

SYMBIOSES ENTRE TERMITES ET FOURMIS: STRUCTURES ET IMPLICATIONS.

Alain SENNEPIN

Rathier, 42830 Saint Priest La Prugne (FRANCE)
Mairie.Saint.nicolas@wanadoo.fr

Résumé. Les symbioses entre termites et fourmis interviennent habituellement dans une termitière, ou, beaucoup moins souvent, dans une fourmilière. Les fourmis ont le plus souvent l'initiative de telles associations: il y a vraisemblablement beaucoup plus de fourmis termitophiles que de termites myrmécophiles.

On peut distinguer deux modalités fonctionnelles principales pour de telles symbioses: des parasitismes et des mutualismes, plus ou moins solides et durables, qui peuvent intervenir alternativement ou consécutivement dans la vie d'une même association. Les deux peuvent s'exprimer aussi bien par des relations antagonistes, qu'indifférentes ou même symphiles, d'intensités différentes et changeantes.

Très peu étudié jusqu'à présent, le niveau de myrmécophilie chez les isoptères fait ici l'objet d'une réévaluation. L'existence d'associations induites par des mécanismes non conventionnels est soulignée. Des transferts, liés à ces associations, d'organismes, dont des termites et fourmis minuscules, entre colonies des deux groupes, sont brièvement mentionnés.

Enfin, la possibilité d'un lien entre les capacités de résistance de complexes de nidification à associations multiples et leur conformation fonctionnelle similaire à celle d'un organisme, est rapidement évoquée.

Mots-clés. *Symbioses, Isoptera, Formicidae, parasitismes, mutualismes, transferts, complexes de nidification.*

Abstract : Symbiotic associations between termites and ants: structures and implications.

Symbiotic associations between termites and ants ordinary take place in a termitary or, far less often, in a formicary. Ants seem to be, for the greatest part, initiators of such associations: there are probably many more termitophilous ants than myrmecophilous termites.

Two principal functional modes are distinguished in such associations: parasitisms and mutualisms, more or less strong and durable for each of them, which can occur alternatively or successively in the life of the same association. Twice can be expressed through different relationships like antagonism, indifference or symphyly, of various and changing intensity degrees.

Poorly studied up to now, level of myrmecophily in Isoptera is here reevaluated. Associations with non conventional initiators are also emphasized. Implicated transfers

by these associations, of organisms, among them minute termites and ants, between colonies of the two groups, are briefly mentioned.

Finally, the possibility of a link, between ability to self-protection of nesting site complexes with numerous different associations, and which seems to be their adoption of a functional organism-like architecture, is shortly noted.

Key-words. *Symbiotic associations, Isoptera, Formicidae, parasitisms, mutualisms, transfers, nesting site complexes.*

INTRODUCTION

La présence simultanée de termites et de fourmis au sein d'une même structure de nidification (commensalisme *sensu lato*) est un phénomène banal (Wheeler, 1936; Mill, 1984), aussi répandu que des associations homologues entre fourmis d'une part (Forel, 1923), entre termites d'autre part (Grassé, 1984). Par contre, les symbioses proprement dites, impliquant des interactions stables et durables entre partenaires, sont habituellement considérées comme très nombreuses chez les fourmis (Forel, 1923), assez peu fréquentes chez les termites (Grassé, 1984), et très rares entre isoptères et hyménoptères (Wheeler, 1936). Après une première révision très sommaire du sujet (Sennepin, 1996), l'objet de la présente étude tend à une réévaluation synthétique des symbioses entre termites et fourmis, tant en ce qui concerne leur fréquence que leurs modalités fonctionnelles. Dans ce cadre, l'accent est mis sur des aspects de la question négligés à ce jour tels que la myrmécophilie chez des isoptères et l'induction de symbioses par des agents catalyseurs non conventionnels, aux côtés d'autres éléments rapidement évoqués. L'introduction de ces nouveaux paramètres ouvre la voie à une reconfiguration et donc à une réinterprétation de la dynamique associative chez ces insectes eusociaux, et au delà, des écosystèmes telluriques ou arboricoles dans lesquels ils sont partie prenante.

MATERIEL ET METHODES

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

RESULTATS

Des systèmes parasites/hôtes supposés rares et fragiles.

Les symbioses entre insectes sociaux en général, entre termites et fourmis en particulier, relèvent de l'interaction continue et durable entre deux superorganismes (Combes, 1995).

Dans ce cadre, l'établissement d'un lien solide et viable entre colonies semble fréquemment plus difficile à élaborer que dans le cas de systèmes parasites/hôtes plus "classiques", faisant intervenir un endoparasite chez un organisme (Combes, 1995).

Si les différents parasitismes sociaux chez les fourmis sont souvent à la fois d'une grande solidité et d'une grande intimité, il ne semble pas en aller de même dans les associations closes impliquant les termites. Les isoptères inquilins obligatoires d'autres animaux du même ordre ne sont que rarement répertoriés comme entretenant des rapports très étroits avec leurs hôtes; il semble bien y avoir une grande solidité de l'association elle-même, mais une certaine lâcheté dans les relations. La question reste ouverte à l'heure actuelle, et nécessite des recherches spécifiques approfondies (Grassé, 1984). Entre termites et fourmis, l'affaire se complique encore car d'une part, une société de fourmis est généralement plus ouverte qu'une colonie de termites: les clés d'accès à une acceptation par les hôtes sont assez nettement plus nombreuses pour un organisme étranger chez les hyménoptères que chez les isoptères (Howard et al. 1982); et pourtant, il est généralement admis que ce sont néanmoins des fourmis qui, en majorité, ont l'initiative dans la mise en place des associations closes avec des isoptères (Wheeler, 1936). De ceci, semble résulter l'existence de symbioses à la fois relativement rares (Wheeler, 1936) et fragiles. Les fluctuations y sont souvent importantes, aussi bien en ce qui concerne la balance parasitisme/mutualisme, qu'à propos des modalités d'expression des relations symbiotiques: antagonisme avec degré variable de virulence, indifférence avec degré variable d'évitement, symphilie avec degré variable d'intimité. Cette labilité des rapports interdit tout verrouillage véritable, les phases de mutualisme perdent en qualité et leur espérance de vie est raccourcie. Les ruptures d'association sont relativement fréquentes.

Des termites à l'origine des symbioses.

Les faits mentionnés ci-après, négligés ou ignorés par Wheeler, dans son travail synthétique publié en 1936, tendent à modifier l'approche présentée précédemment. De nouvelles recherches de terrain sont nécessaires pour préciser les niveaux de compatibilité réelles entre termites et fourmis des genres (ou genres affins) mentionnés, de même que le degré d'initiative des termites, et les mécanismes d'établissement et de viabilisation des associations. Rappelons ici la dimension "culturelle" de la question: l'histoire d'une colonie est irréductible à toute autre; un savoir-faire qui lui est propre, acquis lors d'une situation particulière, n'est pas nécessairement reproductible par des congénères de nids différents. Les colonies sont aussi différentes entre elles que le sont les organismes (Lenoir, 1979).

En premier lieu, il apparaît que des termites "myrméco-compatibles" s'associent à diverses fourmis. Les nids actifs de *Solenopsis geminata* peuvent être partiellement occupés par des "termites" non identifiés (Trager, 1991). On ignore les raisons d'une telle cohabitation vraisemblablement pauvre en contacts directs. Ceci étant, en zone néotropicale, ce type d'association est vraiment très fréquent (Trager, comm.pers. 1996). Plusieurs espèces de termites sont concernées. Trager suppose que ces isoptères ont l'habitude de la coexistence avec ces fourmis, ce qui réduit ou annule les conflits. Il constate un certain degré d'évitement mutuel quand des membres des deux colonies sont en présence.

Combes, en 1995, montre que le mutualisme est, en quelque sorte, un parasitisme inversé: l'hôte devient le parasite du parasite. On peut illustrer cette notion à travers les exemples suivants. Des *Nasutitermes corniger*, au Venezuela, profitent de la présence dans leurs nids de fourmis *Monacis* pour dévorer les carcasses des individus morts de la colonie myrmécéenne (Jaffe et al. 1995). Les associations entre ces deux insectes sont fréquentes (Wheeler, 1936, entre autres auteurs). Des recherches sont à

engager sur l'attitude de certains isoptères vis-à-vis des fourmis qui aménagent des déchetteries, des salles à provisions, ou qui regroupent leurs œufs et couvain. En effet, le cas qui vient d'être cité pourrait n'être qu'un parmi beaucoup d'autres (Sennepin, 1998).

Des *Amitermes laurensis*, en Australie, ont parfois des colonies plus vigoureuses en présence de fourmis qu'en leur absence. De petites fourmis timides, n'attaquant jamais les termites mais n'apportant aucune protection à la termitière, sont généralement impliquées. On peut citer *Paratrechina braueri*, *Tapinoma minutum*, *Iridomyrmex glaber* (Holt and Greenslade, 1979), *Brachyponera lutea* (Higashi and Ito, 1989). Des cas plus incertains existent aussi. Il est possible que les *Amitermes*, dont certaines colonies agissent en nécrophages réguliers (Mjöberg, 1920), se comportent à l'égard de ces fourmis comme les *Nasutitermes* à l'endroit des *Monacis* (Sennepin, 1998).

Par ailleurs, certaines fourmis jouent le rôle de protectrices des termitières d'*Amitermes laurensis*. On connaît le cas de deux espèces de *Camponotus* (Higashi and Ito, 1989). Celles-ci repoussent les assauts des fourmis prédatrices telles que *Iridomyrmex sanguineus*. Les auteurs considèrent comme vraisemblables la mise en place de tels systèmes en Afrique, qui pourraient contrecarrer l'action de certaines dorylines souterraines (Higashi and Ito, 1989). Les *Amitermes* ont aussi à se protéger d'un termite, qui peut totalement détruire leurs colonies, *Invasitermes inermis* (Miller, 1984).

La littérature mentionne aussi des cas de termites sans soldat (africains et neotropicaux) apparemment protégés par des fourmis. Wasmann (dans Wheeler, 1936) constate l'association d' "*Anoplotermes*" (*Speculitermes*) *ater* et "*A*" (*S.*) *morio* avec de nombreuses fourmis brésiliennes, notamment plusieurs espèces de *Camponotus*, dans leur nid comme dans celui de la fourmi. Les *Speculitermes* sont connus pour leurs tendances à l'inquinilisme (Mill, 1983). De même, des *Anoplotermes cingulatus* et *A. tenebrosus* sont fréquemment présents dans les structures d'une *Camponotus* (Silvestri, dans Wheeler, 1936) et chez des *Nasutitermes*, à forte efficacité défensive. Fontes trouve deux espèces de termites sans soldat dans un nid de fourmis (Fontes, 1986). En Afrique, des termites sans soldat sont parfois trouvés étroitement associés à des *Tetramorium simillimum*, sans hostilité (dans Sands, 1972). D'étranges relations se nouent entre ces termites et une "féroce fourmi carnivore" qui vit régulièrement parmi ceux-ci en contact direct et permanent. Les nids où elle est absente sont rarissimes. Elle n'agit pas en prédatrice vis-à-vis de ses hôtes (Marais, 1938).

Une forme de symbiose similaire semble exister entre des *Nasutitermes* et une fourmi (Hubbard, 1877). De nombreux *Nasutitermitinae*: *Nasutitermes*, *Velocitermes*, *Diversitermes*, *Trinervitermes*, *Tumulitermes* (Wheeler, 1936; Fontes, 1986; San Jose et al., 1989; Jaffe et al., 1995, Monica Swartz, comm. pers., 1993/1996) semblent fréquemment associés à des fourmis.

Des représentants des genres neotropicaux semblent entretenir des relations privilégiées avec des fourmis champignonnistes des genres *Atta* et *Acromyrmex* (San Jose et al., 1989; M. Swartz, comm. pers., 1993/1996). Leurs relations font actuellement l'objet d'une nouvelle étude menée par Solange Issa, une collaboratrice de Klaus Jaffe à l'Université Simon Bolivar de Caracas.

Les *Reticulitermes* et *Heterotermes* entretiennent des relations très importantes et de tous types avec différentes fourmis. Dans d'assez nombreux cas, ces relations semblent atteindre un degré certain d'intimité. Des *Reticulitermes* peuvent s'associer à des *Solenopsis*, *Lasius*, *Camponotus*, *Tapinoma* dans leur nid ou en terrain neutre

(expériences menées au laboratoire) avec un degré significatif de compatibilité (Smythe and Coppel, 1976). Aussi bien en Europe qu'en Amérique, ces insectes paraissent s'associer préférentiellement à des *Lasius* (Forbes, 1879; King, 1897; Smythe and Coppel, 1964; Maistrella, comm.pers., 1994; Seifert, comm. pers., 1996) avec lesquelles ils peuvent aller très loin dans la symphilie (King, 1897). Il en va de même avec des *Formica* (Fitch, 1858; Mc Cook, 1877/1879; King, 1897). En Europe, des expériences associant des *Reticulitermes lucifugus* et des *Lasius myops* seraient sans aucun doute fort opportunes.

Des *Heterotermes* sont fréquemment associés, en Australie, aux structures des *Iridomyrmex* (Hill, 1941) et des *Myrmecia* (Gray, 1974). Il ne s'agit vraisemblablement pas de symbioses proprement dites. On peut noter toutefois que Smythe a découvert chez *Reticulitermes flavipes* (*Heterotermitinae* néarctique) la même ketone insaturée induisant un suivi de piste chimique que chez *Iridomyrmex detectus* (Smythe, 1966). Peut-être est-elle aussi présente chez les *Heterotermes* associés aux *Iridomyrmex*.

D'autres *Heterotermes* sont parfois les principaux inquilins des nids d'*Amitermes laurensis* (Spain and Brown, 1980) et de *Nasutitermes* (Hubbard 1877). Connaissant la fréquence des symbioses de leurs hôtes avec des fourmis, il n'est pas exclu que les *Heterotermes* soient plus ou moins impliqués dans de tels partenariats.

Associations à partenariats multiples et transferts prosymbiotiques

La présence d'un nombre élevé de colonies d'insectes sociaux terrioles dans une même structure de nidification est un phénomène habituel. On compte fréquemment plusieurs dizaines de sociétés vivant en contiguïté (Mill, 1984) voire plusieurs centaines (Grassé, 1986). Ces véritables écosystèmes aux échelons relationnels complexes et polymorphes constituent des matrices propices à l'établissement d'associations à géométrie variable, générées notamment par des mécanismes de transfert. Nous ne pouvons, dans le cadre du présent travail, évoquer en détail la multiplicité d'organismes (dont des fourmis et des termites minuscules) intervenant dans ces assemblages, leur niveau d'implication dans les transferts prosymbiotiques (générateurs d'une symbiose) ou induits par celle-ci, et d'autres conséquences de cette implication, particulièrement sur la dynamique fonctionnelle des sites de nidification où ces partenariats s'établissent. Une publication ultérieure permettra de traiter la question en profondeur. Notons simplement ici que la mésofaune et la macrofaune d'arthropodes termitophiles et myrmécophiles nécessite à elle seule un immense travail. Les listes impressionnantes dressées par Grassé, en 1986, d'animaux associés à certains termites dont les interactions durables avec des fourmis sont clairement identifiées montrent l'étendue des possibilités d'établissement de noyaux symbiotiques à plusieurs partenaires au sein d'une structure de nidification.

Symbioses d'expression symphile à mécanismes d'initiation et de renforcement non conventionnels

Wheeler, en 1936, évoque l'association de *Tumulitermes peracutus* avec un petit nombre d'individus *Stigmatocros*. Les ouvrières comme la reine ergatoïde présentent une physogastrie comparable à celle de leurs hôtes. Les conditions habituelles permettant la réalisation d'une symbiose symphile paraissent ici pleinement réalisées: l'invasion d'une partie d'un réseau - nid par des usurpateurs en petit ou très petit nombre, pendant un temps suffisamment long pour l'établissement d'une harmonie chimique avec leurs hôtes. Le dernier aspect est crédibilisé par la tendance aux fourmis de ce genre à

pénétrer dans les termitières sans provoquer de réactions des propriétaires (Eisner et al., 1976). Si l'on attribue la physogastrie des fourmis à une consommation de l'aliment stomodéal des termites sur offre de ces derniers, on est en présence d'une relation symphile classique, aussi bien concernant ses mécanismes d'initiation, que de renforcement (trophallaxie). Mais il ne s'agit là que d'un cas de figure parmi d'autres.

Certaines fourmis *Lasius* prennent volontiers en charge des aphides et des coccides, dont elles s'occupent avec autant de soin que leurs propres larves (Hölldobler and Wilson, 1990). C'est le cas de *Lasius claviger*, qui peut également héberger des *Reticulitermes* immatures, aux côtés de centaines d'œufs du termite (King, 1897). Il est possible que les habitudes de comportement acquises dans les soins aux homoptères puissent faciliter l'adoption viable d'autres organismes au sein de la fourmière. *Tapinoma sessile*, elle aussi éleveuse d'homoptères (Mallis, 1941) peut vivre sans conflit avec *Reticulitermes flavipes* (Smythe and Coppel, 1976). De plus, certaines ouvrières des *Tapinoma* rappellent un peu les individus-réservoirs des fourmis à miel (Mallis, 1941) ce qui peut faciliter l'induction d'une trophallaxie envers les termites associés. King, en 1897, émet l'hypothèse que les *Lasius* et les *Tapinoma* rechercheraient d'éventuelles sécrétions chez les termites qu'elles hébergent, comme elles le font avec les homoptères.

Les œufs et larves des termites semblent jouer un rôle fréquemment déterminant dans la constitution d'une symbiose à modalité symphile avec des fourmis. Fitch, en 1858, trouve des "*Termes frontalis*" chez une *Formica rufa*. Selon lui, les fourmis s'occupent des termites comme de leurs propres larves ("nursed"). Les termites se laissent transporter sans difficulté par les fourmis. Adoptent-ils une posture de transport, comme le font de nombreuses fourmis commensales? De même, une *Lasius flavus* prend soin de centaines d'œufs de *Reticulitermes* (King, 1897). Cette fourmi s'occupe aussi des œufs de pucerons et les mène à terme. D'autres fourmis stockent les œufs des termites (Smythe and Coppel, 1976). Il est probable que l'œuf ou la larve du premier stade constituent en eux-mêmes des stimuli suffisamment puissants pour susciter une démarche d'adoption par les fourmis. Lenoir, en 1979, montre que, chez une *Lasius niger*, les fourmis sont très motivées à ramener au nid des œufs trouvés à l'extérieur (de fourmis de colonies étrangères ou de pucerons, en l'occurrence). Elles le font préférentiellement à de la nourriture! Cette attitude fonctionne aussi à l'endroit des œufs des termites (King, 1897; Smythe and Coppel, 1976). Il existe une claire asymétrie entre l'adoption très facile du couvain et l'agression entre membres de colonies étrangères.

Smythe et Coppel, en 1976, notent un cas paraissant constituer une association intermédiaire (ni prédation ni symphilie) entre parabiontes commensaux: des *Solenopsis molesta* prennent soin des œufs des *Reticulitermes* pendant les 3 jours où les expérimentateurs les laissent libres de leurs actes, mais délaissent la jeune larve lors de son émergence, entraînant la mort du jeune termite. Il n'est toutefois pas exclu que le transfert artificiel de l'œuf soit à l'origine d'un tel échec. Les fourmis ne s'emparent que d'œufs non gardés par les termites, en même temps qu'elles mettent à l'abri leurs propres œufs et larves, puis prennent soin des œufs des termites. De même, on connaît le cas d'un stockage important d'œufs de *Constrictotermes* par une *Solenopsis laeviceps* dans la chambre à couvain de celle-ci (Wheeler, 1936).

La présence simultanée d'un *Reticulitermes flavipes* chez une *Formica fusca* et son parasite dulotique *F. integra* (King, 1897) induit peut-être une capture non discriminée par cette dernière des larves de *F. fusca* et du lors *Reticulitermes* d'une

razzia. L'adoption des jeunes d'une colonie vaincue par une société victorieuse existe chez les termites (Shelton and Grace, 1996).

Le cas le plus extraordinaire concerne des observations effectuées par Monica Swartz au Venezuela en 1987 (Wetterer, comm.pers., 1992; Swartz, comm.pers. 1993 & 1996). Des major *Atta* utilisent des soldats nasutis comme des fusils vivants, entre leurs mandibules, contre des *Nomamyrmex* prédatrices.

Ces combattants auxiliaires doivent être parfaitement intégrés à la société des fourmis champignonnistes. Ont-ils été adoptés "fortuitement" au stade larvaire, provenant d'une colonie de nasutis présente dans le nid des *Atta*? Ont-ils appris une posture de transport facilitant la tâche des ouvrières major?

DISCUSSION

A l'exception de certains milieux holarctiques septentrionaux, il est très difficile de reconnaître une valeur à la notion de "site à fourmis" et impossible d'avaliser celle de "site à termites". L'immense majorité des complexes de nidification d'insectes sociaux terrioles sont peuplés, en proportions variables, à la fois par termites et fourmis (Lévieux, comm.pers., 1990). Les dynamiques complémentaires de l'inquinisme et des transferts jouent sans doute un rôle significatif dans l'établissement de telles biochories. Les relations dominantes entre colonies paraissent peu ou pas antagonistes (Peeters, comm.pers., 1993; Paulian, comm.pers., 1995; Corbara, comm.pers., 1996). Les associations entre termites et fourmis sont tellement répandues qu'il est très probable que les associations à haut degré d'intimité soient beaucoup plus nombreuses que ce que l'on supposait jusqu'à présent. Les multiples hésitations des auteurs cités par Wheeler (dont lui-même) en 1936, face au comportement interprété comme étant de "prélèvement" de termites par les fourmis qui leur sont associées ramènent, dans bien des cas, aux situations ou des motivations antinomiques de prédation et de protection peuvent interagir (Lenoir 1979). Ceci élargit considérablement les possibilités d'établissement secondaire d'une symbiose symphile à partir d'une simple activité de fourrageage. Par ailleurs, des parabioses intermédiaires entre nids juxtaposés et parasitismes, telles que les ont décrites Orivel et al., 1996, entre fourmis, sont vraisemblablement aussi fréquentes que les cas de voisinage sans contact direct. De plus, on peut se demander si une structure où cohabitent plusieurs colonies exprimant une complémentarité synergique ne tend pas à constituer un système biodynamique cohérent, qui s'alimente, s'immunise, se reproduit. Au delà des exemples cités dans la présente publication, tous les complexes de nidification sont potentiellement concernés par un tel jeu de conformation biodynamique, qui tend à apparenter le nid lui-même à un organisme adaptable et résistant, muni d'organes spécialisés. D'autre part, les systèmes où le mutualisme est à la fois le plus fréquent et où il est poussé le plus loin semblent s'exprimer dans les milieux les plus difficiles (Braithwaite, 1990). Cet auteur montre que l'Australie est le plus aride de tous les continents et qu'il héberge des systèmes mutualistes très inattendus: *Coptotermes* et *Eucalyptus* par exemple. Wheeler, en 1936, donne de nombreux exemples de fourmis et termites australiens étroitement associés. On ne peut donc pas exclure que les perturbations humaines de ces dernières décennies auxquelles sont soumis notamment des milieux tels que les forêts ombrophiles neotropicales, orientales et africaines, puissent commencer à provoquer

l'émergence, par des mécanismes réactionnels impliquant des mutualismes inédits, de véritables souches résistantes de complexes telluriques de nidification.

Une prochaine publication prenant en compte les différents organismes intervenant au sein d'un nid et les variables relationnelles auxquelles ils sont soumis, déjà mentionnée dans le paragraphe concernant les transferts prosymbiotiques, s'efforcera d'illustrer par quels mécanismes de telles architectures pourraient devenir des sanctuaires fonctionnels.

REMERCIEMENTS

Je remercie le Pr Daniel Lebrun pour ses encouragements et sa gentillesse qui n'ont pas peu contribué à me faire poursuivre l'étude des modalités relationnelles entre Formicidae et Isoptères, les chercheurs avec qui j'ai pu entretenir des relations épistolaires et qui m'ont apporté de précieuses informations, ainsi que mon épouse Isabelle, qui a su créer les conditions propices à la réalisation d'un travail aussi exigeant.

REFERENCES

- Braithwaite, R.W., 1990. Australia's unique biota: implications for ecological processes. *J. of Biogeography* 17: 347-354.
- Combes, C., 1995. *Interactions durables. Ecologie et évolution du parasitisme*. Masson, 524 pp.
- Eisner, T., Kriston, J. and D.J. Anehanley, 1976. Defensive behaviour of a termite (*Nasutitermes exitosius*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1: 83-125.
- Fitch, A., 1858. Fourth Report on the noxious and the other insects of the state of New-York. *Trans. N-Y State Agr. Soc.*, 17: 688-814.
- Fontes, L.R., 1986. Two new genera of soldierless *Apicotermitinae* from the Neotropical Region (Isoptera, Termitidae). *Sociobiology* 12: 285-297.
- Forbes, H.O., 1879. Termites kept in captivity by ants. *Nature* 19: 4-5.
- Forel, A., 1923. *Le monde social des fourmis*. 5 volumes. Editions Kundig, Genève.
- Grassé, P.P., 1984. *Termitologia, II: Fondation des sociétés, constructions*. Fondation Singer-Polignac, Masson, 613 pp.
- Grassé, P.P., 1986. *Termitologia III: comportement, socialité, écologie, systématique*. Fondation Singer-Polignac, Masson, 715 pp.
- Gray, B., 1974. Associated fauna found in nests of *Myrmecia* (Hymenoptera, Formicidae). *Ins. Soc.* 21: 289-300.
- Higashi, S and F.Ito, 1989. Defense of termitaria by termitophilous ants. *Oecologia*, 80: 145-147.
- Hill, G.F., 1941. *Termites (Isoptera) from the Australian Region*. Government Printer, Melbourne : 479 pp.
- Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge (U.S.A.), 732 pp.
- Holt, J.A. and P.J.M. Greenslade, 1979. Ants in mounds of *Amitermes laurensis*. *J. Aust. entom. Soc.* 18: 349-361.

- Howard, R.W., Mc Daniel, C.A. and G.J. Blomquist, 1982. Chemical mimicry as an integrating mechanism for three termitophiles associated with *Reticulitermes virginicus* (Banks). *Psyche* 89: 157-167.
- Hubbard, H.G., 1877. Notes on the tree nests of termites in Jamaica. *Proc. Boston. Soc. Nat. Hist.* 19: 267-274.
- Jaffe, K., Ramos, C. and C.Issa, 1995. Trophic interactions between ants and termites that share common nests. *Ann. entomol. Soc.* 88: 328-333.
- King, G.B., 1897. *Termes flavipes* Kollar and its association with ants. *Ent. News* 8: 193-196.
- Lenoir, A., 1979. le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger* (L.). *Bull. Biol. Fr. Belg.* 113: 79-374.
- Mallis, A., 1941. A list of the ants of California with notes on their habits and distribution. *Bull. Soc. Calif. Ac. Sci.* 40: 61-100.
- Marais, E., 1938. *Moeurs et coutumes des termites. Etude de la fourmi blanche de l'Afrique du Sud.* Editions Payot, 196 pp.
- Mc Cook, H.C., 1877. Mound-making ant of th Alleghenies, their architecture and habits. *Trans. Amer.ent.Soc.* 6: 253-296.
- Mc Cook, H.C., 1879. Note on mound-making ants. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 54-156.
- Mill, A.E., 1983. *Foraging and defensive behaviour in Neotropical Termites.* Thèse non publiée, Université de Southampton, 264 pp.
- Mill, A.E., 1984. Termitarium cohabitation in Amazonia. In: *Tropical rain Forest*, (Chadwick, A.C. and S.L. Sutton Ed. The Leeds symposium, pp. 129-137,
- Miller, L.R., 1984. *Invasitermes*, a new genus of soldierless termites from northern Australia (Isoptera : Termitidae). *J.Aust. ent. Soc* 23: 33-37.
- Mjöberg, E., 1920. Results of Dr Mjöbergs swedish scientific expedition to Australia, 1910-1913. *Isoptera. Ark. F. Zool.* 12: 1-128.
- Orivel, J., Errard, C. et A. Dejean, 1996. La parabiose dans les jardins de fourmis. *Actes Coll. Ins.Soc* 10: 11-20.
- Sands, W.A., 1972. The soldierless termites of Africa. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Entomol. Suppl.*, 18: 1-244.
- San Jose, J.J., Montes, R., Stansly, P. 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: 353-358.
- Sennepin, A., 1996. Fonction synergique des interactions termites/fourmis. *Actes Coll. Ins. Soc.* 10: 133-142.
- Sennepin, A., 1998. Comportement carnivore chez les termites: du cannibalisme à la prédation. *Actes Coll. Ins. Soc.* 11: 9-17.
- Shelton, T.G. and J.K. Grace, 1996. Review of agonistic behaviors in the Isoptera. *Sociobiology* 28: 155-176.
- Smythe, R.V., 1966. *The behavior of the eastern subterranean termite Reticulitermes flavipes (Kollar) with notes on other species.* Thèse non publiée, Université du Wisconsin, 206 pp.
- 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. *Wisc. Acad. Sci. Letters.* 61: 95-102.
- Trager, J.C., 1991. A revision of the fire ants *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera, Formicidae: Myrmicinae). *J. N-Y. entom. Soc.* 99: 141-198.
- Wasmann, E., 1915. *Das Gesellschaftsleben der Ameisen. Das Zusammenleben von Ameisen verschiedener Arten und von Ameisen und Termiten.* Münster. 413 pp.
- Wheeler, W.M., 1936. Ecological relations of ponerine and other ants to termites. *Proc. Amer. Acad. Arts. Sci.* 71: 159-243.