

BIOLOGIE COMPARÉE DE *RETICULITERMES SANTONENSIS* FEYTAUD ET *RETICULITERMES LUCIFUGUS* ROSSI (ISOPTERA, RHINOTERMITIDAE) EN FRANCE: DIFFÉRENCES MORPHOLOGIQUES ENTRE LES SOLDATS, MODES D'IMPLANTATION URBAINE ET FORESTIÈRE, CYCLES REPRODUCTEURS

Florent Vieau

Laboratoire de Biologie animale Faculté des Sciences et Techniques 2 Rue de La Houssinière 44322 Nantes Cedex 3

Résumé: Les deux espèces sont séparables par l'examen des soldats (mandibule gauche, labre). *R. santonensis* a des caractères d'espèce introduite: distribution spatiale agrégée à partir des environnements humains, cycle reproducteur produisant beaucoup de néoténiques, sans essaimage viable; *R. lucifugus (grassei)* est distribué de manière aléatoire avec essaimage viable et possibilité de bouturage plus faible (% de néoténiques inférieur).

Mots clés: soldats, distribution spatiale, cycle reproducteur, néoténiques.

Summary: Comparative biology of *Reticulitermes santonensis* Feytaud and *Reticulitermes lucifugus* Rossi (Isoptera, Rhinotermitidae) in France: Morphologic differences between soldiers, urban and forestry distribution, reproductive cycle.

Both species are to notice by the examination of the soldiers (left mandible, labrum); *R. santonensis* shows introduced species characters (spatial distribution in aggregated way from human environments, reproductive cycle giving rise to many neotenic without available swarming; *R. lucifugus (grassei)* is distribute at random, with available swarming and smaller budding potentiality (lower rate of neotenic).

Key words: soldiers, spatial distribution, reproductive cycle, neotenic.

Introduction

Buchli (1958) souvent cité pour ses études fondamentales sur ces termites, les confond: ils ont en effet de grandes ressemblances morphologiques; *R. santonensis* Feytaud (Charente et Charente-Maritime) est pour cet auteur, une variété régionale nordique de *R. lucifugus* Rossi. Clément (1978) les a séparés et défini 4 sous-espèces dans l'espèce *lucifugus* Rossi: *grassei* (Sud-ouest, forêt des Landes), *banyulensis* (Languedoc-Roussillon), *corsicus* (Corse), *lucifugus* (Sud-est). La connaissance des caractères distinctifs de chaque caste est cependant incomplète; les soldats n'ont fait l'objet que d'une étude préliminaire (Vieau, 1993). La distribution territoriale (Clément, 1977) est restée tribulaire des études de Buchli, notamment pour *R. santonensis* dont le statut en milieu naturel doit être revu afin de tester l'hypothèse, souvent avancée (Bagnères et al., 1990), mais jamais démontrée, de son origine introduite, alors que *R. lucifugus* serait une espèce indigène (Feytaud, 1924); les cycles reproducteurs doivent être étudiés séparément et non fusionnés comme chez Buchli (1958), les Rhinotermitidae introduits produisant beaucoup de reproducteurs secondaires (néoténiques) (Lenz et Barrett, 1982).

Matériel et méthodes

Les soldats: on a comparé les labres et six mesures: mesure mandibulaire (Vieau, 1993), largeur de la tête, longueur et largeur du prothorax, longueurs des tibias 2 et 3.

La distribution territoriale : en milieu naturel, *R. santonensis* et *R. l. grassei* ont été comparées à partir de sites (Clément, 1977, Vieau, 1993) qui ont été classés en 3 aires: une aire à *R. santonensis* au nord (forêts de, La Baule, St Jean de Monts, Olonne, et des Saumonards dans l'île d'Oléron), une aire de sympatrie (Forêts de La Coubre et des Combots d'Ansoine près de Royan), une aire à *R.l. grassei* (forêt des Landes: Hourtin, Carcans, Lacanau, La Teste, Mimizan, Vielle St Girons, Bazadais).

Dans ces forêts de pins maritimes, on a échantillonné des souches (20 choisies aux hasard) à l'intérieur de n carrés d'approximativement 100 m de côté pour chacun des sites; un coefficient de distribution des colonies de termites, D, résultant du nombre de souches contaminées, a été affecté à chaque carré: D0 (0), D1 (1 à moins de 5), D2 (5 à moins de 10), D3 (10 à 20). La moyenne (m) de D, comparée à sa variance (v), permet de classer les biotopes en 3 catégories: $v > m$ (sur-dispersion), $v = m$ (dispersion au hasard), $v < m$ (sous-dispersion) (Frontier et Pichod-Viale, 1991). La simple répartition des deux espèces en milieu urbain a aussi été étudiée, sans le calcul de D.

Les cycles reproducteurs: chez ces termites, les stades post-embryonnaires s'organisent en deux lignées divergentes après un tronc commun larvaire à deux stades: la lignée neutre, ouvrière et la lignée nymphale, sexuée (Noirot, 1985); ici, seules les lignées sexuées ont été comparées chez *R. santonensis* et *R.l. grassei*: elles commencent donc à partir du stade post-embryonnaire 3, N3 (premier stade nymphal). La succession des stades a été établie à partir de la largeur de la tête et de la longueur du tibia 3 qui augmentent à chaque stade.

La lignée sexuée produit chaque année (au printemps), à la fois des reproducteurs primaires (essaimage, ailés, Al1) et secondaires (néoténiques, Neo); par échantillonnage (Vieau, 1994, 1996), on a comparé le % d' Al par rapport à l'ensemble des reproducteurs (Al+Neo) chez *R. santonensis* et *R.lucifugus (grassei et banyulensis)* 1 à 2 mois avant l'essaimage, des prélèvements trop rapprochés d'essaimage étalés comme le sont ceux de ces espèces (Buchli, 1958) risquant de provoquer des pertes d'individus.

Le logiciel de statistiques Stat View 02 a servi pour ces études.

Résultats

A) Les soldats

1) Comparaison des mesures:

La sous-espèce *corsicus* n'a pas été étudiée et dans la sous- espèce *banyulensis*, les populations de Banyuls ont été séparées après examen des résultats car elles présentaient des mesures différentes des populations voisines.

Sur les six mesures prises une seule s'est avérée discriminante pour séparer *R.santonensis* de l'ensemble *R. lucifugus*: la mesure mandibulaire (Mes. mand.) (tabl.1, fig.1) (distance, en mm, entre le sommet de la mola et l'extrémité de la mandibule, sur la mandibule gauche), les autres se recouvrant plus ou moins.

Pour cette mesure, *R.santonensis* (1) (0,969+0,033) est bien séparé de l'ensemble *R. lucifugus* (2,3,4,5) d'où ressortent les soldats de *banyulensis* (3) (0,883+0,021), à l'exception de la population de Banyuls même (4) (0,824+0,028); les populations des deux autres sous-espèces, *R.l.grassei* (2) (0,809+0,20) et *R.l.lucifugus* (5) (0,816+0,019), sont semblables.

Esp/ss.Esp	1,2	1,3	1,4	1,5	2,3	2,4	2,5	3,4	3,5	4,5
t	26,38	15,12	16,98	20,49	-16,62	-2,31	-1,2	9,49	12,92	1,16
p	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001	0,024	0,234	<,0001	<,0001	0,252

Tabl. 1- Test t pour les mesures mandibulaires; comparaison par espèces-ss.espèces
Tabl. 1- Mandibular measures t test; compared by species- sb. species.

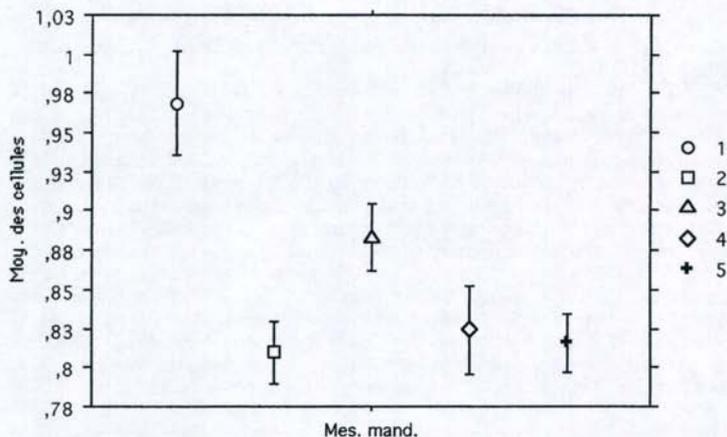


Fig. 1 - Moyennes des mesures mandibulaires (mm)

Barres d'erreurs : ± 1 Déviation(s) standard(s)

1 *R. santonensis* (n=44); 2 *R.l. grassei* (n=40);

3 *R.l. banyulensis* (n=50); 4 *R.l. banyulensis* (Banyuls) (n=20)

5 *R.l. lucifugus* (n=23)

Fig. 1 - Average mandibular measures (mm)

Error bars : \pm standard (s) deviation (s)

2) Examen des labres: fig.2.

Les mesures de longueur et de largeur ne sont pas discriminantes, seule la forme permet de différencier les labres de *santonensis* (apex arrondi) des labres de l'ensemble *lucifugus* (apex pointu); la forme générale de la moitié apicale peut être variable surtout chez *R.santonensis*.

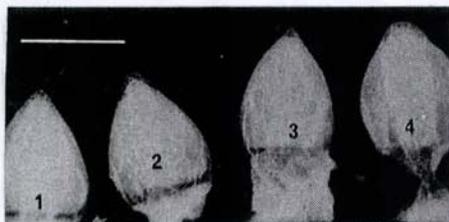


Fig.2- Série de labres: *R.l. lucifugus* 1, *banyulensis* 2, *grassei* 3

R. santonensis 4 ; trait= 0,4 mm.

Fig.2-Labrum range: *R.l. lucifugus* 1, *banyulensis* 2, *grassei* 3

R.santonensis 4 ; bar= 0,4 mm.

B) La distribution spatiale

1) En milieu naturel:

Le Tableau 2 montre que les deux espèces ne sont mélangées dans aucun carré; les échantillons de *R. santonensis* sont, à une exception près, de valeur D3.

La moyenne m de D des 52 carrés de l'aire à *R. santonensis* (1,2,3,4), est de 0,750 ($v= 1,721$), et celle de l'aire à *R.l.g.* (50 carrés) (7,8,9,10,11,12,13) de 0,740 ($v=0,849$).

Dans l'aire où il y a sympatrie (65 carrés) (5,6): *R.s.*, $m=0,292$ ($v=0,773$); *R.l.g.*, $m=1,323$ ($v=1,378$).

Pour *R. santonensis*, la moyenne de D est donc très inférieure à sa variance: la distribution est de type agrégé (sur-dispersion); pour *R.l.g.*, on est plus près d'une dispersion de type aléatoire: la variance est proche de la moyenne. Chez *R. santonensis*, les sites sont soit périphériques à la forêt et contigus à des zones habitées (maximum d'extension observée en forêt, environ 2 ha, avec pénétration d'une centaine de mètres en forêt à partir des sites urbanisés), soit sous forme de taches en forêt dont la présence s'explique par une implantation humaine actuelle (ex: Maison forestière) ou passée; dans ce dernier cas on constate que les sites répertoriés par Clément (1977) au sein de la forêt de La Coubre, correspondent à l'emplacement d'un ancien terminal ferroviaire aujourd'hui disparu (documents de l'Office National des Forêts); de même on peut expliquer la présence du seul carré de *R. santonensis* qui ait été trouvé (pour 25 *R.l.g.*) dans la forêt des Combots d'Ansoine (sud de la forêt de La Coubre) par la présence d'un village forestier où, il y a quelques décennies, une importante scierie générait de nombreux transports (enquête auprès des habitants).

Forêts	Total Carrés	DO	Répartition des carrés terminés par valeurs D		
			D1	D2	D3
1 La Baule 44	6	4			2 Rs
2 St J. de Monts 85	6	5			1 Rs
3 Olonne 85	15	12			3 Rs
4 Saumonards (Oléron) 17	25	18			7 Rs
5 La Coubre 17	32	9	1 Rs		5 Rs
			5 Rlg	10 Rlg	2 Rlg
6 Combots d'Ansoine 17	33	7			1 Rs
			7 Rlg	6 Rlg	12 Rlg
7 Hourtin 33	4	2	1 Rlg	1 Rlg	
8 Carcans 33	12	7	4 Rlg		1 Rlg
9 Lacanau 33	10	5	4 Rlg	1 Rlg	
10 La Teste 33	3	2	1 Rlg		
11 Mimizan 40	10	5	4 Rlg		1 Rlg
12 Vielle St Girons 40	6	0	2 Rlg	2 Rlg	2 Rlg
13 Landes Bazadais 33	5	4	1 Rlg		

Tabl.2- Echantillonnage en forêt de 13 sites (voir flèches Fig.3) localisés par leur numéro de département - total carrés= nombre de carrés échantillonnés pour chaque forêt; valeurs D= coefficient (voir texte) mesurant le nombre de souches contaminées par carré; espèces : *Rs* = *R. santonensis*; *R.l.g.* = *R. lucifugus grassei*.

Tabl.2- Forestry samples of 13 sites (see arrows Fig.3) located thanks to their department number - total squares = total of sampled squares in each forest; D values= coefficient (see text) measuring the number of contaminated stumps in each square; species : *Rs*= *R. santonensis*; *R.l.g.*= *R. lucifugus grassei*.

2) En milieu urbain

Aucune agglomération au nord du département de la Charente-Maritime, sur les 20 échantillonnées (Fig.3), n'est touchée par *R.l.grassei*: la contamination provient de *R.santonensis*; par contre ce dernier s'étend largement vers le sud dans les cités de la rive droite de la Garonne (8 échantillons), surtout le long de la vallée du Tarn, alors que les cités de la rive gauche ne sont que peu concernées par le termite de Saintonge

(4 échantillons, dans des agglomérations côtières, périphériques à la forêt landaise, du nord au sud: Soulac, Andernos, Arcachon et Anglet): les villes et villages des Landes sont parasités par *R.l.grassei* ; pour la ville d' Albi , au bord du Tarn, tous les prélèvements examinés, plus d'une trentaine, sont constitués par *R. santonensis*, par contre à Bordeaux et dans sa banlieue, il y a un mélange de *R. santonensis* et de *R. l. grassei*.

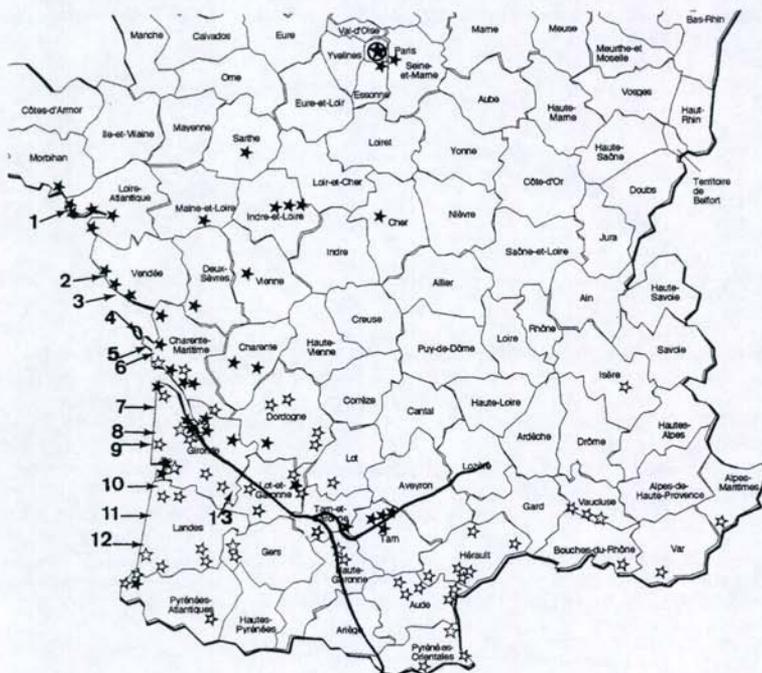


Fig. 3- Distribution urbaine de *R. santonensis* (étoiles noires)(n= 44 agglomérations échantillonnées) et de *R. lucifugus* (étoiles claires)(n=59), dans les départements français (moins la Corse)- Flèches numérotées: forêts échantillonnées (voir paragraphe B, 1)

Fig.3- Urban distribution of *R. santonensis* (black stars) (n=44 sampled towns) and of *R. lucifugus* (clear stars) (n=59) , in french departments (excepted for Corse)- Numbered arrows: sampled forests (see paragraph B, 1)

C) La lignée nymphale et les sexués dans les cycles reproducteurs:

1) les stades

Dans la lignée nymphale de *R.l.grassei* (fig.4, 1) il y a 5 stades de nymphes brachyptères et un stade de nymphes à longs fourreaux alaires (Nifa), ce dernier précédant la mue imaginale d'où sortent les individus ailés; les quatre premiers stades brachyptères se succèdent régulièrement du stade 3, N3 (les premières nymphes) jusqu'au stade 6, N6; par la suite et de façon saisonnière dans la nature, au mois d'août, les populations de N6 évoluent pour donner soit un dernier stade brachyptère (Nb), soit le stade Nifa: les mesures de ces deux stades se recouvrant; au printemps de l'année suivante, les Nifa muent en sexués ailés (sexués primaires) et les Nb en néoténiques brachyptères, sexués secondaires, Neob, les seules formes néoténiques observables; les néoténiques fonctionnels aptères, issus d'ouvriers, n'ont pas été vus ; les Nb sont des stades pré-

néoténiques déviants et non des N7 comme établi par Buchli (1958), les N7 étant les Nlfa. Dans la lignée nymphale de *R. santonensis* (fig.4,2), les stades N3 sont distinguables, alors que les autres, vraisemblablement les N456, forment un ensemble; pour le reste, c'est le même déroulement que chez *R.l.grassei*, mais les Nb se différencient 1 mois plus tôt et sont mieux séparés des autres stades brachyptères que chez *R.l.grassei*: ils proviennent de nymphes dont les tibia3 se situent entre 0,8 et 0,9 mm, c'est à dire des nymphes les plus âgées de l'ensemble N456.

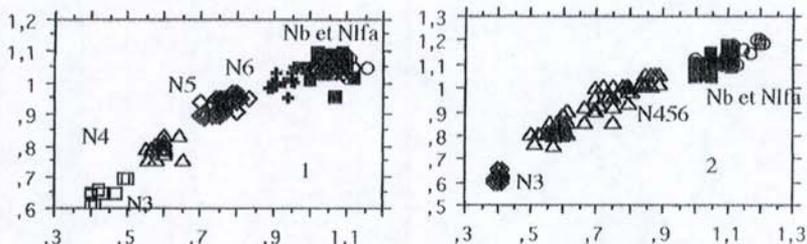


Fig.4 - Stades des lignées nymphales de *R. l.grassei* (1) et *R. santonensis* (2); longueur Tibia3 (x), largeur de la Tête (y) (mm); Nb=cercles clairs, Nlfa=carrés noirs. Nombre d'individus mesurés par espèce et par stade ou ensemble de stades:

(1) N3,4,5,6=100; Nb=31; Nlfa=30; (2) N3=14; N456=89; Nb= 50; Nlfa= 40
 Fig.4 -Stages in the nymphal lines of *R. l.grassei* (1) and *R. santonensis* (2): Tibia3 length (x), head width (y) (mm) ; Nb=clear circle, Nlfa=black squares; numbers of measured individuals in each stage or grouped stages for each species:

(1) N3,4,5,6 =100; Nb=31; Nlfa=30; (2) N3 =14; N456 = 89; Nb = 50; Nlfa= 40

Le tableau 3 montre d'autre part que pour les dimensions considérées, les sexués secondaires (2), et les sexués primaires (1) sont significativement plus grands (voir légende) chez *R. santonensis* (n=40) que chez *R.l.grassei* (n=40).

	2, Tête	2, Tibia	1, Tête	1, Tibia
<i>R. santonensis</i>	1,203+0,16	1,289+0,40	1,118+0,28	1,193+0,26
<i>R.l.grassei</i>	1,068+0,23	1,107+0,42	1,056+0,27	1,131+0,37
Test t	t=29,709	t=18,964	t=8,137	t=7,644

Tabl. 3 -Mesures moyennes (mm) (+-sd) de la largeur de la tête et de la longueur du tibia3 des sexués secondaires (2) et primaires (1); les différences sont significatives (p<0,0001).

Tabl. 3 -Secondary (2) and primary (1) reproductives average head width and average tibia 3 length (mm) (+-sd); the differences are significant (p<0,0001).

2) pourcentages attendus d'aîlés 1 à 2 mois avant l'essaimage : Tabl.4

Les nymphes Nb et Nlfa se rassemblent près de la surface des souches 1 à 2 mois avant l'essaimage (Vieau, 1994); la population de Nb mue progressivement en néoténiques brachyptères (Neob) et les Nlfa en sexués aîlés (Al); en additionnant d'une part les individus Nb et Neob (potentiel de néoténiques, Neo) et d'autre part les individus Nlfa et Al (potentiel de sexués aîlés, Al), dans des échantillons comportant au moins 100 insectes ou plus de ces stades (Vieau 1994), on peut calculer le % attendu de reproducteurs aîlés (% Al) produit par colonie par rapport à la totalité des reproducteurs attendus.

On verra alors que la moyenne des % potentiels d'aîlés chez *R. santonensis* (27,68 + 26,85) (Tabl.4 A) est faible par rapport à celle de *R.lucifugus* (Tabl.4 B) (82,7+ 17,76); il peut y avoir dans un biotope des variations importantes, conséquences d'expositions, de températures et d'état du bois (dégradation plus ou moins avancée) différents.

Sites: A	Dp	Neo-Al	% Al
La Baule	44f	128-8	5,9
		115-15	11,54
		150-16	9,64
		120-300	71,43
		120-198	62,26
		138-390	73,86
Nantes	44v	704-115	14,04
St J.de Monts	85f	413-69	14,32
Sables d'Olonne		178-69	27,94
Olonne		230-5	2,13
Ile d'Oléron	17f	705-80	10,19
		91-200	68,72
		181-9	4,74
		123-0	0
		150-14	8,54
		127-27	17,53
		125-113	47,48
		182-314	63,31
		161-239	59,75
		228-8	3,39
La Coubre	17f	102-0	0
StMédard en J.	33v	76-36	32,14
Moyenne % Al : 27,68 +-26,85			

Sites: B	Dp	Neo-Al	% Al
Ile d'Oléron	17f	64-122	65,59
La Coubre	17f	20-111	84,73
		30-250	89,28
		0-150	100
C.d'Ansoine	17f	50-82	62,12
		29-115	79,86
Les Landes	33v	1-127	99,21
	33f	86-59	40,68
	33v	10-95	90,47
	40f	16-144	90
	40f	6-106	94,64
	40f	20-196	89,82
	40f	42-370	89,8
	33f	4-100	96,15
	40f	34-300	89,82
Roussillon	11b	100-76	43,8
	11b	14-126	90
	11b	8-100	92,59
Moyenne % Al: 82,7 +-17,76			

Tabl.4 - Pourcentages attendus de reproducteurs primaires (aîlés, % Al) par rapport à l'ensemble des reproducteurs attendus (primaires+secondaires), chez *R. santonensis* (A) (8 sites, 22 échantillons) et *R. lucifugus* (B) (5 sites, 18 échantillons), 1 à 2 mois avant l'essaimage ; Dp: numéro du département de prélèvement; f=forêt, v=ville, b=bois; Neo-Al: nombre de néoténiques-nombre d'aîlés, prévisibles par échantillon

Tabl.4 - Primary reproductives expected percentages (alates, % Al) in comparison with the whole expected reproductives (primary+secondary), in *R. santonensis* (A) (8 sites, 22 samples) and *R. lucifugus* (B) (5 sites, 18 samples), 1 to 2 months before swarming time; Dp: sampling department number; f= forest, v=town, b=wood; Neo-Al: neoténics number- alates number, expected by sample.

Conclusions

L'examen des soldats permet de séparer les deux espèces; les critères retenus complètent ceux (couleur des tibias, forme du post-clypeus) déjà connus pour différencier les autres castes; la forme du labre, qui sert pour séparer des *Reticulitermes* américains (Hostettler et al., 1995), peut néanmoins présenter quelques variations et les deux critères, labre et mandibule, devront être examinés; dans la sous-espèce *banyulensis*, les mesures significativement plus faibles des soldats de Banyuls sont le fait de petites colonies (sujets plus petits) (Thorne and al., 1997), confinées dans des ceps de vigne.

La distribution territoriale de *R. santonensis*, son cycle reproducteur, argumentent en faveur d'une origine introduite; sa distribution, en sympatrie avec *R.l.g.* ou en condition allopatrique, est la même, de type agrégé, liée à l'environnement humain et correspondant à l'occupation spatiale d'une espèce introduite: elle s'éloigne peu du lieu d'introduction (Gay, 1968); sa répartition urbaine de part et d'autre de la Garonne est différente: dense par endroit (Tarn) sur la rive droite, l'espèce est encore absente dans les agglomérations de la forêt landaise (parasitées par *R.l.g.*) sauf à la périphérie côtière. L'explication réside

peut-être dans l'histoire des échanges économiques, plus intenses à partir de la rive droite, les Landes, sur la rive gauche, ayant été longtemps peu pénétrables (Sargos, 1997). La difficulté à séparer des stades dans la lignée nymphale, chez *R. santonensis*, peut être due à une hétérochronie (Vieau, 1994) dans le développement post-embryonnaire des organes, correspondant à une inadéquation avec le climat qui se traduit, à la fin de la lignée, par une néoténie élevée et seule la reproduction par bouturage semble viable ; chez *R. lucifugus* par contre, les reproducteurs fonctionnels primaires peuvent fonder des colonies (% potentiel d'aîlés voisins de 80%) et ils ont été récoltés à l'état physogastre (Feytaud, 1955) : l'espèce se propage par bouturage et essaimage, en milieu naturel. Il faut modifier les conclusions de Buchli (1958), selon lequel *R. lucifugus* (c'est à dire, pour cet auteur, *R. lucifugus* Rossi var. *santonensis* Feytaud et *R. lucifugus* Rossi) " n'a presque pas de chance de se propager sous des conditions naturelles à l'aide des imagos ailés " et les restreindre à *R. santonensis*.

Remerciements

A Mr. M. Tussac de la Société Dow AgroSciences et, à Mrs G. Estève et F. Veneau.

References

- Buchli, H.H., 1958. L'origine des castes et les potentialités ontogénétiques des Termites européens du genre *Reticulitermes*. *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Animale* 20: 263-429
- Bagnères, A. G., Clément, J. L., Blum, M. S., Severson, R. F., Joulie, C., Lange, C., 1990. Cuticular hydrocarbons and defensive compounds of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and *R. santonensis* Feytaud: Polymorphism and chemotaxonomy. *J. Chem. Ecol.*, 16, 3213-3224.
- Clément, J. L., 1977. Ecologie des *Reticulitermes* (Holmgren) français (Isoptères). Position systématique des populations. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 102, 169-185.
- Clément, J. L., 1978. Nouveaux critères taxonomiques dans le genre *Reticulitermes* (Holmgren) (Isoptera). Description de nouveaux taxons français. *Annls. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, 14, 131-139.
- Feytaud, J., 1924. Le Terme de Saintonge. *C.R.Acad. Sci.*, 171 : 203-205.
- Feytaud, J., 1955. L'extension du péril des termites en France. *Naturalia* 19 : 32-38.
- Frontier, S. et Pichod-Viale, D., 1991. *Ecosystèmes: structures, fonctionnement, évolution* 1 vol., 392 pp., Masson ed., Paris.
- Hostettler, N.C., Hall D.W., Scheffrahn R.H., 1995. Intracolony morphometric variation and labral shape in Florida *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) soldiers: significance for identification. *Florida Entomologist*, 78, 1, 119-129.
- Lenz, M. and Barrett, R. A., 1982. Neotenic formation in field colonies of *Coptotermes lacteus* (Froggatt) in Australia, with comments on the role of neotenicis in the genus *Coptotermes* (Isoptera Rhinotermitidae). *Sociobiol.* 7 : 47-59.
- Noiroi, Ch., 1985. Pathways of caste development in the lower termites. In : *Caste differentiation in Social Insects*, Watson, J.A.L., Okot-Kotber, B. M. & Noiroi, Ch. (eds), Oxford: Pergamon Press, 1 vol., 41-57
- Sargos, J. 1997. *Histoire de la forêt landaise. Du désert à l'âge d'or*. L'Horizon chimérique, Bordeaux, 1 vol. 559 pp.
- Thorne, B. L., Breisch, N. L., Traniello, F. A., 1997. Incipient colony development in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes* (Isoptera Rhinotermitidae). *Sociobiol.* 30 (2), 145-159.
- Vieau, F., 1993. Le terme de Saintonge *Reticulitermes santonensis* Feytaud: Terme urbain. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 118 (2): 125-133.
- Vieau, F., 1994. Les stades nymphaux 7 et 8 chez *Reticulitermes santonensis* Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae), *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 9, 61-66.
- Vieau, F., 1996. Les variations saisonnières des castes chez le terme *Reticulitermes santonensis* Feytaud (Isoptera: Rhinotermitidae) dans un biotope de l'ouest de la France. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)*, 32 (2) : 207-216.