

## FONCTION SYNERGIQUE DES INTERACTIONS TERMITES / FOURMIS

SENNEPIN A.

*Rathier, 42830 Saint Priest La Prugne, FRANCE.*

**Résumé:** Traditionnellement considérées comme très conflictuelles, avec des conséquences essentiellement antinergiques, les relations entre formicides et isoptères font ici l'objet d'une réévaluation. Cette dernière s'appuie sur des publications récentes ou peu connues et des témoignages de chercheurs non publiés. Il apparaît que, dans la plupart des cas, il y a commensalisme non ou faiblement conflictuel. Cette contiguïté généralisée induit majoritairement des formes de mutualisme. Ce phénomène mérite d'être considéré comme un élément pivot des associations entre ces deux groupes d'insectes. Par contre, des phénomènes à caractère fréquemment conflictuel, tels que l'inquilinisme, la compétition et la prédation interviennent beaucoup plus au sein de chaque groupe qu'entre termites et fourmis. Dans ce second cas, ils opèrent dans les deux sens, à des degrés d'asymétrie variables à l'avantage des fourmis. L'approche traditionnelle met la prédation au centre des interactions. Tout au contraire, une approche rénovée y placera la protection réciproque. Cette faible proportion de relations conflictuelles dans les rapports entre ces insectes sous-tend que l'évolution des deux groupes s'est déroulée en parallèle, par le jeu de processus internes. Mais, vivant dans les mêmes milieux, ils ont réalisé progressivement, par l'établissement de seuils catalytiques consécutifs aux mécanismes mutualistes, un complexe entomocoenotique au sein duquel les interactions ont souvent sinon toujours des conséquences synergiques.

**Mots - clés:** *Isoptera, Hymenoptera, Formicidae, commensalisme, mutualisme, synergie, evolution.*

### **Summary: Synergic function of termites / ants interactions**

Traditionally presented with a highly conflictual status and essentially antinergic consequences, relationships between isopterans and formicides are here reevaluated. This has been realized from recent or poorly known publications, as well as non published observations of a number of researchers. In most cases, a non or poorly conflictual commensalism occurs. This dominant contiguity state primarily induces mutualistic types of relation. This phenomenon might be considered as a key element of associations between these two insect groups. On the contrary, more or less antagonistic interaction mechanisms like inquilinism, competition and predation occur much more heavily within each group than between termites and ants. In this second case, they operate in the two directions, with different degrees of asymmetry at the advantage of ants. Predation, usually considered as the center of relations, might be replaced by reciprocal protection. This weak proportions of antagonistic relations strengthens the hypothesis that there has been independent evolutive ways, by internal processes. Thus, as they live in the same areas, these insects have built, because of mutualism operating as a catalytic factor, a synergic entomocoenotic complex.

**Key words:** *Isoptera, Hymenoptera, Formicidae, commensalism, mutualism, synergy, evolution.*

### INTRODUCTION

Depuis que l'homme observe et étudie les fourmis et les termites, les relations entre ces insectes ont été considérées comme essentiellement antagonistes. Les hyménoptères

maintiendraient les populations d'isoptères dans un état d'alarme permanent, étant leurs ennemis les plus formidables, selon Wheeler (1936). Les ouvrages de synthèse les plus récents en termitologie (Grassé 1986) et en myrmécologie (Hölldobler and Wilson 1990) abondent totalement dans ce sens. L'inquinisme et la compétition déboucheraient presque toujours sur la prédation, élément pivot des rapports. La part laissée au commensalisme indifférent, dans l'interprétation classique, est faible, et celle à la protection et à la symbiose est négligeable, voire nulle. Les interactions auraient des conséquences très majoritairement antinergiques. Toutefois, la situation actuelle de prospérité parallèle des deux groupes, aussi bien en richesse taxonomique qu'en dominance écologique, dans les mêmes zones, est difficilement explicable à partir d'un tel constat relationnel. Néanmoins, Hölldobler and Wilson (1990) n'hésitent pas à comparer ce qu'ils prétendent être une coévolution antagoniste à une course aux armements entre les deux super-puissances du monde des insectes sociaux: le système défensif des termites aurait été élaboré, selon eux, en réponse à la pression ( "furious onslaught " ) des fourmis. La présente étude vise à répondre à ce hiatus, en proposant une approche alternative à celle proposée jusqu'alors.

## MATERIEL ET METHODES

Ils ont consisté en une étude systématique des documents de la littérature scientifique qui pouvaient, directement ou indirectement, mettre en lumière la réalité des rapports existant entre formicides et isoptères.

## RESULTATS

### **Non corrélation entre distribution géographique des termites et importance de la présence des fourmis.**

L'apparition successive des familles d'isoptères s'est étalée du Mésozoïque (il y a environ 220 millions d'années) pour la plus ancienne d'entre elles: les Mastotermitidae, jusqu'au milieu du Crétacé, pour la plus récente: les Termitidae (Emerson and Krishna 1975). Pour aucune d'entre elles, par conséquent, les dispositifs défensifs divers mis en place ne peuvent être une réponse à la pression myrmécéenne: les fourmis n'ont effectué une radiation évolutive leur donnant accès à la dominance qu'au début du Tertiaire, il y a 65 millions d'années (Hölldobler and Wilson 1990), soit 15 millions d'années après que le même palier ait été franchi par les Termitidae les plus récents (Emerson and Krishna 1975).

Par contre, il apparaît clairement que tous les termites non termitides ont subi une sévère compétition de la part de ces derniers. A l'exception des Serritermitidae, parasites sociaux de Nasutitermitinae du genre *Cornitermes* (Mill 1983), tous les autres (Mastotermitidae, Zootermopsidae, Hodotermitidae, Kalotermitidae, Rhinotermitidae) occupent à l'heure actuelle des zones périphériques de leur berceau tropical: ils en ont probablement été expulsés par les Termitidae (Emerson 1955). Ceux-ci ont eu en effet un avantage décisif dans trois domaines essentiels: les choix de nidification, la physiologie trophique et les techniques défensives. Ils ont réalisé des innovations radicales à ces trois niveaux, qui toutes ont apporté des "gains de productivité" considérables par rapport à celles des autres termites. Les Termitidae ont donc acquis une dominance absolue dans les zones tropicales et subtropicales. Sur environ 380 genres répertoriés actuellement dans l'ordre des isoptères, plus de 250 appartiennent aux Termitidae (Pearce and al. 1993). Parmi ceux-ci, ceux n'ayant pas effectué de modification notable dans le système défensif (les Macrotermitinae) par rapport aux termites plus anciens, ne comptent qu'une quinzaine de genres (Pearce and al. 1993). Les véritables superpuissances chez les insectes sociaux, au niveau des sous-familles, se révèlent être, d'une part, les Termitinae / Apicotermitinae (147 genres vivants) et les Nasutitermitinae (94 genres vivants) - selon Pearce and al. 1993 -, et d'autre part les

Myrmicinae, avec 160 genres répertoriés, dont 145 vivants (Hölldobler and Wilson 1990). Ces dernières atteignent leur développement maximal (66 genres) dans la même zone que les Nasutitermitinae: la Région Néotropicale (Araujo 1970) ce qui exclut toute forme de compétition significative entre ces deux groupes. Par contre, il y a corrélation négative entre Termitinae / Apicotermitinae et Nasutitermitinae: le rapport moyen du nombre de genres ( T-A / N ) est de 5/3. Il passe à 4 en zone Ethiopienne, berceau des Termitinae, et se réduit à 4/5 en zone Néotropicale (calculs effectués d'après les données fournies dans Emerson (1955), Mill (1983), Grassé (1986)). La compétition réciproque, supposée par Emerson (1955) est donc tout à fait crédible.

Enfin, le nombre de genres myrmécéens suivant les régions biogéographiques est presque uniforme (de 90 genres dans les régions Holarctiques à 120 en régions Néotropicale et Orientale). En revanche, celle des Termitinae / Apicotermitinae et des Nasutitermitinae est soumise à de très fortes fluctuations: aussi richement représentés que l'ensemble des fourmis en zone Ethiopienne, ils le sont pour moitié en zone Orientale, et pour le tiers en zone Néotropicale. La proportion tombe à 1/7 dans une zone marginale pour eux comme l'Australie, et à 1/30 en régions Holarctiques, pour des raisons climatiques, donc abiotiques. On ne peut trouver nulle part la trace d'une influence quelconque de la présence des fourmis sur la distribution des isoptères. L'évolution de ces derniers est donc quasi-certainement le fruit de processus internes.

### **Des comportements conflictuels très surévalués.**

Des recherches bibliographiques approfondies montrent de façon décisive que les phénomènes d'inquilinisme, de compétition et de prédation sont beaucoup moins conflictuels qu'habituellement présentés. En premier lieu, ils interviennent de façon beaucoup plus systématique au sein de chaque groupe qu'entre fourmis et termites (Emerson 1955, Lee and Wood 1971). Ces interactions entre formicides et isoptères peuvent être aussi moins fréquentes que des phénomènes homologues intervenant entre termites ou fourmis d'une part, et organismes associés biocoenotiquement d'autre part, tels que champignons xylophages ou pathogènes, coléoptères xylophages ou commensaux, acariens, collemboles.

En second lieu, le caractère conflictuel de ces phénomènes n'est pas général: la prédation s'exprime la plupart du temps par un combat, mais non toujours. Les mécanismes de déguisement chimique du prédateur évite parfois celui-ci (Longhurst and al. 1979, Lemaire et al. 1986). La somme des motifs autres qu'agressifs poussant une fourmi à s'installer chez un termite représente sans doute une proportion supérieure à la moitié des cas (Wasmann 1915, Holt and Greenslade 1979, Mill 1984b, Higashi and Ito 1989). La compétition par l'exploitation d'un territoire n'est jamais belliqueuse, puisque s'effectuant sans contact. Celle avec interférence peut aboutir à un déplacement de population, sans destruction de celle-ci (Whitford and Gentry 1981, Mill 1984b).

Par ailleurs, les fourmis n'ont pas systématiquement l'initiative: nous reviendrons sur la présence de termites dans des fourmilières dans les paragraphes suivants. On trouve des mentions explicites de pression compétitive de termites sur des fourmis dans Wilson and al. 1956, Ackonor (1983), Jayasuriya and Traniello (1985), et on peut la déduire logiquement de nombreuses autres publications. Il en va de même pour la prédation (Smythe and Coppel 1964) ou la consommation (Jaffe and al. 1995), aisément déductible de Bennett (1964), Goldberg (1971), Batra (1980), Thorne and Kimsey (1983) entre autres auteurs. Une synthèse rapide sur différents aspects du comportement prédateur chez les isoptères peut être trouvée dans Sennepin (1995).

Enfin, le terme de "prédation" est trop souvent employé à tort et à travers: toute fourmi présente dans une termitière est abusivement assimilée à une prédatrice, alors que dans une majorité de cas, elle est "vidangeuse" et de ce fait consomme des termites morts, "parasite" d'oeufs ou de très jeune couvain de son hôte (et pas forcément à temps plein) ou simplement commensale en quête d'un refuge commode.

Le système prédateur-proie impliquant des fourmis termitophages strictes représente en réalité moins de 1/20 des cas réunis sous le vocable de "prédation" dans la littérature scientifique. La prédation opportuniste, ainsi qu'une consommation consécutive à une

pression compétitive, toutes deux beaucoup moins destructrices, sont 6 fois plus fréquentes. Les artefacts expérimentaux, tels que la destruction d'une colonie d'isoptères par des fourmis non prédatrices (!) (Mill 1981), du fait de la brisure du nid par l'observateur avoisinent le 1/8 des cas!

Il y a manifestement, en outre, un véritable "phénomène d'édition", qui pousse les chercheurs à multiplier les études sur les prédateurs inféodés aux termites, tels que *Megaponera foetens* en Afrique (Lepage 1981, entre autres auteurs) ou *Pachycondyla commutata* et *P. marginata* (Wheeler 1936, Mill 1984a, entre autres auteurs) en région Néotropicale: ces animaux sont spectaculaires par la taille et la technique de chasse, leur observation est aisée. Il y a donc un surdimensionnement inévitable du phénomène dû à la disproportion du nombre de publications qui lui sont consacrées.

### Espèces "clés-de-voûte" chez les fourmis

Les termitières de *Macrotermes* et *Cubitermes* en Afrique, d' *Odontotermes* et *Macrotermes* en zone Orientale, de *Syntermes* et *Cornitermes* en zone Néotropicale, d' *Amitermes*, de *Coptotermes* et de *Nasutitermes* en Australie hébergent, le fait est bien connu, des organismes très différents, les plus nombreux étant d'autres arthropodes, au premier rang desquels d'autres termites et des fourmis. Des représentants de ces deux groupes peuvent parfois être représentés par des dizaines d'espèces dans une seule structure (Mill 1984b), et même plus d'une centaine (Grassé 1986). Pour cette raison, ces espèces hospitalières sont qualifiées de clés-de-voûte écologiques (Redford 1984).

Il en va de même pour certaines fourmis, qui hébergent - beaucoup moins fréquemment mais parfois tout de même - des termites, aux côtés d'autres organismes. Les études mettant en évidence la structure de leurs nids et leur dominance écologique sont nombreuses et ne peuvent être citées ici sans alourdir notre propos à l'excès. Nous reportons simplement ici les documents (publiés ou non) faisant mention de la présence de colonies d'isoptères dans leurs structures:

**FORMICA** (nombreuses espèces concernées): Fitch 1858, Mc Cook 1877 / 1879,  
King 1897 (4 espèces)

**LASIUS**: Forbes 1879 (" *Formica nigra* " = *Lasius niger* )

King 1897 ( *Lasius flavus*, *L.* " *claviger* " (?) )

Smythe and Coppel 1964, Maistrella - com. pers. - ( *Lasius* sp. )

**MYRMECIA** (nombreuses espèces concernées): Wheeler 1933, Douglas and Mc Kenna 1970, Gray 1974 (2 espèces), Higashi and Peeters 1990

**ATTA**: Emerson 1952, Araujo 1970, Weber 1972, Heleva and al. 1985,  
Bazire - Benazet 1993 ( com. pers. )

**SOLENOPSIS** ( groupe des fourmis de feu ): Collins & Markin 1971

( *S. saevissima* ), Trager 1991 ( *S. geminata* )

**IRIDOMYRMEX** ( groupe des fourmis à viande ): Hill 1941 ( *I. sanguineus*, *I.*

*detectus* ) Greaves & Hugues 1974, Greenslade 1975 ( *I. purpureus* )

**CAMPONOTUS**: Silvestri 1903, Wasmann 1915, Josens 1972

**FOURMIS GRANIVORES**: Mc Cook 1882 ( *Pogonomyrmex occidentalis* ) et vraisemblablement d'autres cas (Darlington com. pers.).

### Tendances inquilines chez des termites.

Que certains termites aient une propension naturelle à s'installer dans les structures d'autres isoptères est un phénomène parfaitement connu. Grassé (1984) dit que le termite attire le termite. Certains d'entre eux sont de véritables parasites sociaux: *Incolitermes* et *Ahamitermes* en Australie (Calaby 1956), *Inquilitermes* et *Serritermes* en zone tropicale (Araujo 1970), au moins un *Ancistrotermes* ( *A. crucifer* ) en Afrique (Grassé 1984), des *Discupiditermes* et d'autres genres moins connus en zone Orientale (Roonwal 1970). Des Termitidae s'installent parfois dans des fourmilières.

Voici des documents faisant mention de tels cas:

MACROTERMITINAE: Ackonor (1983) -*Microtermes*- , Bagine (com. pers.)-  
*Ancistrotermes* - .

TERMITINAE: Gray 1974 (*Protocapritermes krisiformis* ), Hill 1941  
( *Microcerotermes fugax* )

APICOTERMITINAE : Wasmann 1915, Weber 1943, Josens 1972, Fontes 1986

NASUTITERMITINAE : Silvestri 1903, Emerson 1952, Araujo 1970, Fontes 1986

Au sein de la famille des Rhinotermitidae, les Heterotermitinae sont très fréquemment trouvés dans des fourmilières; qu' on en juge à travers les références suivantes:

*Heterotermes* :*H.ceylonicus* chez *Aneuretus simoni* (Jayasuriya and Traniello 1985)

*H.ferox* chez : -*Iridomyrmex detectus* -fréquemment-(Hill 1941)

-*Iridomyrmex purpureus* -2 cas - (Greaves & Hugues 1974)

- *Myrmecia simillima* - 2 cas - (Gray 1974 )

- *Myrmecia pyriformis* ( Gray 1974 )

*Reticulitermes* : "*Termes frontalis* " - donc à glande frontale avec canule bien visible, ce qui ne peut appartenir, en région Néarctique, qu' à un Rhinotermitidae *Reticulitermes* sp. - chez *Formica rufa* ( Fitch 1858 )

*Reticulitermes* sp. chez *Solenopsis saevissima* ( Collins and Markin 1971)

*R. lucifugus* chez: *Lasius niger* ( *Formica nigra* ) ( Forbes 1879)

*Lasius* sp. - régulièrement - ( Maistrella com. pers.)

*R. flavipes* chez : *Aphaenogaster fulva* (Adams 1915),

*Pogonomyrmex occidentalis* (Mc Cook 1882)

*Lasius* sp. - fréquemment - (Smythe and Coppel 1964 / 1976)

*L. "claviger"* (?) (King 1897)

*L. flavus* (King 1897)

*Formica rufa* ( Mc Cook 1877)

*F. exsectoides* ( Mc Cook 1879)

*F. fusca* var. *subsericea* (King 1897)

*F. integra* ( King 1897)

*F. pallidefulva fuscata* ( King 1897)

*F. obscuripes* ( King 1897)

De nouvelles recherches s'imposent pour éclaircir la nature réelle des rapports que des représentants de cette dernière espèce lient avec des fourmis très diverses (car des associations pacifiques existent également dans le nid du termite, avec des fourmis de genres différents de ceux précédemment cités, comme *Camponotus* et *Tapinoma* - Smythe and Coppel 1976 ).

Notons aussi que *R. flavipes* possède le même composé attractif: une citone insaturée (2-méthyle-2-heptène-6-one) que la fourmi *Iridomyrmex detectus* (Smythe 1966) . Cette citone mériterait donc d'être recherchée chez *Heterotermes ferox* , fréquemment présent dans les structures de cette fourmi, comme il a été mentionné plus haut (Hill 1941).

### **Mutualisme: un phénomène pivot négligé et sous-évalué .**

Forts peu observés, les mécanismes mutualistes constituent pourtant des éléments absolument déterminants dans les rapports entre insectes sociaux terricoles. Ils peuvent s'exprimer essentiellement à travers 3 "modalités" principales, les deux premières pouvant être regroupées sous le terme de "mutualisme" sans nécessité de rapports continus et harmonieux entre les colonies concernées .

1. Utilisation réciproque des produits du voisin . Ce phénomène a une fréquence d'occurrence extrêmement élevée, du fait de la généralité des associations termites-fourmis dans des complexes de nids. Il peut concerner les constructions, les galeries, les oeufs, les fluides corporels, les cadavres, et le transfert d'un groupe à l'autre de pucerons et de leur miellat, ainsi que d'acariens et de collemboles associés. Dans ce dernier cas, la conséquence peut être parfois négative pour le récepteur (parasitisme direct ou compétition trophique) mais se révèle bénéfique dans certains cas

(prédation des acariens parasites et des nématodes, prédation de champignons compétiteurs voire pathogènes, de collemboles pilleurs de réserves alimentaires) . Le transfert concerne, dans certains cas, d'autres espèces de termites ou de fourmis, étroitement commensales des colonies principales (Smythe and Coppel 1976, Wasmann 1915, Ettershank 1965, Jaffe and al. 1995.).

2. Protection. Un insecte social terricole aux capacités de combat particulièrement développées, peut jouer le rôle de véritable protecteur d'un complexe de nids, lorsqu'il est associé à de nombreuses autres espèces. Ceci peut intervenir même s'il a des tendances initiales agressives, car il s'avère que la situation se stabilise progressivement (Mill 1984b, Holt 1990). Certaines observations particulièrement détaillées peuvent être trouvées dans Coles (1980) et Redford (1984) . On peut trouver plusieurs fois des *Camponotus* supposées protectrices, toujours de termites: dans leur propre nid (Silvestri 1903, Wasmann 1915) ou dans celui des isoptères (Wasmann 1915, Higashi and Ito 1989). Les effets de la présence de fourmis appartenant à ce genre dans les nids de *Cubitermes* (Williams 1959), soigneusement évitées par des *Dorylus* quand ces dernières attaquent les termites (Dejean et Ruelle 1995), mériteraient une étude particulière. Par ailleurs, des fourmis non spécifiées par les auteurs, mais dont la description évoque beaucoup des *Camponotus* , sont trouvées régulièrement dans diverses termitières, en contact direct avec les constructeurs du nid, et sans rapport prédatif avec eux (Hubbard 1877, Marais 1938).

On peut trouver d'autres exemples concernant des fourmis à viande -*Iridomyrmex* - (Wheeler 1936, Hill 1941, Greaves and Hugues 1974), des fourmis de feu - *Solenopsis* - (Weber 1972, Collins & Markin 1971, Trager 1991) des Nasutitermitinae - *Nasutitermes*, *Velocitermes*, *Diversitermes* - (Wasmann 1915, Coles 1980, Redford 1984, Fontes 1986).

Dans les trois derniers cas, les protecteurs interviennent parfois dans des nids appartenant à d'autres espèces, mais beaucoup plus souvent dans le leur: ils réunissent alors les statuts de protecteur actif et de clé-de-voûte écologique.

Les ennemis visés par ce type d'association sont en premier lieu des vertébrés myrmécophages: leur pouvoir destructeur sur les nids est important ; dans ce cadre, les Nasutitermitinae font jouer à leur sécrétion frontale le rôle d'un véritable tanin animal. Intervenant en premier lieu contre les destructeurs les plus redoutables (*Homo sapiens* excepté), ils sont indiscutablement les premiers défenseurs de complexes fourmis - termites. En second lieu seulement, interviennent des arthropodes prédateurs: des myriapodes (les termites étant aussi bien placés que les fourmis pour leur faire face - Goldberg 1971 -) des araignées, des coléoptères carabiques. Des fourmis telles que *Dorylus* (*Typhlopone*) , *Linepithema humile* , *Pheidole megacephala* sont bien sûr largement concernées. Les "protecteurs / clés-de-voûte" - fourmis de feu, fourmis à viande, *Nasutitermes* - peuvent parfois être les agresseurs vis-à-vis desquels le complexe cherche à s'abriter (Silvestri 1903, Hill 1922, Araujo 1970, Higashi and Ito 1989, Porter and Savignano 1990). D'autres termites agresseurs peuvent être concernés , notamment différents Termitinae.

3. Symbiose. Un rapport détaillé sur la question fera l'objet d'une future communication. Par conséquent, nous nous tiendrons ici aux éléments généraux.

Contrairement aux hypothèses présentées dans le passé (Wheeler 1936), la symbiose n'a pas de caractère spécifique: elle répond simplement à des conditions écologiques nécessaires et suffisantes : - Usurpation partielle d'un réseau-nid

- Temps de présence suffisamment long pour permettre une harmonisation chimique avec la colonie hôte

- Usurpateurs en très petit nombre

Il y a alors établissement d'une harmonie symphile . Les insectes des mêmes espèces peuvent très bien entretenir des relations antagonistes, dans la même région, si les conditions de mise en contact sont différentes.

Par ailleurs, certains éléments peuvent parfois intervenir comme médiateurs et catalyseurs dans la mise en place de telles relations, comme les oeufs et leur stockage (Smythe and Coppel 1976), la présence d'aphides (King 1897).

D'autres ont même des potentialités d'induction évolutive (transfert du terme d'une *Serviformica* vers une fourmi dulotique lors d'un raid de cette dernière - déduit des cas d'inquinisme d'un isoptère observés par King 1897-) ; utilisation directe du commensal comme auxiliaire dans les conflits (Swartz com. pers.).

## DISCUSSION

Indépendamment de la forte présence du prédateur *Megaponera foetens*, en dépit des assauts des *Dorylus* souterraines, les seuls Termitinae, Apicotermitinae et Nasutitermitinae sont aussi richement représentés, en Afrique, que l'ensemble des Formicidae (Pearce and al. 1993, Hölldobler and Wilson 1990). Comme le dit très judicieusement J.B Cragg, dans sa préface à l'ouvrage de Brian (1978): "There ( en Afrique) and in many other parts of the world, their ( aux termites ) only serious competitor is *Homo sapiens*."

Quant à leurs rapports avec l'autre groupe d'insectes sociaux terrioles dominants, les fourmis, il ne débouche jamais sur une antinergie dans des conditions non perturbées par l'homme.

Il a été démontré dans la présente étude que prédation et compétition avaient des répercussions bien moindres que précédemment envisagées. De plus, on peut constater, à partir des observations de terrain de Room (1972) aussi bien que d'un travail d'écologie théorique de Bodini (1991) que les éléments de la triade Mutualisme - Compétition - Prédation deviennent successivement interchangeables, si l'on prend en compte l'inclusion des biocoenoses à petit nombre d'intervenants dans des écosystèmes plus vastes, à interactions multiples, qui modifient les profils des conséquences de tel ou tel mécanisme.

Les seuls cas d'antibiose (disparition des populations consécutivement à une dissociation du complexe) résulte toujours d'une intervention destructrice de l'être humain sur le milieu, à l'échelle individuelle (brisure du nid) avec les termites comme victimes dans 99,9 % des cas, et collective.

On peut citer, pour le second cas, les disparitions massives de *Macrotermes*, massacrés sur des étendues considérables, par des *Dorylus (Typhlopone) dentifrons*, pendant 4 ans, consécutivement à des modifications fondamentales dans les pratiques culturales (Bodot 1967), ou celle de populations de fourmis, au Sri-Lanka, du fait de la surdominance des termites dans un milieu totalement perturbé par la destruction de la forêt ombrophile (Wilson and al. 1956, Jayasuriya 1980).

De ce point de vue, il est certain que la qualité des rapports entre termites et fourmis se dégrade sensiblement à l'heure actuelle. Les conséquences sont gigantesques, concernant des organismes à l'impact décisif sur la nature des sols, donc de la flore et de la faune. Certaines d'entre elles prendront probablement l'aspect du "retour de baton" comme c'est déjà le cas avec les souches virales des forêts tropicales.

L'essentiel des relations repose toujours, néanmoins, sur des associations non ou très faiblement conflictuelles. La fréquence élevée de simultanéité des essaimages de fourmis et de termites (Wynne-Edwards 1962, avec un exemple précis dans Weesner 1970) suivie du choix de sites de nidification homologues (Nutting 1969, Hölldobler and Wilson 1990) laisse supposer que dans de très nombreux cas, le commensalisme débute très précocement, peut-être dès la fondation des sociétés ou immédiatement après celle-ci. La synthèse des signaux de reconnaissance sociale des commensaux peut s'effectuer très aisément dans cette situation (par exemple après habitude à "l'odeur" des voisins à travers une mince cloison de terre).

Le véritable élément central, qui donne sa forme générale à l'écosystème des insectes eusociaux terrioles, est le mutualisme, et non pas l'antagonisme en général et la prédation en particulier.

## REMERCIEMENTS

Je remercie le Dr Alain Dejean, des Universités de Toulouse et de Yaoundé, pour m'avoir incité à "passer à l'acte" de recherche et de production personnelle, le Pr Daniel Lebrun, de l'Université de Nantes, pour son indulgence, sa gentillesse et ses encouragements constants dans cette besogne incertaine, et bien sûr, mon épouse Isabelle, pour sa compréhension et sa patience.

## REFERENCES

- Ackonor, J. B., 1983. The nest and nesting habits of the ant *Cataulacus guineensis* F. Smith (Hymenoptera, Formicidae) in a Ghanaian cocoa farm. *Insect Sci. Appl.*, 4 (3) : 267-283.
- Adams, C. C., 1915. Ecologically annotated list. II. Forest invertebrates. Termites. *Bull. Illinois State Lab. Natur. Hist.*, 11 : 208 - 209.
- Araujo, R. L., 1970. Termites in the Neotropical Region, 527 - 576, dans : *Biology of termites II*, Krishna, K. et F. M. Weesner eds., Academic Press, New York et Londres : 643 pages.
- Batra, S. W. T., 1980. Nests of the solitary bee, *Anthophora antiope*, in Punjab, India. *J. Kans. entomol. Soc.*, 53 : 112 - 114.
- Bennett, F. D., 1964. Notes on the nesting site of *Centris derasa*. *Pan - Pacific Entomologist*, 40 : 125 - 128.
- Bodini, A., 1991. What is the role of predation on stability of natural communities? A theoretical investigation. *Biosystems*, 26 : 21 - 30.
- Bodot, P., 1967. Etudes écologiques et biologiques des termites des savanes de basse Côte d'Ivoire. *Ins. Soc.*, 14 : 229 - 258.
- Brian, M. V., 1978. *Production ecology of ants and termites. International Biological Program 13*. Cambridge University Press. 409 pages.
- Calaby, J. H., 1956. The distribution and biology of the genus *Ahamitermes* (Isoptera). *Aust. J. Zool.*, 4 : 111 - 124.
- Coles, H., 1980. Defensive strategies in the ecology of Neotropical termites. *Thèse non publiée*, Université de Southampton : 243 pages.
- Collins, H. L. et G. P. Markin, 1971. Inquilines and other arthropods collected from nests of the imported fire ants, *Solenopsis saevissima* Richteri. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 64 (6) : 1376 - 1380.
- Dejean, A. et J. E. Ruelle, 1995. Importance of *Cubitermes* termitaries as shelter for incipient termite colonies. *Ins. Soc.*, 42 (2) : 129 - 136.
- Douglas, A. M. et L. N. Mc Kenna, 1970. Observations on the bull - dog ant, *Myrmecia vindex*. *West. Aust. Nat.*, 11 (6) : 125 - 127.
- Emerson, A. E., 1952. The Neotropical genera *Procornitermes* and *Cornitermes* (Isoptera, Termitidae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 99 (8) : 475 - 540.
- Emerson, A. E., 1955. Geographical origins and dispersions of termite genera. *Fieldiana Zool.*, 37 : 465 - 521.
- Emerson, A. E. et K. Krishna, 1975. The termite family Serritermitidae (Isoptera). *Amer. Mus. Novitates*, 2570 : 1 - 31.
- Ettershank, G., 1965. A generic revision of the world Myrmicinae related to *Solenopsis* and *Pheidologeton* (Hymenoptera, Formicidae). *Aust. J. Zool.*, 14 : 73 - 171.
- Fitch, A., 1858. Fourth Report on the noxious and other insects of the State of New-York. *Trans. New -York 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.
- Goldberg, J., 1971. Comportement agressif du termite de Saintonge ( *Reticulitermes santonensis* ) envers deux espèces de myriapodes. *Revue du comportement animal*, 5 : 141 - 142.
- Grassé, P. P., 1982, 1984, 1986. *Termitologia*. 3 tomes.  
Tome 1: *Anatomie, physiologie, reproduction des termites* : 676 pages, 1982.  
Tome 2: *Fondation des sociétés, construction* : 613 pages, 1984.  
Tome 3: *Comportement, socialité, écologie, évolution, systématique* : 715 pages, 1986.

- Fondation Singer - Polignac, éditions Masson .
- Gray, B., 1974. Associated fauna found in nests of *Myrmecia* (Hymenoptera, Formicidae). *Ins. Soc.*, 21 : 289 - 300.
- Greaves, J. et R. D. Hugues, 1974. The population biology of the meat ant. *J. Aust. Ent. Soc.*, 13 : 329 - 351 .
- Greenslade, P. J. M., 1975. Short- term change in a population of the meat ant *Iridomyrmex purpureus* (Hymenoptera, Formicidae). *Aust. J. Zool.*, 23 : 511 - 522.
- Heleva, J. V. T., H. F. Howden et A. J. Ritchie, 1985. A review of the new world genera of the myrmecophilous and termitophilous subfamily Hetaeriinae (Coleoptera, Histeridae). *Sociobiology*, 10 : 127 - 386.
- Higashi, S. et F. Ito, 1989. Defense of termitaria by termitophilous ants. *Oecologia*, 80 : 145 - 147.
- Higashi, S. et C. P. Peeters, 1990. Worker polymorphism and nest structure in *Myrmecia brevinoda* Forel (Hymenoptera, Formicidae). *J. Aust. Entom. Soc.*, 29 : 327 - 331.
- Hill, G.F., 1922. Description and biology of some north australian termites. *Proc. Linn. Soc. N.S. Wales*, 47 : 142 - 160.
- Hill, G. F., 1941. *Termites (Isoptera) from the Australian Region* . Government Printer, Melbourne: 479 pages.
- Hölldobler, B. et E.O. Wilson, 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge (U. S. A.): 732 pages .
- Holt, J. A., 1990. Observations between meat ants and termites in tropical Australia. *J. Trop. Ecol.*, 6 : 379 - 382 .
- Holt, J. A. et P. J. M. Greenslade, 1979. Ants in mounds of *Amitermes laurensis*. *J. Aust. Entom. Soc.*, 18 : 349 - 361.
- Hubbard, H. G., 1877. Notes on the tree nests of termites in Jamaica. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, 19 : 267 - 274.
- Jaffe, K., C. Ramos et S. Issa, 1995. Trophic interactions between ants and termites sharing common nests. *Ann. Entom. Soc. Amer.*, 88 (0) : 6 pages.
- Jayasuriya, A. K., 1980. The behavior and ecology of *Aneuretus simoni* Emery. *Thèse non publiée*, Harvard University, Cambridge, Mas.
- Jayasuriya, A. K. et J. F. A. Traniello, 1985. The biology of the primitive ant *Aneuretus simoni* (Emery) (Formicidae, Aneuretinae). I. Distribution, abundance, colony structure and foraging ecology. *Ins. Soc.*, 32 (4) : 363 - 374.
- Josens, G., 1972. Etudes biologiques et écologiques des termites (Isoptera) de la savane de Lamto Pakabo (Côte d'Ivoire). *Thèse non publiée*, Université libre de Bruxelles.
- King, G. B., 1897. *Termes flavipes* Kollar and its association with ants. *Ent. News*, 8 : 193 - 196.
- Lee, K. E. et T. G. Wood, 1971. *Termites and soils*. Academic Press, Lond., N - Y. : 251 pages.
- Lemaire, M., C. Lange, J. Lefebvre et J-L Clément, 1986. Stratégie de camouflage du prédateur *Hypoponera eduardi* dans les sociétés de *Reticulitermes* européens. *Actes Coll. Ins. Soc.*, 3 : 97 - 101.
- Lepage, M., 1981. Etude de la prédation de *Megaponera foetens* (F.) sur les populations récoltantes de Macrotermitinae dans un écosystème semi-aride (Kajiado, Kenya). *Ins. Soc.*, 28 (3) : 247 - 262.
- Lepage, M. et J. P. E. C. Darlington, 1984. Observations on the ant *Carebara vidua* F Smith preying on termites in Kenya. *J. Nat. Hist.*, 18 : 293 - 302.
- Longhurst, C., Johnson, R. A. et T. C. Wood, 1979. Foraging, recruitment and predation by *Decamorium uelense* (Santschi) (Formicidae, Myrmicinae) on termites in southern Guinea savanna, Nigeria. *Oecologia*, 38 : 83 - 91.
- Marais, E., 1938. *Moeurs et coutumes des termites. Etude de la fourmi blanche de l'Afrique du Sud* . Editions Payot: 196 pages.
- Mc Cook, H. C., 1877. Mound - making ants of the 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.*, 154 - 156.
- Mc Cook, H.C., 1882. *The honey ants of the Garden of the Gods, and the occident ants of the american plains*. J. B. Lippincott & Co., Philadelphia : 188 pages.

- Mill, A. E., 1981. Observations on the ecology of *Pseudomyrmex termitarius* (F. Smith) (Hymenoptera, Formicidae) in Brazilian savannas. *Rev. Bras. Entomol.*, 25 : 271 - 274.
- Mill, A. E., 1983. Foraging and defensive behaviour in Neotropical termites. *Thèse non publiée*, Université de Southampton: 264 pages.
- Mill, A. E., 1984a. Predation by the ponerine ant *Pachycondyla commutata* on termites of the genus *Syntermes* in Amazonian rain forest. *J. Nat. Hist.*, 12 : 405 - 410.
- Mill, A. E., 1984b. Termitarium cohabitation in Amazonia: 129 - 137, dans: *Tropical Rain forest*, Chadwick, A. C., et S. L. Sutton eds. The Leeds Symposium.
- Nutting, W. L., 1969. Flight and colony foundation : 233 - 282, dans: *Biology of termites I*, Krishna, K. et F. M. Weesner eds., Academic Press (N-Y. and Lond.): 598 pages.
- Pearce, M.J., S. Bacchus et J. W. M. Logan, 1993. What termite ? A guide to identification of termite pest genera in Africa. *N.R.I. Technical Leaflet 4* : 19 pages.
- Porter, S. D. et D. E. Savignano, 1990. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology*, 71 : 2095 - 2106.
- Redford, K. H., 1984. The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) and their role in determining a potential keystone species. *Biotropica*, 16 : 112 - 119.
- Room, P. M., 1972. The constitution and natural history of the fauna of the mistletoe *Tapinanthus bangwensis* (Engl. & K. Krause) growing on cocoa in Ghana. *J. Anim. Ecol.*, 41 : 519-535.
- Roonwal, M. L., 1970. Termites of the Oriental Region: 315 - 392, dans : *Biology of termites II*, Krishna, K. et F.M. Weesner eds. Academic Press (N-Y. and Lond.): 643 pages.
- Sennepin, A., 1995. Relations entre fourmis et termites. Des termites assaillants, fiction ou réalité ? *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest de la France*, 17 (3) : 121-124.
- Silvestri, F., 1903. Contribuzione alla conoscenza dei termitidi e termitofili dell' America meridionale. *Redia*, 1 : 1 - 234.
- 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 pages.
- Smythe, R. V. et 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. et 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. Lett.*, 61 : 95 - 102.
- Thorne, B. L. et R. B. Kimsey, 1983. Attraction of Neotropical *Nasutitermes* termites to carrion. *Biotropica*, 15 : 295 - 296.
- Trager, J. C., 1991. A revision of the fire ants *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *J. N-Y. Entom. Soc.*, 99 (2) : 141 - 198.
- Wasmann, E., 1915. *Das Gesellschaftsleben der Ameisen . Das Zusammenleben von Ameisen verschiedener Arten und von Ameisen und Termiten* . Münster : 413 pages.
- Weber, N. A., 1943. The ants of Imatong mountains, Anglo - Egyptian Sudan. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 93 : 264 - 389.
- Weber, N. A., 1944. The Neotropical Coccid - tending ants of the genus *Acropyga* Roger. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 37 : 89 - 122.
- Weber, N. A., 1972. Gardening ants, the Attines. *Memoirs of the American Philosophical Society*, 92 : 146 pages.
- Weesner, F. M., 1970. Termites of the Nearctic Region : 477 - 526, dans: *Biology of termites II*, Krishna K. et F.M. Weesner eds. Academic Press (N-Y. , Lond.) : 643 pages.
- Wheeler, W. M., 1933 . *Colony founding among ants, with an account of some Australian species* . Harvard University Press Publications, Cambridge, Mas. : 179 pages.
- Wheeler, W. M., 1936. Ecological relations of ponerine and other ants to termites. *Proc. Amer. Acad. Arts. Sci.*, 71 : 159 - 243.
- Whitford, W. G. et J. B. Gentry, 1981. Ant communities of south longleaf pine plantations. *Environ. Entomol.*, 10 : 183 - 185.
- Williams, R. M. C., 1959. Colony development in *Cubitermes ugandensis* Fuller (Isoptera, Termitidae). *Ins. Soc.*, 6 : 291 - 304.
- Wilson, E. O., T. Eisner, C. Wheeler et J. Wheeler, 1956. *Aneuretus simoni* Emery, a major link in ant evolution. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 115 : 81 - 99.
- Wynne - Edwards, V. C., 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour* . Hafner, New - York.