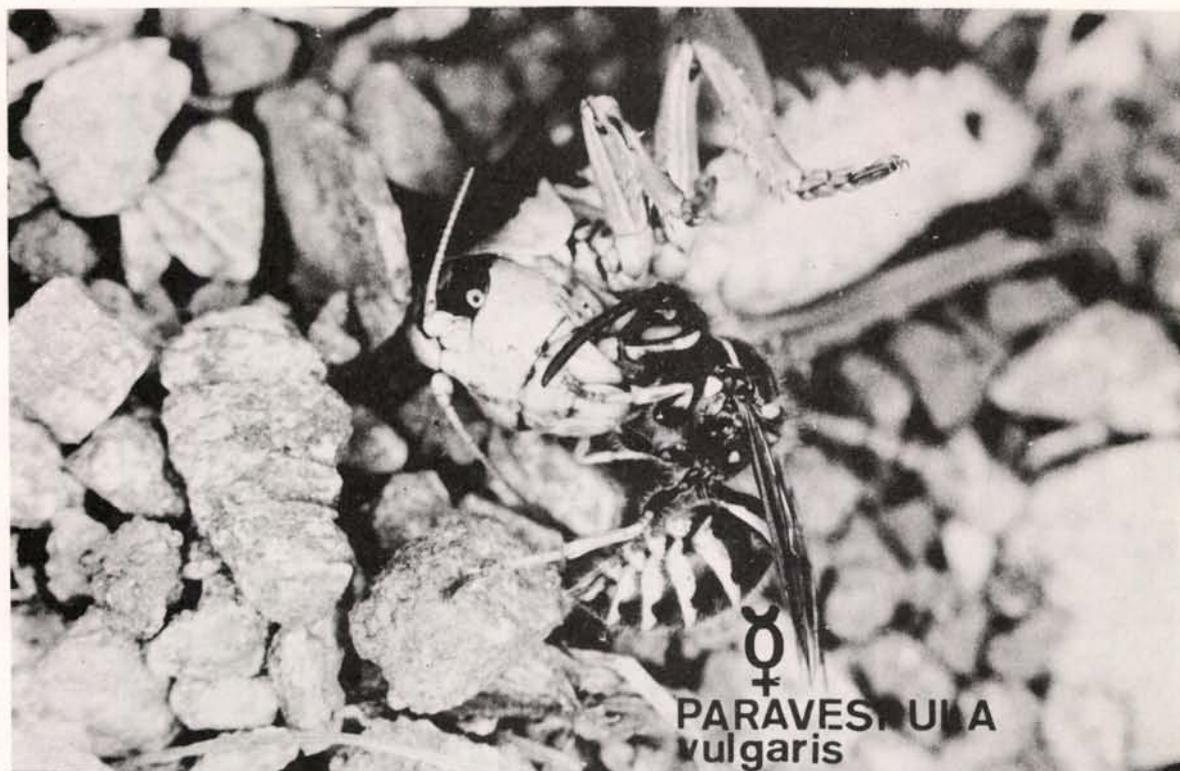


SECTION FRANÇAISE DE L'UNION INTERNATIONALE

POUR L'ETUDE DES INSECTES SOCIAUX



ASSEMBLEE GENERALE

13-14 Octobre 1972

C. N. R. S. PARIS

BULLETIN INTERIEUR

1972 n° 2

2° - EXPOSE DE MONSIEUR Ch. NOIROT

" DONNEES RECENTES SUR LE POLYMORPHISME DES TERMITES "

Il ne s'agit pas de faire une revue complète du problème, mais seulement d'exposer quelques acquisitions récentes et quelques réflexions sur des particularités mal connues du polymorphisme des Termites. Il ne sera pas question ici du rôle des phéromones, qui font l'objet d'un exposé distinct.

I. Rappel de quelques caractères fondamentaux des Isoptères

- Insectes hétérométaboles, les stades larvaires sont actifs, une case fonctionnelle ne correspond pas forcément à des individus ayant achevé leur développement. Les seuls vrais imagos sont le roi et la reine (et à certaines saisons les ailés). Possibilités dans bien des espèces de suivre les étapes du développement post-embryonnaire (stades morphologiquement reconnaissables), de reconnaître le moment où la détermination devient visible, d'étudier les potentialités de chaque stade (régulations, réorientations...).

- Détermination des castes de plus en plus précoce et de plus en plus rigide en allant des formes primitives aux plus évoluées. Mais inversement, le comportement devient plus complexe et plus plastique.

- Sociétés fondamentalement bisexuées, mais les mâles et les femelles ne jouent pas toujours des rôles exactement symétriques.

II. La caste des soldats

cette caste est parfaitement définie par sa morphologie, son comportement et sa physiologie. Il n'existe pas l'équivalent chez les autres Insectes, sociaux ou non. Incapables d'activité de construction et de récolte, incapables même de se nourrir par eux-mêmes, leur unique fonction est la défense (comme l'a montré Monsieur GRASSÉ dès 1939), pour laquelle ils présentent des adaptations remarquables, d'autant plus poussées que l'espèce est plus évoluée. Inversement, ils ont subi par rapport aux ouvriers, une régression plus ou moins marquée d'organes intervenant dans la récolte, la construction, etc...

Ces adaptations et régressions sont des faits non seulement phylogéniques, mais aussi ontogéniques, car dans la plupart des cas les soldats se différencient à partir d'ouvriers ou d'équivalents fonctionnels (pseudergates) ; les cas, relativement peu nombreux, où les soldats se forment à partir de larves (inactives, à alimentation dépendante) paraissent bien être d'évolution récente.

Les étapes de la différenciation des soldats ont été étudiées en détail par J. DELIGNE dans sa thèse (1970) chez un grand nombre d'espèces, des plus primitives aux plus évoluées. On sait que, chez tous les Termites, le soldat se différencie en deux stades : apparaît d'abord le soldat-blanc, d'allure et de comportement lafvaire, mais où les traits du soldat définitif sont déjà reconnaissables, puis le soldat proprement dit. Les processus histologiques et morphologiques de cette différenciation, les changements dans la physiologie et surtout dans le comportement qui les accompagnent ont amené DELIGNE à comparer cette évolution à la métamorphose des Insectes holométaboles : les deux phénomènes, impliquant histolyse et histogenèse, s'effectuent en deux mues successives ; la première mue modifie surtout la forme extérieure, l'enveloppe tégumentaire, et permet la régressions des caractères adaptatifs respectivement de l'ouvrier et de la larve ; la seconde est précédée de la refonte des organes internes, et en particulier de la musculature, et achève la différenciation des caractères du soldat ou de l'imago. Le stade soldat-blanc est comparable à la nymphe, et assure le passage d'un type d'adaptation à un autre : dans un cas, l'organisation larvaire, essentiellement trophique, fait place à l'imago, chargé de la reproduction et de la dissémination de l'espèce ; dans l'autre, les adaptations successives sont liées à la vie sociale : d'abord récolte, construction, soin du couvain, ensuite défense.

Toutefois, si les modalités morphologiques et histologiques de la transformation ouvrier-soldat sont l'équivalent d'une holométabolie il s'agit bien évidemment d'une convergence car le déterminisme endocrinologique est tout différent : dans la mesure où on peut généraliser les conclusions tirées de l'étude d'une seule espèce, Kaltermes flavicollis (généralisation que je tiens pour légitime), la formation du soldat est corrélative d'un taux très élevé d'hormone juvénile, supérieur sans doute à celui qui est nécessaire à inhiber le développement imaginal (LUSCHER, 1969). A cet égard aussi, le soldat des Termites présente un type de développement tout à fait original.

III. Sexe et polymorphisme

Si les sociétés de Termites sont fondamentalement bisexuées, on peut pourtant déceler des tendances évolutives aboutissant à des différences qualitatives et quantitatives dans le rôle des mâles et des femelles dans la colonie.

a) Le dimorphisme sexuel des imagos

Il est considéré classiquement comme nul. Cela est vrai chez beaucoup de Termites inférieurs, mais chez les Termites supérieurs, il existe souvent une différence de taille entre ailés mâles et femelles.

surtout, l'étude attentive de la morphologie et de l'anatomie des ailés montre, chez les femelles de Termitidae, toute une série d'adaptations qui préparent l'ailé femelle à la physogastrie caractéristique de la reine fonctionnelle comme l'ont montré les travaux de C. BORDEREAU : chez certains ailés femelles de Termitidae (Cubitermes, par exemple), la cuticule intersegmentaire et pleurale présente un plissement de l'épicuticule, qui n'existe pas chez le mâle, et qui rend compte de la première phase d'accroissement de la cuticule abdominale (la seconde phase, plus importante encore, implique une croissance de la cuticule, y compris de l'épicuticule). En outre, les membranes pleurales présentent, chez la femelle, des soies articulées beaucoup plus nombreuses que chez le mâle. Chez la reine physogastre, ces soies paraissent intervenir indirectement dans le phénomène d'exsudation. Enfin, le système trachéen présente un dimorphisme sexuel marqué d'une part au niveau des gonades, d'autre part par la présence, chez la femelle seulement, de rosettes trachéennes autour des stigmates, origine probable du "tissu adipeux royal".

b) Dimorphisme sexuel et sexe des neutres

J'ai montré naguère que, chez beaucoup de Termitidae, l'existence de petits et grands ouvriers est due à un dimorphisme sexuel, les grands ouvriers étant d'ailleurs, suivant les espèces, soit mâles soit femelles. Il est remarquable que ce dimorphisme sexuel des neutres ne soit pas forcément de même sens que celui des imagos ailés (chez les Macrotermitinae, les grands ouvriers sont mâles, et il est fréquent au contraire que les imagos femelles aient une taille supérieure à celle des mâles). En revanche, un dimorphisme sexuel apparaît exceptionnel chez les soldats. Bien au contraire, les soldats des Termites supérieurs appartiennent fréquemment à un seul sexe, soit mâle soit femelle suivant les espèces. Dans des cas extrêmes, Trinervitermes par exemple, tous les soldats sont mâles, tous les ouvriers fonctionnels sont femelles.

Dans quelques cas, les choses vont beaucoup plus loin, et tous les neutres sont du même sexe. Le fait est maintenant bien établi dans deux genres, fort éloignés systématiquement :

1) Genre Anacanthotermes (Hodotermitidae) ou tous les neutres, soldats et ouvriers sont du sexe mâle :

A. ochraceus (CLEMENT, 1953)

A. ahngerianus (ZHUZHNIKOV, ZOLOTAREV et MEDNIKOVA, 1972)

2) Genre Schedorhinotermes (S. putorius et S. lamaniamus) où tous les neutres sont du sexe femelle : RENOUX 1970.

Il est vraisemblable que l'étude attentive d'autres genres apportera d'autres exemples comparables. J'ai fait quelques observations sur un Nasutitermitinae du Brésil où il se pourrait que, là aussi, tous les neutres soient mâles, mais ces observations, faites sur un matériel trop restreint, demandent vérification.

Peut-être faut-il rapprocher de ces faits quelques autres qui montrent une tendance à l'intersexualité chez certains Termites :

Chez Anacanthotermes ochraceus, il y a fréquemment de petits oocytes dans les testicules des neutres (CLEMENT, 1953).

Chez Neotermes zuluensis (Kalotermitidae), GEYER (1951) trouve des oocytes dans les testicules des mâles (imagos, soldats, pseudergates), dans 78 % des individus examinés.

Chez Kalotermes flavicollis, j'ai observé à plusieurs reprises des oocytes dans les testicules de larves âgées et de pseudergates, mais le phénomène paraît beaucoup plus rare que dans les cas précédents.

Il y a donc, chez un certain nombre de Termites, des anomalies dans le déterminisme du sexe qu'il s'agit de comprendre. J. RENOUX (à Brazzaville) a entrepris l'étude des chromosomes de Schedorhinotermes (méthode des squash) ; cette étude est techniquement très difficile mais on peut déjà affirmer qu'il ne s'agit pas d'un mécanisme d'haplo-diploïdie comparable à celui des Hyménoptères.

Conclusion

C'est chez les Termites que les diverses castes présentent les différences les plus profondes, au moins quant à leur morphologie. Pourtant, tous les faits nous indiquent que ce polymorphisme n'est pas de nature génétique, mis à part les gènes contrôlant le sexe, et qui, nous l'avons vu, peuvent influencer, directement ou non, sur les potentialités individuelles. Il faut donc admettre que le même stock de gènes est responsable de la différenciation d'une imago, d'un ouvrier ou d'un soldat. Deux grands types d'explication sont possibles : dans le premier, l'ensemble du génome intervient pour la différenciation de chaque caste, mais l'expression finale de l'activité des gènes est modulée par d'autres facteurs, et notamment l'équilibre hormonal de l'individu ; dans le second, des gènes différents commanderaient la différenciation des diverses castes (il y aurait par exemple un stock de gènes "soldats") ; chaque individu posséderait l'assortiment complet, mais suivant les influences subies au cours de son développement, certains gènes seraient réprimés, d'autres activés (répressions et activations commandées en définitive par l'équilibre

hormonal). Cette dernière interprétation, défendue notamment par WIGGLESWORTH, me paraît assez séduisante ; elle rend bien compte des changements d'orientation fréquemment observés chez les Termites (transformation d'ouvrier en soldat) ; elle explique bien la rareté des intercastes ; elle permet aussi de comprendre que le dimorphisme sexuel dans la taille puisse être parfois de sens inverse chez les ouvriers et les imagos.

Quoi qu'il en soit, il n'est pas interdit de penser que le problème puisse être bientôt étudié expérimentalement (par exemple par les techniques de culture d'organe), et peut-être, grâce à leur polymorphisme, les Insectes sociaux fourniront-ils des systèmes expérimentaux permettant de mieux comprendre le mode d'expression des gènes chez les Métazoaires.

Bibliographie

BORDEREAU, C. 1967 : Cuticule intersegmentaire des imagos de Termites supérieurs (Isoptera, Termitidae) : Dimorphisme sexuel, ultra-structure, relations avec la physogastrie de la reine. C.R. Acad. Sc. Paris, 265 (D), 1997-2000.

BORDEREAU, C. 1968 : Etude au microscope électronique à balayage des membranes intersegmentaires et pleurales chez les imagos de Termites supérieurs (Isoptera - Termitidae). C.R. Acad. Sc. Paris, 267 (D), 1972-1975.

BORDEREAU, C. 1971 : Dimorphisme sexuel du système trachéen chez les imagos ailés de Bellicositermes natalensis Haviland (Isoptera, Termitidae) ; rapports avec la physogastrie de la reine. Arch. Zool. exp. gén., 112, 33-54.

CLEMENT, G. 1953 : Sur la différenciation d'ovocytes dans les testicules des "neutres" d'Anacanthotermes ochraceus. C.R. Acad. Sc. Paris, 236, 1095-1096.

DELIGNE, J. 1970 : Recherches sur la transformation des jeunes en soldats dans la société de Termites (Insectes Isoptères). Thèse d'Etat Bruxelles.

GEYER, J.W.C. 1951 : The reproductive organs of certain Termites, with notes on the hermaphrodites of Neotermes. Entomol. Memoirs, Dept. Agric., U.S. Afric. Vol. 2, part 9, 233-325.

LUSCHER, M. 1969 : Die Bedeutung des Juvenilhormons für die Differenzierung der Soldat bei der Termiten Kaloterme flavicollis. Proceeding VI^o Congress IUSI (Berne), 165-170.

RENOUX, J. 1970 : Développement des neutres chez les Termites du genre Schedorhinotermes (Rhinotermitidae) : ouvriers et soldats sont tous du sexe femelle. C.R.Acad Sc. Paris, 270 (D), 2315-2317.

ZHUZHNIKOV, D.F., ZOLOTAREV, E.Kh., MEDNIKOVA, T.K. 1972 : (Postembryonic development of Anacanthotermes ahngerianus Jacobs.) (En Russe). Termites (Collected articles). Transact. of Entomol. Div. N° 2, edit. by E.Kh. Zolotarev. Moscow Lomonosov State Univ.

DISCUSSION

— — — — —

PLATEAUX : Connait-on des hétérochromosomes chez les Termites ?

NOIROT : Je ne peux pas encore vous répondre. Il y en a probablement.

GRASSE : Si nous n'avons pas étudié ces chromosomes au Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, c'est parce que c'est très difficile : les plaques équatoriales, même en pleine spermatogénèse, sont très difficiles à débrouiller, alors que chez les Acridiens on compte les chromosomes comme on veut, même lorsqu'il y a une polyploidie très avancée. Chez le Terme, les chromosomes sont très tassés. Mais avec les techniques actuelles, on peut arriver à écarter les chromosomes et à les compter.

PLATEAUX : L'existence d'intersexués suggère que l'équilibre génique qui détermine le sexe n'est pas très stable. On peut se demander si le développement en soldats ne modifie pas aussi les hormones qui aboutissent à l'expression du sexe. On peut se demander s'il n'y a pas des hormones androgènes ou gynogènes.

NOIROT : Je n'ai pas perdu tout espoir de découvrir une glande androgène.

On ne peut pas imaginer le mécanisme dont vous parlez parce que tous les neutres sont du même sexe. La détermination du sexe se fait très précocement. Ensuite, la transformation de l'ouvrier en soldat se fait sans changement de sexe, alors que l'équilibre endocrinologique est complètement différent.

PASTEELS : Chez Schaedorhinotermes, le sex-ratio aberrant dont vous avez parlé apparaît à partir de quel moment du développement ? Par exemple, y a-t-il déjà un sex-ratio aberrant chez les larves du premier stade ?

NOIROT : Il faut distinguer à quel moment on est dans le développement de la colonie. Quand on est à un moment où il n'y a pas formation de nymphes, c'est à dire la plus grande partie de l'année, il n'y a que

des femelles. Mais, pour les périodes de formation des nymphes, RENOUX a encore des précisions à apporter. La formation des nymphes étant en effet un phénomène saisonnier, nous sommes limités dans le temps. Il y a deux poussées de nymphes par an (de quelques semaines chacune) et RENOUX n'a pas encore tous les renseignements pour pouvoir dire à quel stade les nymphes se forment. Disons que c'est soit au 2e, soit au 3e stade de développement. Les nymphes sont morphologiquement reconnaissables au 3e stade en général, parfois au 2e : ça dépend des colonies.

LE BRUN : Je crois qu'il ne faut pas pousser trop loin l'analogie entre le soldat blanc et la nymphe des holométaboles, car le soldat, le vrai soldat avec ses mandibules, peut encore muer.

NOIROT : L'imago des holométaboles aussi !

LE BRUN : Oui bien sûr. Mais le soldat conserve toute sa plasticité et je crois même qu'on pourrait obtenir des super soldats, en faisant des implantations appropriées de corps allates. Je crois que le soldat reste très plastique, très polyvalent. Alors que la différenciation chez l'holométabole est quelque chose de strictement orientée vers l'imago.

NOIROT : Mais on a obtenu des mues d'imagos d'holométaboles avec des réversions au moins partielles.

LE BRUN : Oui, mais l'analogie est un peu excessive. S'il y a analogie, c'est le côté spectaculaire des transformations qu'on peut comparer. Mais en ce qui concerne la finalité, c'est un peu différent. Le soldat de Termite reste très larvaire.

NOIROT : J'ai trouvé intéressante cette idée de DELIGNE. Chez un Coléoptère, la métamorphose n'est pas énorme. Elle est moins spectaculaire que chez un Termite.

GRASSE : J'ai dit depuis longtemps que le soldat présente une métamorphose véritable et très profonde.

NOIROT : Oui, sur le plan physiologique et sur celui du comportement.

GRASSE : Sur le plan du comportement, tout est changé.

PASTEELS : Je suis tout à fait d'accord avec DELIGNE pour son analogie qui est pertinente. Il y a quand même sur le plan endocrinologique une différence entre l'adulte d'holométabole et le soldat : c'est la persistance de la glande de mue chez le soldat. A-t-on une idée si cette glande de mue peut être fonctionnelle ou non, par exemple après avoir implanté des cerveaux actifs ?

NOIROT : A ma connaissance, le problème n'a pas été abordé. Ce qu'on peut dire : histologiquement, les glandes de mue des soldats ont tout à fait l'allure de glandes de mue au repos le plus complet. C'est tout ce que je peux dire. Je ne pense pas qu'on ait fait des expériences d'implantations de cerveau ou de quelque chose comme ça. Réactiver les glandes de mue du soldat : je n'en sais rien ! Mais a priori, ça n'est pas impossible.

PLATEAUX : Vous avez sollicité la comparaison avec les Fourmis. Je pense que lorsqu'on parle de soldats de Fourmis, il ne faut pas oublier qu'au départ l'expression est anthropomorphique. Elle désigne d'abord des major qui, sur un plan fonctionnel, n'ont strictement rien de soldats. Cependant, il existe des soldats fonctionnels, en particulier chez les Atta, les Anomma et bon nombre d'"Army Ants" : leurs mandibules sont très fortement développées par rapport au reste.

NOIROT : Morphologiquement, oui ! Mais sur le plan du comportement, je ne suis pas sûr que la séparation des fonctions soit très nette chez les Anomma. Toutes mordent fort !

PLATEAUX : Oui - En tout cas, chez les Atta le comportement est nettement caractérisé. Le soldat, aux dimensions souvent très voisines des plus grandes ouvrières, est un individu qui reste à la périphérie des calies ; il ne sort pas et mord tout ce qui passe à sa portée. En revanche, quand on parle du soldat de rhéidole, il s'agit d'une ouvrière major qui n'a aucune fonction défensive. On peut en dire autant de beaucoup d'autres soldats.

GRASSE : SCHNEIRLA a-t-il vu des différences chez les Doryles ?

PLATEAUX : Il y a chez les Eciton des individus à mandibules immenses.

GRASSE : Je les ai vus, je les connais. Fait-on des distinctions pour les comportements ?

LE MASNE : Je le demande aux "Myrmécologues Africains" si chez les Anomma les très grands individus ne prennent pas sur la colonne une position qui leur est réservée.

NOIROT : Oui, mais est-ce bien strict ? Les petits individus aussi le font.

PASTEELS : Je crois que chez les Termites aussi, la différence entre le comportement des soldats et des ouvriers n'est pas toujours aussi stricte. Les ouvriers de Termite participent aussi à la défense dans bien des cas.

NOIROT : Je n'ai jamais dit le contraire. Le point important est que les soldats ne participent ni à la construction ni à l'alimentation. Que les ouvriers aient un comportement agressif, oui, vous avez raison ! C'est surtout la perte de fonctions "psychologiques" qui est remarquable chez les soldats.

GRASSE : Dans toute ma carrière, je n'ai vu qu'une fois un soldat porter une larve.

LEVIEUX : Bien qu'il n'y ait pas d'étude détaillée sur les Dorylines africaines, je ne pense pas qu'on puisse dire qu'il y a une différence fondamentale entre ouvrières; Le point essentiel est (SCHNEIRLA l'a montré) que les différences d'allométrie de la mandibule par rapport à la tête chez les grandes et les petites ouvrières ne permettent pas toujours à toutes les ouvrières de faire la même chose. Il y a peut être seulement une grande série d'ouvrières : les différences dans leurs fonctions éthologiques avec celles des petites seraient dues à l'impossibilité matérielle de faire certaines tâches.

GRASSE : cela n'est pas le cas des soldats de Termites dont le comportement est mort, inhibé.

PASSERA : Je suis d'accord avec PLATEAUX : le soldat de Pheidole n'est qu'une grosse ouvrière puisqu'on arrive facilement à lui faire élever une couvée complète. Une colonie avec une reine et des soldats arrive parfaitement à élever le couvain et à le faire éclore. Ces soldats sont donc bien des ouvrières.