

COMPORTEMENT DEFENSIF CHEZ LE TERMITE DE BOIS SEC
CRYPTOTERMES SECUNDUS: ROLE DES SOLDATS

E. A. Roux, J. Korb

Biologie 1, Universitaet Regensburg, Universitaetsstrasse 31, 93040 Regensburg, Germany.
Tel: +49 941 943 2154, Fax: +49 941 943 3304

RESUME

Les colonies de termites de bois sec, les Kalotermitidae, passent leur vie à l'intérieur d'un même et unique morceau de bois. La proportion des soldats de ces colonies est faible (2%) comparée à celle des termites qui fourragent à l'extérieur. Chez *Cryptotermes secundus* les soldats sont caractérisés par de courtes mandibules et un front extrêmement plat avec lequel ils peuvent interdire l'accès de leurs galeries.

Nous avons confronté des colonies entières à deux types d'intrus présents dans leur mangrove d'origine : une larve de coléoptère commune et une autre colonie de *C. secundus*. Les soldats se comportent différemment en fonction de la caste avec laquelle ils interagissent. Les interactions avec les reproducteurs sont particulièrement nombreuses.

Dans les deux cas les soldats se sont mobilisés et ont pleinement participé à la défense de la colonie. Ils font toutefois partie d'une réponse collective où les ouvriers âgés et les nymphes jouent un rôle important.

INTRODUCTION

Comprendre l'évolution de la caste des soldats chez les termites est un pari difficile car tous les isoptères sont eusociaux. Au cours de l'évolution des isoptères cette caste est apparue une seule fois et seules quelques espèces l'ont perdue secondairement (Noirot and Pasteels 1987). Les soldats sont stériles et diffèrent des ouvriers ou des pseudergates par une morphologie et un comportement spécifique qui n'a pas d'équivalent chez les autres insectes sociaux (Lefeuvre and Bordereau 1984). En cherchant à saisir la raison d'être de cette caste, nous espérons mettre à jour les facteurs qui l'ont maintenue jusqu'à présent.

Les soldats sont supposés défendre et c'est ce que l'on peut constater chez les termites supérieurs (Mill 1983; Noirot and Darlington 2000). Leur rôle semble moins évident chez les espèces dites primitives qui vivent dans le bois et ne sortent jamais fourrager à l'extérieur (one-piece life type, Abe 1987). Peu de prédateurs peuvent atteindre de telles colonies et de fait, la proportion de soldats est plus faible que chez les termites fourrageurs (Haverty 1977). Le terme *Cryptotermes secundus* fait partie des termites inférieurs, il vit dans le bois sec et ne possède pas de vrais ouvriers stériles mais des pseudergates qui peuvent se développer en adultes reproducteurs (Mais pour la facilité d'écriture nous continuerons d'utiliser le terme ouvrier). Les soldats n'ont pas de défense chimique et sont caractérisés par une tête phragmotique (Prestwich 1984). Aucune étude jusqu'à présent n'a mis à jour le type de prédation ou de compétition auquel ces termites doivent faire face et le comportement défensif de ces soldats n'a pas encore été étudié en détail.

Lors de cette étude nous avons analysé le comportement des soldats lorsque leur colonie est confrontée à un compétiteur potentiel. Nous avons présenté deux types de compétiteurs potentiels identifiés lors de précédentes visites sur le terrain (Korb, comm. pers.) il s'agit d'une larve de coléoptère de la famille des Buprestidae et des colonies de *C. secundus* voisines entre elles.

MATERIEL ET METHODES

Vingt-six colonies de *Cryptotermes secundus* ainsi que les larves de Buprestides ont été récoltées dans les mangroves proche du port de Darwin (Territoire du nord, Australie). Une fois leur composition déterminée, les colonies ont été mises en élevage dans des nids

artificiels de pin, *Pinus radiata*, dont le volume fut ajusté à leur taille respective (Lenz 1994). La salle d'élevage était maintenue à 28 degrés, avec une humidité relative de 70% et un cycle jour : nuit de 12 : 12 heures. Pour le marquage des individus nous avons utilisé la peinture Revell email, Allemagne.

Rencontres inter-spécifiques :

Douze colonies ont été transférées dans des nids propres à l'observation c'est-à-dire avec une chambre centrale relativement large (h : 1cm, Ø : 3-8 cm selon la taille de la colonie).

Le Buprestide ne survit que dans le bois originel c'est pourquoi il était maintenu dans une chambre faite de ce bois (*Cerriops tagal*) incluse dans le nid en pin. Cette chambre (3x1x0.5 cm) était séparée de la colonie par un étroit tunnel (0.5x0.2x0.2cm) que seuls les termites pouvaient emprunter. Chaque observation durait 30min, chaque colonie a été observée 6 fois en l'absence de Buprestide puis 6 fois en sa présence. Seuls les soldats ont été marqués et observés.

Les fréquences d'interactions des soldats avec les différentes castes, lors de la période témoin, ont été analysées avec le test du Chi² de conformité. L'effet du Buprestide sur le comportement a été analysé avec le test de Wilcoxon (rangs signés).

Rencontres intra-spécifiques :

Quatorze colonies ont été confrontées deux à deux (7 rencontres). Six avaient un ou plusieurs soldats. Le nid d'observation comportait deux chambres (h : 1cm, Ø : 4cm) reliées par un tunnel de 3x1x1 cm. Avant d'être mises en contact, les colonies ont eu une période d'acclimatation de 24h durant laquelle le tunnel était fermé avec un mouchoir en papier propre. Les colonies ont été filmées pendant 24h avant, puis après ouverture du tunnel. Tous les individus ont été marqués.

Les données ont été analysées grâce au test du Chi².

RESULTATS

Les comportements suivants qui n'avaient pas été décrits pour les soldats, ont été pris en compte dans la présente analyse :

Palpe : toucher son environnement immédiat avec les antennes

Contact antennaire : toucher la tête ou le corps d'individus avec les antennes

Trophallaxie : échange de nourriture/phéromones par voie anale (proctodeal) ou buccale (stomodeal)

Coup de tête : frapper un autre individu de sa tête / être frappé

Tremblement : violente série de secousses latérales de tout le corps

Saut : brève secousse vers l'avant ou l'arrière du corps

Ouverture/fermeture des mandibules : ouvrir et fermer plusieurs fois les mandibules

Mordre : saisir et serrer entre les mandibules

Alarme : la tête est abaissée et l'abdomen, étiré vers le haut, est vivement agité verticalement sans frapper le sol.

Interactions du soldat avec les castes de sa colonie, en l'absence de Buprestide (témoin) :

Pour chaque comportement, la distribution des fréquences par castes est différente de celle attendue en cas de rencontres aléatoires (en tenant compte du nombre d'individus de chaque caste). Dans tous les cas, les interactions sont plus fréquentes avec les petits ouvriers, moins fréquentes avec les moyens, les gros ouvriers et les nymphes et peu fréquentes avec les larves et les autres soldats. Quant aux reproducteurs ils sont très fréquemment touchés (tête et corps), sont peu frappés mais donnent beaucoup de coups de tête si l'on considère la faible probabilité de les rencontrer.

Tous comportements confondus, les interactions avec les reproducteurs de la société ne sont pas effectuées au hasard (N=2242, Chi² : 1040, df 3, P<0.001, observations portant sur 34 soldats).

Rencontres inter-spécifiques :

Si l'on compare la fréquence des comportements des soldats en l'absence puis présence du Buprestide nous constatons qu'ils ont fait plus de contacts antennaires vers la tête (N=171, Z=-2.038, P<0.05), moins vers le corps (N=161, Z=-2.597, P=0.01), plus de tremblements (N=256, Z=-3.484, P<0.001) et qu'ils ont été plus frappés (N=226, Z=-4.229, P<0.001). En revanche les fréquences des trophallaxies stomodéales et proctodéales ainsi que celle des coups donnés ne sont pas significativement différentes (respectivement : N=7, Z=-0.34, NS ; N=11, Z=-0.83, NS ; N=138, Z=-1.53, NS). Toutes ces observations portent sur 24 soldats.

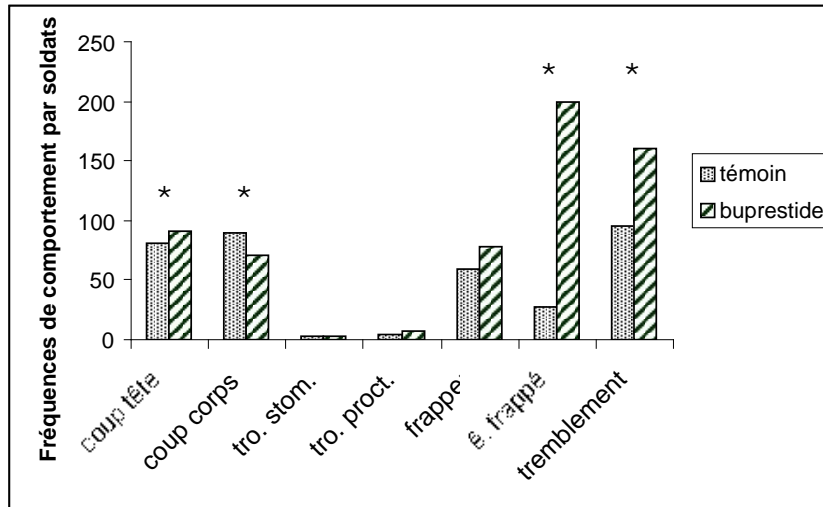


Figure 3: Fréquences de sept comportements en l'absence et en présence d'un Buprestide, * indique P<0.05.

Rencontres intra-spécifiques :

Après ouverture du tunnel, l'agression est immédiate entre les ouvriers et/ou nymphes des deux colonies. Morsures, poursuites et violentes empoignades sont observées durant les premières minutes suivant le contact des antagonistes. Le comportement d'alarme apparaît peu après. Les soldats ne sont jamais les premiers acteurs mais ils peuvent être plus efficaces à tuer que les ouvriers ou les nymphes. En général l'une des paires de reproducteurs est éliminée dans les 24h qui suivent la mise en contact des colonies. Les ouvriers qui ont survécu à la phase initiale d'agression finissent par se mélanger pacifiquement.

Les individus âgés (moyens et grands ouvriers, nymphes) et les soldats sont plus actifs. Ils mordent et alarment plus que les jeunes termites (petits ouvriers et larves) et les reproducteurs (N= 84, Chi² : 107, df 1, P<0.001).

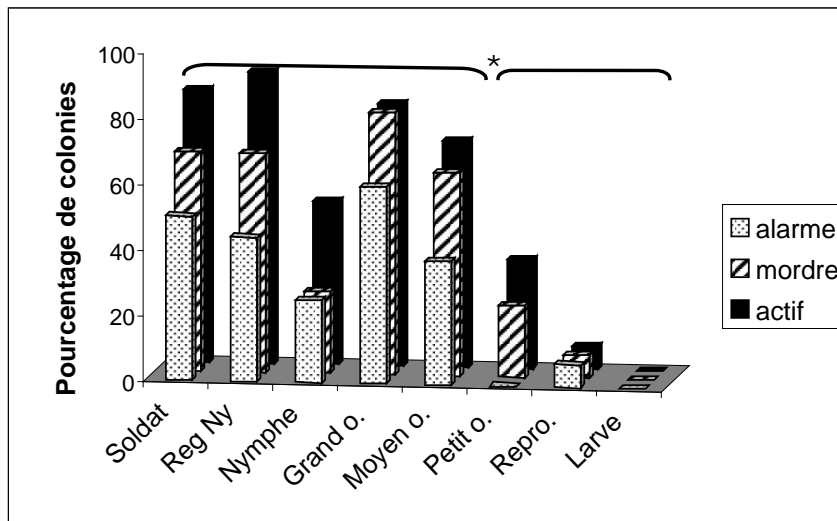


Figure 4: Pourcentage de colonies dont les castes ont été actives, ont mordu, et ont alarmé, * indique $P < 0.01$

Nous considérons vainqueurs, les colonies dont les reproducteurs sont vivants en fin d'expérience. Les colonies "gagnantes" ont plus d'individus que les autres au départ ($N=6$, $\text{Chi}^2 : 7.3$, $\text{df } 1$, $P < 0.01$). Ces colonies sont également les premières à contacter l'un des reproducteurs de la colonie adverse ($N=7$, $\text{Chi}^2 : 10.3$, $\text{df } 1$, $P < 0.001$). Avoir des soldats n'est pas un avantage décisif ($N=6$, $\text{Chi}^2 : 0.29$, $\text{df } 1$, NS). Le fait de contacter les "étrangers" ($N=7$, $\text{Chi}^2 : 0.286$, $\text{df } 1$, NS) ou d'alarmer ($N=7$, $\text{Chi}^2 : 1.14$, $\text{df } 1$, NS) en premier semble sans relation avec le résultat de la rencontre. Extraire les colonies de leur nid d'élevage la veille de l'expérience n'a pas non plus influencé leur succès/défaite ($N=7$, $\text{Chi}^2 : 0.35$, $\text{df } 1$, NS).

CONCLUSION

Quel que soit l'intrus qu'on leur présente les soldats modifient leurs activités. Ils semblent plus aptes à défendre lors d'une rencontre intra-spécifique mais le comportement d'alarme n'a pas pu être mesuré lors de la première expérience. Nos résultats indiquent que cette caste est particulièrement sollicitée lors de la défense de la colonie. Il apparaît également que la colonie est défendue par l'ensemble des individus âgés, reproducteurs mis à part. La réaction des soldats fait donc partie intégrante de la réponse collective face à un intrus.

REMERCIEMENT

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

REFERENCES

- Abe, T. (1987). Evolution of life types in termites. Evolution and Coadaptation in biotic communities. S. Kawano, J. H. Connell and T. Hidaka. Tokyo, University of Tokyo Press: 125-148.
- Haverty, M. I. (1977). "The proportion of soldiers in termite colonies: a list and a bibliography (Isoptera)." Sociobiology **2**(3): 199-216.
- Lefeuvre, P. and C. Bordereau (1984). "Soldier formation regulated by a primer pheromone from the soldier frontal gland in a higher termite, *Nasutitermes lujae*." Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **81**: 7665-7668.

Lenz, M. (1994). Food Resources, colony growth and caste development in wood-feeding termites. Nourishment and evolution in insect societies. J. Hunt and C. A. Nalepa. New Dehli, India, Oxford and I.B.H Publishing Co. Pvt. Ltd.: 159-209.

Mill, A. E. (1983). "Observations on Brazilian Termite Alate Swarms and Some Structures Used in the Dispersal of Reproductives Isoptera Termitidae." Journal of Natural History **17**(3): 309-320.

Noirot, C. and J. P. E. C. Darlington (2000). Termite nests: architecture, regulation and defence. Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology. T. Abe, D. E. Bignell and M. Higashi. Dordrecht, Netherlands, Kluwer Academic Publishers: 121-139.

Noirot, C. and J. M. Pasteels (1987). "Ontogenetic development and evolution of the worker caste in termites." Experientia **43**: 851-860.

Prestwich, G. D. (1984). "Defense mechanisms of termites." Annual Review of Entomology **29**: 201-232.