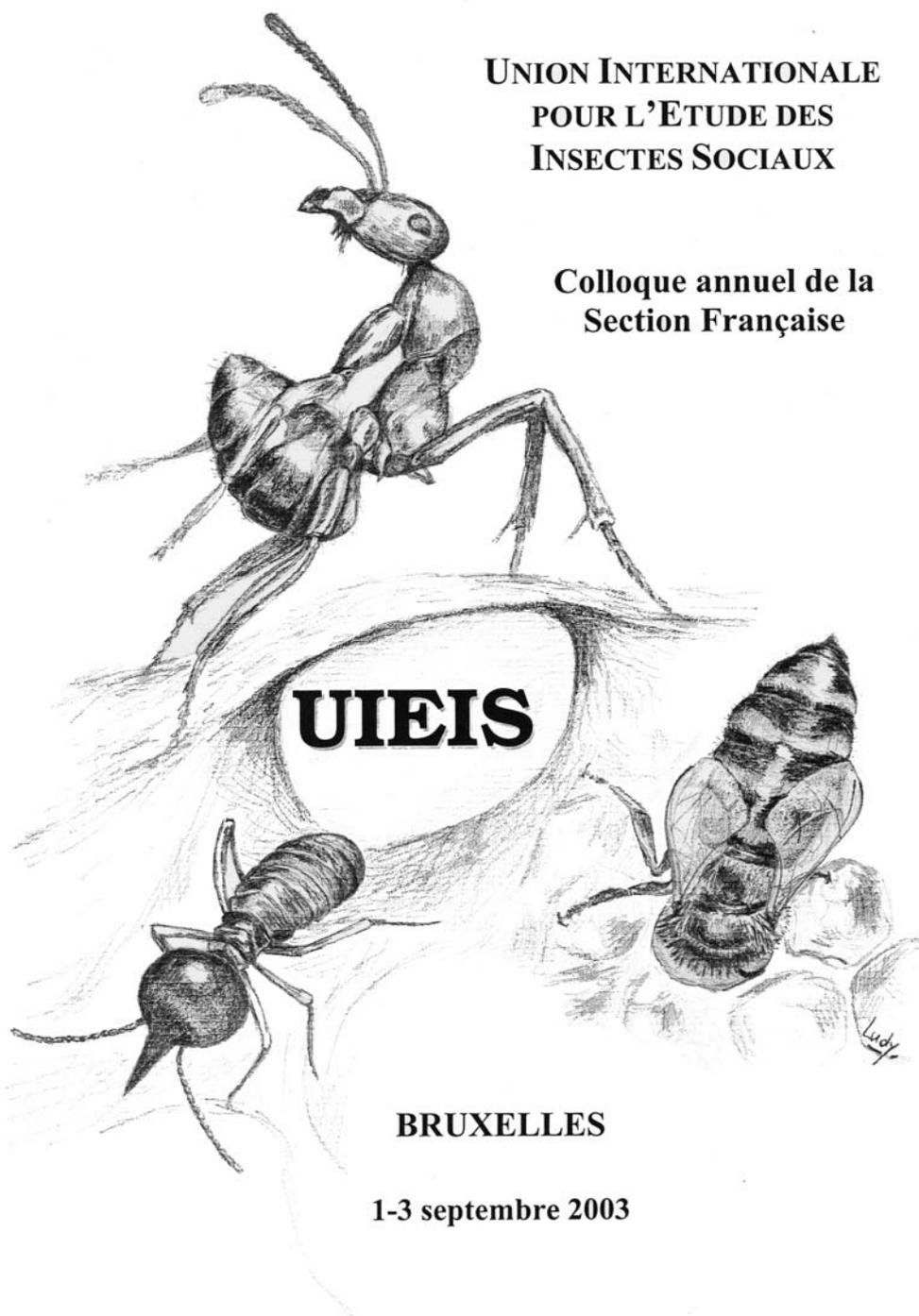


Actes des Colloques Insectes Sociaux

Volume 16 (2004)

UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES
INSECTES SOCIAUX

Colloque annuel de la
Section Française



BRUXELLES

1-3 septembre 2003

Dessin : Ludivine de Menten

SOLDATS ET SUCCES REPRODUCTIF CHEZ UN TERMITE PRIMITIF

par Estelle A. Roux et Judith Korb

LS Biologie I, Zoologie, Universität Regensburg, 93040 Regensburg, Allemagne ;
estelle.roux@biologie.uni-regensburg.de

Introduction

La prédation est une pression sélective majeure ayant favorisé l'évolution de comportements altruistes chez les vertébrés comme chez les insectes (Alexander et al., 1991). Pourtant il existe relativement peu de castes spécialisées dans la défense parmi les espèces eusociales. On en trouve chez quelques fourmis, dans deux familles de pucerons et chez tous les termites actuels (la perte des soldats chez quelques genres est un caractère dérivé) (Noirot et Pasteels, 1987). Chez les termites l'évolution des soldats est monophylétique et antérieure à celle des ouvriers. Cette caste représente une énigme évolutive sans équivalent parmi les autres systèmes eusociaux (Noirot, 1990).

A l'heure actuelle il n'existe que deux théories concernant l'évolution des soldats de termites. La première s'appuie sur les soldats néoténiques (reproducteur secondaire) présents chez les termites de bois humide (Termopsidae). Les combats entre les neutres pour l'accès au statut de reproducteur secondaire serait, selon Myles (1988), à l'origine de cette caste défensive. Cependant, ainsi que l'a montré Roisin (1999), cette hypothèse comporte plusieurs faiblesses. Premièrement, les soldats néoténiques sont peu fréquents et n'ont pas un comportement de soldats. Il semble donc peu probable que ces individus se servent de leurs armes pour accéder au statut de reproducteur. Deuxièmement, les soldats néoténiques sont absents de toutes autres familles de termites. Ils ne représentent donc vraisemblablement pas la forme ancestrale des soldats actuels.

La deuxième théorie concernant l'origine des soldats suppose que les avantages, en terme de succès reproductif, que procure cette caste contre balance le coût de sa production et maintenance (Roisin, 1999). Jusqu'à présent l'efficacité de la défense des soldats n'a été montrée que chez des termites évolués (multiple site nesters) (revue in Noirot et Darlington, 2000). De plus le bénéfice intrinsèque des soldats n'a jamais été quantifié.

Quel est le rôle imparti aux soldats des familles primitives? Pour répondre à cette question, nous avons étudié le termite de bois sec *Cryptotermes secundus* (Kalotermitidae), chez qui les soldats sont les seuls individus stériles. Les colonies sont composées de 100 à 400 individus dont 2 à 3 % sont des soldats. Ce faible taux est caractéristique des termites à nid unique (Abe, 1987) car le nid constitue la principale protection de la colonie. L'objectif de cette étude était de mesurer l'effet des soldats sur le succès reproductif des colonies.

Matériel et méthode

Les colonies ont été récoltées dans les mangroves du port de Darwin (Australie). La composition de chaque colonie a été déterminée, puis chaque colonies a été transférée dans un nid d'élevage en pin (Lenz, 1994) et ramenée dans les mangroves. Au bout d'un an nous les avons récolté à nouveau et leur nouvelle composition fut établie. Nous avons 36 témoins, des colonies non manipulées, et 18 colonies sans soldat. Pour obtenir ces dernières, les soldats ont été éliminés et leur remplacement a été inhibé par un extrait de tête de soldat (Korb et al., 2003). L'avantage de cet extrait est qu'il n'induit pas la formation d'intercastes. Les neutres et nymphes se développent donc normalement.

Nous avons mesuré trois paramètres du succès reproductif : la survie, la croissance et la production d'ailés.

Statistiques

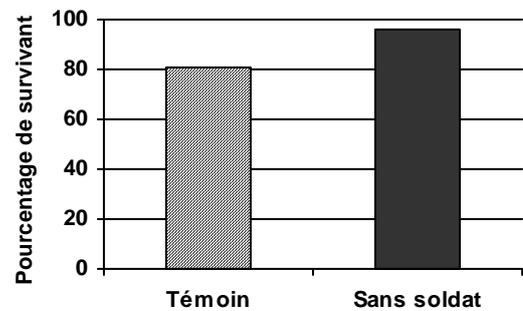
Comme pour *C. brevis* (Lenz, 1994), la taille des colonies peut influencer le développement des colonies de *C. secundus* (Korb et Lenz, in press). Cela a été le cas dans cette expérience : la croissance et la production d'ailés étaient corrélées à la taille de la colonie (Spearman, $N=46$, respectivement $Z=-0,345$, $p=0,019$ et $Z=0,648$, $P=0,0001$). Pour tester ces variables nous avons donc utilisé une ANCOVA, avec la taille comme co-variable, suivie d'un test de permutation. Ce test était nécessaire afin de prendre en compte la non-conformité des données avec les hypothèses de l'ANOVA.

Résultats

L'inhibition n'a pas été complète mais les colonies traitées n'ont pas produit autant de soldats que les témoins (Mann-Whitney, $N=46$, $Z=-2,568$, $p=0,010$).

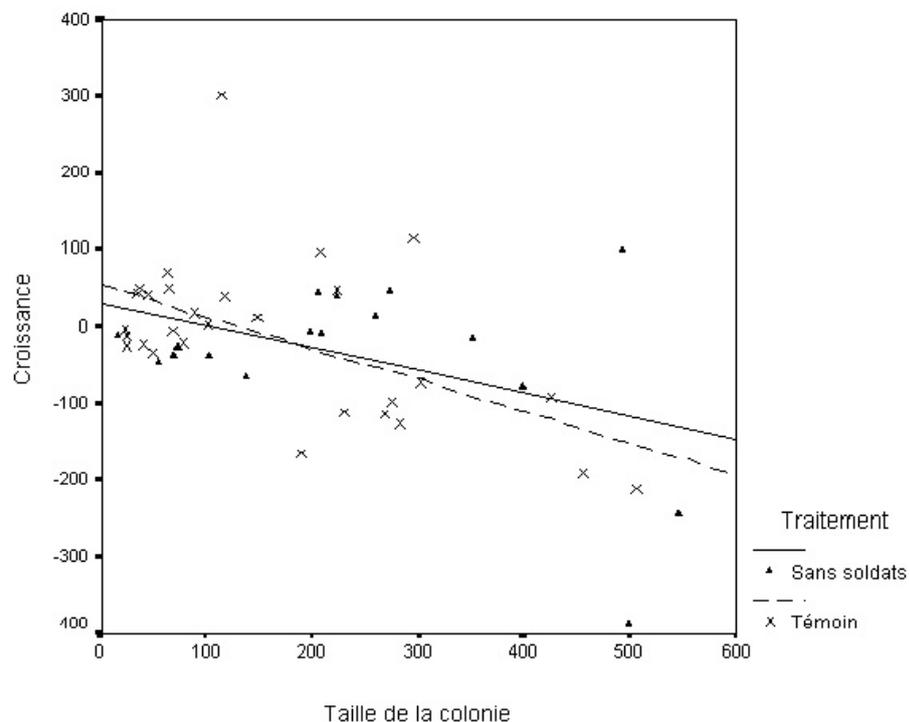
Présence des Soldats et Survie

La faible proportion ou absence de soldats n'a pas eu d'effet significatif sur la survie des colonies 'sans soldat' ($N=18$) par rapport aux témoins ($N=36$) (Test exact de Fisher $P=0,239$; cf. graphique). Il n'y avait aucun signe de prédateurs ou compétiteurs parmi les huit colonies qui n'ont pas survécus (sept témoins et une sans soldat). La présence de corps desséchés indique plutôt des facteurs abiotiques, tels que des températures et/ou des conditions xériques trop extrêmes, à l'origine de ces pertes.



Présence des Soldats et Croissance de la Colonie

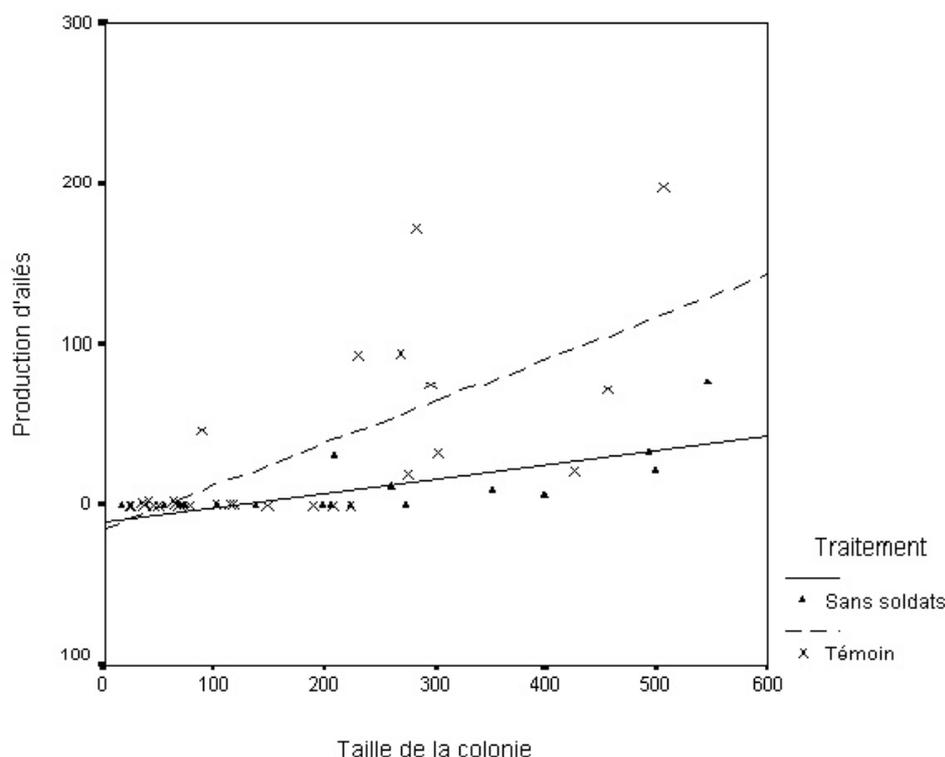
Quelque soit le traitement, témoin ou 'sans soldat', les colonies ont en moyenne diminué de taille (cf graphique). La croissance moyenne a été de -14 ± 105 pour les témoins et de -42 ± 114 pour les colonies sans soldat. Ces deux croissances ne sont pas



significativement différentes (ANCOVA, $F_{1,43}=5,35$, $p=0,98$).

Présence des Soldats et Production d'Ailés

A la fin de l'expérience, des nymphes (les futurs ailés) étaient présentes dans 17 (89%) colonies témoins et dans 7 (41%) colonies sans soldat (cf. graphique). La production d'ailés a été trois fois plus importante chez les témoins que chez les 'sans soldat' (moyenne : 29 ± 53 témoins, 11 ± 20 'sans soldats'). Cette différence est hautement significative (ANCOVA, $F_{1,43}=8,70$, $p=0,0021$), les colonies 'sans soldat' ont produit moins d'ailés que les colonies témoins.



Conclusion

Lors de cette étude nous avons cherché à établir l'effet des soldats sur le succès reproductif des colonies d'un termité primitif. Ceci a été fait dans le but de tester si oui ou non la présence des soldats est maintenue grâce au bénéfice intrinsèque qu'elle procure (autant pour la colonie que pour l'individu).

Nos résultats montrent que la présence des soldats augmente le nombre d'ailés produits. Par contre leur présence n'a eu aucun effet ni sur la survie, ni sur la croissance de la colonie. Ainsi, la défense de la colonie ne semble pas être la cause de l'effet positif des soldats sur la production d'ailés. Il se pourrait donc que cette caste ait une fonctionnalité supplémentaire au rôle défensif qui lui est traditionnellement attribué. Ces résultats démontrent (i) que la production et maintenance de soldats est bénéfique pour la colonie et (ii) que les individus qui se développent en soldats obtiennent un bénéfice indirect. Cela explique pourquoi les soldats actuels de *C. secundus* sont maintenus. Cet avantage, à condition qu'il ait été présent chez l'ancêtre des termites, pourrait avoir favorisé l'évolution des soldats.

Remerciements

Cette étude a été financée par la Fondation Scientifique Allemande (DFG) dans le cadre du programme Emmy Noether (KO 1895/2-1)

Références

- Abe, T. 1987. Evolution of life types in termites. *in* Evolution and Coadaptation in biotic communities. S. Kawano, J. H. Connell, and T. Hidaka, eds. University of Tokyo Press, Tokyo. pp. 125-148
- Alexander, R. D., K. M. Noonan, and B. J. Crespi. 1991. The evolution of eusociality. *in* The biology of the naked mole-rat. P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, and R. D. Alexander, eds. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. pp. 3-44
- Korb, J., E. Roux, and M. Lenz. 2003. Proximate factors influencing soldier development in the basal termite *Cryptotermes secundus* (Hill). *Insectes soc.* 50, in Press.
- Lenz, M. 1994. Food Resources, colony growth and caste development in wood-feeding termites. *in* Nourishment and evolution in insect societies. J. Hunt and C. A. Nalepa, eds. Oxford and I.B.H Publishing Co. Pvt. Ltd., New Dehli, India. pp. 159-209
- Myles, T. G. 1988. Ressource inheritance in social evolution from termites to man. *in* The ecology of social behavior. C. N. Slobodchikoff, ed. Academic Press, London. pp. 379-423
- Noirot, C. 1990. La caste des soldats chez les termites: originalité, évolution. *Actes Coll. Insectes soc.* 6, 21-26.
- Noirot, C. and J. P. E. C. Darlington. 2000. Termite nests: architecture, regulation and defence. *in* Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology. T. Abe, D. E. Bignell, and M. Higashi, eds. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. pp. 121-139.
- Noirot, C. and J. M. Pasteels. 1987. Ontogenetic development and evolution of the worker caste in termites. *Experientia.* 43, 851-860.
- Roisin, Y. 1999. Philopatric reproduction, a prime mover in the evolution of termite sociality? *Insectes soc.* 46, 297-305.