

**COMPTES RENDUS DU V<sup>e</sup> CONGRÈS**  
DE  
**L'UNION INTERNATIONALE**  
**POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX**

Toulouse 5 - 10 Juillet 1965



Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

**LABORATOIRE D'ENTOMOLOGIE DE LA FACULTÉ DES SCIENCES**

**OBSERVATIONS SUR L'APPAREIL MANDIBULAIRE  
DES SOLDATS DE TERMITES :  
FONCTIONNEMENT DÉFENSIF ET HISTOGENÈSE**

Jean DELIGNE<sup>1</sup>

INTRODUCTION

Dans le cadre de la Mission Biologique au Gabon, organisée par le Centre National français de la Recherche Scientifique et dirigée par le Professeur P.-P. GRASSÉ, nous avons entrepris des recherches sur le développement et le comportement des soldats de Termites africains. Nous nous sommes notamment attaché à l'étude de l'appareil mandibulaire qui constitue une des principales originalités des soldats de termites, tant par le grand développement que par les spécialisations très diverses qu'il présente dans cette caste. Si les variations morphologiques des mandibules de soldat ont été largement utilisées à des fins systématiques et phylogénétiques (HARE, 1937), leur fonctionnement reste cependant imparfaitement connu.

Les observations décrites et interprétées ici portent en premier lieu sur le comportement défensif de divers soldats à mandibules bien développées. Plusieurs de ces observations ont fait l'objet partiel d'un article séparé (DELIGNE, 1965). Nous rapportons en second lieu le résultat de recherches sur la transformation de l'appareil mandibulaire chez les soldats nasuti.

I. — COMPORTEMENT DÉFENSIF DES SOLDATS MANDIBULÉS

Des soldats mandibulés, appartenant à plusieurs types morphologiques, ont été suivis sous la loupe binoculaire dans leurs combats contre des ouvriers d'autres colonies ou d'autres espèces. Plusieurs modes de fonctionnement des mandibules peuvent être distingués :

1. **Mandibules mordantes.**

Les mandibules de ce premier type se rencontrent surtout chez les Termites inférieurs<sup>2</sup>. Leur fonctionnement est le plus simple et le mieux connu de tous. Il n'est rappelé ici que comme base de comparaison. Chez le soldat de *Calotermes flavicollis*, par exemple, les

---

1. Laboratoire de Zoologie et de Biologie animale. Université libre de Bruxelles.

2. Nous avons observé les soldats de *Calotermes*, *Glyptotermes* et *Neotermes*.

mandibules sont robustes, relativement trapues et présentent des denticules marginaux bien développés (*fig. 1*). Lorsqu'il est inquieté, le soldat écarte légèrement ses mandibules puis les referme en écrasant entre elles les tissus de l'insecte étranger. Les mandibules glissent l'une sur l'autre, la gauche au-dessus, mais ne se croisent que faiblement au sommet : les denticules marginaux se coaptent étroitement d'une mandibule à l'autre. Le mouvement est assez lent et très facile à suivre. Ces mandibules sont donc de simples cisailles à bord dentelé et fonctionnent comme celles de la majorité des insectes primitifs, notamment comme celles de tous les ouvriers ou pseudergates de termites. Leur seule particularité est d'être spécialement puissantes.



FIG. 1. — Soldat de *Calotermes flavicollis* : tête et mandibules vues par dessous; les autres pièces buccales ont été supprimées.

## 2. Mandibules faucheuses.

Dans plusieurs lignées de termites et par exemple chez *Basidentitermes*, les mandibules ont un aspect moins robuste : elles sont plus élancées, moins épaisses et dépourvues de denticules marginaux. A ce second type morphologique correspond un comportement différent. Le mouvement des mandibules est cette fois très rapide et difficile à suivre. Le soldat alarmé écarte ses mandibules à angle droit (*fig. 2*). Au contact de l'ennemi, elles sont brusquement refermées et se croisent largement jusqu'à leur tiers antérieur environ. Elles se rouvrent aussitôt et recommencent ce mouvement de fauchage qui déchire et tranche très efficacement l'adversaire. En présence d'un assaillant de grande taille ou très actif, les soldats de *Basidentitermes* se comportent autrement : ils impriment à leurs mandibules un mouvement particulièrement violent qui les fait se croiser jusqu'à leur

base. Les mandibules s'immobilisent alors de façon convulsive dans la plaie qu'elles ont ouverte et ne lachent plus prise<sup>3</sup>.

Comparés aux soldats de *Calotermes*, par exemple, ces soldats du second type présentent donc deux innovations importantes : les mandibules sont mues à grande vitesse; elles peuvent s'ouvrir et se croiser largement en balayant un grand angle. Ces caractéristiques sont rendues possibles par des particularités morphologiques, notamment leur faible épaisseur qui leur permet de se croiser sans buter ni frotter excessivement l'une contre l'autre.

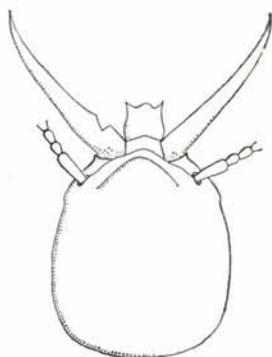


FIG. 2. — *Basidentitermes* sp. : tête d'un soldat en position d'alarme : les mandibules sont écartées à angle droit.

### 3. Mandibules frappeuses symétriques.

Les soldats de *Termes* (= *Mirotermes*) et genres alliés possèdent des mandibules auxquelles on a prêté depuis longtemps sur la foi de leur forme le rôle de bâtons frappeurs. Nos observations sur le vivant nous permettent de confirmer ce rôle et de préciser le mécanisme du fonctionnement de ces mandibules.

La figure 3 A montre un soldat de *Termes* en état d'alerte : les mandibules longues et étroites sont jointes sur le plan médiosagittal.

Comme elles sont symétriquement courbées l'une vers l'autre, elles ne peuvent se toucher qu'au sommet. A ce niveau elles présentent chacune une surface aplanie du côté interne. Avant de porter un coup les mandibules s'arquèbontent l'une sur l'autre et se plient sous l'effort des muscles mandibulaires adducteurs. D'avant vers l'arrière, les deux mandibules s'accolent ainsi progressivement l'une contre

3. Parmi les soldats capables de croiser largement les mandibules dans un tel comportement, nous avons observé ceux de *Proboscitermes*, *Cubitermes*, *Noditermes* et *Orthotermes*.

l'autre (fig. 3 B). Au moment où les denticules molaires viennent en contact, la mandibule droite glisse brusquement sous la mandibule gauche : elles se croisent largement et se détendent chacune comme un ressort en reprenant leur forme courbée (fig. 3 C). Elles portent ainsi à gauche et à droite des coups très violents qui déchirent l'insecte atteint et percent même les têtes fortement chitinisées d'autres soldats par exemple.

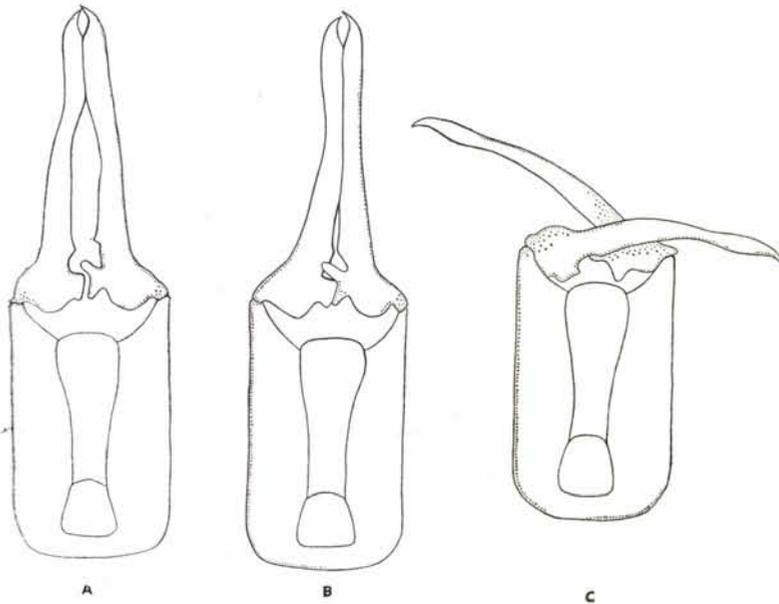


FIG. 3. — *Termes baculi* : trois moments du mouvement défensif des mandibules chez le soldat. La tête et les mandibules sont vues par dessous; les autres pièces buccales ont été supprimées. **A**, position d'alarme. **B**, flexion et accolement des mandibules. **C**, croisement et détente élastique.

Le caractère particulièrement meurtrier de ces soldats découle donc pour une grande part de la forme de leurs mandibules. Ainsi, la facette plane, située à l'extrémité et du côté interne de chaque mandibule, leur permet de s'appuyer l'une contre l'autre en résistant à une force latérale. Toutes les fibres des muscles adducteurs sont ainsi progressivement mobilisées et contractées. De plus leur courbure et leur faible largeur leur permettent de se plier, sans se briser, sous l'action des muscles et d'accumuler par leur déformation élastique une importante énergie potentielle. Enfin, comme dans le cas des mandibules faucheuses, leur épaisseur modérée et leur disposition relative leur permettent de se croiser largement, sans frottement excessif. Au moment de la détente, les mandibules dissipent ainsi une

énergie maximum en un temps très bref. Cette énergie provient d'une part de la contraction totale des muscles et d'autre part de l'énergie cinétique libérée par les mandibules qui reprennent leur forme courbée.

#### 4. Mandibules frappeuses symétriques.

Nos observations sur *Termes* sont à rapprocher de celles conduites par KAISER sur les soldats à mandibules asymétriques d'une espèce néotropicale : *Neocapritermes opacus*. Chez ces soldats le mouvement des mandibules est si rapide que l'œil ne peut le suivre. KAISER apporte cependant plusieurs arguments qui tendent à prouver que ces soldats frappent également leurs adversaires en croisant brusquement leurs mandibules, et non en les décroisant, par exemple, comme le suggère P.-P. GRASSÉ (1949, p. 492). Ces arguments peuvent se résumer comme suit : 1. En état de repos ou d'alerte, les mandibules sont jointes. 2. Elles frappent en produisant un bruit de déclic; plongés dans l'alcool, les soldats produisent le même bruit et sont fixés les mandibules croisées. 3. Les muscles adducteurs des mandibules sont bien plus développés que les muscles abducteurs. 4. Les ébréchures ne s'observent jamais que du côté interne des mandibules. Nous avons fait des constatations analogues chez les soldats à mandibules asymétriques de l'espèce africaine *Pericapritermes magnificus* SILV.<sup>4</sup>. Les genres *Neocapritermes* et *Pericapritermes* appartiennent cependant à des lignées radicalement distinctes de Termitinae, selon la phylogénèse de AHMAD (1950).

Le fait le plus curieux que nous avons relevé est une nette asymétrie dans le comportement, liée à l'asymétrie morphologique des mandibules. S'il est attaqué par le côté droit, le soldat frappe immédiatement l'agresseur avec une extrême violence. S'il est attaqué par la gauche, le soldat commence par tourner sur lui-même jusqu'à ce que l'adversaire se trouve placé à sa droite. Il frappe alors comme dans le premier cas.

Par comparaison avec *Termes*, on peut reconstituer le mouvement de la façon suivante : les mandibules commencent par s'appuyer l'une contre l'autre au sommet (fig. 4 A). Sous l'action des muscles adducteurs, la mandibule gauche se plie seule comme une lame de ressort. La mandibule droite sert uniquement de poussoir et ne se plie pas, ou très peu, en raison de sa section elliptique allongée dans le sens transversal. Lorsque la partie distale de la mandibule gauche, située au-delà du premier coude, s'est dépliée jusqu'à devenir rectiligne, la mandibule droite glisse brusquement sous elle. Seule la mandibule gauche se détend alors et frappe par élasticité, comme chez *Termes*

4. Nous remercions ici M. W. V. HARRIS, du Termite Research Unit (British Museum), qui a bien voulu déterminer cette espèce.

mais avec une puissance encore plus grande. Pour vérifier définitivement cette interprétation, nous réaliserons prochainement un enregistrement cinématographique au ralenti de ce comportement.

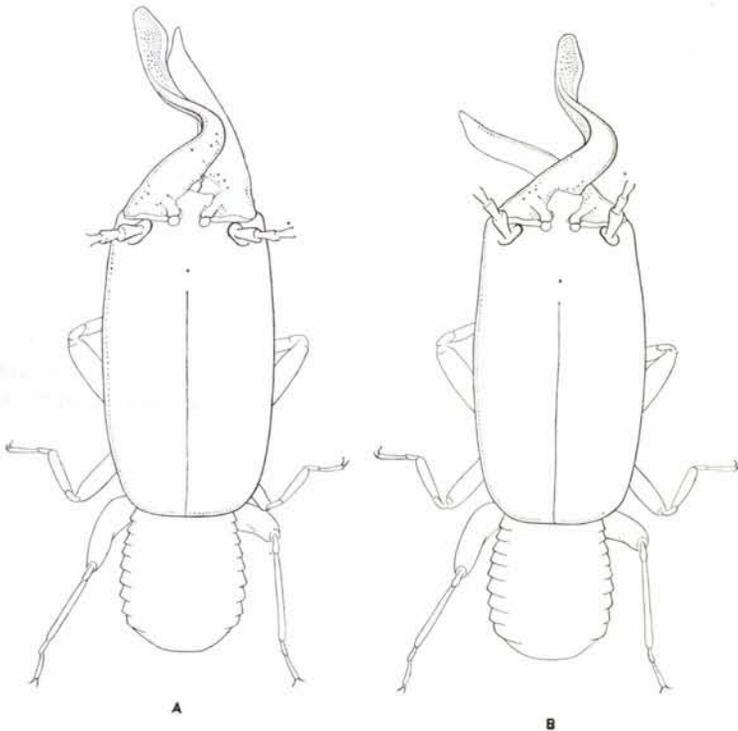


FIG. 4. — *Pericapritermes magnificus* : deux moments du mouvement défensif des mandibules chez le soldat.

**A.** position de repos et d'alarme. **B.** croisement; détente élastique de la mandibule gauche.

Comprises ainsi, ces mandibules, loin d'être dystéliques, comme on l'a prétendu (TRÄGÅRDH, 1904, p. 37; IMMS, 1934, p. 278) sont peut-être les plus efficaces qui soient parmi celles des Termites. La *torsion de la mandibule gauche* lui permet de présenter à la droite sa large face, normalement supérieure. Dans cette position, elle peut se plier beaucoup plus amplement sans se briser que si elle se présentait par la tranche. L'*asymétrie des mandibules* présente peut-être un avantage énergétique dont le calcul est en cours. Elle présente, en tout cas, un avantage morphologique certain : deux mandibules symétriques conformées comme la mandibule gauche seraient en effet incapables de se croiser sur le plan sagittal.

## 5. Conclusions.

Les soldats mandibulés observés appartiennent donc à quatre types par leur morphologie et leur fonctionnement mandibulaire. Si on hiérarchise ces quatre niveaux d'évolution selon la séquence la plus vraisemblable : mandibules mordantes, faucheuses, frappeuses symétriques et frappeuses asymétriques, on constate une tendance orthogénétique à utiliser davantage la force de percussion des mandibules. En même temps, la vitesse d'action des mandibules s'accroît; à masse égale, les mandibules acquièrent ainsi une énergie cinétique de plus en plus grande. L'avantage de cette évolution apparaît clairement. Les soldats sont en effet efficaces dans la mesure où ils occasionnent des blessures, c'est-à-dire, en termes physiques, des déformations permanentes. Or la grandeur en jeu pour réaliser de telles déformations est précisément l'énergie cinétique des mobiles percutants, représentés ici par les mandibules.

## II. — TRANSFORMATION DE L'APPAREIL MANDIBULAIRE CHEZ LES SOLDATS NASUTI

Une tendance évolutive toute différente de celle des soldats mandibulés est représentée par les soldats des *Nasutitermitinae*. Ces soldats ne présentent plus que des mandibules minuscules, non fonctionnelles. En revanche, la glande frontale devient très volumineuse et se met en rapport avec une longue saillie du front, le « nez » ou tube frontal. Cet ensemble fonctionne comme une poire projetante et constitue un organe de défense très efficace.

Que deviennent chez ces soldats les muscles et les apodèmes mandibulaires ? Les auteurs sont peu explicites et en contradiction à ce sujet. Selon HOLMGREN (1909, p. 22), les muscles *adductores magni mandibulae* entourent la glande frontale et en deviennent les muscles compresseurs. Selon EMERSON (1926), ce même muscle devient « compact et non fonctionnel ». Une étude histologique de petits ouvriers, de soldats-blancs et de soldats de *Nasutitermes lujae*<sup>5</sup>, sériés selon leur âge dans chaque stade, nous a permis de mettre en évidence un remaniement beaucoup plus complexe des muscles mandibulaires.

### 1. Stade ouvrier.

La figure 5 montre, en coupe transversale, le faible développement de la glande frontale et la disposition des muscles mandibulaires chez un petit ouvrier du 3<sup>e</sup> stade. Les muscles abducteurs, latéro-ventraux,

---

5. Espèce obligeamment déterminée par M. W. A. SANDS, du Termite Research Unit, que nous remercions ici.

sont relativement petits. Les muscles adducteurs se répartissent en deux groupes : le premier groupe s'insère sur un apodème trifide plutôt dorsal; le second groupe s'insère sur un apodème horizontal et plus ventral. Tous ces muscles s'insèrent d'autre part sur diverses zones de la capsule céphalique.

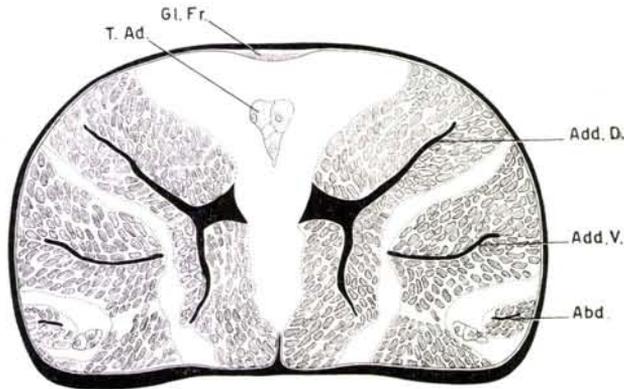


FIG. 5. — *Nasutitermes lujae*: Coupe transversale dans une tête de petit ouvrier. **Abd.**, apodème des muscles abducteurs des mandibules. **Add. D.**, apodème dorsal des muscles adducteurs des mandibules. **Add. V.**, apodème ventral des muscles adducteurs des mandibules. **Gl. Fr.**, glande frontale. **T. Ad.**, tissu adipeux. Les traits pointillés entourent les groupes musculaires qui s'insèrent sur un même apodème.

## 2. Stade soldat-blanc.

Pour se transformer en soldat, l'ouvrier mue une première fois en soldat-blanc. C'est au cours de ce stade que les muscles mandibulaires subissent leur refonte principale. Les muscles abducteurs subissent une dégénérescence très importante : la striation transversale se désorganique puis s'efface; les noyaux cellulaires se picnosent tandis que le sarcoplasme s'histolyse et se rassemble en masses ovoïdes. L'intervention de phagocytes de l'hémolymphe dans cette histolyse est très discrète, sinon inexistante.

Les muscles adducteurs (*adductores magni mandibulae* de HOLMGREN) subissent deux sorts très différents selon leur position dans la tête. Les faisceaux qui s'insèrent sur l'apodème dorsal se développent intensément. Leurs fibres musculaires *ne grossissent pas mais se fissurent longitudinalement* comme un ruban d'étoffe. Le nombre de ces apocyties se multiplie ainsi par 4 ou 5 au cours du stade. Les faisceaux musculaires de l'apodème ventral entrent au contraire en régression. L'épithélium qui tapisse l'apodème s'histolyse dès le début du stade. Cette histolyse commence à l'avant de l'apodème et se propage jusqu'à l'arrière. Les muscles insérés sur cet épithélium

dégèrent à leur tour, également d'avant vers l'arrière. Comme la dégénérescence de l'épithélium précède celle des muscles et que toutes deux procèdent dans le même sens, on peut penser que c'est l'histolyse de l'épithélium qui provoque celle du muscle sous-jacent.

A la fin du stade soldat-blanc, les muscles de l'apodème ventral occupent un volume dérisoire par rapport à celui des muscles de l'apodème dorsal (fig. 6). Celui-ci s'est accru et s'est redressé vers le haut et l'avant. Les muscles correspondants entourent étroitement la glande frontale dont le volume a augmenté plusieurs milliers de fois. Le rôle de ces muscles apparaît clairement : en se contractant, ils ramènent l'apodème dorsal vers l'arrière. La glande frontale est alors comprimée entre cet apodème et la paroi du crâne : elle projette ainsi son liquide défensif.

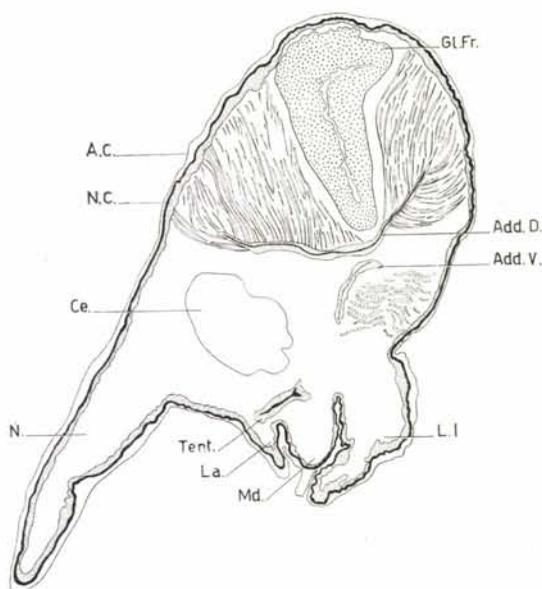


FIG. 6. — *Nasutitermes lujae* : coupe parasagittale schématique dans une tête de soldat-blanc à la fin du stade.

**A.C.**, ancienne cuticule. **Add. D.**, apodème dorsal des muscles adducteurs des mandibules. **Add. V.**, apodème ventral des muscles adducteurs des mandibules; ces tissus s'histolysent. **Ce.**, cerveau. **Gl. Fr.**, glande frontale : le conduit excréteur médiosagittal n'est pas visible ici. **La.**, labre. **L.I.**, levre inférieure. **Md.**, mandibule, très réduite. **N.**, « nez » ou tube frontal. **N.C.**, nouvelle cuticule en formation. **Tent.**, Tentorium.

### 3. Stade soldat.

Le soldat-blanc mue en soldat. Au début de ce stade, les muscles adducteurs continuent leur évolution : les fibres musculaires insérées sur l'apodème dorsal cessent de se diviser mais grossissent légère-

ment; les muscles de l'apodème ventral régressent jusqu'à disparaître complètement.

#### 4. Données quantitatives.

Le graphique de la figure 7 rend quantitatives et résume nos observations sur l'évolution des muscles mandibulaires. Chaque point du graphique représente le volume occupé par un groupe musculaire dans un stade donné. Les mesures de volume ont été faites sur la base de coupes sériées dont les dessins sur papier bristol ont été découpés puis pesés avec précision.

Chez les petits ouvriers, les muscles de l'apodème dorsal et de l'apodème ventral occupent des volumes presque identiques. Au cours du stade soldat-blanc puis soldat, le volume des muscles de l'apodème dorsal est multiplié par 5 environ. Les muscles de l'apodème ventral restent inchangés durant tout le stade ouvrier puis subissent une forte réduction chez le soldat-blanc; ils achèvent de disparaître chez le soldat. Dans le même temps, les muscles abducteurs se réduisent environ de moitié.

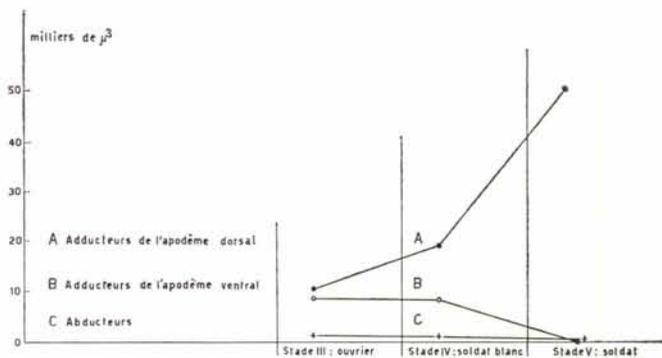


FIG. 7. — *Nasutitermes lujae* : évolution du volume des différents groupes de muscles mandibulaires au cours de la transformation du petit ouvrier en soldat.

#### 5. Discussion et conclusions.

A la lumière de ces observations, les opinions contradictoires d'HOLMGREN et d'EMERSON rapportées plus haut apparaissent chacune partiellement justifiées. Les adducteurs mandibulaires ne deviennent cependant pas en entier les compresseurs de la glande frontale comme le dit HOLMGREN. Ils ne forment certainement pas un ensemble non fonctionnel comme le pense EMERSON. Les muscles mandibulaires de ces insectes paurométaboliques sont, en fait, le siège d'une véritable *métamorphose* en relation avec la régression des mandibules et le

développement de la glande frontale. Une moitié de cet appareil musculaire disparaît tandis que l'autre, plus proche de la glande frontale, se développe intensément et change en même temps de fonction, en assurant la compression de cette glande.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1950. AHMAD (M.): The phylogeny of Termite genera based on imago-worker mandibles (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 95, 37-86).
1965. DELIGNE (J.): Morphologie et fonctionnement des mandibules chez les soldats des Termites (*Biologia Gabonica*, 1, 179-186).
1926. EMERSON (A. E.): The development of a soldier of *Nasutitermes* (*Constrictotermes*) cavifrons (Holmgren) and its phylogenetic significance (*Zoologica*, N.Y., 7, 69-100).
1949. GRASSÉ (P.-P.): Ordre des Isoptères ou Termites (*Traité de Zoologie*, publié sous la direction de P.-P. Grassé, 9, 408-544).
1937. HARE (L.): Termite phylogeny as evidenced by soldier mandibles development (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, 37, 459-486).
1909. HOLMGREN (N.): Termitenstudien I. Anatomische Untersuchungen (*Kungl. Svenska Vetenskapsacad. Handlingar*, 44, 1-211).
1934. IMMS (A. D.): A general textbook of entomology (Methuen & Co. Ltd. London).
1954. KAISER (P.): Über die Funktion der Mandibeln bei den Soldaten von *Neocapritermes opacus* (Hagen) (*Zool. Anz.*, 152, 228-234).
1954. TRÄGHÅRD (I.): Termiten aus dem Sudan (*Results Swed. Zool. Exped. Egypt and White Nile*, 1901, 12, 1-47).

Intervention de M. CHRISTENSEN.

I have studied your beautiful pictures with great interest. I should like to ask you what staining methods have you used ?

Réponse de M. DELIGNE.

J'ai utilisé la coloration trichromique Azocarmin à 60° C - Bleu d'Aniline - Orangé.

Intervention de M. HOWSE.

Je voudrais demander s'il y a des modifications morphologiques de la tête chez les termites supérieurs, ou même des mandibules, pour frotter le plancher ou le plafond des galeries en donnant l'alarme.

Réponse de M. DELIGNE.

Chez certains genres de Termitidae, la gula présente, par dessous, une importante proéminence, mais, à ma connaissance, aucune observation n'a permis de lui attribuer un rôle de heurtoir.

Intervention de M. BOUILLON.

La détente des mandibules frappeuses est-elle bruyante ?

Réponse de M. DELIGNE.

Oui. Dans le cas de *Pericapritermes* en particulier, la détente produit un double bruit de déclic décrit depuis longtemps déjà. Le premier bruit correspond au violent croisement des mandibules. Le second, plus faible, au retour des mandibules en position d'alerte.

Intervention de M. MATHIS.

Ne pensez-vous pas qu'un Machiavelli vous aurait permis de mettre en évidence des « ricketsies » ?

Réponse de M. DELIGNE.

Je n'ai pas utilisé cette coloration.

Intervention de M. LINDAUER.

Es wäre vom Interesse, im Zuge der Umwandlung der morphologischen Umwandlung der Mandibel und ihrer Muskel, sowie des Funktionswandels die Innervierung zu untersuchen. Insbesondere im Hinblick auf die Asymmetrie der Mandibel wäre es wichtig zu erfahren, ob mit solchem asymmetrischen Bauplan, der die normal links-rechts Bilateralität durchbricht, einen symmetrischen Umbau im Z. N. S. (insbesondere hinsichtlich der Kommunikation) stattgefunden hat.

Réponse de M. DELIGNE.

Je n'ai pas encore étudié le système nerveux de ces soldats. Je vous remercie pour cette suggestion.

Intervention de M. LE MASNE.

Vous avez décrit pour les *Pericapritermes* un très intéressant comportement préparatoire, prise d'une position déterminée par rapport à l'adversaire. Existe-t-il un comportement analogue dans le cas n° 3 (mandibule grêle à détente élastique) ? Le soldat se place-t-il de façon déterminée par rapport à son « adversaire » ? Entre la perception de l'adversaire par le soldat et le « coup » de mandibules, y a-t-il déplacement du soldat ?

Réponse de M. DELIGNE.

Le comportement préparatoire de *Termes* est beaucoup plus discret, et par conséquent, plus difficile à discerner. Toutefois, attaqué au niveau de l'abdomen, il fait clairement volte-face vers l'adversaire. D'autre part, les coups sont rarement portés dans le vide. Enfin, il arrive qu'un soldat introduise ses mandibules jointes dans une plaie qu'elles ont ouverte et l'aggrandisse par un nouveau coup.