

Actes Coll. Insectes Soc., 1, 233-238. Ed. SF-JEIS, Presses Univ. Paris 12 (1984)

POLYGYNIE ET POLYMORPHISME DES SEXUES CHEZ
NASUTITERMES PRINCEPS (DESNEUX)*

par

Yves ROISIN* et Jacques M. PASTEELS

Université Libre de Bruxelles
Laboratoire de Biologie animale et cellulaire
Avenue F.O. Roosevelt, 50
3-1050 Bruxelles

Résumé: La majorité (19 sur 27) des sociétés de *Nasutitermes princeps* de Nouvelle-Guinée sont polygynes. Les sexués fonctionnels sont de deux types: des imagos normaux issus de nymphes du stade V et des imagos précoces issus de nymphes du stade IV. Il existe une relation inverse entre le nombre de sexués et le degré de physogastrie des reines. Aucune corrélation n'est observée entre le volume total des reines et la taille des nids. Les deux types de sexués apparaissent comme sexués de remplacement dans des sociétés rendues orphelines. Au moment de l'essaimage, certaines sociétés contiennent un nombre considérable d'ailés à ailes courtes, issus de nymphes IV, parfois en mélange avec des ailes normaux.

Mots-clés: *Termites*, *Nasutitermes*, *polymorphisme*, *sexués de remplacement*, *polygynie*.

Summary: Polygyny and Polymorphism of sexuals in *Nasutitermes princeps* (Desneux).

Twenty-seven colonies with at least one queen were collected and dissected. Nineteen of them were polygynous: they contained from 3 to 77 physogastric first-form (imaginal) queens. Reproductives can be distributed amongst two biometrical categories. The ones are similar to primary imagoes. The others, smaller, have undergone a shortened nymphal development: they are issued from the fourth nymphal instar, instead of the fifth. The wings of corresponding alates are about 50% shorter than those of normal imagoes, but they are normally constituted: wing veins and suture are well marked. They must be considered as precocious adults, but not as neotenic. Both sexual forms may be found together in a nest. Both categories of replacement reproductives have been obtained after one month in orphaned nests and laboratory rearings. Those reproductives also could colonize buds in polycalic colonies. During the swarming season, some nests contain large quantities of short-winged alates.

Key-words: *Termites*, *Nasutitermes*, *polygyny*, *polymorphism*, *secondary reproduction*.

* Aspirant du Fonds National belge de la Recherche Scientifique (FNRS)

* Station Biologique Léopold III, Laing Island, Papua New Guinea, contribution n° 52

INTRODUCTION

La polygynie se rencontre dans divers genres chez les Termitidae. Souvent, les sexués multiples sont des néoténiques, qui peuvent provenir de nymphes de différents stades ou d'ouvriers (NOIROT, 1956). Dans les autres cas, ils sont dérivés d'imagos ailés. Chez certaines espèces, les imagos qui deviennent fonctionnels au sein de leur colonie d'origine ne se pigmentent que partiellement; souvent leurs ailes sont irrégulièrement déchirées à la base. Ce sont des pseudimagos (GRASSE, 1949). Chez les Termitidae, de tels individus ont été rencontrés dans les genres *Termes*, *Paracapritermes*, et *Pericapritermes* (HILL, 1942), *Anoplotermes* (KAISER, 1956), *Cubitermes* (BOUILLON et MATHOT, 1964). Chez les Nasutitermitinae, les trois types de sexués multiples ont été signalés: ergatoïdes (BATHELLIER, 1927; THORNE et NOIROT, 1982), nymphoïdes (NOIROT, 1956), imaginaux (THORNE, 1982). La polygynie impliquant des adultoïdes (imagos ou pseudimagos) est très fréquente chez *Nasutitermes princeps*. De plus, ces sexués, sont l'objet d'un dimorphisme inédit. Ces deux points feront l'objet de la présente communication.

N. princeps est l'un des termites les plus communs dans les plantations de cocotiers qui couvrent la côte nord-est de la Nouvelle-Guinée. C'est une espèce arboricole: les nids, situés à une hauteur variable sur les troncs des cocotiers peuvent atteindre des dimensions considérables (jusqu'à 340 dm³). Ils sont parfois polycaliques. La cellule royale, fortement épaissie, est appliquée contre le tronc. Dans les nids polygynes, nous trouvons souvent un nodule royal formé de plusieurs cellules superposées.

RESULTATS

Fréquence de la polygynie

Nous avons récolté 27 nids pourvus de sexués fonctionnels. Parmi ceux-ci, 8 étaient monogynes. Les 19 autres contenaient de 3 à 77 reines physogastres. Tous les nids fortement polygynes étaient également polyandres. Ils pouvaient contenir jusqu'à 81 mâles. Tous les sexués récoltés possèdent des écailles alaires (partie basale de l'aile, qui subsiste après cassure de celle-ci): ce sont des imagos. Ils présentent cependant une grande variété de taille, de physogastrie, de pigmentation.

Dimorphisme des sexués

Cette variabilité se manifeste au sein même de certaines colonies. Deux formes de sexués se distinguent nettement, tant chez les mâles que chez les femelles. A l'oeil, les "petits" sexués se reconnaissent à leurs petits yeux et leur pigmentation plus claire. Un tel dimorphisme se rencontre dans 5 des 19 colonies polygynes.

En figure 1, nous comparons les mensurations moyennes des reines dans 27 colonies. Chaque société y est représentée par son point moyen, sauf lorsque les sexués sont dimorphiques. Dans ce cas, les mensurations moyennes des grandes et des petites reines figurent séparément, et leur numéro de référence est

indiqué. Sur l'ensemble des nids, nous constatons la répartition des données en deux nuages de points. Il existe donc effectivement au sein de l'espèce deux formes distinctes de sexués. Ces deux formes seront désignées par "grands" et "petits" sexués. Ces qualificatifs se rapportent aux dimensions des sclérites (tête, pronotum) sont sans relation avec, notamment, la physogastrie.

Quinze nids, dont 8 monogynes, contenaient uniquement des grandes reines; 7 nids, dont 1 monogyne, ne contenaient que des petites reines; 5 nids abritaient les deux formes.

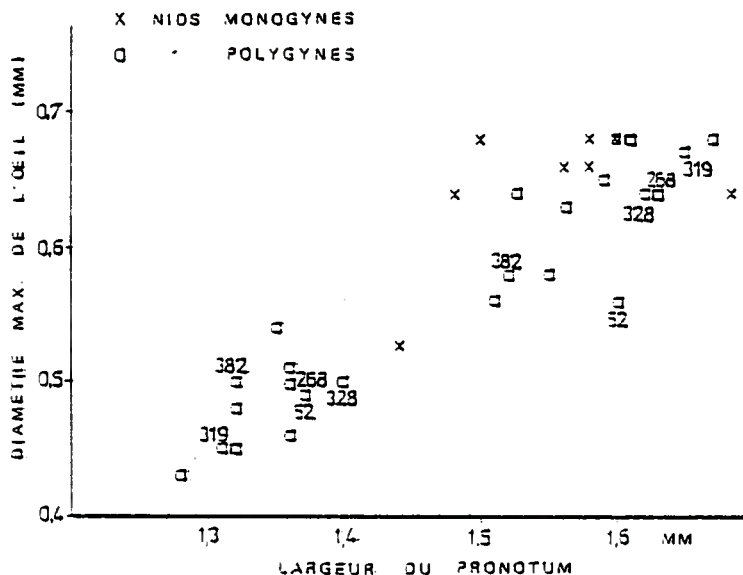


Figure 1: Dimensions moyennes des reines

Caractéristiques de la polygynie chez *N. princeps*.

Il existe une corrélation négative entre le nombre de reines et leur physogastrie moyenne. Comme mesure de la physogastrie, nous avons utilisé la distance séparant le premier du septième tergite abdominal. Le coefficient de corrélation non paramétrique de Spearman (r_s in SIEGEL, 1956) vaut $-0,92$ ($P < 0,001$). Lorsque les deux formes cohabitent au sein d'une même société, leur physogastrie n'est pas significativement différente. Les reines sont d'autant moins physogastres qu'elles sont nombreuses. Il n'y a pas de relation nette entre le nombre ou la physogastrie des reines et la forme à laquelle elles appartiennent.

Il n'y a pas de corrélation entre le volume du nid et le volume total des reines ($r_s = 0,35$ -N.S.). Si l'on ne trouve jamais un grand volume de reines dans un petit nid, on peut en revanche trouver un petit volume de reines dans un très grand nid.

Par contre, le nombre de mâles est significativement corrélé au nombre de femelles ($r_s = 0,46 - P < 0,05$). Le sex-ratio global est proche de 1: le rapport nombre total de mâles/nombre total de femelles vaut 1,088. Au sein d'une colonie, le sex-ratio peut varier de 0,17 (1 mâle/6 femelles) à 8,75 (35 mâles/4 femelles). Dans 6 cas sur 17, il est compris entre 0,8 et 1,25. Qui plus est, la concordance est excellente entre le type de mâles et le type de femelles. Les nids qui ne contiennent qu'une forme de femelles contiennent la même forme de mâles. Dans 3 des 5 nids où les femelles sont dimorphiques, les mâles le sont aussi; dans l'un des deux autres, nous avons trouvé que quatre petits mâles, dans l'autre un seul.

Origine des deux formes de sexués

On trouve dans certains nids, et parfois en proportion très importante, des ailés à ailes anormalement courtes. Quoique de moitié moins longues que chez les ailés normaux, les ailes de ces individus sont habituellement bien formées, les nervures nettes, la ligne de déhiscence bien marquée. La pigmentation est sensiblement équivalente à celle des ailés normaux. Mais par leurs mensurations, ils sont similaires aux petits sexués fonctionnels que nous venons de rencontrer.

Chez *Nasutitermes*, les imagos sont normalement dérivés du cinquième stade nymphal. Chez *N. princeps*, c'est indiscutablement le cas pour les ailés normaux, à ailes longues. En mettant en parallèle les mensurations des nymphes des deux derniers stades, des ailés des deux formes, et des sexués fonctionnels, nous pouvons inférer que les ailés à ailes courtes dérivent de nymphes du quatrième stade ayant subi une mue imaginale anticipée. Cette hypothèse est corroborée par le fait que dans les colonies qui contiennent une forte proportion de jeunes ailés à ailes courtes on trouve de nombreuses nymphes du quatrième stade préparant la mue imaginale: l'aile plissée de l'imago apparaît par transparence à l'intérieur de son fourreau.

Conditions d'apparition des sexués

Des expériences ont été réalisées sur des nids orphelins: un gros morceau de nid, ne contenant pas de trace de cellule royale ni de sexués fonctionnels, fut recueilli dans un sac en plastique et placé au pied d'un arbre dans le voisinage du laboratoire. Des nymphes âgées et des ailés normaux étaient présents. Les termites eurent tôt fait de percer le sac et de former des colonnes ~~de~~ d'exploration, puis d'émigration, et de se réinstaller dans un morceau de bois mort à proximité. Ouvert deux mois plus tard, le nid réinstallé abritait 4 femelles fortement physogastres et 6 mâles, tous de la petite forme. Des paquets d'oeufs étaient présents. Deux autres nids, rendus orphelins, ont été traités de la même façon. Un mois plus tard, les deux nids, quoique partiellement envahis par les fourmis, avaient cependant formé des sexués de remplacement: 34 femelles qui présentaient un début de physogastrie, dont 8 petites, pour l'un, et deux femelles déjà nettement physogastres, une petite et une grande, pour l'autre. Les deux nids contenaient de nombreux mâles désailés.

Deux élevages ont été réalisés dans de grands aquariums,

Des morceaux de nids, contenant des nymphes et des ailés, ainsi que des morceaux de bois mort ont été déposés sur un fond de sable humide. Les termites quittèrent rapidement les fragments de nid pour s'installer dans les morceaux de bois. Ouvert un mois plus tard, les deux élevages abritaient 4 femelles à l'abdomen légèrement dilaté. L'un contenait 3 mâles, l'autre 4. Ici encore, les deux formes de sexués étaient représentées.

CONCLUSIONS

Sur 8 sociétés monogynes, 7 contenaient de grands sexués, certainement dérivés d'ailés normaux. Il s'agit probablement de sexués qui ont fondé une colonie après essaimage. La présence dans un nid d'une seule petite femelle, fortement physogastre, peut s'expliquer de deux manières:

-Il s'agirait d'un sexué de remplacement. Ceci est tout à fait plausible: si un nid peut renfermer trois reines de remplacement, pourquoi pas une seule?

-Il s'agirait d'une fondatrice, dérivée d'un essaimant à ailes courtes. En laboratoire, les sexués à ailes courtes sont capables de former des tandems et d'entamer la fondation d'une société. Toutefois, ils paraissent totalement incapables de voler, ce qui va à l'encontre de cette hypothèse.

Nous avons vu que des ailés pouvaient devenir des reproducteurs fonctionnels au sein de leur colonie d'origine. C'est le mode de formation de sociétés polygynes le mieux documenté. Chez *M. princeps*, grands et petits sexués peuvent y prendre part. Beaucoup de petits sexués sont des pseudimagos, mais d'autres sont parfaitement pigmentés et leurs ailes ont été brisées le long de la ligne de déhiscence. Ces sexués peuvent se différencier en remplacement ou en suppléance de reproducteurs défaillants. Ils pourraient également assurer la reproduction après migration dans un bourgeon de la colonie mère, dans le cas de sociétés polycaliques. La fondation de colonies en commun par plusieurs couples d'essaimants, ou l'adoption d'ailés essaimants par des colonies existantes, ne peuvent être exclues, bien que rien ne plaide en faveur de ces hypothèses.

La relation entre la physogastrie et le nombre de femelles peut donner lieu à deux interprétations:

-La physogastrie des reines de remplacement se développe d'autant moins rapidement qu'elles sont plus nombreuses à se différencier, à cause de la compétition interindividuelle. Ceci semble avoir été le cas dans les expériences sur nids orphelins: en un même laps de temps, nous obtenons dans une société 2 femelles nettement physogastres, dans l'autre 34 femelles à l'abdomen légèrement dilaté.

-A mesure que les reines deviennent de plus en plus physogastres, leur nombre se réduit par mortalité naturelle ou compétition. Ceci expliquerait la mauvaise corrélation entre la dimension des nids et le volume des reines. A terme, une société pourrait en arriver à ne plus contenir qu'une seule reine de remplacement, de l'une ou l'autre forme (monogynie secondaire). Les deux hypothèses envisagées ne s'excluent pas nécessairement. Un compromis est tout à fait possible entre les deux tendances.

Enfin, terminons par une remarque importante: des nids, apparemment bien portants et pourvus de reproducteurs fonctionnels, renferment en quantité très importante des ailés dérivés de nymphes du quatrième stade, bien pigmentés, à ailes courtes mais parfaitement constituées. La fonction et les conditions d'apparition de ces ailés restent à élucider.

Remerciements: Ce travail a été réalisé grâce à un crédit du Fonds de la Recherche Fondamentale Collective (F.R.F.C.), n° 2900582.

Références

- BATHELLIER J., 1927.- Contribution à l'étude systématique et biologique des termites de l'Indochine. *Faune des colonies françaises*, 1, 121-365.
- BOUILLON A., MATHOT G., 1964.- Observations sur l'écologie et le nid de *Cubitermes exiguus* Mathot. Description de nymphes-soldats et d'un pseudimago. In " *Etudes sur les termites africains* ", A. Bouillon éd., Léopoldville, 215-230.
- GRASSÉ P.-P., 1949.- Ordre des Isoptères ou Termites. In " *Traité de Zoologie- Anatomie, Systématique, Biologie* ", P.-P. Grassé éd., Masson, Paris, IX, 408-554.
- HILL G., 1942.- *Termites from the Australian Region*. Commonwealth of Australia, Council for Scientific and Industrial Research- 479p., 24 pl.
- KAISER P., 1956.- Die Hormonalorgane der Termiten im Zusammenhang mit der Entstehung ihrer Kasten. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.*, 54, 129-178.
- NOIROT C., 1956.- Les sexués de remplacement chez les termites supérieurs (Termitidae). *Insectes Sociaux*, 3, 145-158.
- SIEGEL S., 1956.- *Non parametric Statistics. for the Behavioral Sciences*. International Student Edition, McGraw-Hill: 312 p.
- THORNE B.L., 1982.- Polygyny in termites: multiple primary queens in colonies of *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Isoptera: Termitidae). *Insectes Sociaux*, 29, 102-117.
- THORNE B.L., NOIROT C., 1982.- Ergatoid reproductives in *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Isoptera: Termitidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 11, 213-226.