

# ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux  
Section française

VOL.6 - COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,  
LE BRASSUS 19-23 Sept. 1989



(Photo Muséum d'Histoire Naturelle de Paris)

## LA CASTE DES SOLDATS CHEZ LES TERMITES : ORIGINALITE, EVOLUTION.

Charles Noirot

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, 6 boulevard Gabriel  
21100 DIJON, France

**Résumé.** Les soldats de termites, caste monophylétique, sont beaucoup plus diversifiés que les ouvriers, pourtant polyphylétiques. Leur originalité est marquée par un développement post-embryonnaire de type holométabole qui permet des morphogénèses très variées, voire de véritables métamorphoses. En outre, la simplification de leur comportement les libère des contraintes liées à l'alimentation et à la construction. Le terme extrême de cette évolution aboutit chez certains soldats à la perte des symbiotes intestinaux, ce qui réduit beaucoup le volume du tube digestif. Cette réduction peut à son tour permettre une hypertrophie des défenses chimiques.

**Mots clés :** termites, soldats, polymorphisme, évolution.

**Summary :** The soldier caste in termites : uniqueness and evolution.

The soldier of termites, a monophyletic caste, are much more diversified than the workers, though the latter are polyphyletic. Their uniqueness comes from their development and their behaviour. The post-embryonic development is of an holometabolous type which allows very diverse morphogenesis, even true metamorphoses. The simplification of their behaviour makes them free of the constraints linked with alimentation and building. The utmost of this evolution ends in the loss of the intestinal symbionts in some soldiers : consequently, the gut volume is strongly reduced, which in turn sometimes allows an hypertrophy of the chemical defenses.

**Key words :** termites, soldiers, polymorphism, evolution.

**Introduction.** Poursuivant ma réflexion sur le polymorphisme des termites et son évolution (Noirot, 1989), j'aborderai ici le cas des soldats, pour tenter de comprendre leur diversité, qui contraste avec l'uniformité des imagos et des ouvriers. N'est-il pas paradoxal que la définition de nombreuses espèces soit basée sur la description des soldats (caste définitivement stérile) faute de pouvoir trouver chez les imagos les caractères différentiels qu'ils sont pourtant les seuls à pouvoir transmettre ?

Les soldats de termites constituent une caste tout à fait originale et il est fâcheux que le terme "soldat" soit appliqué aussi à des ouvrières major de fournis. Chez les termites, cette caste est phylogénétiquement très ancienne et très probablement monophylétique : son absence chez un certain nombre de termites supérieurs est un caractère dérivé, et tous les soldats de termites présentent le même type de développement et la même spécialisation comportementale. Au contraire, les ouvriers, absents chez la plupart des termites primitifs, sont polyphylétiques (Noirot et Pasteels, 1987).

La diversité de ces soldats est liée au comportement défensif et touche à la fois les caractères morphologiques (tête, mandibules), biochimiques (sécrétions défensives) et comportementaux (extraordinaire variété des tactiques de combat, souvent intégrées dans une véritable stratégie sociale : Deline, 1971 ; Deline et al., 1981). D'un point de vue évolutif, cette diversification peut être mise en rapport avec les particularités de leur développement post-embryonnaire et la simplification de leur comportement.

#### Développement des soldats

On peut le caractériser simplement en disant qu'il montre le passage d'un développement hémimétabole à un développement holométabole. Chez les termites primitifs sans ouvriers, les soldats se différencient à partir de larves âgées ou de nymphes ayant subi jusque là un développement post-embryonnaire "normal". Mais leur transformation en soldat implique toujours deux mues successives que Deline (1970) a très justement comparées aux deux mues (nymphale et imaginale) qui caractérisent la métamorphose des Holométales. Il s'agit évidemment d'une convergence évolutive car la métamorphose du soldat a des caractères bien spécifiques. Morphologiquement et anatomiquement, les organes liés à la reproduction et à la dispersion (appareil génital, ptérorax) sont frappés d'un arrêt de développement (une régression, parfois évoquée, reste à prouver). Au contraire, les structures liées à la défense se différencient. Il est à noter que le stade intermédiaire (présoldat ou soldat-blanc), comparable à la pupe des holométales, est d'aspect larvaire, très peu mobile et sans aucune activité défensive ou

autre. Il reçoit pourtant, de la part des congénères, une alimentation liquide.

Chez les termites plus évolués où une caste ouvrière est présente, le développement post-embryonnaire sépare précocement deux lignées d'individus : la lignée des nymphes aboutissant aux imagos ailés et celle des larves produisant les ouvriers et les soldats. Cette deuxième lignée est marquée par l'arrêt précoce du développement des gonades, du ptérothorax, des yeux composés. Le point de départ des soldats est soit un ouvrier (cas général) soit une larve, c'est à dire dans les deux cas un individu déjà "simplifié". En revanche la métamorphose en deux étapes se déroule exactement de la même façon que chez les espèces primitives.

Le soldat est donc morphologiquement bien différent d'une imago et le déterminisme endocrinologique de cette métamorphose est lui aussi original puisque la transformation est liée à un taux très élevé d'hormone juvénile. Ajoutons enfin que les glandes de mue (glandes prothoraciques ou ventrales) ne dégénèrent pas chez le soldat, bien que leur activité sécrétoire y soit probablement très faible.

Nous n'avons malheureusement pas d'information sur les étapes de l'apparition des soldats et de leur développement au début de l'histoire évolutive des termites, car les espèces actuelles ne nous montrent aucun état intermédiaire, contrairement aux ouvriers (Noirot et Pasteels, 1987). Mais une fois ce "saut évolutif" réalisé, le développement de type holométabole a évidemment permis des morphogénèses très variées pouvant impliquer une réorganisation profonde de la capsule céphalique et de sa musculature, le développement de glandes défensives... On trouvera dans la thèse de Deligne (1970) une description très précise de cette métamorphose.

#### Comportement des soldats

Comme l'a bien montré Grassé (1939), les soldats de tous les termites sont strictement spécialisés dans la défense de la société. En fait, ils peuvent dans certaines espèces avoir en outre un rôle dans le recrutement (Traniello, 1981 ; Schedel et Kaib, 1986) mais il s'agit sans doute d'une acquisition récente. A vrai dire, le comportement des soldats est marqué par une extrême simplification si on le compare à celui des autres individus, et ce dans toutes les espèces étudiées. Non seulement ces soldats n'ont aucune activité de creusement, de construction ni de soin au couvain ou au couple royal, mais le comportement alimentaire lui-même a disparu : ils doivent être nourris par leurs congénères. Le comportement défensif est au contraire prépondérant, mais il faut noter que ce comportement n'est pas absent dans les autres castes.

Cette simplification a libéré le soldat de contraintes évolutives extrêmement fortes, et ceci est bien illustré par l'exemple des mandibules. Ces appendices constituent les "outils à tout faire" des

ouvriers et des pseudergates, utilisés aussi bien pour la récolte des aliments que pour le creusement ou la construction. Leur morphologie a été très "conservée" au cours de l'évolution, peu influencée par les adaptations, si ce n'est au régime humivore (Sands, 1965 ; Deligne, 1966). Les contraintes fonctionnelles très fortes (nécessité d'un outil non spécialisé) me paraissent au moins en partie responsables de cette stabilité. Au contraire, les soldats n'ont besoin de leurs mandibules que pour le combat ; celles-ci sont donc libres d'évoluer de façon parfois extravagante, comme chez les soldats dont les mandibules asymétriques ne peuvent plus s'ouvrir mais frappent l'ennemi en se croisant brusquement (soldats "frappeurs" de Deligne, 1971). Ces mandibules sont même devenues vestigiales chez les soldats de type "nasuti".

L'évolution peut aller encore plus loin : du fait de leur alimentation à base de parois végétales, les termites font appel pour leur digestion à l'assistance de micro-organismes symbiotiques hébergés dans une dilatation de l'intestin postérieur. Ces symbiotes sont des Flagellés et des Bactéries chez les termites inférieurs, des Bactéries seules chez les termites supérieurs. Quoi qu'il en soit, la "chambre à fermentation" avec ses symbiotes occupe un volume considérable dans l'abdomen (représentant jusqu'au tiers du volume total) et constitue donc un fardeau important pour le termite. Dans la plupart des espèces, les soldats reçoivent de leurs congénères surtout des aliments bruts et ont donc besoin des symbiotes spécifiques. Corrélativement, leur volume intestinal est voisin de celui des ouvriers quoique parfois un peu plus faible (Deligne, 1970). Dans quelques espèces, on constate au contraire que les soldats ont un intestin postérieur très réduit, dépourvu de symbiotes. Le contenu intestinal, optiquement vide ou presque, indique que ces soldats reçoivent surtout une alimentation liquide, sans doute la salive des ouvriers (Noirot, 1955 ; Deligne, 1970). Cette évolution s'est produite indépendamment (convergence ou évolution parallèle) dans une vingtaine de genres dispersés dans 2 familles et 6 sous-familles. Ainsi est réalisé un allègement important de l'abdomen du soldat, ce qui accroît d'autant son efficacité ergonomique. Mais les choses ne sont pas toujours aussi simples : dans bien des cas, l'espace libéré par la réduction du volume intestinal est utilisé par les réservoirs hypertrophiés de glandes défensives. Il s'agit soit du réservoir unique de la glande frontale, soit des deux réservoirs des glandes salivaires. Dans l'un et l'autre cas, la libération de la contrainte née de la symbiose intestinale a permis un développement extrême de l'une ou l'autre forme de l'arme chimique.

**Conclusion.** Les ancêtres Blattoides des termites ne devaient posséder aucune adaptation particulière pour leur défense, contrairement aux Hyménoptères Aculéates où l'aiguillon de la femelle a dû favoriser l'apparition de la vie sociale. Les premières sociétés de "prototermites" étaient donc particulièrement vulnérables, et une forte pression de

sélection s'est exercée en faveur de la différenciation d'une caste défensive qui a dû apparaître très tôt dans l'histoire évolutive des Isoptères.

La spécialisation comportementale des soldats a sans doute été phylogénétiquement très précoce (on l'observe chez toutes les espèces actuelles). Elle en fait une caste dépendante, dont la nourriture constitue une charge pour la société ; mais le bénéfice (la défense) justifie l'investissement. En revanche l'apparition d'un type de développement convergeant avec l'holométabolie reste une énigme. Le présoldat est nourri par la société mais ne lui apporte rien en échange, puisqu'il est totalement inapte au combat. Intuitivement, il aurait dû être contre-sélectionné. Son existence est d'autant plus paradoxale que chez les termites primitifs la transformation en soldat n'a pas une telle ampleur que deux mues paraissent nécessaires. L'intéressante hypothèse de Myles (1989), qui voit dans le soldat un sous-produit de la néoténie, reste très spéculative et ne résout en rien le problème du présoldat. Mais une fois acquis, le développement holométabole rend possible des transformations plus importantes, de véritables métamorphoses, dont l'amplitude peut être comparable à celle de bien des holométaboles primitifs. L'holométabolie des soldats apparaît donc comme une préadaptation à leur diversification, simple constatation qui ne résout rien car on ne saurait expliquer le passé par le futur.

Les soldats de termites me semblent un bon exemple de l'importance des contraintes dans l'évolution. Une fois la caste réalisée, le développement holométabole ouvre un champ presque illimité à la diversification. La simplification du comportement autorise des innovations qui seraient létales chez un insecte normal, même social (si elles empêchent par exemple la prise de nourriture). Ces soldats nous montrent en outre comment un changement, même tardif (post-embryonnaire), dans le programme de développement peut créer une nouveauté évolutive. Les soldats de termites ne feraient-ils pas partie des "hopeful monsters" de Goldschmidt ?

### Références

- DELIGNE J., 1966.- Caractères adaptatifs au régime alimentaire dans la mandibule des Termites (Insectes Isoptères). C.R. Acad. Sc., 263 (D), 1323-1325.
- DELIGNE J., 1970.- Recherches sur la transformation des jeunes en soldats dans la société de Termites (Insectes Isoptères). Thèse, Univ. Bruxelles.
- DELIGNE J., 1971.- Mécanique du comportement de combat chez les soldats de termites (Insectes Isoptères). Forma et Functio, 4, 176-187.

- DELIGNE J., QUENNEDEY A., BLUM M.S., 1981.- The enemies and defence mechanisms of termites. In : Hermann H.R. (ed.). Social Insects, vol. II, 1-76, Academic Press, London and New York.
- GRASSE P.-P., 1939.- Comportement et particularités physiologiques des soldats de Termites. Bull. Soc. Zool. France, **64**, 251-262.
- MYLES T.G., 1989.- Resource inheritance in social evolution from termite to man. In : Slobotchkoff C. (edit.). The Ecology of Social Behavior, Academic Press, London and New York.
- NOIROT Ch., 1955.- Recherches sur le polymorphisme des Termites supérieurs (Termitidae). Ann. Sci. Nat., Zool., (11) **17**, 399-595.
- NOIROT Ch., 1989.- Social structure in termite societies. Ethol. Ecol. Evol., **1**, 1-17.
- NOIROT Ch., PASTEELS J.M., 1987.- Ontogenetic development and evolution of the worker caste in termites. Experientia, **43**, 851-860.
- SANDS W.A., 1965.- A revision of the termite subfamily Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae) from the Ethiopian region. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Entomol., Suppl. **4**, 1-172.
- SCHEDEL A., KAIB M., 1986.- Polyethism during foraging in Schedorhinotermes lamanianus (Rhinotermitidae) in unprotected areas : the role of exocrine glands. In : Eder J., Rembold H. (edit.) Abstracts 10th Int. Congress IUSI, J. Peperny, München, p. 149.
- TRANIELLO J.F.A., 1981.- Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite : soldier-organized foraging in Nasutitermes costalis. Proc. Nat. Acad. Sci., **78**, 1976-1979.