

## COMPORTEMENT CARNIVORE CHEZ LES TERMITES : DU CANNIBALISME A LA PREDATION.

Alain SENNEPIN

*Rathier, 42830 Saint Priest La Prugne (France)*

*E-mail : sennepin@nat.fr*

**Résumé:** La consommation d'animaux par les termites semble relever d'au moins quatre phénomènes distincts: le cannibalisme, la nécrophagie, la compétition et la prédation. Le cannibalisme *sensu lato* intervient très fréquemment dans les colonies d'isoptères. Il permet un supplément azoté régulier au régime alimentaire de ces insectes. Il concerne toutes les castes, comme consommatrices et comme victimes, ainsi que les oeufs, et les arthropodes les plus étroitement associés à la colonie. Certains termites peuvent se nourrir d'animaux morts, principalement de vertébrés. Dans certains cas, ce comportement peut s'exprimer aussi à l'égard de carcasses de congénères et de fourmis notamment. Cette attitude paraît occasionnelle chez certaines espèces, régulière chez d'autres. L'ultime étape d'interactions de nature compétitive entraîne la consommation du compétiteur après un conflit autour d'un site de nidification, d'une source de nourriture ou d'un territoire de fourrage. Ce phénomène semble relativement fréquent, et pourrait parfois prendre des proportions importantes, aux conséquences significatives sur l'écologie des populations d'arthropodes dans de vastes zones. Occasionnellement, certains isoptères tuent et consomment d'autres arthropodes qui ne sont ni leurs associés ni des compétiteurs. Les termites expriment, dans ces cas, un comportement de prédateurs. Peu d'espèces de termites sont actuellement répertoriées comme utilisant la gamme complète des mécanismes comportementaux correspondant à une consommation carnée. Ceci étant, tous les isoptères peuvent exprimer l'un ou l'autre phénomène, ponctuellement ou régulièrement, en fonction de conditions écologiques particulières.

**Mots-clés:** *Isoptera, cannibalisme, nécrophagie, compétition, prédation, arthropodes.*

### **Summary: Carnivory among termites: from cannibalism to predation**

Concerning animal consumption by termites, at least four different phenomena seem to be implicated: cannibalism, necrophagy, competition and predation. *Sensu lato* cannibalism frequently occurs in isopteran colonies. It brings a regular nitrogen supplement to the diet of these insects. Every caste is concerned, as consumer or victim, as well as eggs, and intimately associated arthropods. Some termites can scavenge animal corpses, firstly vertebrates. In other cases, this behaviour seems also occur towards arthropod carcasses, chiefly those of congeners and ants, both in punctual or regular way, according to the concerned termite species. The conclusion of competitive interactions involves consumption of insect competitors after a nesting or foraging site conflict. This phenomenon seems to frequently occur, and sometimes could take dimensions of ecosystemic importance for arthropod fauna in large areas. Occasionally, some isoptera kill and eat other arthropods which are not associates nor competitors. In this case, termites have a predaceous behaviour.

Only a small number of termite species are recorded, at the present time, to cover the whole spectrum of carnivory mechanisms. In any way, every termite species can be

involved in one behavioural phenomenon or the other, punctually or regularly, depending to ecological context.

**Key-words:** *Isoptera, cannibalism, necrophagy, competition, predation, arthropods.*

## INTRODUCTION

Les termites trouvent ordinairement les éléments azotés dont ils ont besoin sans faire appel à une consommation carnée : certains fixent l'azote grâce à des bactéries symbiotiques spécialement dévolues à cette tâche, d'autres se le procurent par un comportement trophique mycophage, coprophage, ou, comme c'est le cas chez plus des deux-tiers des genres de Termitidae, soit plus d'une espèce de termite sur deux, humivore et géophage (Hunt and Nalepa, 1994). Ces derniers consomment régulièrement des fragments de cuticules d'arthropodes divers, qui sont des composants ordinaires du sol, sans que cela implique un comportement carnivore au sens strict (Sleaford and al. 1994). Chez les termites "inférieurs", dont les protozoaires symbiontes peuvent représenter jusqu'au tiers de la masse totale d'un individu, la digestion saisonnière de ces animalcules par le termite représente aussi un apport azoté substantiel (Grassé 1982). Il est également possible que des termites humivores et géophages ingèrent des rotifères, des tardigrades ou des acariens (Coineau, com. pers. 1993), tout comme d'autres termites peuvent le faire avec des microinvertébrés des graminées, du bois, des lichens ou des algues. L'utilisation d'autres sources de nourriture d'origine animale par les termites est ici l'objet d'une courte étude synthétique, où l'accent a été mis délibérément sur les questions les moins étudiées jusqu'à présent. Au moins quatre phénomènes semblent s'exprimer à travers ces comportements trophiques particuliers: le cannibalisme, la nécrophagie, la compétition et la prédation. Les deux premiers sont habituellement compris dans leur sens le plus restrictif, qui concerne uniquement la dévoration de congénères, vivants ou morts. Ils sont ici redéfinis dans une acception plus large. Il en va de même pour la compétition débouchant sur la consommation de l'antagoniste, mentionnée jusqu'alors dans des études concernant uniquement, comme victimes, des termites de colonies ou d'espèces différentes de celle du consommateur. La prédation chez les termites n'a fait l'objet, jusqu'alors, que d'une très brève évocation (Sennepin 1996). Le présent travail tend aussi à mettre en lumière les groupes d'isoptères adoptant volontiers un spectre comportemental large dans leur consommation carnée.

## MATERIEL ET METHODES

Travail de synthèse effectué à partir de la consultation de la littérature scientifique et d'une correspondance avec les auteurs.

## RESULTATS

**1. CANNIBALISME.** Dans l'état actuel de nos connaissances sur le comportement social des isoptères, il est très probable que toutes les espèces de termites pratiquent la consommation plus ou moins régulière de congénères blessés (cannibalisme *sensu stricto*). Ce comportement concerne toutes les castes, tous les stades de développement,

oeufs compris (Grassé 1982, Hunt et Nalepa 1994), suivant le niveau de maturité de la colonie et le contexte écologique. Les mentions du cannibalisme sont véritablement innombrables dans les études sur ces insectes. Aucune d'entre elles n'évoque, toutefois, un fait biologique inévitable et probablement assez fréquent au sein des nids: l'extension de ce phénomène aux arthropodes en association intime avec les constructeurs du nid, tels que des coléoptères termitophiles, par exemple, qui, considérés comme des congénères par les termites, sont traités comme tels, y compris par un cannibalisme occasionnel, particulièrement en période de disette, où les contacts trophallactiques sont plus fréquents, moins maîtrisés, et débouchent sur un plus grand nombre de blessures accidentelles. Le cannibalisme *sensu lato* réunit donc le cannibalisme *sensu stricto*, l'oophagie et la consommation occasionnelle des organismes associés s'étant approprié la signature chimique de la termitière. Le cannibalisme *s. l.* est aussi répandu et régulier que le cannibalisme *s. s.*

**2. NECROPHAGIE.** Au même titre que le cannibalisme, la nécrophagie à l'égard des congénères morts concerne probablement tous les isoptères. Elle est à la fois fréquente et occasionnelle: ordinairement, elle n'a pas de caractère régulier et organisée (Dhanarajan 1978). Ce comportement s'étend parfois à la consommation de cadavres de vertébrés d'une part, à une consommation programmée des corps de congénères ou de fourmis vivant dans le même nid, d'autre part. Concernant la consommation de vertébrés, les faits suivants peuvent être relevés: des *Psammotermes* sp. sont trouvés par Lepage (1974) dans une carcasse de perruche, au Sénégal, des isoptères non identifiés sont reportés dans des cadavres humains frais (Smith 1987), tout comme dans des os et des boîtes crâniennes (Derry 1911), des *Nasutitermes carnarvonensis* sont découverts dans une situation homologue (Wylie and al., 1987), des *Nasutitermes nigriceps* vidangent les carcasses de plusieurs animaux, où ils sont les seuls acteurs, à l'exception de quelques individus fourmis: un boa de trois mètres de long, une tortue, un paresseux aï et un agouti (Thorne and Kimsey 1983). Dans le cadre de la consommation de congénères ou de fourmis, deux espèces d'*Amitermes*, *A. laurensis* et *A. meridianus*, font sécher les corps de leurs congénères dans les zones supérieures du nid, puis les réduisent ensuite en petits morceaux, avec lesquels, selon Mjöberg (1920), ils nourrissent leurs larves (ces cadavres sont découverts dans plusieurs centaines de nids). Si l'interprétation de Mjöberg correspond bien à la réalité, il s'agit là d'une normalisation de la nécrophagie (Grassé 1982). Par ailleurs, *Amitermes laurensis* est très fréquemment associé à de nombreuses fourmis. Certaines d'entre elles sont à la fois très pacifiques, et leur présence coïncide avec une grande vigueur de la colonie de termites. Il s'agit notamment de *Paratrechina braueri*, *Tapinoma minutum* et *Iridomyrmex glaber* (Holt and Greenslade 1979) ainsi que *Brachyponera lutea* (Higashi and Ito 1989). Dans le dernier cas, les auteurs calculent que la colonie de *Amitermes* est plus souvent en pleine santé en présence de la fourmi que lorsque les isoptères sont seuls dans leur nid. Il est possible, par conséquent, que les espèces de fourmis qui viennent d'être citées, apportent un complément en éléments azotés aux constructeurs du nid. Des *Reticulitermes speratus* pratiquent la nécrophagie de leurs congénères après avoir stockés les cadavres de ceux-ci (Iwata and al. 1992). Certains termites proches du genre *Nasutitermes*: *Tumulitermes pastinator* et *Trinervitermes bettonianus* (Dhanarajan 1978), agissent comme les *Amitermes* précédemment cités (Mjöberg 1920). Des *Tumulitermes* sont aussi, parfois, associés à des fourmis avec qui ils entretiennent des relations de grande intimité (cas d'une *Cyrtostigma*, dans Wheeler 1936). Pour leur part, les *Trinervitermes* sont fréquemment associés aux monticules de fourmis (San Jose and al. 1989). Par ailleurs, des *Nasutitermes corniger* consomment les carcasses de fourmis *Monacis bispinosa* présentes dans la même structure (Jaffe and al. 1995). Cette espèce d'isoptère connaissant des variations considérables d'un mois sur l'autre dans son taux de fixation d'azote (Grassé 1982), il est vraisemblable que la nécessité d'un supplément protéique saisonnier significatif l'amène à rechercher les associations avec des fourmis habituées à

rejeter les corps de leurs congénères dans des chambres ou des galeries particulières, que les termites vont ensuite vidanger (Jaffe and al. 1995). Les *Nasutitermes*, dans certaines régions du Venezuela, sont quasi systématiquement en relation avec les nids des fourmis champignonnistes des genres *Atta* et *Acromyrmex* (San José and al. 1989). Certains entretiennent clairement des rapports extrêmement étroits avec les constructrices (Swarz. communications personnelles 1993&1996). Les mêmes associations existent, dans les mêmes zones, avec une fréquence comparable, entre les fourmis champignonnistes et des termites d'un genre très voisin taxonomiquement des *Nasutitermes*, les *Velocitermes*. De plus, ceux-ci ont un taux de fixation de l'azote 20 fois plus faible que celui des *Nasutitermes* (Bentley 1987), ce qui amplifie encore, en ce qui concerne ces derniers, la crédibilité de comportements nécrophages réguliers à l'endroit des carcasses des fourmis auxquelles ils s'associent.

**3. COMPETITION.** Les colonies d'isoptères s'affrontent pour conquérir des zones de fourrageage et des sites de nidification. Au sein d'une même espèce, les sociétés matures tendent à éradiquer les colonies nouvellement fondées et à dévorer les victimes (Thorne and Haverty 1991). Ce phénomène peut être considéré comme quasiment systématique en ce qui concerne la compétition intraspécifique, voire intragénérique (sauf exception). La même situation se reproduit fréquemment entre espèces écologiquement sympatriques et taxonomiquement différentes: des *Kalotermes flavicollis* peuvent être exterminés et dévorés par des *Reticulitermes lucifugus* (Springhetti et Amorelli 1982a, Thorne and Haverty 1991). Levings (com. pers. 1995) constate les mêmes faits concernant des *Nasutitermes corniger* à l'encontre d'autres *Nasutitermes* et de *Termes panamaensis*. Par ailleurs, termites et fourmis entrent presque continuellement en compétition plus ou moins affirmée pour les sites de nidification: ce type d'interaction est très nettement plus fréquent que la prédation des isoptères par les hyménoptères (Sennepin 1996) et les fourmis sont loin d'avoir toujours l'initiative en pareil cas (Wilson and al. 1956, Sennepin 1996). Smythe and Coppel mentionnent une "reciprocal predation" entre le termite *Reticulitermes flavipes* et une fourmi *Lasius* lors des premiers contacts entre les deux sociétés, qui harmoniseront leurs rapports dans un deuxième temps. Il est clair qu'il s'agit ici non pas de prédation croisée, ce qui ne signifie pas grand chose, mais d'un phénomène homologue à ceux précédemment cités. La dominance des termites dans certaines zones entraîne un appauvrissement significatif chez les populations d'arthropodes (le même phénomène existe à une plus grande échelle chez les fourmis). Ainsi, Wilson and al. (1956) et Jayasuriya and Traniello (1985) constatent que les isoptères constituent, dans certains cas, une menace majeure pour une fourmi, *Aneuretus simoni*, et affectent, à des degrés divers, la faune de fourmis terricoles dans son ensemble. Les isoptères dominants sont dans ce cas, des *Nasutitermes* et des *Hospitalitermes*, notamment. Dans un contexte de destruction de la forêt ombrophile, la compétition pour des sites de nidification en constante régression s'exacerbe, et les plus forts expulsent les plus faibles, ou les tuent et les consomment. Les conflits de nature compétitive débouchent donc fréquemment sur la consommation d'un compétiteur par l'autre. D'une façon générale, le niveau de systématisme et de brutalité dans les combats décroît au fur et à mesure que les insectes concernés divergent à la fois sur les plans taxonomiques et bio-écologiques (habitudes trophiques, choix des nids, etc...). En tout état de cause, les *Nasutitermes* (et genres affins), compétiteurs redoutables d'autres termites et de fourmis occupant les mêmes niches écologiques, sont sans aucun doute, du même coup, au premier rang des isoptères adoptant un comportement carnivore consécutif à l'invasion d'une zone de nidification, fourrageage ou autre.

**4. PREDATION.** Des termites peuvent représenter parfois une menace importante pour certains insectes. Ainsi, Glover (1933) considère qu'une espèce de *Termes* provoque

d'importantes déprédations dans les populations de l'homoptère *Laccifer lacca* en Inde. De même, Schmutterer (1969) note la destruction des chrysalides du papillon *Diparopsis wateri* dans les cultures au Soudan, qu'il attribue aux termites. Darlington (com.pers. 1996) note qu'à de nombreuses reprises, des termites ouvriers et soldats, lors de l'essaimage, sont non seulement agressifs à l'égard des intrus, mais peuvent s'emparer de ceux-ci pour les emmener dans les profondeurs du nid, probablement à des fins trophiques pour la colonie. Des publications fournissent des indications à la fois plus détaillées et plus précises. Les faits concernent essentiellement la prédation d'hyménoptères, de coléoptères et de myriapodes.

**Hyménoptères.** Batra (1980) décrit l'intrusion de *Microcerotermes* dans le nid de l'abeille solitaire *Anthophora antiopae*. Une cellule est violée, et les termites consomment à la fois les provisions et le couvain. Bennett (1964) note la destruction de nombreux individus aux stades larvaires ou nymphaux d'une autre abeille solitaire, *Centris derasa* par des *Microcerotermes arboreus* dans le nid du termite. Callan (1977) note que deux autres abeilles du même genre, *C. sponsa* et *C. thoracica* sont très fréquemment associés à ce *Microcerotermes*. Par ailleurs, les *Microcerotermes* sont parfois présents dans des nids de fourmis (Sennepin 1996), ou associés à des fourmis non agressives dans des termitières mortes d'*Amitermes laurensis* (Holt and Greenslade 1979). Martins and al. (1996) considèrent comme probable une prédation lourde des immatures de l'abeille *Ptilothrix plumata*, à la fois par des fourmis *Solenopsis* et par des termites non déterminés, au Brésil. Martins (com.pers.1997) confirme que le nid de l'abeille était totalement investi à la fois par les fourmis et les termites et que le contenu du nid avait disparu. Trager (com.pers.1996) constate des associations fréquentes entre *Solenopsis* termites, dans les fourmilières, en zone néotropicale. Krombein (1991) trouve un ouvrier termite dans le nid d'une guêpe *Eustenogaster eximia*, non molesté par la fondatrice.

Ackonor (1983) trouve de nombreuses colonies de *Microtermes* dans les nids d'une fourmi non agressive, *Cataulacus guineensis*. Certains termites se trouvent en contiguité immédiate avec la chambre du couvain de l'hyménoptère. La signification biologique des faits cités dans les deux derniers exemples sont inconnus à ce jour.

**Coléoptères.** Thorne and Kinsey (1983) montrent que des *Nasutitermes corniger* peuvent être insectivores à l'occasion. Ils sont observés consommant une larve sessile de Cerambycide, après avoir envahi la galerie du xylophage. Des *Kaloterms flavicollis* tuent puis consomment des *Tenebrio molitor* (Springhetti et Amorelli 1982b), nourriture qu'ils semblent particulièrement apprécier selon les auteurs. Kitade (com. pers. 1996) mentionne la dévoration d'une larve de lucane (vivante quand l'attaque s'est produite) par des *Reticulitermes speratus*.

**Myriapodes.** Des *Reticulitermes santonensis* sont observés par Goldberg (1971) en train de tuer puis de consommer un *Lithobius tricuspis*, à l'exosquelette fortement sclérifié et 20 fois plus volumineux que ses agresseurs. Les termites étaient à l'évidence attirés par leur victime. L'auteur indique que les *Reticulitermes* ont agi comme si leur but était de chasser une proie.

## DISCUSSION

Il ressort des faits exposés que toutes les espèces de termites ont des habitudes carnivores plus ou moins régulières, exprimées, pour chacune d'entre elles, par des modalités telles qu'un cannibalisme occasionnel, à l'endroit de congénères, d'oeufs produits par la colonie, et d'insectes termitophiles, une nécrophagie occasionnelle, à l'égard de leurs congénères morts, une consommation fréquente de membres de colonies différentes à l'issue d'un conflit, et, à un degré moindre, dévoration de compétiteurs appartenant à des termites d'espèces différentes, voire des arthropodes terricoles divers, en premier lieu desquels des larves de coléoptères xylophages et des sociétés peu peuplées de fourmis

non agressives. Par ailleurs, les termites humivores et géophages, qui représentent plus de la moitié des espèces répertoriées à ce jour, peuvent effectuer une prédation discrète, mais aux conséquences pédologiques parfois significatives, sur des populations de microarthropodes telluriques et d'autres représentants de la mésofaune. Il est possible que certains isoptères utilisent ce mode trophique à plus grande échelle, en systématisant la nécrophagie, faisant de ce phénomène un élément important du fonctionnement trophique de la société. Des colonies de diverses espèces d'*Amitermes* sont vraisemblablement dans ce cas. Etant donné les tendances, chez de nombreuses espèces appartenant à ce genre, à installer leurs sociétés dans des structures où de nombreuses colonies d'insectes sociaux terrioles cohabitent (Gay 1968), de nouvelles études méritent d'être entreprises pour savoir si cette spécialisation, exprimée vis-à-vis de congénères et qui peut s'étendre à des colonies d'isoptères différents ou d'hyménoptères, peut constituer une ouverture vers un certain parasitisme à caractère prédatif.

Des *Microcerotermes* parasitent fréquemment des hyménoptères, principalement des abeilles. Ce phénomène se produit aussi bien chez l'hyménoptère que dans la structure de la termitière. Dans le second cas, c'est l'hôte qui devient "le parasite du parasite" (Combes 1995). Il est vraisemblable que des termites de ce genre étendent ce comportement à l'encontre de fourmis et de guêpes (sociales ou non). De nouvelles études de terrain sont nécessaires pour préciser la fréquence et l'étendue de ce parasitisme prédatif, aussi bien chez ce Termitinae, que chez d'autres termites susceptibles de parasiter des isoptères d'autres espèces et (à des niveaux de fréquence variable) des fourmis, si ce n'est d'autres groupes d'arthropodes. Ce pourrait être notamment le cas d'un Apicotermite du genre *Adaiphrotermes* (Josens 1972) et à une plus grande échelle, des Macrotermite des genres *Ancistrotermes* et *Microtermes* (Bagine, com. pers. 1994).

Les termites ayant été répertoriés, à ce jour, comme présentant le spectre le plus large d'expressions du comportement carnivore, appartiennent aux genres *Reticulitermes* et *Nasutitermes* (et genres affins pour chacun d'entre eux). La réalité bioécologique de ces insectes étant fort différente, il ne fait aucun doute que l'étiologie et la fréquence d'un tel état de fait sont fort peu comparables. Les *Nasutitermes* exercent une position de surdominance dans les écosystèmes néotropicaux et orientaux en premier lieu. Ces insectes agissent souvent de façon très spectaculaire. Ils sont les seuls à recourir dans des proportions significatives à la consommation de vertébrés morts. La nécrophagie régulière (comme la compétition et la prédation) vis-à-vis d'espèces de fourmis est grandement facilitée par leur dominance: ne craignant pas les hyménoptères, ils ne redoutent pas de s'associer à eux, et semblent même rechercher cette association dans certains cas (Jaffe and al. 1995). La pression compétitive directe que peuvent imposer ces isoptères à de nombreux représentants de la macrofaune vivant dans leur environnement immédiat implique inévitablement des comportements carnivores liées à cette compétition d'un niveau de fréquence bien différent du caractère occasionnel ou ponctuel d'un tel comportement chez les autres termites, quand celui-ci existe. A titre d'illustration, une seule espèce, *Nasutitermes corniger*, est dûment répertoriée comme couvrant la totalité du spectre comportemental nécrophage ou insectivore chez les termites (voir plus haut dans la présente publication). A contrario, les *Reticulitermes* expriment des comportements carnivores d'origine presque aussi diversifiée, certes, que les *Nasutitermes*, mais dans des proportions assurément nettement moindres. Certains faits, tels que la consommation de myriapodes lors d'une "chasse" (Goldberg 1971) sont d'une interprétation délicate. Par ailleurs, des termites de ce genre sont fréquemment associés à de nombreuses espèces de fourmis, dans les zones néarctique (King 1897, Smythe and Coppel 1964 & 1976 entre autres auteurs) et paléarctique (Maistrella, com. pers. 1994). Ce type d'association semble souvent très proche de la symbiose, impliquant des mécanismes croisés fort complexes (un travail à venir fera le point de façon détaillée sur cette question). Des phénomènes allant de la nécrophagie et l'oophagie interspécifique à une prédation discrète et limitée peuvent intervenir dans ce cadre.

Selon le degré d'intimité des sociétés présentes dans ces nids mixtes, les phénomènes

décrits relèvent soit d'une forme de parasitisme, soit, quand la symbiose est véritablement fusionnelle, ce que l'on peut appeler du "rétrocannibalisme".

D'une façon générale, le contexte socioécologique, ainsi que les hasards de l'histoire de certaines colonies, intervenant aux côtés de mécanismes plus prévisibles comme les modifications saisonnières dans la fixation de l'azote atmosphérique, jouent indiscutablement un rôle non négligeable dans le comportement réel des sociétés d'isoptères. Au sein d'une même espèce et même de colonies sympatriques, ce qui est vrai pour les uns ne l'est pas forcément pour les autres. De nouvelles études permettront peut-être (le caractère non systématique de ces comportements à l'échelle spécifique rend, en tout état de cause, les recherches difficiles) un approfondissement et des précisions sur des aspects particuliers de cette question. Il n'est pas exclu, par exemple, que l'on puisse découvrir, à l'avenir, une société d'isoptères prédateurs spécialisés, si les faits observés par Goldberg (1971) ont été systématisés par un terme, du genre *Reticulitermes* ou non. Sur un autre plan, des phénomènes différents des quatre illustrés dans le présent travail apparaîtront peut-être comme les moteurs de certains comportements carnivores chez des isoptères.

### REMERCIEMENTS

Je remercie le Dr Alain Dejean et le Pr Daniel Lebrun pour m'avoir encouragé dans ma démarche de recherche sur les complexes de nids d'insectes sociaux terricoles, le lecteur anonyme du présent travail pour ces précieux conseils sur mon manuscrit, et j'adresse aussi un merci chaleureux à ma femme Isabelle, qui a su créer les conditions permettant ce travail exigeant, et me soutenir quand les difficultés auraient pu empêcher de mener cette tâche à son terme.

### REFERENCES

- Acknor, J.B., 1983. The nest and nesting habits of the ant *Catantolus guineensis* F. Smith (Hymenoptera: Formicidae) in a Ghanaian cocoa farm. *Ins. Sci. Applic.* 4 : 267-283.
- Batra, S.W.B., 1980. Nests of the solitary bee, *Anthophora antiope*, in Punjab, India. *J. Kans. ent. Soc.* 53 : 112-114.
- Bennett, F.D., 1964. Notes on the nesting site of *Centris derasa*. *Pan-Pacific Entom.* 40 : 125-128.
- Bentley, B.L., 1987. Nitrogen fixation by *Nasutitermes* and *Velocitermes* in Venezuela, p 635, dans : Eder (J) and H. Rembold eds : *Chemistry and biology of social insects*, Verlag J. Peperny, Munich, 757pp.
- Brosset, A. et R. Darchen, 1967. Une curieuse succession d'hôtes dans les nids de *Nasutitermes*. *Biologica Gabonica* 3 : 153-168.
- Callan, Mc C. E., 1977. Observations on *Centris rufosuffusa* Cockerell (Hymenoptera: Anthophoridae) and its parasites. *J. Nat. Hist.* 11 : 127-135.
- Collins, N.M., 1983. The utilization of nitrogen resources by termites (Isoptera), pp. 381-412, dans: Lee (A.J), Mc Neil (S) & I.H. Rorison eds, *Nitrogen as an ecological factor*, 22ème Symposium de la British ecological Society, Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, 470pp.
- Combes, C., 1995. *Interactions durables. Ecologie et évolution du parasitisme*. Collection Ecologie n° 26, éditions Masson, 524 pages.
- Derry, D.E., 1911. Damage done to skulls and bones by termites. *Nature* 86 : 245-246.

- Dhanarajan, G., 1978. Cannibalism and necrophagy in a subterranean termite, *Reticulitermes lucifugus* var. *santonensis*. *The Malayan Nature Journal* 31 (4) : 237-251.
- Gay, F.J., 1968. A contribution to the systematics of the genus *Amitermes* (Isoptera: Termitidae) in Australia. *Aust. J. Zool.* 16: 405-457.
- Glover, P.M., 1933. A natural enemy of termite, *Termes* sp. *Ann. Rep.* 14 : 36.
- Goldberg, J., 1971. Comportement agressif du termite de Saintonge (*Reticulitermes santonensis*) envers deux espèces de myriapodes. *Rev. Comp. Anim.* 5 : 141-142.
- Grassé, P.P., 1982. *Termitologia 1 : Anatomie, physiologie, reproduction des termites*. Fondation Singer-Polignac, Masson eds. 676pp.
- Grassé, P.P., 1986. *Termitologia 3 : Comportement, socialité, évolution, systématique*. Fondation Singer-Polignac, Masson eds. 715pp.
- Higashi, S. and F. Ito, 1989. Defense of termitaria by termitophilous ants. *Oecologia*, 80, 145-147.
- Holt, J.A. and P.J.M Greenslade. 1979. Ants in mounds of *Amitermes laurensis*. *J. Aust. ent. Soc.*, 18, 349-361.
- Hunt, J.H. and C.A. Nalepa eds, 1994. *Nourishment and evolution in insect societies*, Studies in Insect biology. Westview Press, Oxford/ IBH Publishing Co, Pvt. Ltd. 449pp.
- Iwata, R., T. Yoshikawa and F. Yamada. 1992. Interindividual behaviors in *Reticulitermes speratus* Kolbe (Isoptera, Rhinotermitidae), 244, in: *Living with insects*, Proc. 19th Int Congr. entom, Beijing (Pékin).
- Jaffe, K., C. Ramos and S. Issa. 1995. Trophic interactions between ants and termites that share common nests. *Ann. entom. Soc. Amer.* 88 : 328-333.
- Jayasuriya, A.K. and J.F.A. Traniello, 1985. The biology of the primitive ant *Aneuretus simoni* Emery (Formicidae: Aneuretinae). 1. Distribution, abundance, colony structure and foraging ecology. *Ins. Soc.* 32 : 363-374.
- Josens, G., 1972. Etudes biologiques et écologiques des termites (Isoptera) de la savane de Lamto Pakabo (Côte d'Ivoire). Thèse, Université libre de Bruxelles.
- King, G.B., 1897. *Termes flavipes* Kollar and its association with ants. *Ent. News* 8 : 363-374.
- Krombein, K.V., 1991. Biosystematic studies of ceylonese wasps. XIX. Natural history notes in several families (Hymenoptera; Vespidae, Pompilidae and Crabronidae). *Smiths. Contr. Zool.* 515 : 1-41.
- Lepage, M., 1974. Les termites d'une savane sahélienne (Ferlo septentrional, Sénégal) : peuplement, populations, consommation, rôle dans l'écosystème. Thèse de Doctorat, Université de Dijon. 344pp.
- Martins, R.P., F.G. Guimaraes and C.M. Dias, 1996. Nesting biology of *Ptilothrix plumata* Smith, with a comparison to other species in the genus (Hymenoptera : Anthophoridae). *J. Kans. entom. Soc.* 69 (1) : 9-16.
- Michener, C.D. and R.B. Lange, 1958. Observations on the ethology of neotropical anthophorine bees (Hymenoptera : Apoidea). *Univ. Kans. Sci. Bull.* 39 (3) : 69-96.
- Mjöberg, E., 1920. Results of Dr Mjöberg Swedish scientific expeditions to Australia, 1910-1913. 19. Isoptera. *Ark. f. Zool.* 12 : 1-128.
- Prestwich, G.D., B.L. Bentley and E.J. Carpenter, 1980. Nitrogen sources for neotropical Nasute termites : fixation and selective foraging. *Oecologia* 46 : 397-401.
- Prestwich (G.D) and B.L. Bentley, 1981. Nitrogen fixation by intact colonies of *Nasutitermes cormiger*. *Oecologia* 49 : 249-251.
- San Jose, J.J., R. Montes, P.A. Stansly and B.L. Bentley, 1989. Environmental factors related to the occurrence of mound-building nasute termites in trachypogon savannas of the Orinoco Llanos. *Biotropica* 21 (4) : 353-358.

- Sennepin, A., 1996. Fonction synergique des interactions termites/fourmis. *Actes Coll. Ins. Soc.*, 10 : 133-142.
- Schmutterer (H), 1969. *Pest of crops in northeast and central Africa*. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag, eds. 296pp.
- Sleaford, F., D.E. Bignell and P. Eggleton, 1996. A pilot analysis of gut contents in termites from the Mbalmayo Forest Reserve, Cameroon. *Ecol. Entomol.*, 21 : 279-288.
- Smith, K.G.V., 1987. *A manual of forensic entomology*. N-Y, U.S.A. Comstock Publishing Associates eds. 205pp.
- Smythe, R.V. and H.C. Coppel, 1964. Preliminary studies on ant-termite relationships in Wisconsin. *Ent. Soc. Amer., Proc. North. Centr. Br.* 19 : 133-135.
- Smythe (R.V) and H.C Coppel, 1976. The eastern subterranean termite *Reticulitermes flavipes* Kollar, and the common thief ant *Solenopsis molesta* Say, in the laboratory, with notes on other associated species. *W. Acad. Sci. Lett.* 61 : 95-102.
- Springhetti, A. and M. Amorelli, 1982a. Competitive behavior between two species of Isoptera : *Kaloterme flavicollis* (Kalotermitidae) and *Reticulitermes lucifugus* (Rhinotermitidae). *Sociobiology* 7 : 155-164.
- Springhetti, A. and M. Amorelli, 1982b. Behaviour of *Kaloterme flavicollis* pseudergates toward insects of other species. *Boll. Inst. Entom* 36 : 133-139.
- Thorne (B.L) and R.B Kimsey, 1983. Attraction of Neotropical *Nasutitermes* to carrion. *Biotropica* 15 : 295-296.
- Thorne, B.L. and M.I. Haverty, 1991. A review of intracolony, intraspecific, and interspecific agonism in termites. *Sociobiology* 19 : 115-154.
- Wheeler, W.M., 1936. Ecological relations of ponerine and other ants to termites. *Proc. Amer. Acad. Arts. Sci.*, 71 : 159-243.
- Wilson, E.O., T. Eisner, C. Wheeler and J. Wheeler, 1956. *Aneuretus simoni* Emery, a major link in ant evolution. *Bull. Mus. Comp. Zool (Harvard)* 15 : 81-99.
- Wylie, F.R., G.L. Walsh and R.A. Yule, 1987. Insect damage to aboriginal relics at burial and rock-art sites near Carnarvon in central Queensland. *J. Aust. ent. Soc.* 26 : 335-345.