

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux
Section française

VOL.6 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,
LE BRASSUS 19-23 Sept. 1989



(Photo Muséum d'Histoire Naturelle de Paris)

**L'ORGANISATION SOCIALE CHEZ DES TERMITES CHAMPIGNONNISTES
DU GENRE MACROTERMES**

Reinhard Leuthold

Institut de Zoologie, Division de Physiologie Animale,
Université de Berne, Erlachstrasse 9a, 3012 Berne, Suisse

Résumé: Nous avons observé le polyéthisme en fonction des castes et de l'âge dans l'organisation sociale de *M.subhyalinus* et de *M.bellicosus*. Le polyéthisme temporel est similaire chez les deux espèces. Les jeunes ouvriers (<30 j) mangent la nourriture récoltée, construisent et soignent la meule à champignons, mangent les mycotètes et soignent le couvain. Les ouvriers âgés (>30 j) récoltent, maçonnent, mangent la vieille meule et nourrissent les soldats. Il y a une différence dans la répartition des tâches entre les deux castes morphologiques d'ouvriers. Chez *M.subhyalinus* ce sont pour la plupart (env. 90%) les grands ouvriers qui récoltent et construisent le nid. Chez *M.bellicosus* ce sont les deux castes qui récoltent selon un schéma défini, où l'exploration, la construction des galeries et les placages de récolte sont faits par les petits ouvriers et la nourriture est prélevée seulement par les grands ouvriers mais transportée par les deux. Le nid est construit seulement par les petits ouvriers. Le polyéthisme chez *M.bellicosus* est donc mieux défini.

Mots clés: Terme, Isoptera, Macrotermes, polyéthisme, consommation de nourriture

Summary: Caste and age polyethism was observed in social organisation and food processing in two species of the fungus-growing Macrotermes, *M.subhyalinus* and *M.bellicosus*. A similar principle of age polyethism was found in both species: the young workers (<30 d) eat the food which is collected, construct and tend the fungus comb, eat the fungal nodules and nurse the offspring; the old workers (>30 d) are the foragers and earth constructors, eat the old fungus comb and feed the soldiers. The two species differ in the allocation of various tasks to the two polymorphic worker castes. In *M.subhyalinus* foraging and nest construction is mainly (approx. 90%) done by the major workers. In *M.bellicosus* foraging is strictly divided between the two castes, exploration, gallery building and coating the food being assigned to the minor workers; food is broken up only by major workers and is carried by both. The nest is constructed exclusively by the minor workers. Polyethism in *M.bellicosus* is more distinct.

Key words: Termite, Isoptera, Macrotermes, polyethism, food processing

INTRODUCTION

Les Macrotermes sont parmi les termites les plus évolués et font partie du groupe des termites champignonnistes. Leurs nids sont parfois des chef-d'oeuvres d'architecture animale, des témoins d'une organisation sociale éclatante. Pourtant même parmi ces champignonnistes (sous-famille Macrotermitinae) il existe une hiérarchie quant au niveau d'organisation des structures du nid.

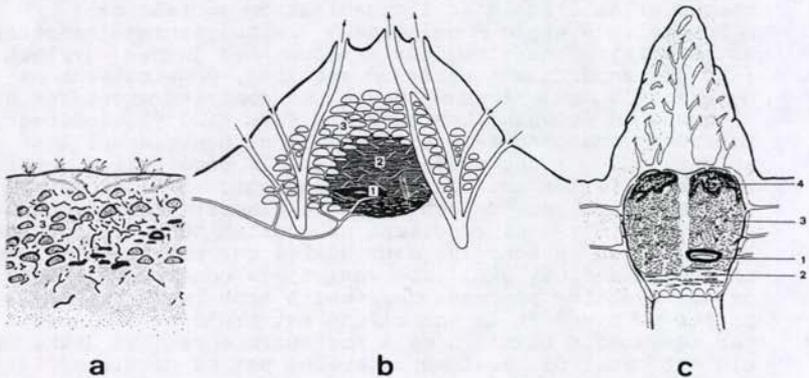


Figure 1: Trois niveaux d'organisation d'architecture dans trois espèces de Macrotermitinae

a: Nid dispersé hypogé (type Ancistrotermes)

b: Nid épigé déterminé, peu concentré (Macrotermes subhyalinus, Kenya, d'après Darlington, 1984)

c: Nid épigé concentré (Macrotermes bellicosus, d'après Collins, 1979)

1: cellule royale
2: habitacle

3: meules à champignons
4: anus de sciure

Ceci est représenté par les trois exemples suivants dans la figure 1: des nids dispersés comme nous les trouvons chez les Microtermes et Ancistrotermes, des nids à architecture définie mais peu concentrés, comme construisent les M.subhyalinus et les nids de forme strictement définie, concentrés, comme ils se présentent chez M.bellicosus

Nous avons choisi les deux dernières espèces comme modèles pour faire une comparaison de l'organisation sociale. D'abord quelques remarques sur la biologie de *Macrotermes*. La colonie de *Macrotermes* est caractérisée par un système de caste élaboré et strictement défini qui comprend le couple royale, des petits et des grands ouvriers et des petits et des grands soldats. Des reproducteurs ailés ne se développent que pendant une certaine saison dans les colonies adultes. Le développement des castes est rigide, nullement flexible et correspond à l'organisation rigide au niveau du comportement et de l'architecture qui présente un vif contraste avec la flexibilité de la détermination des castes et des structures dans un nid peu défini chez les termites primitifs. Chez *Macrotermes* les grands ouvriers sont des males, les petits ouvriers ainsi que tous les soldats sont des femelles (détermination sexuelle). La détermination vers la lignée reproductrice ou la lignée neutre se décide dès le premier stade larvaire (L1) et celle entre les petits ouvriers et les soldats parmi les neutres femelles se décide strictement au stade larvaire L3.

Les deux espèces de *Macrotermes* comparées ici occupent des biotopes légèrement différents. *M. subhyalinus* (nous incluons sous ce nom l'espèce très près *M. michaelsoni* qui fait parti du meme type quant aux aspects discutés dans cet exposé. L'identification de ces deux espèces n'a pas encore été résolue d'une façon satisfaisante) habite les savannes arides de l'Afrique orientale. Il est fourrageur de litière herbacée. Les colonies de cette espèce occupent des territoires dans un rayon d'environ 50 m, parcouru par un réseau de galeries souterraines (Darlington, 1982). La nuit, ce réseau s'ouvre en surface par des trous par où les termites sortent pour récolter à l'air libre.

Les *M. bellicosus* observés en Côte d'Ivoire ont des territoires dans des savannes arbustives, des forêts de savanne et des plantations (Lepage, 1984). La stratégie de récolte consiste en un réseau de tunnels souterrains avec des trous d'inspection à la surface. La nourriture constituée de bois mort, feuilles mortes et litière est localisée par contact direct avec les galeries (Lys et Leuthold [a] en préparation). Avant d'être fractionnée et emportée par les termites la nourriture est complètement couverte par une enveloppe de terre. Toute activité se passe en dessous de la surface.

Ces deux types de *Macrotermes* sont les plus importants décomposeurs de la matière organique dans les territoires qu'ils occupent. La nourriture est apportée à l'intérieur du nid par un immense réseau de transport, 6'000 m de galeries dans le cas de *M. subhyalinus* (Darlington, 1982) et 7'000 m dans le cas de *M. bellicosus* (Lys et Leuthold [a] en préparation). Chez *M. subhyalinus* on a mesuré une densité de termitières de 4 par hectare (à Bissel au Kenya) (Collins, 1982; Lepage, 1981); chez *M. bellicosus* on a trouvé 33 termitières par hectare dans des

plantations de cocotiers en Côte d'Ivoire (Gerber, 1986). La consommation annuelle d'herbe sèche par hectare chez *M. subhyalinus* est de 1'500 kg (Lepage, 1979) et chez *M. bellicosus* de 4'800 kg de matériel mort (poids sec) produit par les cocotiers (Gerber, 1986).

Ce résumé de notre expérience sur le polyéthisme chez les deux espèces intègre aussi quelques nouveautés préliminaires non encore publiées.

DONNÉES FONDAMENTALES DU POLYÉTHISME CHEZ MACROTÈRMES SUBHYALINUS

Pour étudier le polyéthisme nous avons d'abord suivi le trajet de la nourriture à travers la colonie tout en nous posant la question "qui fait quoi?" (récolte des particules de foin, distribution de la nourriture parmi les castes indépendantes, culture de la meule à champignons, élimination des déchets). Nous avons obtenu nos premières informations par l'observation directe de jeunes nids d'élevage en laboratoire. Les données ont été vérifiées plus tard dans de grandes colonies sur le terrain par des analyses spécifiques à l'intérieur ainsi qu'à l'extérieur de la termitière. Des nids artificiels transparents (en verre acrylique, 17 x 27 cm) ont été utilisés pour les observations directes. De jeunes ouvriers récemment mués ont été marqués avec des taches de peinture tous les 5 jours afin d'obtenir des populations d'individus d'âge connu. Dans cette espèce nous n'avons examiné que les grands ouvriers parce qu'ils effectuent qualitativement tous les éléments de comportement déterminés par nos observations.

Nous avons pu déterminer que la **durée de vie** moyenne du stade ouvrier est de 56 jours, la durée maximale étant d'environ 90 jours (Badertscher et al., 1983). Les jeunes ouvriers ne sortent pas du nid avant le 20ème jour et c'est la population âgée de plus de 30 jours qui remplit à 97% les tâches extérieures. Il paraît donc justifié de classer les ouvriers en **deux groupes polyéthiques principaux** que nous appelons les jeunes et les âgés, le point de séparation étant 30 jours d'âge. Les **fourrageurs** sont donc les ouvriers âgés. Ils ramassent les particules de nourriture et les apportent au nid, n'en mangeant rien ou très peu. La nourriture brute est mangée à l'intérieur du nid par les jeunes et passe rapidement par l'intestin sans être détectablement digérée. **Ces ouvriers sont les constructeurs de la meule à champignons** au moyen de leurs fèces que nous appelons "fèces primaires", des boulettes aussi connues sous le nom de "mylosphères" (Grassé, 1978). Deux jours après la construction de la meule des nodules blancs, aussi nommés "mycotêtes", commencent à pousser sur ce substrat (Badertscher, 1983). Ces nodules, qui mesurent jusqu'à 1,5 mm de diamètre, représentent une source de protéine contenant de l'azote d'une concentration de 10 à

15 fois plus forte que celle de la nourriture brute.

Les jeunes ouvriers mangent ces nodules. Les mêmes individus sont aussi les nourrices du couvain. La nourriture donnée aux larves est liquide, probablement de la salive (Noirot, 1952) mélangée à l'amas régurgité qui consiste surtout en éléments des nodules. Nous avons donc trouvé que les glandes labiales (salivaires) ont une morphologie et une physiologie qui varient en fonction de l'âge des ouvriers. Les mensurations du volume des glandes (intégration de tous les acini) et de l'activité physiologique représentée par la phosphatase acide montrent un maximum chez les ouvriers jeunes, c'est-à-dire pendant leur fonction de nourrice (Steiner, 1984) (Fig. 2).

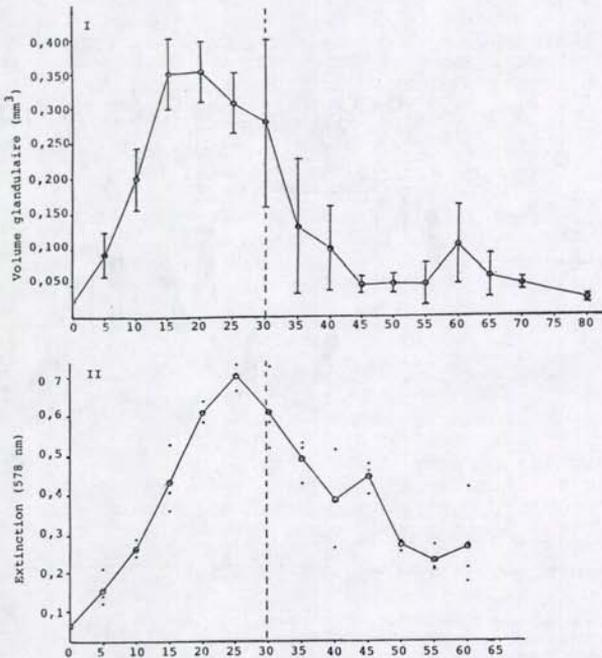


Figure 2: I: Volume de la glande labiale de grands ouvriers (*M. subhyalinus*) de différents âges

II: Phosphatase acide de glandes labiales de grands ouvriers (*M. subhyalinus*) de différents âges (mensurations relatives)

(après H. Steiner, 1984, modifié)

Ceci indique que la glande labiale joue un rôle dans la nutrition larvaire, bien qu'une preuve directe ne soit pas encore donnée (Billen et al., 1989). La **nourriture des ouvriers âgés est la vieille meule à champignon** qui est mangée environ 35 jours après sa construction. Après ce temps le champignon a enlevé de l'azote, a changé le complexe cellulose-lignine de brun en jaune et l'a rendu plus soluble dans des solutions acidifères (résultats non publiés). Les mêmes ouvriers **nourrissent les soldats** avec des morceaux de la vieille meule. Les fèces des ouvriers âgés sont les vraies **fèces définitives**, sales et de mauvaise odeur, déposées loin du nid. Ce même groupe d'âge a aussi été observé en train de **manger des cadavres**, ce qui pourrait représenter un complément d'azote par recyclage (voir Fig. 3).

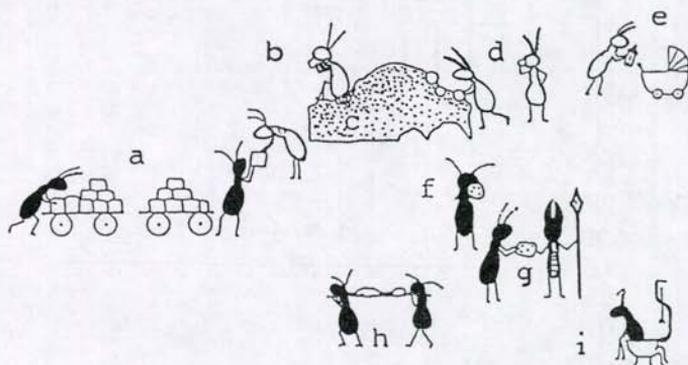


Figure 3: Résumé du polyéthisme lié à l'âge

En blanc: ouvriers jeunes de moins de 30 jours. En noir: ouvriers âgés de plus de 30 jours.

- a: Récolte de nourriture
- b: Consommation de nourriture brute
- c: Rejet de fèces primaires après un court séjour dans le tube digestif et construction des meules à champignons
- d: Consommation des nodules de champignons riches en protéines
- e: Alimentation des larves
- f: Consommation des meules à champignons usées
- g: Alimentation des soldats avec des fragments de meule à champignon
- h: Consommation de cadavres
- i: Production de fèces définitives

On peut donc distinguer deux lignées principales, l'une qui s'occupe de la production de biomasse (jeunes ouvriers), et l'autre qui utilise les ressources énergétiques pour des activités diverses (ouvriers âgés). Les observations et analyses faites au laboratoire ont été confirmées par l'examen de termites collectés dans la nature mais en des endroits bien définis: lieux de récolte, chambres à meules, région du couvain, cellule royale, chantiers de construction spontanée. Les captures à l'intérieur du nid sont réalisées par des boîtes-pièges, mises en place après ouverture du nid mais dont la fermeture est déclanchée de l'extérieur après que les termites ont réparé le nid (Gerber et al., 1988). On peut alors analyser le contenu intestinal et le volume des glandes labiales des ouvriers travaillant dans ces différents endroits. On retrouve les deux groupes observés dans les élevages: dans l'un, les glandes sont bien développées et le tube digestif contient l'aliment brut et des conidies (ouvriers jeunes); dans l'autre, les glandes sont plus petites et le tube digestif contient des débris de meule, de la terre, des grains de quartz (ouvriers âgés). Les ouvriers récoltés à l'extérieur correspondaient à ce dernier type, tandis que les ouvriers caractérisés comme jeunes provenaient surtout de l'intérieur du nid. Cette répartition est en tout point conforme à notre schéma général (Fig. 3). Dans le traitement collectif de la nourriture, la fonction du champignon symbiotique est d'une part de faciliter l'action des enzymes cellulotiques (enzymes trouvées surtout dans le tube digestif des ouvriers âgés d'après nos résultats non publiés), d'autre part d'accumuler de l'azote dans les mycotêtes. L'analyse de l'évolution des mycotêtes par une fenêtre d'observation dans une colonie adulte a mis en évidence une production considérable de celles-ci dont le contenu en azote, d'après des calculs, paraît être suffisant pour assurer au moins la moitié de la production de biomasse de termites (Leuthold et al., en préparation).

Une autre fonction des nodules a récemment été clarifiée, à savoir la réinfection de la meule avec le champignon. Bien que la plupart du tissu nodulaire soit digérée par les jeunes ouvriers, des cellules spécialisées pour la reproduction asexuelle, les conidies, résistent à la digestion, se mélangent à l'amas de la nourriture primaire pendant son passage par l'intestin, et sont finalement emballées dans les fèces primaires déposées sur la meule (Leuthold et al., en presse). Elles commencent à germer dès leur séjour dans le rectum. D'autres conidies sont détruites par la digestion dans le milieu intestinal des larves et de la reine, qui eux aussi reçoivent des fragments de nodules comme nourriture (résultats non publiés). Le tout témoigne d'une adaptation symbiotique impressionnante.

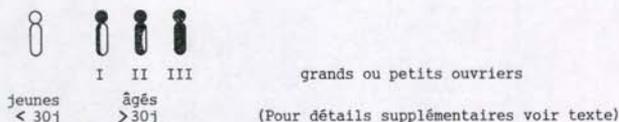
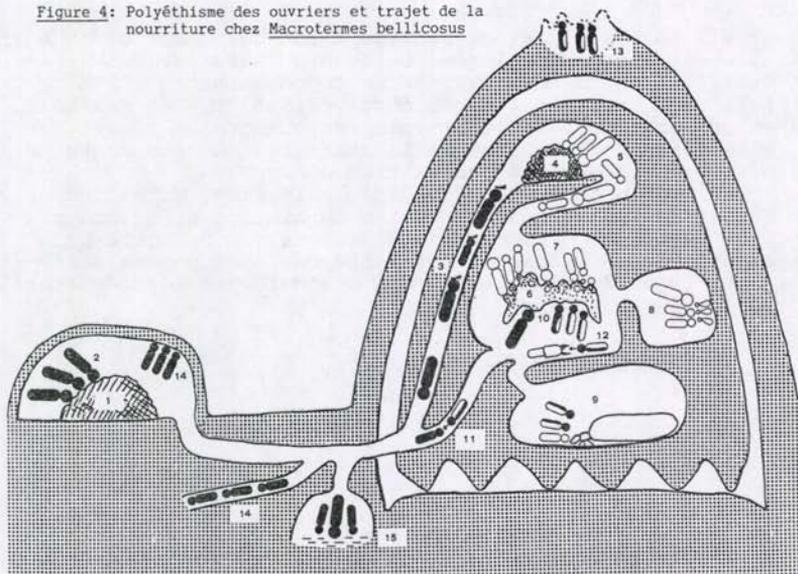
LE POLYÉTHISME PLUS ÉLABORÉ CHEZ MACROTÈRME BELlicosUS

Pour finir passons à quelques nouveaux aperçus du polyéthisme dans l'espèce en Côte d'Ivoire. Avec les mêmes méthodes décrites nous avons caractérisé les ouvriers dans de différents rapports sociaux. Nous avons trouvé que la répartition du travail entre les jeunes et les vieux ouvriers est en principe la même que chez *M. subhyalinus*. D'après les glandes labiales il paraît qu'il existe une organisation encore plus graduée puisque nous avons trouvé la tendance de formations de sous-groupes d'âge (Ensaf, communication personnelle). D'autre part la répartition du travail entre les deux castes d'ouvriers est plus complexe et plus spécifique que chez *M. subhyalinus*. Tandis que dans la dernière les excursions à l'extérieur du nid sont menées à 90% par les grands ouvriers et 10% par les petits, et que les deux groupes exécutent pratiquement les mêmes travaux (Badertscher et al., 1983), nous trouvons chez *M. bellicosus* que pendant la phase d'exploration les sorties sont faites à 93% par les petits ouvriers. Ce sont eux qui creusent et qui construisent. Les grands ouvriers sont spécialisés pour ronger la nourriture, après qu'elle a été découverte (Lys et Leuthold [b], en préparation). Leur participation monte souvent jusqu'à 70%. Ils détachent des morceaux de nourriture solides et les portent au nid. Les petits ouvriers continuent les travaux de construction et aident à apporter des particules transférés par les grands ouvriers. Chez cette espèce ce sont uniquement les petits ouvriers qui travaillent à l'agrandissement de la termitière, tandis que chez *M. subhyalinus* ce sont pour la plupart des grands ouvriers qui remplissent cette tâche.

Un résumé de notre modèle actuel de polyéthisme entre les ouvriers est donné dans la figure 4. Quelques détails sont préliminaires et sont indiqués dans le texte par des points d'interrogation.

La nourriture, riche en cellulose (1), est attaquée et fragmentée par les grands ouvriers âgés (2). Elle est ensuite apportée au nid par les grands et les petits ouvriers âgés (3) et déposée (boules de "sciure") (4). Ici elle est mangée par les jeunes ouvriers grands et petits (5). La nourriture passe par l'intestin, sans être digérée, et est déposée comme fèces primaires sur la meule à champignon (6). Les mêmes ouvriers cultivent le champignon et mangent les nodules (7). Ils remplissent aussi le rôle de nourrices du couvain (8; nous pensons qu'il s'agit ici des deux castes?). L'alimentation de la reine (9) est assurée par les petits ouvriers jeunes et ceux plus âgés de classe I (?). En tout cas la nourriture royale est partiellement constituée d'éléments des nodules. La partie ancienne de la meule est la nourriture principale des ouvriers âgés (classes I-III) des deux castes (10), sauf pour les petits ouvriers les plus âgés (classe III) qui pourraient être nourris par des

Figure 4: Polyéthisme des ouvriers et trajet de la nourriture chez Macrotermes bellicosus



congénères un peu moins âgés (11, ?). Les soldats sont nourris avec des morceaux de la vieille meule par des ouvriers âgés. Il y a quelques raisons de penser qu'il s'agit ici de petits ouvriers de la classe I ou II (12, ?). Les constructeurs de la termitière sont des petits ouvriers âgés (13) (selon quelques indications il s'agit de la classe II, ?).

Les constructeurs des galeries et des placages autour de la nourriture sont sans aucun doute les petits ouvriers les plus âgés, donc de la classe III (14). Enfin, d'après les identifications faites parmi des colonies de laboratoire, les porteurs d'eau paraissent être les ouvriers âgés des deux castes (15, ?).

Malgré le grand nombre de points d'interrogation nous avons montré que *M. bellicosus* a atteint une structure sociale très élevée. Les grands ouvriers sont très spécialisés pour ronger le bois. D'après les prévisions de Oster

et Wilson (1978) le pourcentage d'une caste est diminué si elle est très spécialisée. Cette hypothèse est ici vérifiée car les grands ouvriers ne représentent que 20% du total des ouvriers (Gerber et al., 1988; Lys et Leuthold, en préparation). Une telle sex-ratio anormale (observée aussi dans des colonies de laboratoire) est étonnante du point de vue de la détermination du sexe.

Malgré le degré élevé de spécialisation, *M. bellicosus* tolère la plus grande variation de biotope et de nourriture parmi les deux espèces discutées. Un comportement adaptif des deux castes ouvrières en fonction des différents types de nourriture sera démontré par les résultats des études en cours.

RÉFÉRENCES

- BADERTSCHER S., 1983 - Zur Nahrungsverwertung in der Kolonie der pilzzüchtenden Termiten, *Macrotermes subhyalinus*. Thèse de doctorat, Université de Berne, Suisse.
- BADERTSCHER S., GERBER C. and LEUTHOLD R.H., 1983 - Polyethism in food supply and processing in the termite colonies of *Macrotermes subhyalinus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 12, 115-119.
- BILLEN J., JOYE J. and LEUTHOLD R.H., 1989 - Fine structure of the labial gland in *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Acta Zool.*, 70, 37-45.
- COLLINS N.M., 1979 - The nest of *Macrotermes bellicosus* (Smeathman) from Mokwa, Nigeria. *Insectes Soc.*, 26, 240-246.
- COLLINS N.M., 1982 - The influence of termites and domestic stock on grass and litter dynamics in a Kenyan semi-arid rangeland. Final Research Report ICIPE, pp. 1-82.
- DARLINGTON J.P.E.C., 1982 - The underground passages and storage pits used in foraging by a nest of the termite *Macrotermes michaelsoni* in Kadjiado, Kenya. *J. Zool. London*, 198, 237-247.
- DARLINGTON J.P.E.C., 1984 - Two types of mounds built by the termite *Macrotermes subhyalinus* in Kenya. *Insect. Sci. Appl.*, 5, 481-492.
- GERBER C., 1986 - Bedeutung der Termiten *Macrotermes bellicosus* beim Abbau von totem pflanzlichem Material in Kokosplantagen. Thèse de doctorat, Université de Berne, Suisse.
- GERBER C., BADERTSCHER S. and LEUTHOLD R.H., 1988 - Polyethism in *Macrotermes bellicosus*. *Insectes Soc.* 35, 226-240.
- GRASSÉ P.P., 1978 - Sur la véritable nature et le rôle des meules à champignons construites par les termites *Macrotermitinae* (Isoptera, Termitidae). *C. R. Acad. Sci.*, 287(D), 1223-1226.
- LEPAGE M.G., 1979 - La récolte en strate herbacée de *Macrotermes* aff. *subhyalinus* (Isoptera, *Macrotermitinae*) dans un écosystème semi-aride à Kajiado, Kenya. *C.R. U.I.E.I.S.*, 145-151.

- LEPAGE M.G., 1981 - L'impact des populations récoltantes de *Macrotermes michaelsoni* dans un écosystème semi-aride (Kadjiado, Kenya). *Insectes Soc.*, 28, 297-308.
- LEPAGE M.G., 1984 - Distribution, density and evolution of *Macrotermes bellicosus* nests (Isoptera, Macrotermitinae) in the north-east of Ivory Coast. *J. Animal Ecol.*, 63, 107-117.
- LEUTHOLD R.H., BADERTSCHER S. and IMBODEN H. - The inoculation of newly formed fungus comb with *Termitomyces* in *Macrotermes* colonies (Isoptera, Macrotermitidae). *Insectes Soc.* En presse.
- LEUTHOLD R.H., BADERTSCHER S. and GERBER C. - The nutritional role of the fungus grown by *Macrotermes* colonies. En préparation.
- LYS J.-A. and LEUTHOLD R.H. [a] - Morphology of the gallery system around the nest and development of such a system in an experimental situation in the termite *Macrotermes bellicosus* (Smeathman). En préparation.
- LYS J.-A. and LEUTHOLD R.H. [b] - Task-specific distribution of the two worker castes in extranidal activities in *Macrotermes bellicosus*: Observation of behaviour during food acquisition. En préparation.
- NOIROT C., 1952 - Les soins et l'alimentation des jeunes chez les termites. *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Animale*, 14, 405-414.
- OSTER G.F. and WILSON E.O., 1978 - Caste and Ecology in the Social Insects, p. 352, Princeton University Press, Princeton, USA.
- STEINER H., 1984 - Untersuchungen zur altersabhängigen Veränderung der Speicheldrüsen bei *Macrotermes*. Thèse de licence, Université de Berne, Suisse.