

CONFLITS REINES - OUVRIÈRES ET VARIATIONS DE LA SEX - RATIO CHEZ *PHEIDOLE PALLIDULA* *

ARON S.¹, PASSERA L.¹, KELLER L.²

¹ Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale, Université Paul-Sabatier
31062 Toulouse Cédex, France

² Institut de Zoologie et d'Ecologie Animale, Université de Lausanne, 1015 Lausanne
et Zoologisches Institut, Bern Universität, 3032 Hinterkappelen, Suisse

Résumé: La comparaison de la sex-ratio primaire (définie comme la proportion d'oeufs haploïdes pondus par les reines) et de la sex-ratio secondaire (correspondant à la proportion de mâles atteignant effectivement le stade adulte) est étudiée chez la fourmi *Pheidole pallidula*. Nos résultats indiquent que la majorité des colonies se spécialisent dans la production quasi-exclusive de sexués appartenant à l'un ou l'autre sexe. Cette spécialisation sexuelle des colonies conduit à une sex-ratio secondaire très fortement bimodale: plus de 90% des colonies ont une sex-ratio biaisée à plus de 80% en faveur d'un sexe. La sex-ratio primaire ne semble pas impliquée dans cette distribution des sexes. En effet, les reines des deux types de colonies produisent 35% d'oeufs haploïdes à la sortie d'hibernation; cette proportion chute à 10% le reste de l'année. Bien que des oeufs haploïdes soient pondus pendant toute l'année par les reines, aucun mâle n'est élevé en dehors de la saison de reproduction. L'intégralité du couvain mâle est donc sélectivement éliminé par les ouvrières pendant la majeure partie du cycle annuel. Le calcul de l'investissement énergétique relatif dans les deux sexes indique qu'il est fortement biaisé en faveur du sexe femelle à l'échelle de la population. La sex-ratio secondaire chez *Pheidole pallidula* apparaît donc sous le contrôle déterminant des ouvrières, lesquelles éliminent le couvain mâle dans la moitié des colonies, peut-être en fonction du degré des asymétries de parenté ouvrières-sexués au sein de chacune d'entre elles.

Mots-clés: sex-ratio, haplodiploïdie, investissement énergétique, Formicidae, *Pheidole*

Abstract: Queen-worker conflict and inter-nest sex-ratio variation in the ant *Pheidole pallidula*

We compared the primary sex-ratio (defined here as the proportion of haploid eggs laid by queens) and the secondary sex-ratio (the proportion of males reared among reproductives) in the ant *Pheidole pallidula*. Most colonies have a strongly biased secondary sex-ratio, with more than 90% of the colonies showing a secondary sex-ratio biased at 80% in one sex. There is no evidence of a bimodal distribution of the primary sex-ratio. All queens lay about 35% haploid eggs in early spring; this proportion decreases to about 10% the rest of the year. Although haploid eggs are laid all the year long by the queens, no male is reared outside the period of sexual production. All male brood is therefore selectively eliminated by the workers from July. Moreover, the population sex-ratio investment is female-biased. Overall, workers exert a strong influence over the control of the secondary sex-ratio in *Pheidole pallidula*, by selectively eliminating male brood in about half the colonies, perhaps those with high relatedness asymmetry.

Key words: sex-ratio, haplodiploidy, sex allocation, Formicidae, *Pheidole*

* Cette communication est issue d'un article original de Keller et al. (sous presse)

INTRODUCTION

Les conflits d'intérêts opposant reines et ouvrières quant à l'énergie à investir dans l'élevage des sexués mâles et femelles chez les hyménoptères sociaux constituent de remarquables modèles d'études permettant de mettre à l'épreuve la théorie de la sex-ratio (Fisher, 1930), la théorie du succès reproductif (*inclusive fitness theory*, Hamilton, 1964) et la théorie des conflits parents-descendants (Trivers, 1974). Ces conflits d'intérêts ont principalement pour origine le système de détermination du sexe par haplodiploïdie caractéristique des hyménoptères. Un tel système de détermination sexuelle entraîne des asymétries de parenté entre les membres d'une même colonie, induisant des intérêts génétiques différents selon les individus (Trivers et Hare, 1976; Nonacs, 1986). Dans la mesure où leur degré de parenté est identique avec leurs filles et leurs fils (coefficient de parenté $r = 1/2$), le succès reproductif des reines est optimisé par un investissement énergétique équivalent dans les deux sexes de la descendance. A l'inverse, les ouvrières filles étant en moyenne beaucoup plus proches génétiquement de leurs soeurs ($r = 1/4 + 1/2n$; n = nombre d'accouplements de la mère) que de leurs frères ($r = 1/4$), leur intérêt génétique est maximisé lorsque l'investissement énergétique est biaisé en faveur du sexe femelle. Par conséquent, on doit s'attendre à ce que l'investissement relatif dans les deux sexes de la descendance soit équilibré lorsqu'il est sous le contrôle des reines, ou biaisé en faveur du sexe femelle lorsqu'il est sous celui des ouvrières. Ce biais se traduirait alors par un investissement 3 fois supérieur en faveur du sexe femelle dans les colonies possédant une seule reine reproductrice (monogynie) dont l'accouplement est unique (monoandrie : $n = 1$). Plusieurs travaux ont montré qu'en situation de monogynie l'investissement énergétique est biaisé en faveur du sexe femelle à l'échelle de la population, confortant l'hypothèse d'un contrôle ouvrière sur la sex-ratio (Trivers et Hare, 1976; Nonacs, 1986; Boomsma, 1989; Mueller, 1991, 1994).

Ces prédictions théoriques s'adressent évidemment à de grandes populations et on peut donc s'attendre à ce que, à l'échelle des colonies, l'énergie relative investie dans les deux sexes de la descendance suive une distribution de type unimodale, variant autour d'une moyenne calculée sur la population (Bourke et Chan, 1994; Hasegawa, 1994). Plusieurs travaux ont cependant montré que la sex-ratio des colonies est souvent bimodale : certaines colonies sont spécialisées dans l'élevage quasi exclusif de mâles, les autres dans celui de femelles reproductrices (Pamilo et Rosengren, 1983; Nonacs, 1986; Aron et al., 1995).

Plusieurs hypothèses ont été proposées pour rendre compte de la variation inter-coloniale de la sex-ratio chez les hyménoptères eusociaux (revues dans Nonacs, 1986; Crozier et Pamilo, 1992; Boomsma, 1993). Elles tiennent compte : 1) de variations dans la qualité et/ou la quantité des ressources disponibles, et de la taille des colonies (Nonacs, 1986); 2) de la compétition sexuelle (Hamilton, 1967; Frank, 1987); 3) de différences intercoloniales dans les asymétries de parentés, variations dues à divers facteurs tels le nombre d'accouplements des reines (Boomsma et Grafen, 1990; Sundström, 1994), le nombre de reines dans les sociétés (Nonacs, 1986, Boomsma, 1993), le degré de stérilité des ouvrières (Boomsma et Grafen, 1990), et l'origine de la reine (Boomsma, 1991; Mueller, 1991).

Selon cette dernière hypothèse, les ouvrières évalueraient leur apparentement au couvain mâle et au couvain femelle, et ajusteraient la sex-ratio selon leur propre intérêt génétique (Boomsma et Grafen, 1990) :

- . en élevant principalement des femelles dans les colonies au sein desquelles les asymétries de parenté (ouvrières-soeurs vs ouvrières-frères) sont supérieures à l'asymétrie de parenté moyenne à l'échelle de la population;
- . en élevant préférentiellement des mâles dans les colonies au sein desquelles les asymétries de parenté sont inférieures à l'asymétrie de parenté moyenne à l'échelle de la population.

Bien que l'hypothèse des asymétries relatives ait reçu un premier soutien expérimental chez quelques espèces d'hyménoptères eusociaux (Mueller, 1991; Queller et al., 1993; Sundström, 1994), elle soulève encore un grand nombre de questions quant à ses mécanismes proximaux. Par exemple, cette hypothèse postule implicitement que les ouvrières sont à même de discriminer le sexe du couvain, et d'élever - ou d'éliminer - sélectivement le sexe mâle en fonction de leur propre intérêt génétique.

Une des voies les plus précises permettant d'évaluer la contribution respective des reines et des ouvrières dans le contrôle de la sex-ratio au sein des sociétés repose sur la comparaison entre la sex-ratio primaire, considérée ici comme la proportion d'oeufs haploïdes et diploïdes initialement pondus par les reines, et la sex-ratio secondaire correspondant à la proportion de mâles élevés jusqu'au stade adulte. Une telle comparaison précédemment effectuée chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* a montré que la sex-ratio primaire est significativement plus biaisée en faveur du sexe mâle (haploïde) que la sex-ratio secondaire (Aron et al., 1994). Un résultat similaire a été obtenu chez la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, quoique chez cette espèce, les mâles sont sélectivement et systématiquement éliminés dans certaines colonies (Aron et al., 1995).

Dans ce travail, nous avons comparé la sex-ratio primaire et la sex-ratio secondaire chez *Pheidole pallidula*. Cette espèce présente 4 caractéristiques biologiques intéressantes : 1) les ouvrières sont complètement stériles (Passera, 1978), et tous les oeufs sont donc issus des reines; 2) cette espèce essentiellement monogyne peut se présenter sous forme digyne ou polygyne (8.2% des colonies, $n = 71$; Passera, non publié); 3) les sexués se développent exclusivement à partir des oeufs pondus par les reines immédiatement après la sortie d'hibernation (Passera, 1980). Cette période très brève ne dure que 2 à 3 semaines, et tous les oeufs pondus par la suite donnent naissance à des ouvrières; 4) cette espèce présente une distribution de la sex-ratio secondaire de type bimodale (voir résultats).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sex-ratio primaire

8 colonies ont été récoltées le 22 mars 1993 à proximité du Frau (Tarn-et-Garonne, France). A cette période de l'année, les reines de ces colonies n'ont pas encore repris leur activité de ponte. Chaque société est scindée en 4 sous-unités de taille identique, dont une seule contient la reine. Les 32 sous-unités ainsi constituées sont maintenues à $12 \pm 2^\circ\text{C}$. Le 30 mars (jour 0) les 8 sous-unités contenant chacune une reine sont placées dans des conditions d'élevage standard, à 27°C (voir Passera 1980). Après 4 jours, les oeufs pondus dans chaque sous-unité sont prélevés pour l'analyse de la sex-ratio primaire. Les 8 sous-unités suivantes sont alors placées à 27°C , et reçoivent les reines qui leur correspondent. Cette procédure est répétée 4 fois. Ensuite, 4 des 8 dernières sous-unités ont été maintenues avec leur reine dans les conditions standard de laboratoire pendant 4 mois, et les oeufs prélevés après 70 et 120 jours.

Ce dispositif expérimental a permis d'obtenir des oeufs pondus 4, 8, 12, 16, 70, et 120 jours après la reprise de la ponte suivant l'hibernation. En outre, dans la mesure où toutes les sous-unités sont maintenues à $12 \pm 2^\circ\text{C}$ jusqu'à ce qu'elles reçoivent une reine, cette procédure permet de minimiser un effet saisonnier potentiel sur l'élimination sélective des oeufs par les ouvrières (ceci au moins pour les 4 premiers relevés de la sex-ratio primaire).

9 colonies complémentaires ont été récoltées le 7 juillet 1993. La sex-ratio primaire et la sex-ratio secondaire ont été déterminé pour chacune d'entre elles.

Les oeufs sont sexés ($n = 12$, $2n = 24$, Hauschteck, 1961) selon une technique décrite précédemment (Aron et al., 1994, 1995).

Sex-ratio secondaire

La sex-ratio secondaire numérique a été déterminée pour 49 colonies récoltées en juillet 1993, dans les jours précédant le vol nuptial. Le nombre de mâles et de femelles reproductrices (nymphe et adultes) a été comptabilisé pour chaque colonie.

L'investissement énergétique relatif dans chaque sexe de la descendance est estimé selon l'équation de base :

$$PM = \frac{N_m W_m}{N_m W_m + N_f W_f} \quad (1)$$

où PM est la proportion d'énergie investie dans le sexe mâle, N_m et N_f respectivement le nombre de mâles et de femelles reproductrices, et, W_m et W_f respectivement le poids sec des mâles et des femelles reproductrices (Trivers et Hare, 1976; Nonacs, 1986).

RÉSULTATS

Sex-ratio primaire

Le figure 1a montre l'existence d'une très forte variation temporelle de la sex-ratio primaire ($F_{6,44} = 25,38$, $p < 0,001$, Test F de Scheffé - valeurs transformées en arc-sinus des racines carrées). Alors que la proportion d'oeufs haploïdes pondus par les reines immédiatement à la sortie d'hibernation est supérieure à 35%, elle chute brutalement dans les 2 semaines qui suivent et se stabilise à une valeur proche de 10% pendant le reste de l'année. L'analyse de la sex-ratio primaire d'oeufs prélevés sur le terrain en juillet confirme ce résultat.

Cette dynamique de la sex-ratio primaire s'observe pour chaque reine évaluée individuellement. Lors de chaque relevé (après 4, 8, 12, 16, 70, 120 jours) toutes les reines produisent une proportion identique d'oeufs haploïdes ($p > 0,44$ pour toutes les comparaisons, Test $\chi^2_{(2)}$).

Ce pattern de la sex-ratio primaire correspond étroitement à celui de la période de production des sexués, laquelle n'a lieu que pendant une période très brève et très délimitée dans le temps (figure 1b). Seuls les oeufs pondus pendant les deux premières semaines après la reprise de la ponte, suivant la sortie d'hibernation, donnent des individus sexués. Le couvain pondus en dehors de cette période ne donne jamais d'ailés.

Sex-ratio secondaire

La sex-ratio secondaire présente une distribution de type bimodale, avec un mode de colonies produisant principalement - ou exclusivement - des individus mâles et un autre mode produisant des femelles reproductrices (figure 2). 45 sociétés sur les 49 récoltées (92%) ont une sex-ratio biaisée à plus de 80% en faveur d'un sexe. En outre, 17 colonies (35%) produisent uniquement des femelles reproductrices et 5 colonies (10%) exclusivement des mâles.

Le calcul de l'investissement énergétique relatif dans les deux sexes indique qu'il est fortement biaisé en faveur du sexe femelle. Selon l'équation (1), la proportion d'énergie investie dans le sexe mâle est égale à 0,24, ce qui correspond à un rapport énergétique

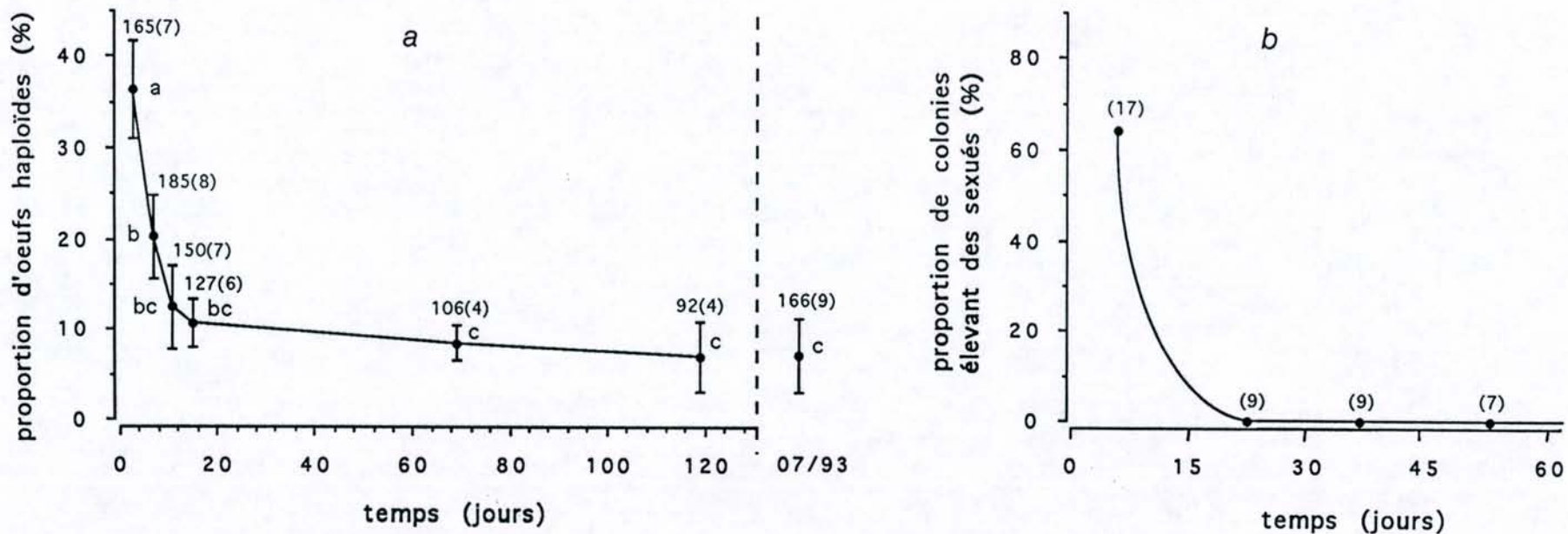


Figure 1: a) Évolution temporelle ($\bar{x} \pm s.e.$) de la sex-ratio primaire (proportion d'oeufs haploïdes) au laboratoire et en milieu naturel. Les relevés sont effectués 4, 8, 12, 16, 70, et 120 jours après la reprise de la ponte suivant la période d'hibernation. Le nombre d'oeufs analysés et le nombre de colonies dont ils sont issus (entre parenthèses) sont indiqués pour chaque relevé. Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes (ANOVA et Test F de Scheffé, $p < 0,05$); b) Proportion de colonies élevant du couvain sexué à partir d'oeufs pondus à différentes périodes (jours) après la sortie d'hibernation. Le jour 0 correspond à la reprise de la ponte. Les relevés ont été effectués pour des colonies élevant des oeufs pondus pendant les 2 premières semaines, et entre la troisième et la quatrième semaine, la quatrième et la sixième semaine, la sixième et la huitième semaine, après la reprise de la ponte. Le nombre de colonies observées est indiqué entre parenthèses (d'après Passera, 1980).

Figure 1: a) Changes over time ($\bar{x} \pm s.e.$) in the primary sex-ratio (proportion of haploid eggs) in laboratory and field colonies. Primary sex-ratio is given 4, 8, 12, 16, 70, et 120 days after queens resumed egg-laying. The number of eggs and the number of colonies from which they were collected (parentheses) are reported for each sample. Treatments with lower case letters differed significantly (ANOVA and Scheffé F-test, $p < 0.05$); b) Proportion of colonies rearing sexual brood from eggs laid at different times (days) after queens resumed egg-laying (day 0). Colonies reared eggs laid during the first 2 weeks, and between the 3-4 weeks, the 4-6 weeks, the 6-8 weeks, after queens resumed egg laying. The number of colonies censused is indicated between brackets (from Passera, 1980).

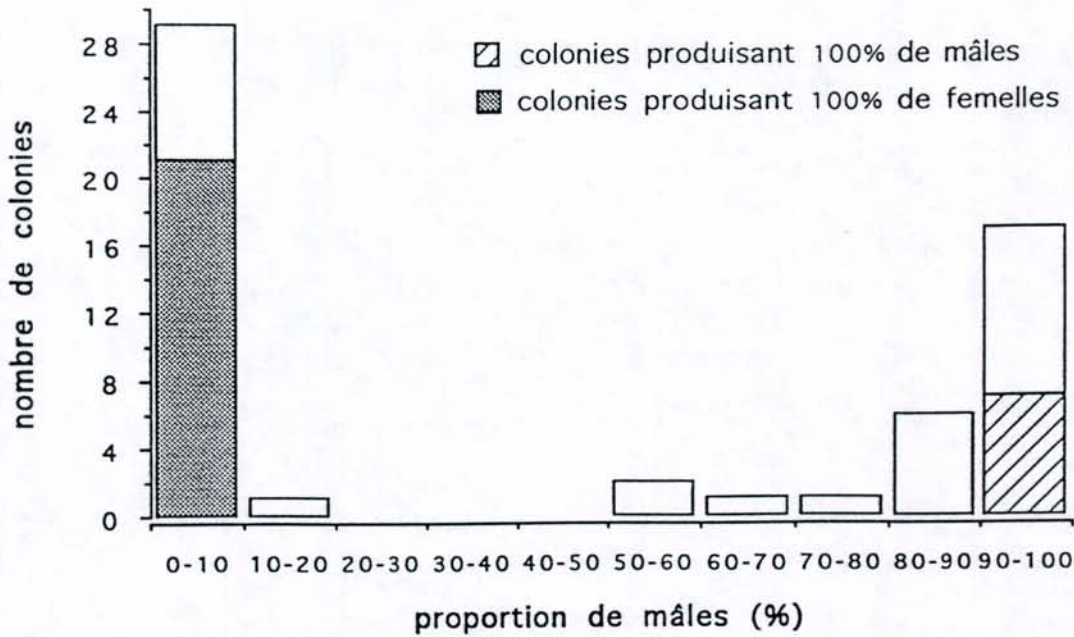


Figure 2 : Distribution de la proportion de mâles (nymphe et adultes) dans les 49 colonies échantillonnées (N= 5329 sexués).

Figure 2 : Distribution of the proportion of males (pupae and adults) in the 49 colonies sampled (N= 5329 sexuals).

femelles : mâles de 3,2 : 1 (n= 49 colonies, N= 5329 sexués). Néanmoins, les mâles ayant un taux métabolique plus élevé que les femelles, ce qui leur donne un "coût de production" supérieur à celui estimé par leur poids sec, il convient de corriger ce résultat en convertissant le rapport des poids secs femelles/mâles (W_f/W_m) par le coût énergétique C, où $C = (W_f/W_m)^{0.7}$ (Boomsma, 1989).

La proportion d'énergie investie dans le sexe mâles PM équivaut alors à:

$$PM = \frac{N_m}{N_f C} \cdot \frac{1}{1 + \frac{N_m}{N_f C}}$$

ce qui se traduit par une sex-ratio secondaire sensiblement moins biaisée en faveur du sexe femelle, avec un investissement proportionnel dans le sexe mâle de 0,36, soit un rapport énergétique femelles : mâles de 1,8 : 1.

DISCUSSION

La comparaison de la sex-ratio primaire et de la sex-ratio secondaire chez *Pheidole pallidula* suggère fortement que les ouvrières exercent un contrôle déterminant sur la sex-ratio numérique et l'investissement énergétique dans les deux sexes de la descendance.

Nos résultats montrent qu'une majorité des colonies se spécialisent dans la production quasi-exclusive de l'un ou l'autre sexe, ce qui conduit à une sex-ratio secondaire fortement bimodale. A l'inverse, il n'apparaît pas de distribution bimodale de la sex-ratio primaire. En effet, les reines des deux types de colonies produisent une

proportion identique d'oeufs haploïdes, de l'ordre de 35% à la sortie d'hibernation, et qui chute ultérieurement pour se stabiliser à une valeur proche de 10% le reste de l'année. En d'autres termes, alors que toutes les colonies contiennent des oeufs haploïdes, un grand nombre d'entre elles n'élèvent aucun mâle. Cette variation inter-coloniale de l'espérance de vie des mâles est manifestement un facteur prépondérant à l'origine de la sex-ratio bimodale des colonies.

Cette variation de l'espérance de vie du sexe mâle entre les colonies n'est pas compatible avec 2 des trois hypothèses proposées pour rendre compte du phénomène de bimodalité. La première hypothèse considère la disponibilité en ressources ("*Resource Level Hypothesis*"), et prédit que les colonies ayant un apport énergétique important (colonies de grand effectif, et/ou environnement riche) orienteraient une plus grande proportion du couvain femelle vers la voie sexuée (Nonacs, 1986; Deslippe et Savolainen, 1995). Cependant, de telles conditions favorables ne limitent en rien l'élevage de mâles. Or, nos résultats montrent que 35% des colonies récoltées produisent exclusivement des femelles reproductrices et aucun mâle; ce qui ne peut être interprété en tenant uniquement compte des conditions de l'environnement. La grande proportion de colonies spécialisées dans l'élevage exclusif de femelles reproductrices n'est pas non plus en accord avec l'hypothèse selon laquelle une compétition sexuelle (même très faible) induirait les colonies à produire des mâles jusqu'à un certain seuil, et ensuite, si les ressources le permettent, uniquement des femelles reproductrices ("*Constant Male Hypothesis*" - Frank, 1987). L'explication la plus probable permettant d'expliquer l'élimination sélective du sexe mâle dans certaines colonies est donc l'existence d'un conflit entre la reine et les ouvrières concernant la sex-ratio des colonies. L'hypothèse des asymétries relatives ("*Relative Relatedness Hypothesis*" - Boomsma et Grafen, 1990) tient compte des variations dans les asymétries de parenté, variations issues de divers paramètres comme le nombre de reines [près de 8,2% des colonies de *P. pallidula* possèdent plus d'une reine (Passera, non publié); cette proportion est sans doute supérieure compte tenu de la difficulté de capturer des reines chez cette espèce] ou encore le nombre d'accouplements de celles-ci. Selon l'hypothèse des asymétries relatives, on devrait s'attendre à ce que l'élimination sélective des mâles s'observe dans les colonies présentant les asymétries de parenté les plus importantes. Des analyses génétiques en cours devraient confirmer - ou infirmer - cette hypothèse pour rendre compte de la bimodalité chez *Pheidole pallidula*.

Un second aspect intéressant est la présence d'oeufs mâles (10%) dans toutes les colonies en juillet, alors que les oeufs pondus à cette saison ne donnent jamais d'individus reproducteurs, mais uniquement des ouvrières. Ces oeufs haploïdes sont donc invariablement éliminés par les ouvrières. Un résultat similaire a été obtenu chez deux autres espèces de fourmis. Chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* la proportion d'oeufs haploïdes pondus par les reines est toujours supérieure à 25% (Aron et al., 1994), alors que chez *Solenopsis invicta* toutes les reines en produisent au minimum 10% (Aron et al., 1995).

Enfin, il apparaît que l'investissement énergétique est fortement biaisé en faveur du sexe femelle à l'échelle de la population.

L'ensemble de ces résultats suggèrent donc que les ouvrières de *Pheidole pallidula* sont à même de distinguer le couvain mâle du couvain femelle, et, fort de cette capacité, d'exercer un contrôle déterminant sur la sex-ratio des colonies. Une telle capacité à distinguer le sexe du couvain est une supposition implicite propre à toutes les hypothèses relatives aux conflits reines-ouvrières chez les hyménoptères eusociaux.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé avec le soutien financier de la Fondation Nationale Scientifique Suisse (n° 31-35584.92, 31-36907.93 et 3100-040828.94 - L.K.), le

Ministère français de l'Environnement (L.P.) et la Société Entomologique de France (S.A.)

RÉFÉRENCES

- Aron, S., L. Passera et L. Keller, 1994. Queen worker conflict over sex ratio : A comparison of the primary and the secondary sex ratios in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. *J. evol. Biol.* 7 : 403-418.
- Aron, S., E. L. Vargo et L. Passera, 1995. Primary and secondary sex ratios in monogyne colonies of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Anim. Behav.* 49 : 749-757.
- Boomsma, J. J., 1989. Sex-investment ratios in ants : has female bias been systematically overestimated? *Am. Nat.* 133 : 517-532.
- 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* (Keller, L., Ed.), Oxford University Press, Oxford, pp. 86-109.
- Boomsma, J.J. et A. Grafen, 1990. Intraspecific variation in ant sex ratios and the Trivers-Hare hypothesis. *Evolution* 44 : 1026-1034.
- Bourke, A. F. G. et G. L. Chan, 1994. Split sex ratios in ants with multiple mating. *TREE* 9 : 120-122.
- Crozier, R. H. et P. Pamilo, 1993. Sex allocation in social insects : problems in prediction and estimation. In : *Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites* (Wrensch, D.L. et M. Ebberts, Eds), Chapman and Hall, New York, pp. 369-383.
- Deslippe, R.J. et R. Savolainen, 1995. Sex investment in a social insect : the proximate role of food. *Ecology* 76 : 375-382.
- Fisher, R. A., 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford, Clarendon.
- Frank, S. A., 1987. Variable sex ratio among colonies of ants. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 20 : 195-201.
- Hamilton, W. D., 1964. The genetical evolution of social behavior. I & II. *J. Theor. Biol.* 7 : 1-52.
- Hasegawa, E., 1994. Sex allocation in the ant *Colobopsis nipponicus* (Wheeler). I. Population sex-ratio. *Evolution* 48 : 1121-1129.
- Hauschteck, E., 1961. Die Chromosomen von fünf Ameisenarten. *Revue Suisse de Zoologie* 68 : 218-223.
- Keller, L., S. Aron et L. Passera. Inter-nest sex ratio variation and male brood survival in the ant *Pheidole pallidula*. *Behav. Ecol., sous presse*.
- Mueller, U. G., 1991. Haplodiploidy and the evolution of facultative sex ratios in a primitively eusocial bee. *Science* 254 : 442-444.
- Mueller, U. G., 1994. DNA fingerprinting analysis of parent-offspring conflict in a bee. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA* 91 : 5143-5147.
- Nonacs, P., 1986. Ant reproductive strategies and sex allocation theory. *Quart. Rev. Biol.* 61 : 1-21.
- Pamilo, P., et R. Rosengren, 1983. Sex ratio strategies in *Formica* ants. *Oikos* 40 : 24-35.
- Passera, L., 1978. Une nouvelle catégorie d'oeufs alimentaires : Les oeufs alimentaires émis par les reines vierges de *Pheidole pallidula* (Nyl.). *Ins. Soc.* 25 : 117-126.
- Passera, L., 1980. La ponte d'oeufs préorientés chez la fourmi *Pheidole pallidula* (Nyl.). *Ins. Soc.* 27 : 79-95.
- Queller, D. C., J. E. Strassmann, C. R. Solis, C. R. Hughes et D. M. Deloach, 1993. A selfish strategy of social insect workers that promotes social cohesion. *Nature* 365 : 639-641.
- Sundström, L., 1994. Sex ratio bias, relatedness asymmetry and queen mating frequency in ants. *Nature* 367 : 266-268.
- Trivers, R. L., 1974. Parent-offspring conflict. *Am. Zool.* 14 : 249-264.
- Trivers, R. L. et H. Hare 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191 : 249-263.