

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

VOL. 1-COMPTÉ RENDU COLLOQUE ANNUEL,
LES EYZIES 22-24 sept. 1983

année du tricentenaire de la naissance de



Portrait de Réaumur
par Jean-Jacques BALECHOU

René-Antoine FERCHAULT, Seigneur DE RÉAUMUR

DES ANGLÉS et DE LA BERMONDIÈRE

La Rochelle 28 février 1683 - La Bermondière 18 octobre 1757

INTERET ET LIMITES DES PRINCIPES D'OPTIMISATION EN ECOLOGIE DES TERMITES

par
Michel LEPAGE

Laboratoire de Zoologie (LA 258), E.N.S.,
46 rue d'Ulm, F-75230 Paris Cedex 05

Résumé: L'écologie évolutive permet une approche globale des stratégies exprimées par les espèces sous l'action de la sélection naturelle. Certes, une telle démarche réclame que les hypothèses implicites soient clairement précisées. L'écologie des insectes sociaux, et en particulier celle des termites, manque cruellement d'hypothèses unificatrices: les principes d'optimisation développés dans l'ouvrage d'OSTER et WILSON (1978) peuvent apporter un outil théorique et méthodologique de mise en ordre du réel. Cet article expose brièvement à propos des 3 périodes de la vie d'une colonie de termites (fondation, croissance et reproduction), comment une telle approche peut être faite.

Mots-clés: *Termites, écologie, optimisation.*

Summary: Interest and limitation of optimization principles in termite ecology

The optimization theory allows a global approach of complex structures and behaviours in terms of natural selection (Darwinian fitness). Several criticisms can be expressed to these models, particularly the need for a clear statement of implicit assumptions. In the field of social insects ecology, (OSTER & WILSON (1978) brought a set of unifying hypothesis. The present paper briefly exposes how the optimization tool can be utilized to explain life history strategies in termites. Three stages are distinguished in a colony life. First, the founding stage, where the global energy content of the system is a crucial threshold, leading up the colony to invest in a first brood of numerous but small workers. In the growing stage (or ergonomic stage), the colony builds up its potential and sets different foraging and feeding strategies: the main problem to resolve being the ratio between net profit per unit forager and their number. Then, in the reproductive stage, the perennial termite colony should find a compromise between its optimal sexuals production and its inclusive fitness. Finally, this paper stress the need for further studies in termite ecology, on the base of both unifying concepts and efficient technics of data collecting.

Key-words: *Termites, ecology, optimization.*

Les principes d'optimisation: introduction

L'utilisation et la formulation mathématique des modèles d'optimisation ont d'abord été développées au 19^e siècle dans le domaine des lois physiques (principe de Fermat). Appliquée à la thermodynamique (second principe), l'optimisation permet de déterminer, par une approche globale, la trajectoire exacte

suivie par un système. Sinon cette trajectoire ne pourrait être calculée que par la résolution d'équations différentielles locales successives.

Les travaux de FISCHER (1930) ont amorcé l'application des principes d'optimisation en écologie évolutive (théorème de la sélection naturelle). Cette écologie évolutive réunit alors en un corpus théorique des lois issues de l'écologie et des lois issues de la génétique. Cette approche suppose (en simplifiant), que sont sélectionnés les individus dont la morphologie, la physiologie, le comportement, leur permettent de résoudre un problème donné.

On peut cependant s'interroger (MAYNARD-SMITH, 1978) sur l'hypothèse de l'adaptation des espèces qui forme la base de la théorie néo-Darwinienne de l'évolution: cette théorie n'est-elle pas invérifiable et irréfutable donc scientifique? (cf. également CALOW & TOWNSEND, 1981). Dans ce cas, tout effort d'explication fonctionnelle basée sur des principes d'optimisation ne serait qu'un simple test intellectuel et, si l'on y prenait garde, l'optimisation en écologie ne serait qu'un "théorème de Pangloss" (HALDANE, 1949): chaque animal accomplit les fonctions qui maximisent les chances de survie de son espèce!

Selon MAYNARD-SMITH (1978), tout modèle d'optimisation devrait définir clairement 3 séries de présomptions: les phénotypes ou les stratégies possibles, ce qui doit être maximisé (en fait, il s'agit de la valeur sélective globale de l'individu), et enfin le mode de transmission de cette stratégie. La mise en oeuvre de la théorie suppose donc que l'on puisse connaître l'ensemble des solutions possibles à un problème donné et que, à chaque solution, il soit possible d'associer un nombre ou une fonction qui exprime sa valeur. La solution sélectionnée sera donc celle qui possède la plus grande valeur ou le moindre coût. Le point crucial de cette approche sera de déterminer ce qui constitue un profit ou un coût pour un organisme tel qu'une société de termites.

La critique principale que l'on peut donc faire à des modèles d'optimisation, c'est qu'il seraient non testables. Des efforts importants devront donc être consacrés à la mise au point de méthodes adéquates. Dans la plupart des cas, la méthode comparative reste la plus prometteuse. Appliquée aux sociétés de termites, ces principes d'optimisation seraient, dans une première phase, un outil d'organisation de faits empiriques. Une définition plus précise des modèles réclamerait évidemment une élaboration ultérieure en langage mathématique.

L'optimisation appliquée aux sociétés de termites

Selon OSTER & WILSON (1978) "chaque colonie doit extraire la plus grande quantité possible d'énergie de son environnement et convertir cette énergie en croissance de la colonie, tout en se protégeant de ses ennemis, et ceci dans le but de maximiser sa reproduction". Défense et récolte combinées doivent permettre la production maximale de sexués. Tout modèle d'optimisation devra déterminer le meilleur moyen de distribuer une ressource limitée selon différentes alternatives. Ainsi que le précisent eux-mêmes Oster et Wilson, il s'agit alors de définir ce que signifient "le meilleur moyen" ainsi qu'une "ressource limitée".

Pour aborder ces problèmes, il sera nécessaire de préciser: 1) L'état du système "colonie de termites", sa structure par âges, par castes, le sex-ratio... On se heurte ici à l'échantillonnage correct des populations, difficulté

particulièrement ardue dans le cas des termites. 2) La réalité du schéma suivant: la structure par castes de la colonie permet une meilleure efficacité ergonomique, d'où la production d'un couvain de reproducteurs plus important, et enfin une plus grande valeur adaptative. 3) Les contraintes: les ressources étant limitées, il faut isoler les variables qui traduisent l'effet de la sélection naturelle.

Afin d'étudier comment se mettent en place les différentes stratégies au cours de la vie d'une colonie de termites, on distinguera (cf. OSTER & WILSON, 1978) un stade de fondation de la colonie, un stade ergonomique de croissance et un stade de reproduction. Ces différentes étapes ont déjà été envisagées par différents auteurs et pour différentes espèces de termites (BODOT, 1969; COLLINS, 1977; DARLINGTON, 1982; KALSHOVEN, 1930 in BODENHEIMER 1937; LEPAGE, 1974; NOIROT, 1969, 1980; NUTTING, 1969).

a-fondation et premières étapes de la jeune colonie

Ce stade apparaît particulièrement critique, surtout pour les espèces dont les parents ne semblent pas se nourrir avant d'être pris en charge par le premier couvain d'ouvriers. L'énergie globale dont dispose la colonie naissante est limitée (les réserves des parents). Les données obtenues pour l'espèce Macrotermes michaelsoni (LEPAGE, en prep.), montrent que l'énergie globale du système (parents + couvain) décroît jusqu'à environ 130 jours après la fondation et qu'il faut attendre près de 320 jours pour que la colonie retrouve une énergie totale voisine de celle de départ, alors que la population compte déjà en moyenne 270 individus.

L'investissement de la jeune colonie s'orientera vers la production d'un grand nombre d'ouvriers de petite taille (cf. OSTER & WILSON, 1978). On constate en effet que, pour les espèces comprenant plusieurs castes, ce sont les petits ouvriers qui apparaissent en général les premiers (GRASSÉ & NOIROT, 1955; LEPAGE, en prep.). D'autre part, les premiers individus sont de taille nettement plus réduite que dans les colonies plus matures, alors que souvent (exemple de M. michaelsoni), les poids des oeufs et des premières larves n'en diffèrent pas fondamentalement. Chez cette même espèce, on met en évidence des corrélations inverses pour un âge donné, entre la population totale des colonies et le poids moyen individuel des castes d'ouvriers (alors que ces corrélations sont positives pour la caste des petits soldats). Ensuite, la survie de la jeune colonie dépend du processus d'enclenchement de la physogastrie de la reine (SIEBER & LEUTHOLD, 1982). Il est possible, au moyen des données disponibles, de construire un modèle pour ces jeunes colonies qui tienne compte de l'ensemble des relations à l'intérieur du système. Il sera alors possible de tester l'effet, sur la croissance ultérieure du modèle, de variables: température, une ou plusieurs femelles fondatrices...

b- La phase de croissance de la colonie

Après les premières étapes de la fondation, la population de la colonie s'accroît exponentiellement. Au cours

de cette période, la colonie augmente son potentiel. En cela, elle ne diffère pas d'une entreprise (selon l'expression d'OSTER, 1976), essayant de maximiser ses profits en fonction des ressources dont elle dispose. Le flux d'énergie qui traverse le système "colonie" est alors le moteur essentiel de son fonctionnement: la colonie ayant à résoudre le problème de la relation entre le profit net par jour et par ouvrier (G) et leur nombre (N). OSTER, (1976), dans le cas des Bourdons, postule que le profit net pour la colonie, $Q(N) = GN - \alpha N^2$ (α exprime l'effet de la compétition entre récolteurs et la limitation des ressources).

Afin d'accroître le gain net par ouvrier, la population met en oeuvre différentes stratégies de récolte et d'utilisation de la nourriture. Les stratégies utilisées par les Macrotermitinae sont relativement bien connues (LEPAGE 1981 a & b, 1982 a & b).

Parmi ces stratégies, il faut citer le déplacement de l'aire de récolte selon les cycles journaliers et saisonniers, et l'ajustement de la récolte selon les besoins de la colonie (LEPAGE 1981 a; cf. CHARNOV, 1976). Cet aspect a été modélisé par TOWNSEND & HUGHES (1981) : pour toute distribution de la nourriture, il y a une allocation théorique de l'effort de recherche qui doit maximiser la récolte. Il s'agit d'optimiser l'énergie recueillie par rapport au temps de récolte (cf. SCHOENER, 1971).

Selon ce schéma, l'énergie recueillie est une mesure de la valeur sélective des colonies dans cette phase ergonomique. OSTER et WILSON supposent que l'efficacité de la récolte a été optimisée au cours du temps évolutif par des forces sélectives qui ont agi sur le comportement et les propriétés des castes. Il serait possible de trouver dans la littérature de nombreux exemples illustrant ces choix stratégiques des espèces : en ce qui concerne les termites, des travaux récents ont posé le problème (DELIGNE & PASTEELS, 1982; NOIROT, 1980 et en prep.).

Un aspect n'a peut-être pas encore reçu toute l'attention nécessaire dans le cas des termites: il s'agit des stratégies de digestion et défécation (cf. SIBLY, 1981). Pour obtenir l'animal la colonie de termites doit venir à bout des défenses de la proie (le matériel végétal), et ensuite ingérer les molécules lorsqu'elles sont brisées en unités plus petites. Si nous considérons le système constitué par la colonie de termites et ses réserves, on peut supposer que la quantité d'énergie obtenue par 1g de nourriture (pour un équipement enzymatique donné) sera fonction du temps de séjour de cette nourriture dans le système. Le poids de nourriture emmagasiné dans le tube digestif des ouvriers (et dans les meules pour les termites champignonnistes) est égale au produit du taux d'entrée dans le système (la récolte) par la période de digestion (avant que les résidus ne soient évacués). De cette constatation découlent deux possibilités: ou bien maximiser l'énergie obtenue en augmentant cette période de digestion dans le cas où le taux d'entrée de la nourriture est fixé par ailleurs (cf. contraintes environnementales), ou bien, pour les animaux se nourrissant d'une nourriture plus pauvre, augmenter la taille de leur "chambres digestives": exemple des champignonnistes ou des humivores (relation entre la dimension du tube digestif et la qualité du substrat nutritif),

afin d'utiliser une plus grande quantité de matériel par unité de temps.

c- La phase de reproduction

Selon BARBAULT (1981) "la valeur sélective des organismes dépend essentiellement de leur aptitude à se multiplier", d'où la valeur privilégiée des stratégies de reproduction parmi les stratégies adaptatives (cf. également STEARNS, 1976).

La notion de stratégie r-K a sous-tendu un grand nombre de travaux écologiques, surtout depuis l'ouvrage de MAC ARTHUR et WILSON (1967). Il semble que cette notion doive être fortement nuancée, surtout dans le cas des insectes sociaux où l'intégration supérieure du système social et l'adaptation comportementale des espèces introduit une complexité supplémentaire (LEPAGE, 1983 a). NOIROT (1980 & en prep.) montre comment peuvent se comparer les stratégies de différentes espèces de termites (*Cephalotermes rectangularis*, *Nasutitermes corniger*, *Cubitermes fungi-faber*, *Kaloterms flavicollis*). Cependant, il serait presque nécessaire de construire de tels schémas pour chaque espèce de termite, tant les généralisations sont délicates. Ainsi, une colonie de *Macrotermes michaelsoni* (DARLINGTON, 1982) posséderait à la fois une grande durée de vie et la possibilité de coloniser rapidement des niches vacantes, elle pourrait produire des sexués de remplacement (SIEBER & DARLINGTON, 1982) et investirait en même temps dans la construction d'un nid très élaboré et dans une production relativement importante de soldats.

En outre, le nombre d'essaimage produit ne suffit pas à estimer l'effort de reproduction en fonction de la valeur sélective de l'espèce. L'élément crucial réside dans la proportion d'entre eux qui parviendra à se reproduire et à fonder de nouvelles colonies (CHARNOV & KREBS, 1973; PERRINS & MOSS, 1975; PIANKA, 1976; LEPAGE en prep.). D'où l'importance du moment de la reproduction et de son déroulement.

Un problème complexe n'a pas encore été abordé pour les colonies pérennes de termites qui produisent un couvain de sexués chaque année selon une stratégie "bang-bang" explicitée par OSTER et WILSON (1978): il s'agit de la prise en compte de la valeur sélective globale de chaque espèce. Il faudrait déterminer si l'effort de reproduction maximal de la colonie (et l'on songe à l'importance des essaimage des espèces de Macrotermitinae) ne compromet pas sa survie future: dans un tel cas, l'amélioration des performances reproductives se ferait aux dépens d'un accroissement des risques de mortalité pour la colonie. Ceci suppose un ajustement de l'effort de reproduction au cours de la croissance des colonies afin, à chaque âge, de maximiser la valeur sélective globale du système (GADGIL & BOSSERT, 1970; BARBAULT, 1981). On distinguerait alors, pour un âge donné, une valeur reproductrice et une valeur reproductrice résiduelle (descendance future).

Conclusions

Dès 1961, EMERSON énumérait les adaptations évolutives qui caractérisent la société de termites: la diversification

des sources de nourriture (herbe, humus, meule à champignons), à partir d'un régime primitif à base de bois, une spécialisation des mécanismes de défense, un accroissement des populations par unité-société, ce qui permet un partage du travail plus élaboré et donc un accroissement de l'intégration sociale. La sélection naturelle agit donc ainsi dans le sens d'une meilleure homéostasie du système. Quel que soit l'état dans lequel se trouve la société de termites il y a nécessairement un coût associé à cet état: ce coût peut être mesuré en terme d'énergie, de temps, mais sa mesure ultime doit être faite en termes de valeur sélective (HOUSTON et MAC FARLAND, 1980). Les lois issues de l'écologie évolutive peuvent nous permettre- en tenant compte des réserves émises au début de cet article- de mieux comprendre comment se met en place l'homéostasie de la société de termites. Il est maintenant nécessaire, pour les termitologues, de traduire dans les faits ce que NOIROT (1980 et en prep.) soulignait, c'est-à-dire l'application des théories modernes de l'écologie évolutive à leur matériel. Pour cela, il est nécessaire de s'appuyer à la fois sur des hypothèses unificatrices et sur des méthodes efficaces de recueil des données de base.

Remerciements

Cet article doit beaucoup aux discussions échangées avec le professeur Charles Noirot. Je le remercie également pour m'avoir permis d'utiliser certaines de ses réflexions non encore publiées.

Références

- BARBAULT R., 1981.- *Ecologie des populations et des peuplements*. Masson, Paris, 200 pp.
- BODENHEIMER F.S., 1937.- Populations problems of social-insects. *Biol Rev.*, 12, 393-430.
- BODOT P., 1969.- Composition des sociétés de termites: ses fluctuations au cours du temps. *Insectes Soc.*, 16, 39-54.
- CALOW P., TOWNSEND C.R., 1981.- Energetics, ecology and evolution. In " *Physiological ecology. An evolutionary approach to resource use* ", C.R. TOWNSEND et P. CALOW eds. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, 3-19.
- CHARNOV E.L., 1976.- Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.*, 9, 129-136.
- CHARNOV E.L., KREBS J.R., 1973.- On clutch size and fitness. *Ibis*, 116, 217-219.
- COLLINS N.M., 1977.- *The population ecology and energetics of Macrotermes bellicosus (Smeathman) Isoptera*. Ph. D, Univ. of London, 340 p.
- DARLINGTON J.P.E.C., 1982.- Population dynamics in an African fungus-growing termites. In " *The biology of social insects* ", M.D. BREED, C.D. MICHENER et H.E. EVANS, eds. Westview Press, Boulder, Colorado, 54-58.
- DELIGNE J., PASTEELS J.M., 1982.- Nest structure and soldier defense: an integrated strategy in termites. In " *The biology social insect* " M.D. BREED, C.D. MICHENER et H.E. EVANS, eds. Westview Press, Boulder, Colorado, 288-289.
- EMERSON A.E., 1961.- Vestigial characters of termites and processes of regressive evolution. *Evolution*, 15, 115-131.
- FISHER R.A., 1930.- *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, London, 291 p.
- GADGIL M. & BOSSERT W.H., 1970.- Life historical consequences of natural selection. *Amer. Nat.*, 104, 1-24.
- GRASSÉ P.P. et NOIROT C., 1955.- La fondation de nouvelles sociétés par *Bellicositermes natalensis* Hav. *Insectes soc.*, 2, 213-220.
- HALDANE M.I., 1949.- Disease and evolution. *Ric. Sci. suppl.*, 19, 68-76.
- HAVERTY M.I., 1982.- Constancy of soldier proportions in termite colonies. In " *The biology of social insects* ", M.D. BREED, C.D. MICHENER et H.E. EVANS eds. Westview Press, Boulder, Colorado, P. 251.
- HOUSTON A.I. & MAC FARLAND D.J.M., 1980.- Behavioral resilience and its relation to demand functions. In " *Limits to*

- action. The allocation of individual behavior", J.E.R. STADDON ed. Academic Press, New York & London.
- KALSHOVEN L.E.G., 1930.- De biologie van die djatitermiet (*Kaloter-
mes tectonae* Damm.) in verband met zým bestryding.
Meded. Inst. Pl. Ziekr., Buitenz., n°76, Wageningen, The
Netherlands.
- LEPAGE M., 1974.- *Les termites d'une savane sahélienne (Ferlo
septentrional, Sénégal): peuplement, populations,
consommation, rôle dans l'écosystème.* Thèse Science, Di-
jon, 344 pp.
- LEPAGE M., 1981 a.- L'impact des populations récoltantes de *Macroter-
mes michaelseni* (Sjöstedt) (Isoptera, Macrotermitinae)
dans un écosystème semi-aride (Kajiado, Kenya).
1- L'activité de récolte et son déterminisme. *Insectes
Soc.*, 28, 297-308.
- LEPAGE M., 1981 b.- L'impact des populations récoltantes de *Macroter-
mes michaelseni* (Sjöstedt) (Isoptera, Macrotermitinae)
dans un écosystème semi-aride (Kajiado, Kenya).
2- La nourriture récoltée, comparaison avec les
grands herbivores. *Insectes Soc.*, 28, 309-319.
- LEPAGE M., 1983 a.- Structure et dynamique des peuplements de
termites tropicaux. *Acta. Oecologia (Oecol. gen.)*, 4, 65
87.
- LEPAGE M., 1983 b.- Foraging of *Macrotermes* spp. (Isoptera: Macroter-
mitinae) in the tropics. In "*Social insects in the tro-
pics*", P. JAISSON ed. Presses Université Paris-
Nord, 205-218.
- MAC ARTHUR R.H., WILSON E.O., 1967.- *The theory of island biogeogra-
phy.* Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey,
203 p.
- MAYNARD SMITH J., 1978. Optimization theory in evolution. *Ann. Rev.
Ecol. Syst.*, 9, 31-56.
- NOIROT C., 1969.- Formation of castes in the higher termites.
In "*Biology of termites*", K. KRISHNA et F.M. WEESNER,
eds., Academic Press, New York & London, 1, 311-350.
- NOIROT C., 1980.- Differentiation, maturation and fecundity
of reproductives in termites. A review. In "*Abstracts
of the 16th Int. Congress of Entomology*", Kyoto, Japan,
August 1980, 427.
- NOIROT C., 1982.- La caste des ouvriers, élément majeur du succès
évolutif des termites. *Revista di Biologica*, 75, 157-195
- NOIROT C. (en prep.)- Sexual castes and reproductive strategies
in termites.
- NUTTING W.L., 1969.- Flight and colony foundation. In "*Biology of ter-
mites*", K. KRISHNA et F.M. WEESNER eds., Academic
Press; New York & London, 1, 233-282.

- OSTER G.F., 1976.- Modeling social insect population. 1. Ergonomics of foraging and population growth in bumblebees *Am. Nat.* 110, 215-245.
- OSTER G.F. & WILSON E.O., 1978.- *Caste and ecology in the social insects*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, 352 p.
- PERRIN J.C. & MOSS D., 1975.- Reproductive rates in the Great tit. *J. Anim. Ecol.*, 44, 695-706.
- PIANKA E.R., 1976.- Natural selection of optimal reproductive tactics. *Am. Zool.*, 16, 715-784.
- SCHOENER T.W., 1971.- Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2, 369-404.
- SIBLY R.M., 1981.- Strategies of digestion and defecation. In " *Physiological ecology. An evolutionary approach to resource use*", C.R. TOWNSEND et P. CALOW, eds. Blackwell Scientific Publ., Oxford & London, 109-139.
- SIEBER R., DARLINGTON J.P.E.C., 1982.- Replacement of the royal pair in *Macrotermes michaelseni*. *Insect Sci. Application*, 3, 39-42.
- SIEBER R., LEUTHOLD R.H., 1982.- Development of physogastry in the queen of the fungus-growing termite *Macrotermes michaelseni* (Isoptera: Macrotermitinae). *J. Insect Physiol.*, 28, 979-985.
- STEARNS S.G., 1976.- Life-history tactics: a review of the ideas *Quart. Rev. Biol.*, 51, 3-47.
- TOWNSEND C.R., HUGHES R.W., 1981.- Maximizing net energy returns from foraging. In " *Physiological ecology. An evolutionary approach to resource use*", C.R. TOWNSEND et P. CALOW eds., Blackwell Scientific Publ., Oxford & London, 36-108.