état adulte, ce poids étant corrigé par un facteur tenant compte de leur coût de production respectif (Boomsma, 1989; Boomsma et al., 1995). Le rapport corrigé entre le poids sec des femelles et des mâles est $C=3.89$. (Aron et al., 1995).

Disponibilité en ressources

La RLH prédit qu'une augmentation de la disponibilité des ressources alimentaires entraîne une plus grande productivité des colonies en sexués, associée à une sex-ratio biaisée en faveur du sexe femelle. Nous avons testé la possibilité d'une association positive entre la productivité des colonies et l'investissement énergétique relatif dans le sexe femelle.

Organisation socio-génétique de Pheidole pallidula

Par électrophorèses sur gels d'acétate de cellulose, nous avons analysé le génotype de 696 ouvrières, 227 femelles sexuées, et 297 mâles ($n=1220$ individus / 39 colonies). Quatre marqueurs polymorphes ont été colorés, mais seuls deux d'entre eux se sont révélés utilisables: *Acon* (E.C. 4.2.1.3.) et *Me* (E.C. 1.1.1.40). Trois allèles apparaissent pour *Acon* et deux allèles pour *Me* (Tableau 1).

	<i>Acon</i>			<i>Me</i>	
	s	m	f	s	f
ouvrières	0.216	0.690	0.094	0.019	0.981
femelles	0.148	0.727	0.043	0.039	0.961
mâles	0.244	0.713	0.125	0.104	0.896
total	0.204	0.707	0.088	0.020	0.980

Tableau 1. Fréquences alléliques pour les ouvrières, les femelles sexuées et les mâles de *Pheidole pallidula* à Bruniquel ($n=1200$ individus). Les différents allèles sont référencés selon leur vitesse de migration (s: lent, m: médium, f: rapide).

Table 1. Allele frequencies for workers, gynes and males of *Pheidole pallidula* in Bruniquel (total derived from 1220 individuals). The different alleles are named according to their relative migration velocity (s: slow, m: medium, f: fast).

La déviation de l'équilibre de Hardy-Weinberg est estimée en tenant compte du coefficient de consanguinité F calculé sur la population des ouvrières (Wright, 1951). Le degré de parenté moyen entre ouvrières r (\pm SE) été estimé sur la base de la fréquence des différents génotypes des ouvrières, selon la méthode de Queller et Goodnight (1989). Cette méthode donne les valeurs de régression des coefficients de

parenté, plutôt que le degré de parenté réel entre les individus. Les mâles étant haploïdes, les coefficients de parenté calculés entre une femelle (diploïde) et un mâle doivent être divisés par 2. L'estimation précise du degré de parenté moyen entre ouvrières a été corrigée pour éliminer tout effet lié à la consanguinité, selon l'équation de Pamilo (1985):

$$r^* = [r - 2F/(1 + F)] / [1 - 2F/(1 + F)] \quad (1)$$

Pour estimer le nombre d'accouplements par reine, 25 reines et quelques ouvrières ont été récoltées à Bruniquel au début du printemps 1997, et élevées dans des conditions artificielles de laboratoire (Passera, 1980). La détermination du génotype des reines et des jeunes ouvrières qu'elles produisent permet de déduire le nombre de mâles ayant inséminé chaque femelle. Le nombre moyen d'accouplements par reines M_e est estimé à partir de l'équation de Pamilo (1993):

$$M_e = 1/\sum p_i^2 \quad (2)$$

où p_i est la contribution observée de chaque mâle dans la descendance d'une reine (Boomsma et Ratnieks, 1996).

Le nombre effectif de reines reproductrices par colonie N_e a été estimé à partir de l'équation de Ross (1993), modifiée par Seppä (1994):

$$N_e = (4r_s - r_q - 2r_m) / (4r_f - r_q - 2r_m) \quad (3)$$

où r_q est le degré de parenté moyen entre reines, r_s est le degré de parenté moyen entre soeurs issues d'une même mère, r_f est le degré de parenté moyen entre ouvrières d'une même colonie au sein de la population, et r_m est le degré de parenté moyen entre les mâles ayant inséminé une même reine. Dans la mesure où les reines sont extrêmement difficiles à récolter en été, et où le degré de polygynie semble relativement faible, nous avons été incapables de déterminer avec précision r_q and r_m . Cependant, l'accouplement chez *P. pallidula* ayant lieu au cours d'importants vols nuptiaux (Bonpart, 1964), la probabilité qu'une femelle s'accouple avec deux mâles apparentés est proche de zéro ($r_m = 0$). Dès lors, seules les valeurs extrêmes de N_e ont été estimées, en considérant 1) que les reines reproductrices ne sont pas apparentées ($r_q = 0$) et 2) que le degré de parenté entre reines d'une même colonie est identique à celui calculé pour les ouvrières ($r_f = r_q$).

RÉSULTATS

Sex-ratio des colonies

Comme l'indique la figure 1, la sex-ratio secondaire suit une distribution fortement bimodale. Parmi les 36 colonies produisant des sexués, 31 (86%) ont plus de 80% de sexués appartenant à un seul sexe. La sex-ratio numérique à l'échelle de la population (proportion de femelles parmi tous les sexués) est de 0.22. Ce qui donne un rapport d'investissement énergétique femelles:mâles de 1.1:1 à l'échelle de la population.

Disponibilité des ressources

Il existe une corrélation positive significative entre la proportion d'énergie investie dans le sexe femelle et la productivité totale des colonies ($y = 0.643 \log x - 1.021$; $r^2 = 0.27$, $N = 36$, $p = 0.001$; figure 2). En d'autres termes, plus les colonies produisent de sexués, plus l'investissement énergétique est biaisé en faveur du sexe femelle.

Organisation socio-génétique de *Pheidole pallidula*

Le coefficient de consanguinité $F = 0.06 \pm 0.08$ n'est pas statistiquement différent de zéro, en accord avec les génotypes observés dans une population panmictique ($F_{Acon} =$

0.08 ± 0.09 , $\chi^2 = 0.5$, $df = 3$, $N = 39$, n.s.; $FMe = 0.02 \pm 0.09$, $\chi^2 = 0.02$, $df = 1$, $N = 3$, ns; Li and Horvitz, 1953).

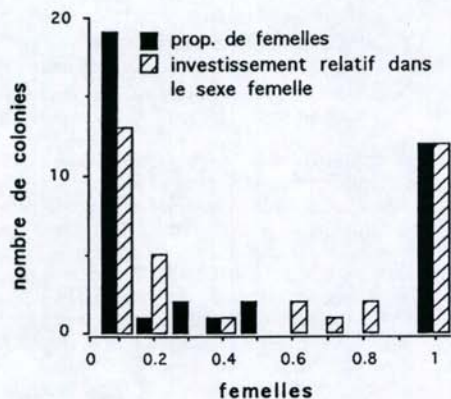


Figure 1. Distribution de la proportion de femelles et de l'investissement relatif en femelles dans les colonies de *P. pallidula*.

Figure 1. Distribution of the proportion of females and of the proportionnal investment in females by individual colonies of *P. pallidula*.

A partir des 25 reines élevées en laboratoire, nous avons obtenu 473 jeunes ouvrières dont le génotype a été analysé. Aucun accouplement multiple n'a été détecté. Compte tenu d'une certaine probabilité de non-détection d'un second accouplement, liée à la taille de l'échantillon et/ou au faible polymorphisme génétique trouvé chez cette espèce, l'estimation la plus précise du nombre moyen d'accouplements par reine obtenue à partir de l'équation (2) est $Me \leq 1.016$. Ce résultat indique que les reines de *P. pallidula* ne s'accouplent qu'une seule fois (monoandrie).

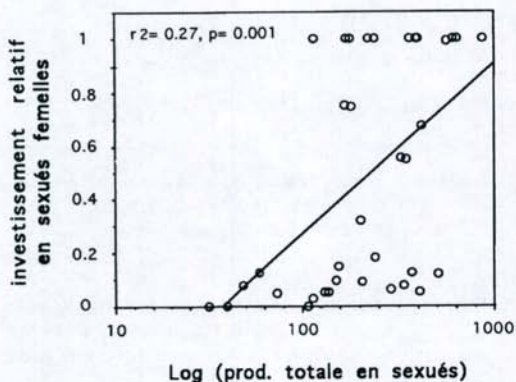


Figure 2. Proportion d'énergie investie dans le sexe femelle en fonction du logarithme de l'investissement total en sexués (mg) chez *P. pallidula*.

Figure 2. Proportionnal investment in female sexuals as a function of the total sexual investment (mg) in *P. pallidula*.

Le degré de parenté moyen entre ouvrières d'une même colonie est de $r = 0.54$ ($SE = 0.06$). Cette valeur est significativement différente de 0.75, qui est attendue dans les colonies d'Hyménoptères présentant une seule reine monoandre (t -test, $p < 0.02$). Le degré de parenté entre ouvrières, corrigé pour tout effet de consanguinité est $r^* = 0.48$. Les reines de *P. pallidula* ne s'accouplent qu'une seule fois, et les ouvrières étant

stériles, cette estimation du degré de parenté entre ouvrières indique que le nombre de reines par colonie est la variable sociale la plus importante chez cette espèce. Cette conclusion est également supportée par deux autres résultats: (1) il existe une relation significative entre le degré de parenté entre ouvrières et la parenté entre les ouvrières et les mâles ($y = 0.679x + 0.285$; $r^2 = 0.67$, $p < 0.0001$), et (2) la valeur de régression du degré de parenté entre ouvrières et mâles est inférieure à 0.5 et la parenté entre les mâles d'une même colonie est faible ($r = 0.35$, $SE = 0.07$, significativement différent de 0.5; t -test, $p < 0.05$) (tableau 2). Ces 2 résultats ne peuvent s'expliquer que par la polygynie.

Le nombre moyen effectif de reines par colonie N_e est compris entre 1.56 et 1.75, selon que les reines sont considérées comme apparentées ou non-apparentées.

Le nombre effectif de reines reproductrices par colonie et le degré de parenté entre ces reines sont donc les deux paramètres principaux pouvant être à l'origine d'une variation inter coloniale dans les asymétries de parenté chez *P. pallidula*. Afin de tester le rôle possible des asymétries de parentés dans la détermination de la sex-ratio chez cette espèce, les colonies ont été séparées en 2 groupes distincts sur la base de leur sex-ratio numérique: les colonies produisant plus de 80% de femelles sexuées et celles produisant moins de 20% de femelles sexuées. Le tableau 2 indique que le degré de parenté moyen entre ouvrières dans les colonies produisant des mâles est significativement supérieur à celui calculé dans les colonies à femelles (respectivement, 0.62 ± 0.08 vs. 0.27 ± 0.13 , t -test, $t = 2.43$, $df = 29$, $p < 0.025$). En outre, la parenté entre les femelles sexuées et les ouvrières est également supérieure dans les colonies produisant des mâles (0.56 ± 0.11 vs. 0.20 ± 0.12 ; t -test, $t = 2.14$, $df = 19$, $p < 0.05$).

Proportion femelles	Estimation du degré de parenté \pm SE			
	r_{w-w}	r_{g-w}	r_{m-w}	r_{m-m}
> 0.80	0.27 ± 0.13 (12)	0.20 ± 0.12 (12)	-	-
< 0.20	0.62 ± 0.08 (19)	0.56 ± 0.11 (9)	0.43 ± 0.11 (19)	0.39 ± 0.08 (19)
Population	0.54 ± 0.06 (39)	0.44 ± 0.07 (27)	0.42 ± 0.09 (24)	0.35 ± 0.07 (24)

Tableau 2. Degrés de parenté (valeurs de régression) dans les colonies produisant des femelles (prop. de femelles > 0.80), dans les colonies produisant des mâles (prop. femelles < 0.20), et dans la population. L'apparentement entre ouvrières (r_{w-w}), entre ouvrières et femelles sexuées (r_{g-w}), entre ouvrières et mâles (r_{m-w}), et entre mâles (r_{m-m}) est indiqué.

Table 2. Regression relatedness estimates in female-producing colonies (prop. females > 0.80), in male-producing colonies (prop. females < 0.20), and at the population level. Relatedness between workers (r_{w-w}), workers and gynes (r_{g-w}), workers and males (r_{m-w}), and between males (r_{m-m}) is indicated.

L'estimation des asymétries de parenté des ouvrières à l'égard des femelles sexuées et des mâles (r_{f-w}/r_{m-w}) est de 2.6:1 dans les colonies à mâles. L'estimation des asymétries de parenté au sein des colonies à femelles est malheureusement impossible, car presque aucun mâle n'a été trouvé dans ce type de colonies. Nous avons alors adopté une méthode moins directe, quoique tout aussi efficace, permettant de tester l'existence d'une différence dans les asymétries de parenté entre les deux types de

colonies. Nous avons reporté le degré de parenté des ouvrières à l'égard des mâles (r_{m-w}) et des femelles sexuées (r_{f-w}) en fonction de l'investissement relatif dans le sexe femelle, pour l'ensemble des colonies de la population étudiée (figure 3). Comme on pouvait s'y attendre (cf. tableau 2), la parenté entre ouvrières et femelles sexuées décroît avec l'augmentation de l'investissement énergétique dans le sexe femelle. Toutefois, le degré de parenté des ouvrières à l'égard des mâles décroît également. Cette chute de r_{m-w} en fonction de l'investissement énergétique semble plus prononcée que pour r_{f-w} .

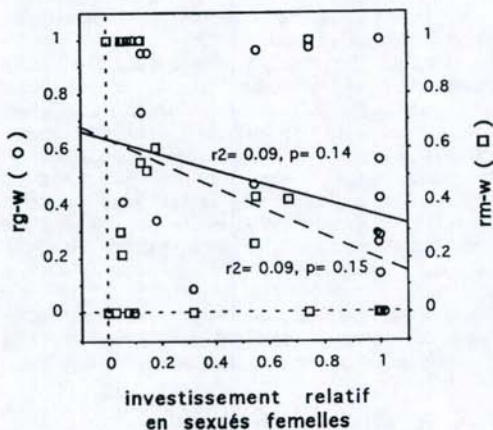


Figure 3. Coefficients de parenté (valeurs de régression) entre ouvrières et femelles sexuées (r_{g-w}), et entre ouvrières et mâles (r_{m-w}), en fonction de la proportion d'énergie investie dans le sexe femelle.

Figure 3. Colony-level regression relatedness between workers and gynes (r_{g-w}), and between workers and males (r_{m-w}), as a function of the proportional investment into gynes.

Bien que ces tendances ne soient pas statistiquement significatives, elles suggèrent fortement que les asymétries de parenté pourraient en effet être plus importantes dans les colonies à femelles que dans les colonies à mâles.

DISCUSSION

Les colonies de la fourmi *Pheidole pallidula* ont été considérées jusqu'à ce jour comme monogynes. Les résultats de nos analyses génétiques montrent, au contraire, que le polygynie est un phénomène fréquent chez cette espèce. Le degré de parenté moyen entre ouvrières r_{w-w} proche de 0.5, et l'existence d'une relation significative entre r_{w-w} et r_{m-w} indiquent: 1) une polygynie fonctionnelle dans un grand nombre de colonies, et 2) un nombre effectif de reines par colonie relativement faible. Nos résultats montrent également que la sex-ratio chez *P. pallidula* est fortement influencée par la disponibilité des ressources alimentaires. L'hypothèse de la disponibilité en ressources (RLH) soutient qu'à l'accroissement des ressources alimentaires correspond une augmentation de la productivité totale des colonies en sexués et un investissement biaisé en faveur du sexe femelle (Nonacs, 1986; Rosenheim et al., 1996). L'existence d'une corrélation positive significative entre l'investissement en femelles et la productivité totale des colonies observée dans ce travail supporte cette hypothèse. Cependant, la RLH prédit également que lorsque les ressources sont abondantes, les colonies doivent élever une certaine proportion de mâles. Cette hypothèse ne permet donc pas d'expliquer l'absence de mâles dans près de 25% des colonies échantillonnées.

Selon l'hypothèse des asymétries de parenté (RAH), la spécialisation sexuelle résulte de différences dans la structure génétique des colonies. Nos analyses génétiques montrent que les reines ne s'accouplent qu'une seule fois, et que la polygynie est la

variable sociale la plus importante chez *P. pallidula*. Par conséquent, le nombre de reines par colonie et le degré de parenté entre ces reines sont les deux causes principales des variations dans les asymétries de parenté chez cette espèce. Dans la mesure où l'augmentation de la polygynie (lorsque les reines sont apparentées) réduit les asymétries génétiques au sein des colonies, la polygynie est théoriquement associée à une sex-ratio biaisée en faveur du sexe mâle. Inversement, les asymétries de parenté étant maximales dans les colonies monogynes (3:1) (Trivers et Hare, 1976), ces dernières devraient favoriser le sexe femelle. Cependant, lorsque les colonies possèdent plusieurs reines non-apparentées le degré de parenté entre ouvrières est faible mais les asymétries de parenté sont élevées, et atteignent un rapport de 3:1 (Boomsma, 1993). Dans ces colonies, les femelles ont alors une plus grande valeur reproductive que les mâles pour les ouvrières. Par conséquent, lorsqu'il existe des variations entre colonies polygynes dans le degré de parenté entre les reines, comme cela pourrait être le cas dans la population étudiée, la RAH prédit que les colonies au sein desquelles la parenté entre ouvrières est faible sont caractérisées par de fortes asymétries génétiques et par une sex-ratio biaisée en faveur du sexe femelle; alors que les colonies présentant une parenté plus élevée entre ouvrières ont des asymétries de parenté plus faibles et élèveraient préférentiellement des mâles (Boomsma, 1993). Bien que les résultats présentés à la figure 3 ne prouvent pas que les variations dans les asymétries de parenté sont responsables de la spécialisation sexuelle des colonies de *P. pallidula* (les droites de régression ne sont pas significatives, et les pentes des droites sont relativement similaires), ils semblent néanmoins en accord avec les prédictions de cette hypothèse. La confirmation définitive du rôle des asymétries de parenté dans la bimodalité de la sex-ratio chez cette espèce nécessite toutefois des analyses génétiques plus précises.

RÉFÉRENCES

- Aron S., Passera L., Keller L., 1995. Conflits reines-ouvrières et variations de la sex-ratio chez *Pheidole pallidula*. *Actes Colloques Insectes Soc.* 10: 31-38
- Backus V.L. and Herbers J.M., 1992. Sexual allocation in forest ants : food limitation does not explain observed patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30: 425-429
- Bonpart H., 1964. Recherches préliminaires sur la biologie de *Pheidole pallidula* (Hym. Formicoidea, Myrmicidae). Thèse 3e cycle, Toulouse, 155 pp
- Boomsma J.J., 1991. Adaptive colony sex ratios in primitively eusocial bees. *TREE* 6: 92-95
- Boomsma J.J., 1993. Sex ratio variation in polygynous ants. In: Queen Number and Sociality in Insects (L. Keller ed.), pp. 86-109. Oxford University Press
- Boomsma J.J. and Grafen A., 1990. Intraspecific variation in ant sex ratios and the Trivers-Hare hypothesis. *Evolution* 44: 1026-1034
- Boomsma J.J. and Grafen A., 1991. Colony-level sex ratio selection in the eusocial Hymenoptera. *J. evol. Biol.* 3: 383-407
- Boomsma J.J., Keller L. and Nielsen M.G., 1995. A comparative analysis of sex ratio investment parameters in ants. *Funct. Ecol.* 9: 743-753
- Boomsma J.J. and Ratnieks F.L.W., 1996. Paternity in eusocial Hymenoptera. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 351: 947-975
- Deslippe R.J. and Savolainen R., 1995. Sex investment in a social insect: The proximate role of food. *Ecology* 76: 375-382
- Evans J.D., 1995. Relatedness threshold for the production of female sexuals in colonies of a polygynous ant, *Myrmica tahoensis*, as revealed by microsatellite DNA analysis. *Proc. Nat. Acad. Sc. (USA)* 92: 6514-6517
- Keller L., Aron S. and Passera L., 1996. Inter-nest sex-ratio variation and male brood survival in the ant *Pheidole pallidula*. *Behav. Ecol.* 7: 292-298
- Li C.C. and Horwitz D.G., 1953. Some methods of estimating the inbreeding coefficient. *J. Human. Genet.* 5: 107-117

- Mueller U.G., 1991. Haplodiploidy and the evolution of facultative sex ratios in a primitively eusocial bee. *Science* **254**: 442-444
- Nonacs P., 1986. Ant reproductive strategies and sex allocation theory. *Q. Rev. Biol.* **61**: 1-21
- Pamilo P., 1985. Effect of inbreeding on genetic relatedness. *Hereditas* **103**: 195-200
- Pamilo P., 1993. Polyandry and allele frequency differences between the sexes in the ant *Formica aquilonia*. *Heredity* **70**: 472-480
- Passera L., 1980. La ponte d'oeufs préorientés chez la fourmi *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Soc.* **27**: 79-95
- Queller D.C. and Goodnight K.F., 1989. Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* **43**: 258-275
- Rosenheim J.A., Nonacs P. and Mangel M., 1996. Sex ratios and multifaceted parental investment. *Am. Nat.* **148**: 501-535
- Ross K.G., 1993. The breeding system of the fire ant *Solenopsis invicta* effects on colony genetic structure. *Am. Nat.* **141**: 554-576
- Seppa P., 1994. Sociogenetic organization of the ants *Myrmica ruginodis* and *Myrmica lobicornis*: number, relatedness and longevity of reproducing individuals. *J. Evol. Biol.* **7**: 71-95
- Sundström L., 1994. Sex ratio bias, relatedness asymmetry and queen mating frequency in ants. *Nature* **367**: 266-268
- Sundström L., Chapuisat M. and Keller L., 1996. Conditional manipulation of sex ratios by ant workers: A test of kin selection theory. *Science* **274**: 993-995
- Trivers R. L. and Hare H., 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* **191**: 249-263
- Wright S., 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugenics* **15**: 323-354