

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 35-42 (1985)

**APPORT DE LA MICROMORPHOLOGIE DU LABRE A LA
COMPREHENSION DE LA PHYLOGENESE DES TERMITES
(Isoptères)**

par
Jean DELIGNE

Laboratoire de Biologie animale et cellulaire
et

Service de Biologie sociale
Université libre de Bruxelles, CP 160
50, av. F.D. Roosevelt, B 1050 Bruxelles
Belgique (Belgium)

Résumé : Etudiée au M.E.B. la face adorale du labre (épipharynx) montre un ensemble complexe de différenciations cuticulaires. Dix groupes de sensilles contrôlent la qualité et l'ingestion des aliments. De nombreuses et diverses aspérités augmentent l'efficacité du labre dans le transport des aliments; ces aspérités varient d'un groupe de termites à l'autre :

(1) le genre primitif *Mastoterms* présente 2 rangées longitudinales de tubercules arrondis qui s'allongent en crêtes vers l'avant du labre. Le reste de l'épipharynx porte des écailles foliacées ou épineuses. (2) Kalotermitidae et Termopsidae ont perdu les rangées de tubercules. (3) Les Hodotermitidae ont conservé les tubercules et diffèrent donc nettement des Termopsidae. (4) Rhinotermitidae et Termitidae conservent également les tubercules mais montrent en outre un sillon caractéristique vers l'avant de l'épipharynx. (5) Chez les Rhinotermitidae le sillon est en arc de cercle et couvert d'écailles imbriquées. (6) Les Termitidae Macrotermitinae ont un épipharynx (et spécialement un sillon) très semblable à celui des Rhinotermitidae. (7) Les autres Termitidae (Nasutitermitinae, Apicotermitinae et Termitinae) sont très semblables entre eux mais diffèrent des Macrotermitinae : ils montrent 2 sillons antérieurs gauche et droit séparés, non couverts d'écailles, mais contenant de grandes écailles en crête.

Les Hodotermitidae doivent être considérés comme une famille distincte des Termopsidae. Les Macrotermitinae mériteraient d'être élevés au rang de famille.

Mots-clés : *Termites, Isoptera, phylogénèse, systématique, taxonomie, labre, épipharynx, microscopie électronique à balayage.*

Summary : Contribution of the epipharynx micromorphology to the phylogeny of termites.

Observed with the S.E.M., the adoral side of the labrum (epipharynx) shows a complex pattern of cuticular structures. Ten groups of sensillae control the quality and the movements of the food. Numerous and diverse cuticular projections make

the labrum more effective in moving the food. The shape and the distribution of these projections vary from one group of termites to the other. (1) The primitive *Mastotermes* shows 2 longitudinal rows of rounded tubercles, becoming more elongate (crest-like scales) near the front of the labrum. Other, leaf-like or spine-shaped scales cover the remaining area. (2) *Kalotermitidae* and *Termopsidae* (s.s.) have lost the tubercles. (3) *Hodotermitidae* maintain the tubercles and are thus distinctly different from *Termopsidae*. (4) *Rhinotermitidae* and *Termitidae* also maintain the tubercles but show a new characteristic groove near the front of the epipharynx. (5) In *Rhinotermitidae* the groove is arched and covered with imbricated scales. (6) In *Termitidae* *Macrotermitinae* the epipharynx (and especially the groove) looks very much like that of *Rhinotermitidae*. (7) The other *Termitidae* (*Nasutitermitinae*, *Apicotermitinae* and *Termitinae*) are much alike but differ from *Macrotermitinae*; they show 2 separate grooves (left and right) containing a few very large cres-like scales but lacking a scale covering.

Hodotermitidae must be considered as a separate family from *Termopsidae*. *Macrotermitinae* should deserve a family rank.

Key-words : *Termites, Isoptera, phylogeny, systematics, taxonomy, epipharynx, labrum, scanning electron microscopy.*

INTRODUCTION

HOLMGREN (1911, 1912) a jeté les bases de la systématique phylogénétique moderne des termites en utilisant comme critère de classification un ensemble de caractères morphologiques externes des diverses castes. Parmi les caractères importants figure la denticulation des mandibules de l'ouvrier et de l'imago. Il reconnaît 4 ensembles systématiques (*Mastotermitidae*, *Protermitidae*, *Mesotermitidae* et *Metatermitidae*) qu'il divise en un certain nombre de sous-familles (ou de "séries") dont la plupart correspondent encore à des taxa des classifications récentes.

Depuis les travaux de HOLMGREN, une exploitation plus complète des mêmes critères et une appréciation différente de leurs poids respectifs a conduit à divers remaniements successifs de la phylogénèse supposée des termites.

Les *Protermitidae* de HOLMGREN ont fait place à plusieurs familles distinctes. Ce sont, selon GRASSÉ (1949), les *Kalotermitidae*, les *Termopsidae* (*Termopsinae*, *Stolotermitinae* et *Porotermitinae*) et les *Hodotermitidae* (*Hodotermes*, *Microhodotermes* et *Anacanthotermes*). Selon EMERSON (1955) les *Termopsidae* et les *Hodotermitidae* (sensu GRASSÉ) appartiennent à une seule famille, les *Hodotermitidae* Snyder, avec 4 sous-familles (*Termopsinae*, *Stolotermitinae*, *Porotermitinae* et *Hodotermitinae*). Dans la suite de cet article nous suivrons la nomenclature de GRASSÉ.

Les *Mesotermitidae* de HOLMGREN correspondent aujourd'hui à la famille des *Rhinotermitidae*, subdivisée en 7 sous-familles (*Coptotermitinae*, *Heterotermitinae*, *Psammotermitinae*, *Termitogetoninae*, *Stylotermitinae*, *Prorhinotermitinae* et *Rhinotermitinae*) (QUENNEDEY et DELIGNE, 1975) et à celle des *Serritermitidae*

(EMERSON 1965 p 17).

Les Metatermitidae de HOLMGREN correspondent aujourd'hui à la famille des Termitidae, subdivisée en 4 sous-familles (SANDS 1972) : Macrotermitinae, Apicotermitinae, Termitinae et Nasutitermitinae.

Les progrès les plus récents de la systématique des termites ont été accomplis grâce à l'étude comparée de caractères anatomiques. En particulier, la structure et les productions cuticulaires du tube digestif des ouvriers se sont révélées d'un grand intérêt pour l'étude des Termitidae. Elles ont notamment permis la définition de la sous-famille des Apicotermitinae (GRASSÉ et NOIROT 1954) et la révision du complexe des genres africains dépourvus de soldat (SANDS 1972).

Etant donné le grand intérêt phylogénétique de certains organes de l'ouvrier associés à l'alimentation (mandibules, tube digestif), nous avons entrepris l'étude comparée de la structure et des productions cuticulaires d'un autre de ces organes : la face adorale du labre ou épipharynx. Nous présentons ici les premiers résultats de cette étude.

MATERIEL ET METHODE

Nous avons examiné en microscopie photonique les ouvriers de 70 espèces appartenant à une soixantaine de genres et représentant les principales familles, sous-familles et lignées de termites. Pour cette observation les spécimens ont été fixés dans le liquide alcoolique de Bouin. Le labre de 1 à 4 ouvriers de chaque espèce a été disséqué, éventuellement coloré au carmin boracique, déshydraté puis inclus *in toto* entre lame et lamelle dans le baume de Canada; la face adorale (épipharynx) est tournée vers la lamelle.

Une vingtaine des espèces étudiées, appartenant à 18 genres différents ont été également préparées pour la microscopie électronique à balayage. Pour chacune de ces espèces 2 ouvriers ont été déshydratés par passage à la bombe à point critique. Leur labre a ensuite été disséqué, collé par la face aborale sur un porte-objet, métallisé par évaporation d'or puis observé au microscope ISI DS 130.

Dans la liste suivante des genres étudiés, les genres marqués d'une astérisque ont été examinés au M.E.B.

Mastotermitidae : *Mastotermes* *

Kalotermitidae : *Kalotermes* *, *Neotermes**, *Cryptotermes**, *Glyptotermes*, *Postelectrotermes*

Termopsidae

Termopsinae : *Zootermopsis* *

Stolotermitinae : *Stolotermes**

Porotermitinae : *Porotermes*

Hodotermitidae : *Anacanthotermes**, *Microhodotermes*

Rhinotermitidae

Psammotermitinae : *Psammotermes**

Heterotermitinae : *Reticulitermes**, *Heterotermes*

Coptotermitinae : *Coptotermes**

Rhinotermitinae : *Schedorhinotermes**

Termitidae

Macrotermitinae : *Pseudacanthotermes**, *Acanthotermes*, *Protermes*, *Macrotermes*, *Bellicositermes*, *Odontotermes**, *Microtermes*, *Ancistrotermes*.

Apicotermitinae (1) : *Eburnitermes*, *Labidotermes*, *Allognathotermes*, *Jugositermes*, *Rostrotermes**

Apicotermitinae (2) : *Anoplotermes*, *Speculitermes*.

Termitinae (1) : *Thoracotermes*, *Crenotermes*, *Ophiotermes*, *Furculitermes*, *Cubitermes**, *Noditermes*, *Proboscitermes*, *Basidentitermes*, *Orthotermes*, *Amitermes*, *Cephalotermes*, *Microcerotermes*.

Termitinae (2) : *Termes*, *Tuberculitermes*, *Cavitermes*, *Neocaprithermes*, *Pericaprithermes**

Nasutitermitinae (1) : *Syntermes**, *Procornitermes*, *Cornitermes*, *Rhynchotermes*, *Nasutitermes**, *Constrictotermes*, *Leptomycotermes*.

Nasutitermitinae (2) : *Labiotermes*, *Armitermes*, *Eutermellus*, *Subulitermes*, *Postsubulitermes*, *Verrucositermes*.

RESULTATS

La face épipharyngienne du labre des ouvriers montre un ensemble complexe d'aspérités cuticulaires non innervées à fonctions mécaniques, qui augmentent l'efficacité du labre dans le transport des aliments à l'intérieur de la cavité orale. Ces aspérités consistent principalement en épines sétiformes, parfois très longues, en écailles plates, trapues à modérément allongées et en tubercules. Entre ces productions cuticulaires sont également répartis des groupes de sensilles. On peut distinguer (à gauche et à droite) un groupe de cônes sensoriels antérieurs, un groupe d'écailles et un groupe de petites soies sensorielles latérales et enfin 2 groupes de cônes sensoriels postérieurs. La structure et la répartition précises de ces sensilles ne seront pas examinées ici.

L'épipharynx du soldat porte toujours des aspérités mécaniques beaucoup moins développées et moins nombreuses que celui de l'ouvrier. Il est parfois entièrement glabre.

Distribution générale-Mastotermitidae- La distribution générale des différenciations cuticulaires de l'épipharynx de l'ouvrier peut être présentée sur la base du genre *Mastotermes*. On distingue plusieurs zones concentriques (centrale, latérales, marginale) (fig. 1).

La zone centrale est large et arrondie. Vers le centre et l'avant elle est quasi glabre. Sur les côtés et vers l'arrière elle porte une "chevelure" de milliers d'épines dont la taille va croissant vers l'arrière de l'épipharynx. Par leur distribution et leur orientation ces épines forment un système complexe, asymétrique par rapport au plan sagittal du labre.

Les zones latérales gauche et droite consistent en deux bandes longitudinales étroites occupées chacune par une centaine de tubercules saillants et espacés. Vers l'avant, les bandes latérales se rétrécissent et se recourbent vers le plan sagittal; elles sont prolongées et réunies par un étroit sillon en arc de

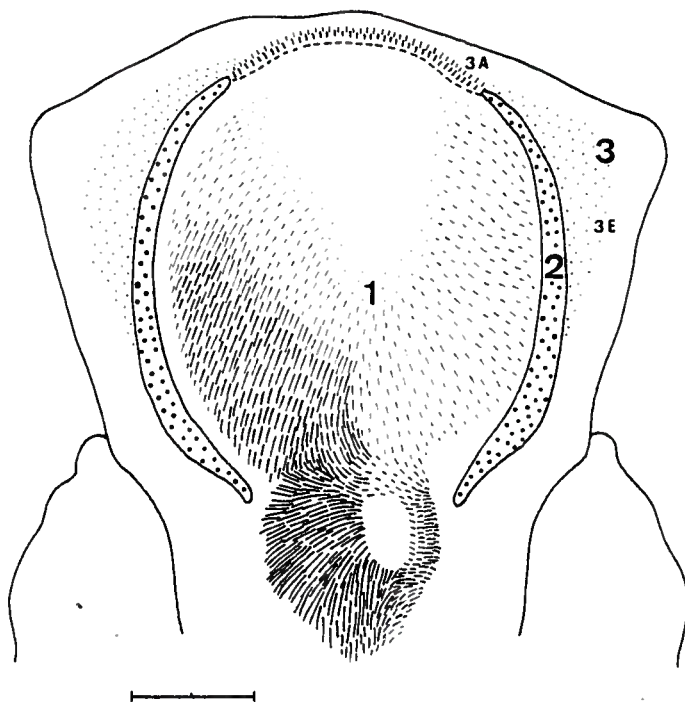


Fig. 1 - Ouvrier de *Mastotermes darwiniensis* : représentation schématique des principales zones de l'épipharynx. 1. Zone centrale. 2. Bandes latérales. 3. Zone marginale (3E. région externe, 3A. région apicale). Les divers types de différenciations cuticulaires ne sont que suggérés : ni leur forme ni leur nombre ne sont exactement figurés.
Echelle : 200 μ m.

cercle qui longe le bord antérieur de l'épipharynx. Les bandes latérales et le sillon antérieur dessinent ensemble un fer à cheval. Le sillon antérieur contient quelques écailles en forme de crête.

La zone marginale borde l'épipharynx à l'extérieur des bandes latérales et à l'avant du sillon antérieur. Sur les côtés (région externe) elle ne porte que de très faibles aspérités. A l'avant (région apicale) elle forme la lèvre antérieure du sillon arqué et le borde de plusieurs rangées d'écailles.

Autres familles - Les aspérités mécaniques sont toujours très semblables au sein d'un même genre et sont relativement homogènes au sein d'un même groupe systématique. Des différences

plus ou moins nettes peuvent séparer les familles ou les sous-familles. Nous ne signalerons ici que les caractéristiques les plus marquantes des différents taxa, par référence à la morphologie de base décrite ci-dessus. Sauf mention contraire la région apicale porte un revêtement continu formé par des épines et par de nombreuses écailles.

Kalotermitidae - Les bandes latérales sont larges, occupant ensemble une aire égale à celle de la région centrale. Elles portent plusieurs centaines de petites écailles mousses peu espacées qui diminuent progressivement de taille vers l'extérieur et se poursuivent insensiblement par les écailles de la région externe : on n'y distingue pas de rangées de tubercules nettement différenciés.

Termopsidae (*Hodotermitidae* exclus) - Les bandes latérales sont très larges couvrant ensemble une aire supérieure à celle de la zone centrale. Elles portent une couverture continue et dense formée de plus d'un millier de petites écailles mousses.

Hodotermitidae - Les bandes latérales sont étroites et portent une centaine de tubercules surmontés d'une pointe mousse. Ces tubercules sont espacés et nettement distincts des différenciations cuticulaires avoisinantes.

Rhinotermitidae - Les bandes latérales sont étroites et portent des rangées de tubercules bien différenciés. Elles sont réunies à l'avant par un sillon en arc de cercle extrêmement net et bien marqué. Ce sillon contient des tubercules peu proéminents mais étirés en crête. Il est recouvert en grande partie par un toit formé d'un ensemble continu d'écailles imbriquées, implantées dans la région apicale et couchées vers l'arrière.

Macrotermittinae - Dans ce groupe systématique les bandes latérales sont également étroites et pourvues de tubercules bien différenciés. Le sillon antérieur est très marqué, continu et densément recouvert par des écailles lancéolées. Dans le sillon même, les tubercules en crête tendent à se réduire ou à disparaître

Nasutitermittinae, *Apicotermittinae* et *Termitinae* - Dans ces 3 sous-familles les bandes latérales sont étroites et portent des tubercules bien différenciés. Les sillons gauche et droit sont bien marqués mais séparés l'un de l'autre. Ils sont en effet parallèles ou même divergents vers l'avant. Aux abords même des sillons la zone marginale est glabre, mais le sillon lui-même contient de grandes écailles en crête. Entre les sillons la région apicale médiane est lisse et glabre.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Mastotermes présente des caractères épipharyngiens qui le rapprochent plus des *Rhinotermitidae* et des *Termitidae* que des autres "termites inférieurs". Les *Kalotermitidae* et surtout les *Termopsidae* présentent des bandes latérales plus larges et recouvertes d'une écaillage plus simple. Les *Hodotermitidae* (sensu GRASSÉ) qui présentent, comme *Mastotermes*, des bandes latérales étroites et tuberculées sont donc nettement différents des *Termopsidae*. Cette constatation apporte un argument supplémentaire à la

proposition de GRASSÉ (1949) de considérer les Hodotermitidae comme une famille distincte des Termopsidae.

Les Rhinotermitidae et les Termitidae possèdent en commun l'existence de bandes tuberculées étroites et de sillons antérieurs très marqués. Toutefois la structure du sillon et celle des différenciations voisines diffèrent nettement entre ces 2 familles. Aux sillons convergents, couverts d'écaillles et à la région apicale écailleuse des Rhinotermitidae s'opposent, chez les Termitidae (Macrotermitinae exceptés), des sillons parallèles, non ou peu couverts d'écaillles (contenant eux-mêmes de grandes écaillles en crête) et une zone apicale glabre.

Pour ces caractères les Macrotermitinae sont plus proches des Rhinotermitidae que des Termitidae.

Sur la base de ces faits et en tenant compte des autres caractères des familles et sous-familles nous considérons que les 5 groupes suivants sont issus de façon indépendante des populations ancestrales de termites : (1) Mastotermitidae, (2) Kalo-termitidae, (3) Termopsidae, (4) Hodotermitidae, (5) Rhinotermitidae + Macrotermitinae + autres Termitidae. Cette proposition étend une hypothèse formulée par EMERSON (1975 p 26) mais non exploitée par cet auteur. Il nous paraît trop spéculatif de proposer des affinités plus précises entre certains de ces groupes.

En ce qui concerne les Macrotermitinae, les faits observés plaident pour l'élévation de cette sous-famille au rang de famille. Une allusion à cette possibilité a déjà été faite par GRASSÉ et NOIROT (1954 p 364). Nous nous proposons d'examiner encore d'autres genres pour nous assurer plus complètement du bien-fondé de cette proposition. Nous publierons ailleurs l'ensemble des résultats accompagnés des documents micrographiques sur lesquels nos études sont basées. A cette occasion nous ferons de façon formelle les propositions taxonomiques éventuelles découlant de nos conclusions.

REFERENCES

- EMERSON, A.E., 1955. - Geographical origins and dispersions of termite genera. *Feldiana, Zool.*, 37, 465-521.
- EMERSON, A.E., 1965. - A review of the Mastotermitidae (Isoptera), including a new fossile genus from Brazil. *Ann. Museum Novitates*, 2236, 1-46.
- EMERSON, A.E., 1975. - The termite family Serritermitidae (Isoptera). *Ann. Mus. Novitates*, 2570, 1-31.
- GRASSÉ, P.-P., 1949. - Ordre des isoptères ou termites. *Traité de Zoologie* publié sous la direction de P.-P. GRASSÉ, 9, 408-544, Masson édit., Paris.
- GRASSÉ, P.-P., NOIROT, Ch., 1954. - *Apicotermes arquieri* (Isoptères), ses constructions, sa biologie. Considérations générales sur la sous-famille des Apicotermittinae nov. *Ann. Sc. Nat. Zool.* (11), 10, 345-388.

- HOLMGREN, N., 1911. - Termitenstudien II. *Kungl. Sv. Vetenskap-
akad. Handl.* 46, (6), 1-88.
- HOLMGREN, N., 1912. - Termitenstudien III. *Kungl. Sv. Vetenskap-
akad. Handl.*, 48, (4), 1-166.
- QUENNEDEY, A., DELIGNE, J., 1975. - L'arme frontale des soldats
de termites. I. Rhinotermitidae. *Insectes sociaux*,
22, 243-267.
- SANDS, W.A., 1972. - The soldierless termites of Africa (Isoptera:
Termitidae). *Bull. of the Brit. Mus. (Nat. Hist.)
Entomology*, Suppl. 18, 1-244.