

L'ARME FRONTALE DES SOLDATS DE TERMITES.

I. RHINOTERMITIDAE

Par A. QUENNEDEY * et J. DELIGNE **

* *Equipe de Recherche associée au C.N.R.S. n° 231, Laboratoire de Zoologie, Université de Dijon, boulevard Gabriel, F 21000 Dijon.*

** *Laboratoire de Biologie animale et cellulaire, Université libre de Bruxelles, 50, avenue F.-D.-Roosevelt, B 1050 Bruxelles.*

Reçu le 9 juin 1975.

Accepté le 31 juillet 1975.

RÉSUMÉ

La glande frontale des termites est une glande tégumentaire impaire. Chez les soldats de Rhinotermitidae, elle forme une profonde invagination qui s'ouvre à l'avant de la tête par le pore frontal ou fontanelle. Cette glande est bien développée et s'étend généralement jusqu'à l'arrière du corps de l'insecte.

A l'aide du microscope électronique à balayage, nous établissons une figuration plus précise de « l'arme frontale » constituée par l'ensemble de la glande frontale, du pore et des structures céphaliques (front, clypéus, labre) impliquées dans le fonctionnement défensif. De nombreux petits orifices glandulaires isolés répartis sur le labre ou à proximité du pore frontal, parfois rassemblés en une aire criblée, sont mis en évidence. Les données morphologiques obtenues sont interprétées autant que possible de façon fonctionnelle.

Ces observations permettent également d'approfondir l'étude des relations phylogénétiques des Rhinotermitidae. Les diverses sous-familles apparaissent ainsi très nettement distinctes les unes des autres. Les représentants de chacune d'elles ont conservé un assortiment différent de caractères primitifs et développé un jeu différent de caractères évolués. Les Rhinotermitinae, à l'exception du genre *Prorhinotermes*, possèdent une « brosse à enduire » labrale caractéristique et forment un ensemble cohérent au sein duquel on peut suivre les perfectionnements graduels de l'arme frontale.

Nous avons détaché le genre *Prorhinotermes* des Rhinotermitinae et l'avons inclus dans une sous-famille autonome, plus primitive, celle des Prorhinotermitinae (*Subfam. nov.*).

SUMMARY

The frontal weapon of soldier termites.

I. Rhinotermitidae.

The frontal gland of termites is a single tegumentary gland. In the soldiers of Rhinotermitidae it corresponds to an invagination which opens at the front of the head by the frontal pore or fontanelle. This gland is well developed and generally extends into a large part of the abdomen.

Using scanning electron microscopy we state a more precise picture of the frontal weapon, which consists of the frontal gland, the pore and its associated cephalic structures (frons, clypeus and labrum) involved in the defensive system of the insect. Many isolated glandular pits occur on the labrum or around the frontal pore, forming in the latter case a punctured area. This morphological data is interpreted, as far as possible, from a functional point of view.

These observations also permit us to extend the study of the phylogenetic relations within the Rhinotermitidae. The subfamilies are readily distinguishable, each having retained a group of primitive characters and developed a set of evolved characters. The Rhinotermitinae, with the exception of one genus, *Prorhinotermes*, possess a characteristic labral « daubing brush ». They form a coherent group throughout which the gradual specialization of the frontal weapon can be traced.

The genus *Prorhinotermes* is therefore removed from the Rhinotermitinae to form a monotypic subfamily, Prorhinotermitinae (*Subfam. nov.*) characterised in the soldier caste by its oval head, toothless mandibles, small fontanelle, and lack of a labral brush.

INTRODUCTION

Les soldats de termites ont développé au cours de l'évolution divers appareils défensifs, soit mécaniques : appareil phragmotique et appareil mandibulaire, soit chimiques : glandes salivaires et « arme frontale ». Nous appelons « arme frontale » l'ensemble formé par la glande frontale et les structures associées qui interviennent dans le fonctionnement défensif.

La glande frontale des termites correspond à un épaissement ou à une invagination impaire de l'épiderme céphalique. Apparemment absente chez les termites inférieurs (Mastotermitidae, Kalotermitidae, Hodotermitidae), cette glande caractérise les Rhinotermitidae et les termites supérieurs ou Termitidae (HOLMGREN, 1909). Dans ces deux dernières familles, la glande frontale du soldat est développée de façon très variable d'un taxon systématique à l'autre. Chez les soldats de Rhinotermitidae, elle est généralement de grande taille, forme un réservoir à paroi glandulaire mince pouvant s'étendre jusqu'à l'arrière de l'abdomen; elle s'ouvre à l'extérieur par le « pore frontal ». Son rôle dans le système défensif du soldat semble maintenant bien établi (NOIROT, 1969; QUENNEDEY *et al.*, 1973; QUENNEDEY, 1975 a), mais reste cependant à préciser pour de nombreux genres.

Les structures associées à la glande frontale comprennent notamment les reliefs et les formations tégumentaires (pores, sillons, gouttières, soies, épines, ...) qui conditionnent le mode d'émission du liquide frontal.

Le présent travail est une étude au microscope électronique à balayage de l'aire frontale et clypéo-labrale des soldats, particulièrement du pore frontal et des différenciations avoisinantes. Grâce à sa haute définition, associée à une restitution fidèle des reliefs, le microscope électronique à balayage permet une figuration plus précise de l'arme frontale.

Ces données morphologiques sont réunies en vue d'approfondir l'étude des relations phylogénétiques des Rhinotermitidae telles qu'on les comprend aujourd'hui (KRISHNA, 1970; EMERSON, 1971). Reliées à ce que l'on connaît du comportement défensif des soldats de Rhinotermitidae et de la nature chimique du liquide frontal, elles doivent également permettre de préciser la morphologie fonctionnelle de l'arme frontale chez les soldats de plusieurs genres. Pour les genres où d'autres informations manquent encore, ces données morphologiques de base peuvent orienter des études éthologiques et physiologiques nouvelles.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

On reconnaît actuellement 6 sous-familles et 15 genres de Rhinotermitidae. A l'exception de *Parastylotermes* (uniquement fossile), *Macrorhinotermes* (soldat non connu), *Glossotermes* (un seul soldat connu) et *Stylotermes*, nous avons examiné des représentants de l'ensemble de la famille, soit 5 sous-familles et 11 genres :

Coptotermitinae :

- Coptotermes acinaciformis* (FROGGATT), Australie.
- Coptotermes lacteus* (FROGGATT), Australie.
- Coptotermes formosanus* SHIRAKI, Canton, Chine.
- Coptotermes intermedius* SILVESTRI, Fété-Olé, Sénégal.

Heterotermitinae :

- Heterotermes* sp. FROGGATT, Honnadi, Inde.
- Heterotermes convexinotatus convexinotatus* SNYDER, île de Santa-Cruz, Galapagos.
- Reticulitermes lucifugus* (ROSSI), Catandari, Italie.
- Reticulitermes lucifugus santonensis* FEYTAUD, France.

Psammotermitinae :

- Psammotermes hybostoma* DESNEUX, Fété-Olé, Sénégal.

Termitogetoninae :

- Termitogeton planus* (HAVILAND), Malaisie.
- Termitogeton umbilicatus* (HAGEN), Kottawa, Ceylan.

Rhinotermitinae :

- Prorhinotermes simplex* (HAGEN), Pinar del Rio, Cuba.
- Parrhinotermes aequalis* (HAVILAND), Sarawak, Bornéo.
- Schedorhinotermes putorius* (SjÖSTEDT), Congo-Brazzaville.
- Rhinotermes marginalis* (LINNÉ), Bridgetown, Barbades.

Dolichorhinotermes longilabius (EMERSON), North Range, Trinidad.

Dolichorhinotermes tenebrosus (EMERSON), Kartabo, Guyane britannique.

Acorhinotermes subfusciceps (EMERSON), Kartabo, Guyane britannique.

Pour les observations au microscope électronique à balayage (stereoscans de type Mark II et S4-10, Cambridge SA), les capsules céphaliques sont déshydratées, séchées à l'étuve à 37 °C et collées sur un support d'aluminium. Elles sont ensuite métallisées sous vide par une fine couche d'alliage or-palladium.

OBSERVATIONS

1. *Coptotermatinae*.

Les quatre espèces étudiées de l'unique genre *Coptotermes* ne montrent pas de différences interspécifiques importantes au niveau de la capsule céphalique. Cette dernière, ovulaire, mesure environ 2 mm de longueur (fig. 1). Le pore frontal s'ouvre en avant d'une protubérance bien marquée (fig. 2); il est entouré de quelques soies dont le nombre et l'implantation varient selon les espèces. Cet orifice semi-circulaire et de grande taille (250 μ de diamètre) surplombe le clypéo-labre (fig. 3). Le labre triangulaire recouvre la base des mandibules en forme de sabres. Les bords latéraux du labre sont relevés; sa face supérieure porte des soies dont la disposition varie selon les espèces (fig. 4). A fort grossissement, on peut distinguer trois catégories de soies articulées qui mesurent respectivement 100 μ , 20 μ et 5 μ environ; les plus grandes apparaissent nettement cannelées. On observe aussi de nombreux orifices de petite taille (2 μ) correspondant au débouché de cellules glandulaires isolées (fig. 5). A l'extrémité du labre, de nombreux sensilles campaniformes sont également présents (fig. 6).

FIG. 1 à 6. — *Coptotermes*. — *Fig. 1*. Capsule céphalique de *C. acinaciformis*, le pore frontal est indiqué par la flèche; $\times 45$, échelle : 0,2 mm. — *Fig. 2*. Détail du pore frontal (flèche) surplombant le labre de *C. lacteus*; $\times 80$, échelle : 0,2 mm. — *Fig. 3*. Pore frontal de *C. formosanus*; $\times 210$, échelle : 0,1 mm. — *Fig. 4*. Face dorsale du labre de *C. lacteus*; $\times 170$, échelle : 50 μ . — *Fig. 5*. Détail de la face dorsale du labre de *C. intermedius* montrant des soies articulées et cannelées (astérisque) et de petites soies (grande flèche) entre lesquelles débouchent les orifices de cellules glandulaires (petite flèche); $\times 1700$, échelle : 5 μ . — *Fig. 6*. Apex du labre de *C. intermedius*, latéralement s'observent des sensilles campaniformes (flèches) et médialement deux longues soies articulées et cannelées (astérisques); $\times 850$, échelle : 20 μ .

FIG. 1 to 6. — *Coptotermes*. — *Fig. 1*. Head of *C. acinaciformis*, arrow indicates frontal pore; $\times 45$, scale : 0,2 mm. — *Fig. 2*. Detailed view of frontal pore (arrow) overhanging labrum of *C. lacteus*; $\times 80$, scale : 0,2 mm. — *Fig. 3*. Frontal pore of *C. formosanus*; $\times 210$, scale : 0,1 mm. — *Fig. 4*. Upper surface of labrum of *C. lacteus*; $\times 170$, scale : 50 μ . — *Fig. 5*. Detailed view of upper surface of labrum of *C. intermedius* showing articulated and grooved bristles (asterisk) and short bristles (large arrow) between which open glandular pits (small arrow); $\times 1700$, scale : 5 μ . — *Fig. 6*. Tip of labrum showing campaniform sensillae (arrows) laterally, and medially two long articulated and grooved bristles (asterisks); $\times 850$, scale : 20 μ .

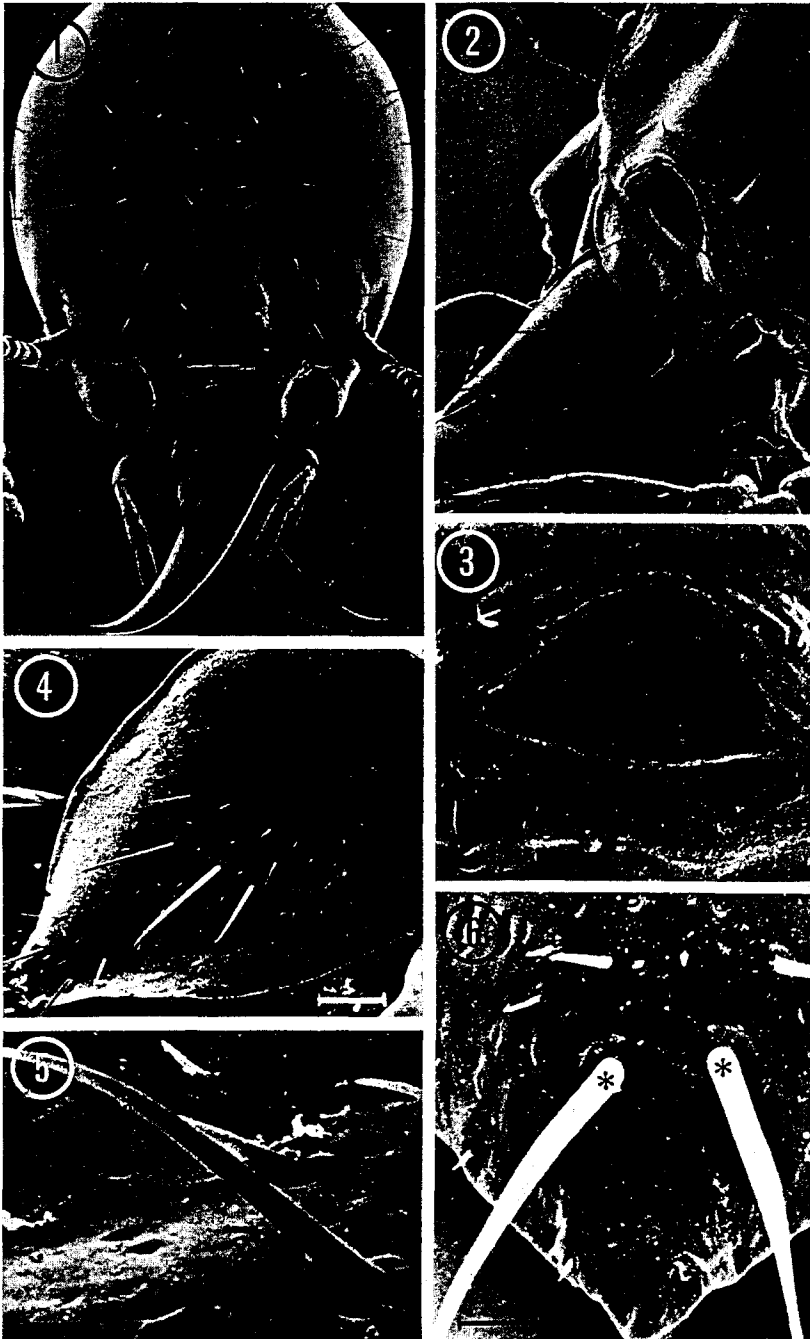


FIG. 1 à 6.

2. Heterotermitinae.

Chez *Heterotermes*, la capsule céphalique est plus allongée (environ 2,5 mm de longueur sur 1 mm de largeur). Le pore frontal, d'un diamètre de 20 μ environ, est situé au tiers antérieur de la tête (fig. 7). Il débouche dans une petite dépression du front, en arrière de deux bombements symétriques de la capsule céphalique. Entre ces derniers, le front est lisse et incliné vers l'avant en direction du clypéus (fig. 8). Autour du pore frontal, la cuticule porte de petites soies de 5 μ environ (fig. 9). Le labre triangulaire, effilé à son apex, recouvre la moitié basale des mandibules lisses et droites, recourbées au sommet et d'une longueur totale d'environ 1,3 mm.

La surface du labre (fig. 10) porte deux catégories de soies (20 μ et 5 μ environ) et des orifices de cellules glandulaires isolées. A l'extrémité apicale, on observe en outre deux grandes soies de 150 μ environ et des sensilles campaniformes.

Chez *Reticulitermes*, l'aspect général de la capsule céphalique est voisin de celui du genre précédent (fig. 11). La seule différence importante concerne la région du front située en avant du pore frontal. Elle est entaillée de profonds sillons longitudinaux sur une longueur de 0,25 mm environ (fig. 12). Le pore frontal est de petit diamètre (environ 10 μ).

FIG. 7 à 12. — *Heterotermes convexinotatus*. — Fig. 7. Capsule céphalique, la flèche indique le pore frontal; $\times 40$, échelle : 0,5 mm. — Fig. 8. Détail de la région antérieure avec le pore frontal (flèche); $\times 75$, échelle : 0,2 mm. — Fig. 9. Pore frontal, rempli de sécrétion, entouré de petites soies; $\times 850$, échelle : 10 μ . — Fig. 10. Face dorsale du labre portant trois catégories de soies de différentes longueurs; $\times 580$, échelle : 20 μ .

Reticulitermes santonensis. — Fig. 11. Capsule céphalique, la flèche indique le pore frontal; $\times 50$, échelle : 0,2 mm. — Fig. 12. Détail de la gouttière frontale et du pore frontal (flèche); $\times 100$, échelle : 0,1 mm.

FIG. 7 to 12. — *Heterotermes convexinotatus*. — Fig. 7. Head, arrow indicates frontal pore; $\times 40$, scale : 0,5 mm. — Fig. 8. Detailed view of anterior part with frontal pore (arrow); $\times 75$, scale : 0,2 mm. — Fig. 9. Frontal pore, full of secreted matter, surrounded by small bristles; $\times 850$, scale : 10 μ . — Fig. 10. Upper surface of labrum with three types of bristles, showing disparity in their lengths; $\times 580$, scale : 20 μ .

Reticulitermes santonensis. — Fig. 11. Head, arrow indicates frontal pore; $\times 50$, scale : 0,2 mm. — Fig. 12. Detailed view of frontal furrow and frontal pore (arrow); $\times 100$, scale : 0,1 mm.

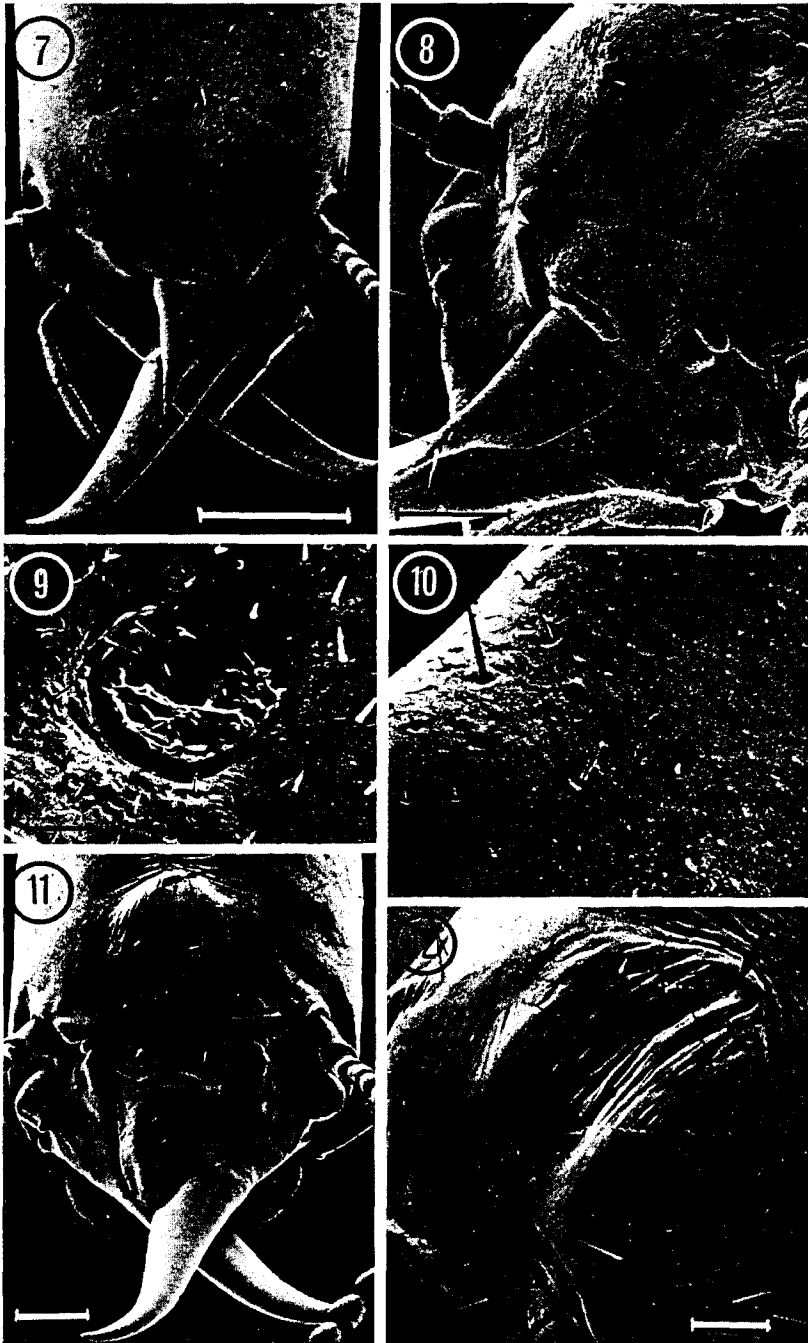


FIG. 7 à 12.

3. Psammotermitinae.

Psammotermes hybostoma offre la particularité de posséder des soldats de taille et de forme très variables. Ils se répartissent cependant en deux catégories (CLÉMENT, 1952).

Nos descriptions se rapportent à un petit soldat dont la tête mesure environ 2 mm de longueur et à un grand soldat (environ 4 mm).

Chez le petit soldat, le pore frontal arrondi mesure environ 20 μ de diamètre. En avant de lui une gouttière frontale très marquée, de 0,5 mm de longueur, s'étend jusqu'au clypéus (fig. 13). Chez le grand soldat, le pore frontal, également arrondi, mesure environ 40 μ de diamètre. Une gouttière frontale est présente mais très effacée (fig. 14).

Chez les deux soldats le pore frontal est entouré de courtes soies d'environ 10 μ de longueur et de petits orifices de cellules glandulaires (fig. 15). Le labre, aussi long que large, recouvre à moitié les mandibules fortes et denticulées. Il porte des soies courtes et moyennes mesurant respectivement 10 et 60 μ (fig. 16). En outre, à son apex, parmi les sensilles campaniformes, des soies de grande taille (300 μ environ) pointent vers l'avant.

FIG. 13 à 18. — *Psammotermes hybostoma*. — Fig. 13 et 14. Capsules céphaliques du petit et du grand soldat, les flèches indiquent le pore frontal; $\times 35$, échelles : 0,3 mm. — Fig. 15. Détail du pore frontal du petit soldat entouré de soies (flèches blanches) et d'orifices glandulaires (flèches noires); $\times 950$, échelle : 10 μ . — Fig. 16. Face dorsale du labre du petit soldat portant trois catégories de soies (flèches blanches) et des orifices glandulaires isolés (flèches noires); $\times 550$, échelle : 20 μ .

Termitogeton umbilicatus. — Fig. 17. Capsule céphalique, la flèche indique l'emplacement du pore frontal; $\times 45$, échelle : 0,2 mm. — Fig. 18. Détail des orifices glandulaires (flèches blanches) formant une plage criblée à l'arrière de l'orifice du pore frontal (grosse flèche noire); la sécrétion recouvrant cette région a été enlevée pour montrer les orifices glandulaires, les traces de sécrétion sont encore visibles à la périphérie; $\times 2\ 300$, échelle : 5 μ .

FIG. 13 to 18. — *Psammotermes hybostoma*. — Fig. 13 and 14. Heads of minor and major soldiers, arrows indicating frontal pores; $\times 35$, scales : 0,3 mm. — Fig. 15. Detailed view of frontal pore of minor soldier surrounded by bristles (white arrows) and by glandular pits (black arrows); $\times 950$, scale : 10 μ . — Fig. 16. Upper surface of labrum of minor soldier with three types of bristles (white arrows) and isolated glandular pits (black arrows); $\times 550$, scale : 20 μ .

Termitogeton umbilicatus. — Fig. 17. Head of soldier, arrow indicates position of frontal pore; $\times 45$, scale : 0,2 mm. — Fig. 18. Detailed view of frontal pore (large black arrow) and behind it the area riddled with glandular pits (white arrows). The secretion has been removed to show this and traces of it can still be seen at the edges; $\times 2\ 300$, scale : 5 μ .

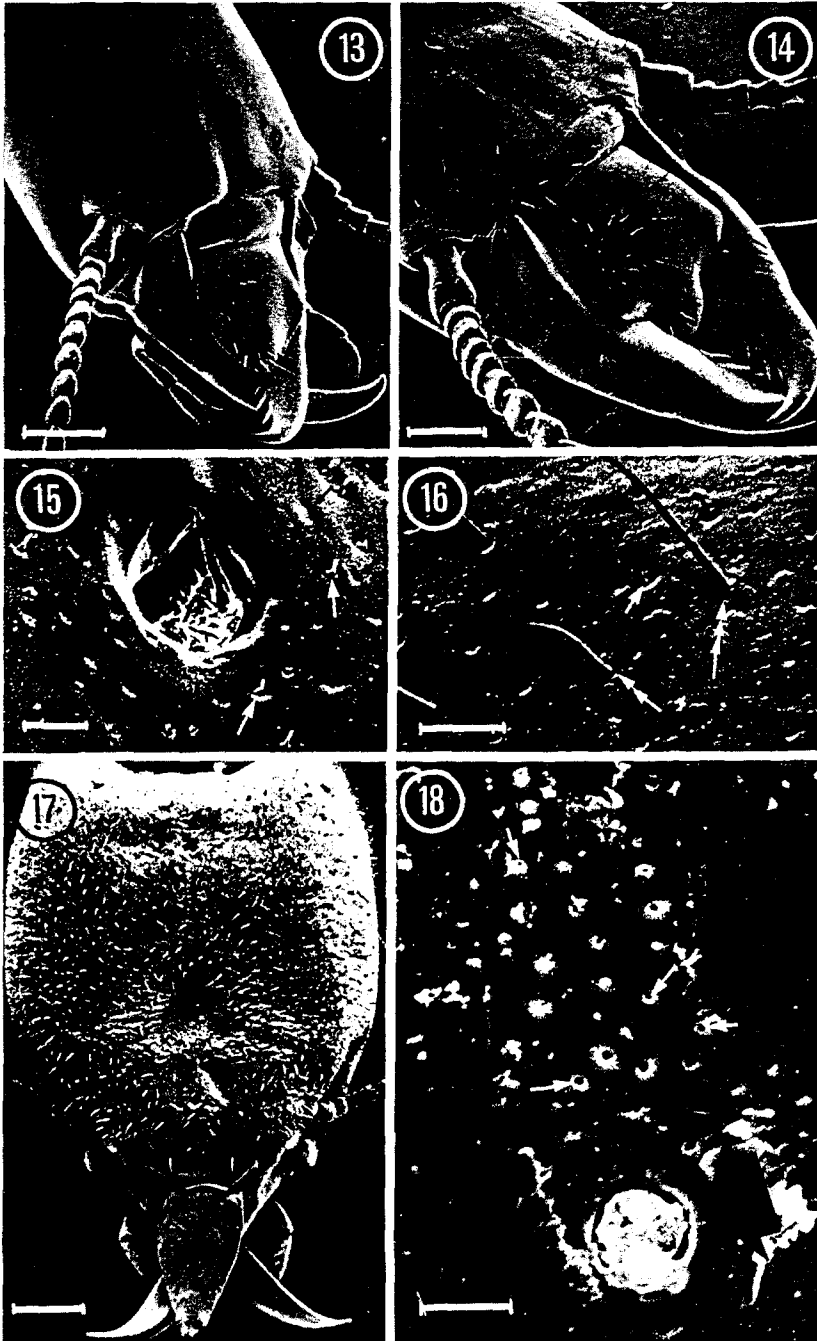


FIG. 13 à 18.

4. *Termitogetoninae*.

L'unique genre *Termitogeton* présente un faciès très particulier, identique chez les deux espèces observées. La capsule céphalique, cordiforme et aplatie, mesure environ 1,5 mm de longueur (fig. 17); elle est recouverte d'une abondante pilosité. Au tiers antérieur de la tête, le tégument se creuse d'une dépression où la pilosité est beaucoup plus rase que dans les régions voisines : les soies n'y dépassent pas 5 μ de long. Le contour de cette dépression dessine approximativement un triangle équilatéral d'environ 0,2 mm de côté dont une pointe est dirigée vers l'arrière. La dépression est occupée au centre par le pore frontal de faible diamètre (environ 3 μ chez *T. planus* et 5 μ chez *T. umbilicatus*) et, en arrière, par une aire criblée remarquable (fig. 18). Dans cette aire sont densément groupés des pores glandulaires circulaires de 0,2 à 0,3 μ de diamètre. On en dénombre 60 dans l'aire criblée triangulaire de 390 μ^2 chez un soldat de *T. planus* et 78 dans l'aire criblée circulaire de 640 μ^2 chez un soldat de *T. umbilicatus*. Une sécrétion coagulée oblitère certains orifices et forme des traînées sur l'aire criblée. Depuis la dépression frontale quelques sillons cuticulaires divergent vers l'avant et les côtés. Le labre, très allongé, recouvre les deux tiers des mandibules lisses bien développées. Le labre porte deux catégories de soies : quelques grandes soies, disposées à la base et à l'apex, atteignant 60 μ de longueur, et de petites soies de 5 μ de longueur environ. L'apex du labre porte également des sensilles campaniformes.

FIG. 19 à 23. — *Prorhinotermes simplex*. — Fig. 19. Capsule céphalique, la flèche indique le pore frontal; $\times 50$, échelle : 0,2 mm. — Fig. 20. Détail du pore frontal (flèche) et de la gouttière frontale; $\times 75$, échelle : 0,2 mm.

Parrhinotermes aequalis. — Fig. 21. Détail du pore frontal (flèche noire), de la gouttière fronto-clypéo-labrale et de la brosse à enduire apicale (flèche blanche); $\times 160$, échelle : 50 μ .

Schedorhinotermes putorius. — Détails du pore frontal (flèches noires), de la gouttière fronto-clypéo-labrale et de la brosse à enduire apicale (flèches blanches) du grand soldat (fig. 22, $\times 75$, échelle : 0,1 mm) et du petit soldat (fig. 23, $\times 100$, échelle : 0,1 mm).

FIG. 19 to 23. — *Prorhinotermes simplex*. — Fig. 19. Head, arrow indicates frontal pore; $\times 50$, scale : 0,2 mm. — Fig. 20. Detailed view of frontal pore (arrow) and frontal furrow; $\times 75$, scale : 0,2 mm.

Parrhinotermes aequalis. — Fig. 21. Detailed view of frontal pore (black arrow), fronto-clypeo-labral furrow, and apical daubing brush (white arrow); $\times 160$, scale : 50 μ .

Schedorhinotermes putorius. — Detailed views of frontal pore (black arrows), fronto-clypeo-labral furrow, and apical daubing brush (white arrows) of major (fig. 22, $\times 75$, scale : 0,1 mm) and minor soldiers (fig. 23, $\times 100$, scale : 0,1 mm).

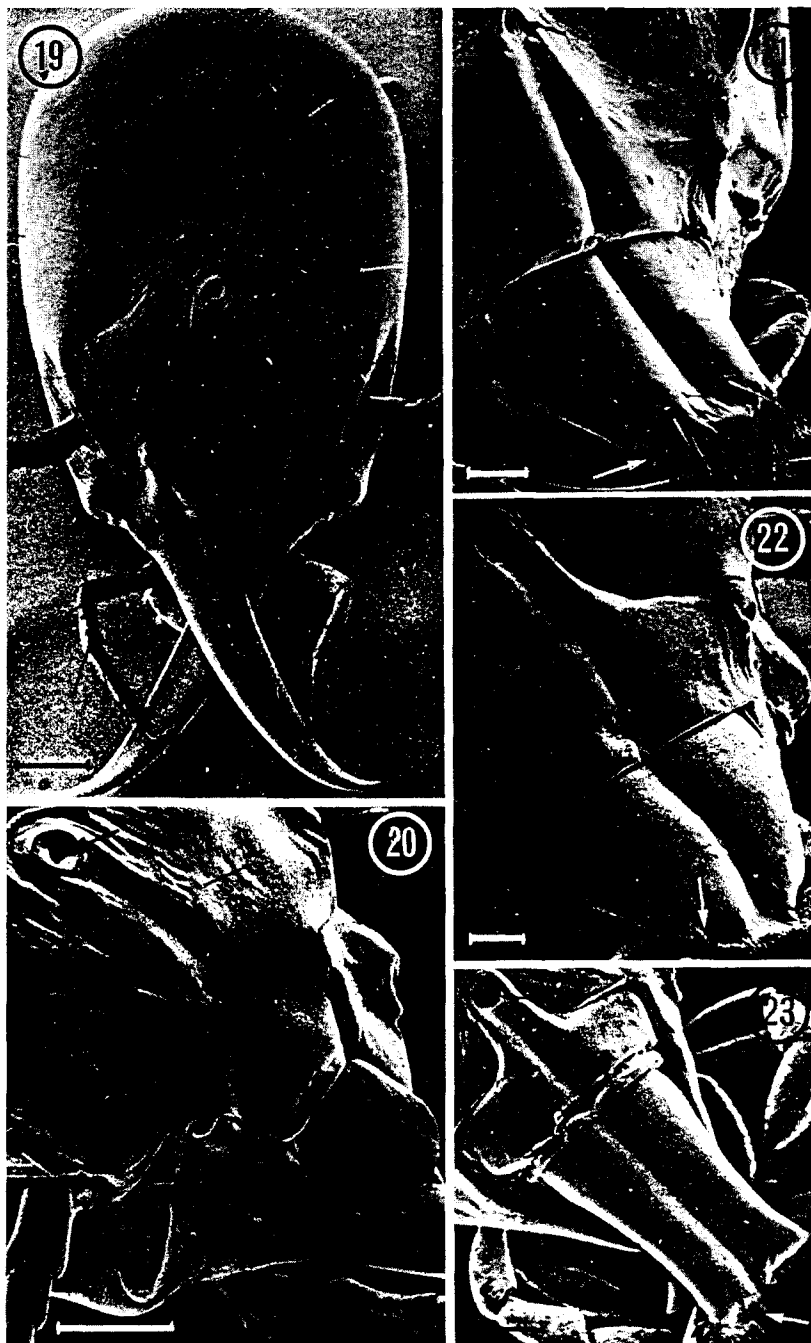


FIG. 19 à 23.

5. Rhinotermitinae.

a) Chez *Prorhinotermes simplex*, la capsule céphalique ovulaire mesure 2,5 mm de longueur environ. Les mandibules lisses et acérées atteignent pour leur part 1 mm et ne sont que partiellement recouvertes par le labre de faible taille (fig. 19). Le pore frontal débouche dans un cratère de 50 μ de diamètre environ dont les bords se prolongent vers l'avant par deux bourrelets parallèles qui délimitent entre eux une gouttière frontale. Cette gouttière s'étend sur 0,4 mm de longueur et s'efface au niveau du clypéus (fig. 20). Quelques soies de grande taille (200 μ environ) et des sensilles campaniformes garnissent l'apex du labre qui porte sur toute sa surface de petites soies (10 μ environ) et les orifices de cellules glandulaires isolées.

b) *Parrhinotermes aequalis* possède une capsule céphalique de petite taille (0,8 mm environ), mais présente des différenciations plus marquées dans sa région antérieure (fig. 21). Depuis le pore frontal (20 μ de diamètre), une gouttière continue bien marquée aux bords surélevés traverse le front et le clypéus; ces deux régions sont indistinctes, sans trace de suture épistomienne. Le labre reste nettement délimité par une articulation clypéo-labrale. Il porte une gouttière

FIG. 24 à 29. — Grand soldat de *Rhinotermes marginalis*. — Fig. 24. Capsule céphalique, la flèche indique le pore frontal; $\times 30$, échelle : 0,3 mm. — Fig. 25. Détail du pore frontal (flèche noire), de la gouttière fronto-clypéale et du labre fendu portant apicalement la brosse à enduire (flèche blanche); $\times 100$, échelle : 0,1 mm. — Fig. 26. Détail de la brosse à enduire montrant les lames cuticulaires spatulées (flèche); $\times 800$, échelle : 10 μ .

Petit soldat de *Rhinotermes marginalis*. — Fig. 27. Région antérieure de la capsule céphalique rétrécie en carène, flanquée des mandibules fortement réduites (astérisque). Le pore frontal (flèche noire) s'ouvre dans une longue et étroite gouttière portant apicalement la brosse à enduire (flèche blanche); $\times 100$, échelle : 0,1 mm. — Fig. 28. Détail de la partie moyenne de la gouttière portant deux catégories de soies (flèches blanches) et les orifices glandulaires (flèche noire); $\times 1000$, échelle : 10 μ . — Fig. 29. Détail de la brosse à enduire apicale constituée de lames cuticulaires spatulées et surmontée de sensilles campaniformes (flèche noire) et de grandes soies (flèche blanche); $\times 650$, échelle : 20 μ .

FIG. 24 to 29. — Major soldier of *Rhinotermes marginalis*. — Fig. 24. Head, arrow indicates frontal pore; $\times 30$, scale : 0,3 mm. — Fig. 25. Detailed view of frontal pore (black arrow) opening into long, narrow furrow terminating with daubing brush (white arrow); $\times 100$, scale : 0,1 mm. — Fig. 26. Detailed view of daubing brush with spatulate cuticular spines (arrow); $\times 800$, scale : 10 μ .

Minor soldier of *Rhinotermes marginalis*. — Fig. 27. Anterior part of tapered keeled head showing highly reduced mandibles on each side (asterisk). Frontal pore (black arrow) opening into long, narrow furrow terminating with daubing brush (white arrow); $\times 100$, scale : 0,1 mm. — Fig. 28. Detailed view of middle part of furrow showing two types of bristles (white arrows) and glandular pits (black arrow); $\times 1000$, scale : 10 μ . — Fig. 29. Detailed view of daubing brush with spatulate cuticular spines, campaniform sensillae (black arrow) and long bristles (white arrow); $\times 650$, scale : 20 μ .

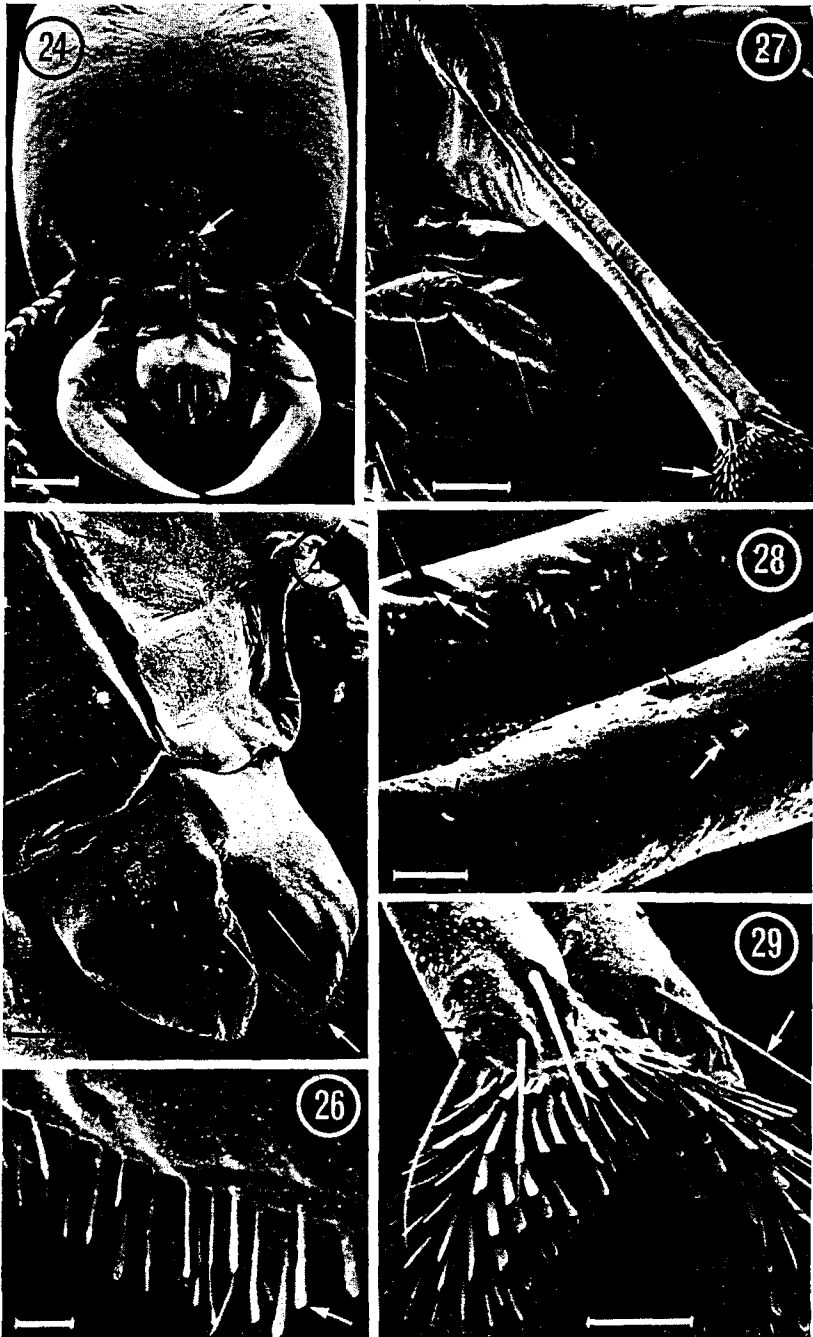


FIG. 24 à 29.

médiane sur toute sa longueur dans le prolongement de la gouttière frontale. Le fronto-clypéus et le labre portent de petites soies et les orifices de cellules glandulaires isolées. L'extrémité du labre montre une différenciation remarquable : elle est hérissée de plusieurs centaines d'expansions cuticulaires spatulées mesurant environ 20 μ de longueur. Ces expansions disposées sur plusieurs rangs forment ensemble une brosse dense. Près de cette brosse s'observent également quelques grandes soies de 40 μ de longueur environ, et des sensilles campaniformes. Le labre recouvre presque entièrement les mandibules qui frottent contre la brosse en position de repos.

c) *Schedorhinotermes putorius* possède deux catégories de soldats (fig. 22 et 23). Ce dimorphisme se traduit au niveau céphalique par une forme différente du labre.

Chez le grand soldat (fig. 22), le labre, aussi long que large, recouvre les deux tiers des mandibules; chez le petit soldat (fig. 23), le labre, deux fois plus long que large, atteint la pointe des mandibules. Dans les deux cas, comme chez *Parrhinotermes*, une gouttière fronto-clypéale continue se prolonge par une gouttière labrale complète. Les bourrelets latéraux de la gouttière frontale sont plus nettement séparés du tégument avoisinant que chez *Parrhinotermes* et la suture épistomienne subsiste de part et d'autre de la gouttière. Chez les deux soldats on retrouve à l'apex du labre une structure assez analogue à celle décrite chez *Parrhinotermes*. Une précédente note (QUENNEDEY *et al.*, 1973) donne une description de cette différenciation apicale et précise son rôle : la sécrétion de la glande frontale s'écoule le long de la gouttière et imprègne la brosse; celle-ci

Fig. 30 à 35. — Grand soldat de *Dolichorhinotermes tenebrosus*. — Fig. 30. Capsule céphalique, le pore frontal est souligné par une flèche; $\times 45$, échelle : 0,2 mm. — Fig. 31. Détail du pore frontal (flèche noire), de la gouttière fronto-clypéo-labrale et de la brosse à enduire (flèche blanche); $\times 80$, échelle : 0,1 mm. — Fig. 32. Détail de la brosse à enduire surmontée de deux catégories de soies (flèches blanches) et de sensilles campaniformes (flèche noire); $\times 800$, échelle : 10 μ .

Petit soldat de *Dolichorhinotermes tenebrosus*. — Fig. 33. Région antérieure de la capsule céphalique montrant les mandibules atrophiées (astérisque). Le pore frontal (flèche noire) est prolongé par une gouttière étroite terminée par la brosse à enduire (flèche blanche); $\times 160$, échelle : 40 μ . — Fig. 34. Détail du pore frontal (flèche noire) et des mandibules (astérisque); $\times 250$, échelle : 30 μ . — Fig. 35. Détail de la gouttière parsemée de petites soies; $\times 1\ 000$, échelle : 10 μ .

Fig. 30 to 35. — Major soldier of *Dolichorhinotermes tenebrosus*. — Fig. 30. Head, arrow indicates frontal pore; $\times 45$, scale : 0,2 mm. — Fig. 31. Detailed view of frontal pore (black arrow), fronto-clypeo-labral furrow, and daubing brush (white arrow); $\times 80$, scale : 0,1 mm. — Fig. 32. Detailed view of daubing brush with two types of bristles (white arrows) and campaniform sensillae (black arrow); $\times 800$, scale : 10 μ .

Minor soldier of *Dolichorhinotermes tenebrosus*. — Fig. 33. Anterior part of head showing reduced mandibles (asterisk). The frontal pore (black arrow) opens into a narrow furrow terminating with the daubing brush (white arrow); $\times 160$, scale : 40 μ . — Fig. 34. Detailed view of frontal pore (black arrow) and mandibles (asterisk); $\times 250$, scale : 30 μ . — Fig. 35. Detailed view of furrow with small bristles; $\times 1\ 000$, scale : 10 μ .

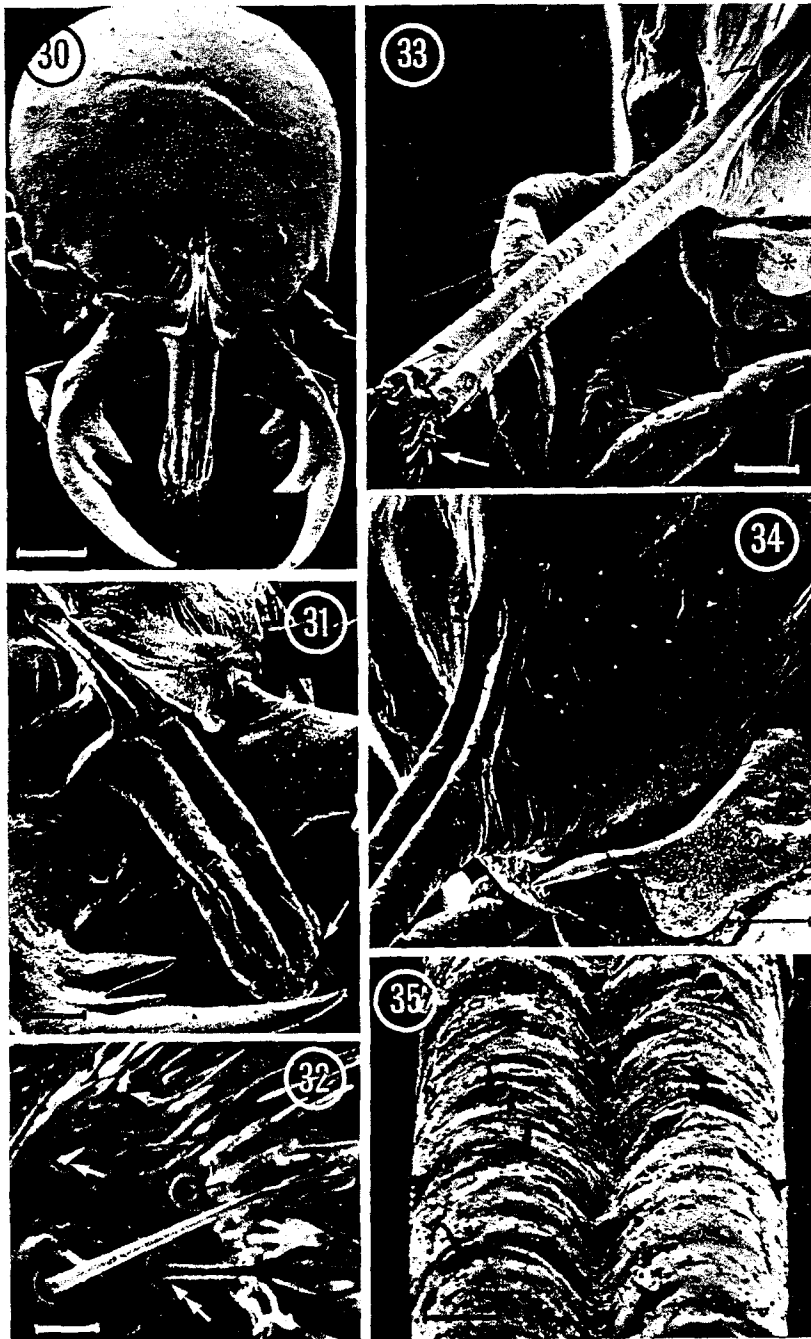


FIG. 30 à 35.

peut, à son tour, soit enduire les mandibules de sécrétion, soit enduire par contact direct le tégument de l'adversaire. Une autre étude (QUENNEDEY, 1975 *b*) portant sur l'équipement sensoriel du clypéo-labre a permis de préciser la nature sensorielle des soies. Les petites soies (5μ) et les grandes soies antérieures avoisinant les sensilles campaniformes sont à la fois chimioréceptrices et mécanoréceptrices; une interprétation fonctionnelle y est donnée.

d) *Rhinotermes marginalis* montre un dimorphisme encore plus accentué.

Chez le grand soldat, la tête globuleuse atteint environ 3 mm de longueur; les mandibules, fortes et arquées, portent de puissantes dents sur leur face interne; la première dent marginale se situe au niveau de l'extrémité du labre (fig. 24). Le pore frontal, relativement petit (environ 15μ de diamètre), est prolongé en avant par une gouttière fronto-clypéale courant jusqu'au labre en interrompant la suture épistomienne. Le labre est creusé à sa base par une dépression médiane prolongée par une longue fente étroite séparant la moitié distale du labre en deux lobes (fig. 25). Le labre possède de petites soies (10μ de longueur environ), les orifices de cellules glandulaires isolées et quelques grandes soies de 120μ de longueur. Son bord apical est frangé de petites spatules cuticulaires (20μ de longueur environ) formant une brosse peu fournie (fig. 26).

La capsule céphalique du petit soldat mesure environ 1 mm de longueur, dont la moitié est constituée par l'arme frontale (fig. 27). Les mandibules, fortement réduites, se limitent à deux lobes prolongés par une pointe apicale.

La région antérieure de la tête, profondément modifiée, a valu à ce type de soldat le nom de « nasutoïde ». Entre les mandibules et en avant de leur articulation s'allonge un rostre rétréci en carène. Ce rostre porte dorsalement un renflement tubulaire terminé par le pore frontal ovalaire (50μ sur 20μ environ). En avant du pore, court une longue et profonde gouttière dont le quart proximal repose sur le rostre et dont la partie distale s'étend au-delà en porte-à-faux.

Le segment proximal de la gouttière est bordé par des bourrelets qui ressemblent à ceux de *Schedorhinotermes* : ils s'élèvent en saillie abrupte au-dessus des téguments avoisinants et s'évasent latéralement vers l'avant. Le rostre, le tube et la gouttière forment ensemble un nasus proéminent au sein duquel les régions frontale, clypéale et labrale ne sont plus articulées, ni même distinctes. Par comparaison avec *Schedorhinotermes*, on peut cependant proposer l'interprétation suivante : le rostre et la portion de gouttière qu'il porte appartiendraient au fronto-clypéus, la portion libre de la gouttière représentant le labre. La gouttière porte de petites soies de 5μ de longueur environ et les orifices de cellules glandulaires isolées (fig. 28). L'apex du labre possède également des sensilles campaniformes, quelques grandes soies de 40μ de longueur environ et une brosse à enduire particulièrement développée présentant deux lobes latéraux divergents (fig. 29).

e) *Dolichorhinotermes tenebrosus* et *D. longilabius* montrent également un dimorphisme très marqué.

La tête globuleuse du grand soldat (1,5 mm environ de longueur) est pourvue

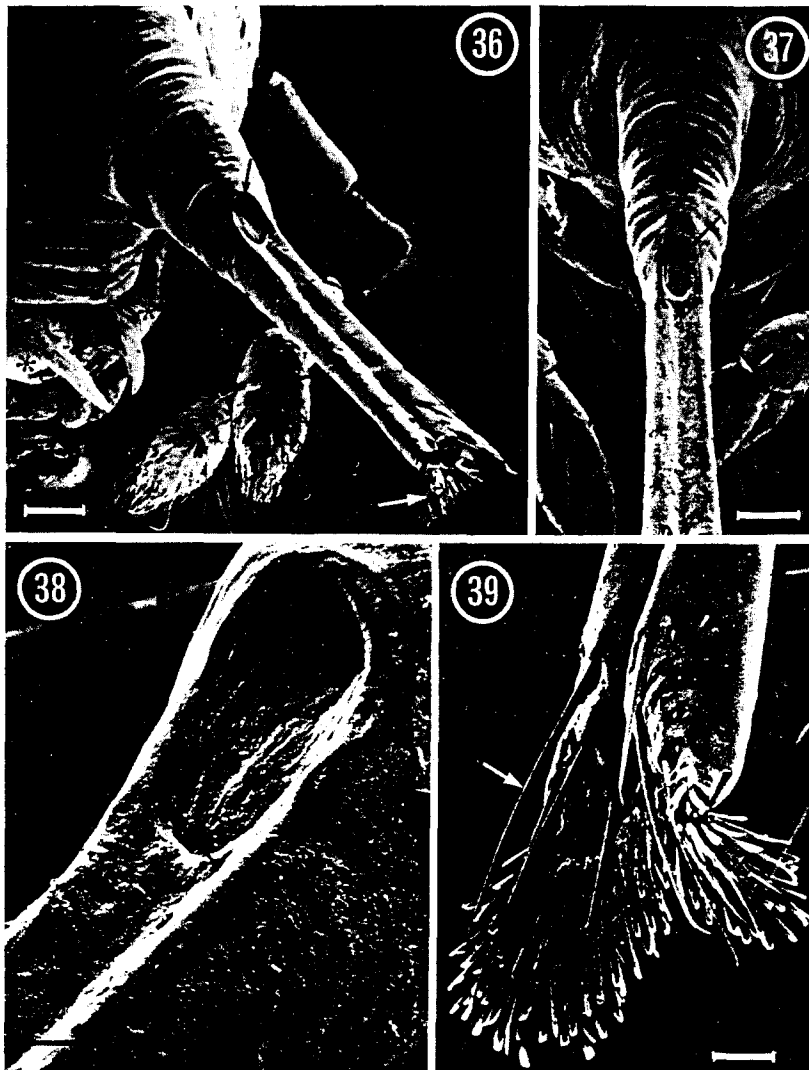


FIG. 36 à 39. — *Acorhinotermes subfusciceps*. — *Fig. 36.* Région antérieure de la capsule céphalique, terminée en carène, flanquée des mandibules atrophiées (astérisques), surmontée du tube frontal qui se termine par le pore frontal (flèche noire). Le pore est prolongé par une gouttière terminée par une brosse à enduire (flèche blanche); $\times 160$, échelle : 50μ . — *Fig. 37.* Tube frontal, pore et gouttière; $\times 170$, échelle : 50μ . — *Fig. 38.* Détail du pore frontal; $\times 850$, échelle : 10μ . — *Fig. 39.* Détail de la brosse à enduire constituée de lames cuticulaires spatulées et surmontée de grandes soies (flèche); $\times 450$, échelle : 20μ .

FIG. 36 to 39. — *Acorhinotermes subfusciceps*. — *Fig. 36.* Anterior part of boatshaped head, with reduced mandibles (asterisks). The head is drawn out into a frontal tube opening at the frontal pore (black arrow), and a furrow down which secretions from the frontal pore run. This whole projection ends with a daubing brush (white arrow); $\times 160$, scale : 50μ . — *Fig. 37.* Frontal tube, frontal pore and furrow; $\times 170$, scale : 50μ . — *Fig. 38.* Detailed view of frontal pore; $\times 850$, scale : 10μ . — *Fig. 39.* Detailed view of daubing brush with spatulate cuticular spines and long bristles (arrow); $\times 450$, scale : 20μ .

de fortes mandibules arquées et garnies de dents internes dont la première marginale atteint l'extrémité du labre (fig. 30). Le pore frontal, plus important que chez *Rhinotermes* (35 μ de diamètre environ), s'ouvre dans une gouttière fronto-clypéale, prolongée par une gouttière labrale (fig. 31). Le labre, allongé, est parsemé de petites soies de 5 μ de longueur et d'orifices glandulaires isolés. La brosse à enduire apicale est surmontée de grandes soies (100 μ de longueur) et de sensilles campaniformes (fig. 32).

Le petit soldat (fig. 33) est nasutoïde comme chez *Rhinotermes*. Le pore frontal ovalaire (50 μ \times 20 μ) se poursuit par une gouttière indivise fronto-clypéo-labrale. Les mandibules, terminées par une pointe apicale, sont fortement réduites et ne dépassent pas la carène rostrale (fig. 34). La gouttière, parsemée de petites soies (5 μ) et d'orifices glandulaires isolés (fig. 35), se termine par une brosse à enduire fourchue et bien fournie. Le nasus est relativement plus allongé que chez *Rhinotermes*.

La comparaison des deux soldats confirme l'interprétation morphologique du nasutoïde. Par sa forme et sa disposition, la gouttière fronto-clypéale du grand soldat correspond nettement aux bourrelets proximaux (rostraux) évasés du nasutoïde. Chez celui-ci, de part et d'autre de la gouttière les téguments dorsaux du front et du clypéus ont donc basculé verticalement pour former les flancs du rostre. La partie médiane du front s'avance en rapprochant le pore frontal du labre.

f) *Acorhinotermes subfusciceps* ne possède qu'un seul type de soldat : c'est un petit soldat nasutoïde assez modifié (fig. 36).

La tête est rétrécie à l'avant, mais le rostre caréné des autres nasutoïdes est ici très fortement raccourci. En revanche, le tube frontal conique est plus long et plus gros. Largement, donc solidement, implanté sur le front, il s'étend entièrement en porte-à-faux en avant de la carène rostrale et représente les deux tiers de la longueur totale du nasus. Il porte le pore frontal bien au-delà de l'aplomb des mandibules qui, réduites et plus éloignées du nasus que dans les genres précédents, ont la pointe apicale dirigée vers le bas. Le pore frontal ovalaire mesure 40 μ de longueur sur 20 μ de largeur environ (fig. 37). Il est prolongé par une gouttière labrale qui porte de petites soies (5 μ) et des orifices glandulaires isolés (fig. 38). La gouttière présente distalement une brosse à enduire, fourchue et bien fournie, surmontée de grandes soies (environ 100 μ) accompagnées de sensilles campaniformes (fig. 39). La part du clypéus dans la formation du nasus est difficile à préciser.

DISCUSSION

Les observations qui précèdent nous ont permis de revoir la structure générale et de préciser la morphologie fine de l'arme frontale des soldats de *Rhinotermitidae*. En complétant ces observations par d'autres données extraites de la littérature et en s'appuyant sur les considérations phylogénétiques anté-

rieures (HOLMGREN, 1911; HARE, 1937; AHMAD, 1950; EMERSON, 1971), on peut proposer un schéma de l'évolution des Rhinotermitidae (fig. 40). Ce schéma peut être mis en relation avec ce que l'on connaît de l'anatomie de l'arme frontale, de sa biochimie et des comportements où elle intervient.

Les soldats examinés sont très divers dans leur morphologie : ils font des Rhinotermitidae un groupe hétérogène. La famille est cependant mieux définie sur la base de caractères de l'imago et de l'ouvrier (notamment la denticulation mandibulaire très complète). En revanche, chaque sous-famille correspond à peu près à un type de soldat.

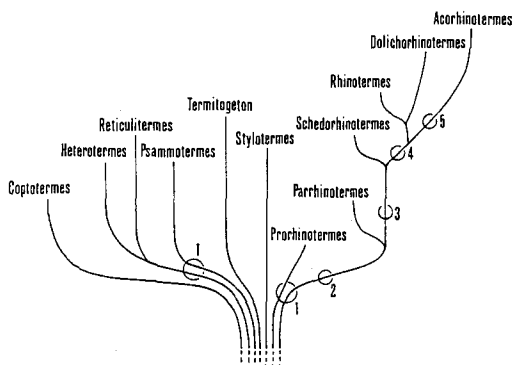


Fig. 40. — Arbre phylogénétique hypothétique des genres étudiés : 1, sillon frontal; 2, gouttière fronto-clypéo-labrale et brosse à enduire labrale; 3, soldats dimorphiques; 4, petits soldats nasutoïdes à nasus indivis; 5, monomorphisme secondaire par perte du grand soldat.

Fig. 40. — Hypothetical phylogenetic tree of the genus studied : 1, frontal drill; 2, fronto-clypeo-labral furrow and labral daubing brush; 3, dimorphic soldiers; 4, minor nasutoid soldiers with jointed nasus; 5, secondary monomorphism by loss of major soldier.

Pour apprécier la phylogénèse du groupe, on peut considérer comme primitifs les caractères du soldat déjà présents chez les termites inférieurs ou chez l'ouvrier (DELIGNE, 1970). Les caractères évolués seront par conséquent ceux qui innoveront par rapport aux soldats des termites inférieurs (notamment le développement de la glande frontale et des mécanismes d'évacuation) ou qui accroissent la différenciation entre le soldat et l'ouvrier (par exemple la réduction des denticules marginaux des mandibules).

La réunion de l'ensemble des caractères primitifs que possèdent l'un ou l'autre des Rhinotermitidae actuels permet de se représenter les Rhinotermitidae ancestraux (EMERSON, 1971). Il est remarquable que chaque sous-famille ait conservé un assortiment différent de caractères primitifs et développé un jeu différent de caractères évolués. Dans ces conditions, il ne nous est pas possible de proposer, comme AHMAD (1950) ou KRISHNA (1970), un schéma phylogénétique richement ramifié qui tend à préciser des relations plus ou moins étroites entre les sous-familles. Nous représentons donc les sous-familles comme autant de

rameaux divergents à partir d'une population ancestrale commune sans vouloir supputer davantage leurs affinités.

Les Rhinotermitinae (sauf *Prorhinotermes*) forment un ensemble très cohérent au sein duquel on peut préciser des tendances évolutives et des sous-ensembles bien articulés. *Prorhinotermes*, fort différent des autres Rhinotermitinae, est également considéré comme un rameau indépendant. Sa position systématique est discutée plus loin.

Le développement de la glande frontale est généralement important mais cependant variable; elle s'étend dorsalement jusqu'à l'arrière du corps chez *Psammodermes* (QUENNEDEY, observations personnelles), *Coptotermes* et *Prorhinotermes* (BUGNION et POPOFF, 1910) et d'autres Rhinotermitinae : *Schedorhinotermes* (QUENNEDEY, 1973) et le petit soldat de *Rhinotermes* (HOLMGREN, 1909) (1).

Le pore frontal est étroit (*Heterotermes* et *Reticulitermes* : 20 μ) ou très étroit (*Termitogeton* : 5 μ) dans deux sous-familles où la glande frontale est elle-même relativement moins développée. Chez les autres genres examinés (sauf *Rhinotermes*), le pore frontal est plus large. Il atteint 70 μ chez *Schedorhinotermes* et 250 μ chez *Coptotermes*.

Dans ce dernier genre, la grande taille du pore frontal apparaît comme une adaptation à la forte viscosité du liquide frontal qui ne s'écoulerait pas ou qui s'écoulerait mal d'un orifice plus étroit. La sécrétion, hétérogène, est formée chez *Coptotermes* d'une suspension lipidique dans une solution aqueuse de mucopolysaccharides dont le monomère principal est la glucosamine (MOORE, 1968). Cette hétérogénéité s'observe également en ultrastructure, après fixation et inclusion : la sécrétion contenue dans la lumière de la glande est constituée par un fin matériel fibrillaire dans lequel baignent de nombreuses inclusions denses et irrégulières dont la taille atteint 1 à 3 μ (QUENNEDEY, observations non publiées). Cette sécrétion forme un liquide blanchâtre qui s'épaissit à l'air et englu le soldat avec son adversaire.

Nos connaissances sur la nature chimique de la sécrétion des Rhinotermitidae demeurent encore très fragmentaires. Elle apparaît très différente d'un genre à l'autre : *Prorhinotermes* sécrète un hydrocarbure nitré (VRKOČ et UBIK, 1974) et *Schedorhinotermes* des vinyl-cétones (QUENNEDEY *et al.*, 1973). Dans les deux cas, ces produits se révèlent toxiques pour d'autres insectes; une telle toxicité semble également caractériser la sécrétion des petits soldats de *Rhinotermes* et *Dolichorhinotermes* (EMERSON, communication personnelle).

Chez certains Rhinotermitidae, l'efficacité de l'arme frontale est accrue par trois innovations morphologiques principales :

a) *Migration du pore frontal*. Chez *Coptotermes* et chez les Rhinotermitinae (sauf *Prorhinotermes*), le pore frontal est déplacé vers l'avant de la tête; il se dispose obliquement vers l'avant ou devient même vertical. Cette tendance aboutit chez *Coptotermes* à la formation d'une protubérance qui surplombe le clypéus et qui s'ouvre vers l'avant par le large pore frontal. Chez les petits

(1) Selon SANNASI (1969), la glande est localisée dans la tête du soldat de *Rhinotermes magnificus*.

soldats de *Rhinotermes*, *Dolichorhinotermes* et *Acorhinotermes*, il apparaît un véritable tube frontal. Ces modifications facilitent évidemment l'émission de liquide vers l'avant et le dépôt de sécrétion sur l'adversaire.

b) *Cheminement du liquide frontal*. Un second type de transformations recueille la sécrétion ou facilite son écoulement à l'issue du pore frontal.

Chez les Heterotermitinae et *Termitogeton*, le pore frontal est simplement ouvert au centre d'une dépression du tégument. Cette dépression s'allonge vers l'avant en une gouttière frontale chez *Psammotermes* et *Prorkinotermes*; chez les Rhinotermitinae (sauf *Prorhinotermes*), elle forme une gouttière complète fronto-clypéo-labrale qui s'achève au niveau d'une « brosse à enduire » apicale du labre. Dans la littérature (notamment HOLMGREN, 1913), on trouve çà et là référence à une pilosité apicale du labre, mais la nature et la fonction de cette pilosité ont été étudiées plus précisément chez *Schedorhinotermes* (QUENNEDEY *et al.*, 1973; QUENNEDEY, 1975 b). Elle est constituée par des expansions cuticulaires fixes et non innervées à l'extrémité spatulée. L'ensemble forme une brosse qui s'imprègne de la sécrétion de la glande frontale (peut-être par ascension capillaire entre les spatules de cette brosse) et peut enduire à son tour les mandibules ou l'adversaire. Nous avons retrouvé chez tous les soldats de Rhinotermitinae (à l'exception de *Prorhinotermes*) une brosse labrale dont la structure est identique.

c) *Différenciation du petit soldat*. Chez les Termites inférieurs, les soldats sont issus de jeunes appartenant à des stades variés (voir NOIROT, 1955, p. 573) et présentent une assez grande variabilité de taille. On ne rencontre cependant pas de polymorphisme accusé.

Chez les Rhinotermitinae, il subsiste une variabilité importante de la taille, notamment chez *Psammotermes* (CLÉMENT, 1952; ROONWAL et BOSE, 1964) et *Reticulitermes* (BUCHLI, 1959). En outre, il apparaît chez certains Rhinotermitinae un dimorphisme accusé des soldats, principalement par la différenciation d'un petit soldat spécialisé à labre allongé (*Schedorhinotermes*) ou très allongé et soudé au fronto-clypéus en un nasus indivis (nasutoïde de *Rhinotermes* et *Dolichorhinotermes*). Le terme de cette évolution est représenté par *Acorhinotermes* chez qui les grands soldats ont probablement disparu (EMERSON, 1925) et chez qui le nasus du petit soldat est formé à la base par un tube frontal particulièrement long.

La spécialisation morphologique des petits soldats se réalise, au moins chez *Schedorhinotermes*, par une différenciation précoce au cours de l'ontogenèse. RENOUX (1970) montre en effet que, dans ce genre, les petits soldats proviennent principalement de petites larves du troisième stade, distinctes des grandes larves du troisième stade qui se transforment en ouvriers puis en grands soldats.

Il est intéressant de constater que ce type de polymorphisme est apparu plusieurs fois indépendamment chez les Isoptères : chez un Macrotermitinae (*Acanthotermes*) et chez un Nasutitermitinae (*Trinervitermes*); le polymorphisme accusé des soldats est dû principalement à la différenciation très précoce et à la spécialisation du petit soldat (NOIROT, 1955).

L'évolution de l'arme frontale s'accompagne de modifications corrélatives de l'arme mécanique des mandibules.

Psammotermes a conservé des mandibules de type « mordeur » (DELIGNE, 1971) avec des dents marginales bien développées et une dent apicale courte. Chez *Coptotermes*, *Heterotermes*, *Reticulitermes*, *Termitogeton* et *Prorhinotermes*, les mandibules ont évolué vers le type « faucheur » : les dents marginales se réduisent, tandis que la dent apicale s'allonge jusqu'à former la plus grande partie des mandibules. Chez les Rhinotermitinae (sauf *Prorhinotermes*), la dent apicale reste relativement courte et les dents marginales sont généralement bien développées. En outre, les mandibules sont soit plus ou moins recourbées en crochets, soit fortement réduites (chez les nasutoïdes).

Les mandibules en crochets semblent bien adaptées à retenir les adversaires en contact avec le liquide frontal. Remarquons cependant que le petit soldat de *Schedorhinotermes* utilise préférentiellement pour sa défense la brosse à enduire labrale à ses mandibules en crochets (QUENNEDEY *et al.*, 1973). La régression des mandibules des nasutoïdes a sans doute pu se faire en raison du perfectionnement de l'arme frontale et de la plus grande efficacité du liquide frontal. Il existe un parallélisme remarquable avec l'évolution des Nasutitermitinae (AHMAD, 1950; SANDS, 1957) chez qui l'on rencontre également des soldats à mandibules en crochets (*Rhynchotermes*, *Curvitermes*, *Armitermes*) et des soldats nasutés à mandibules vestigiales.

Le microscope électronique à balayage nous a permis de mettre en évidence de très petits orifices glandulaires qui correspondent vraisemblablement au débouché de glandes tégumentaires isolées de la classe 3 (NOIROT ET QUENNEDEY, 1974). De telles glandes, rares et dispersées, s'observent çà et là dans le tégument des termites (GRASSÉ, 1949; QUENNEDEY, observations personnelles). Leur densité est remarquablement forte sur le labre de tous les soldats de Rhinotermitidae examinés; elles s'observent aussi à proximité du pore frontal chez *Psammotermes* et chez *Termitogeton*. Dans ce dernier genre, elles sont très abondantes et forment une plage frontale criblée caractéristique. Il est intéressant de constater que des glandes du même type sont apparues, de façon convergente, avec une forte densité sur le rostre frontal de certains Nasutitermitinae (DELIGNE, 1973). La fonction de ces glandes reste inconnue; leur abondance chez certains soldats permet cependant de formuler l'hypothèse qu'elles jouent un rôle dans la défense de la société.

Tous les genres étudiés ont montré l'existence sur le labre ou le clypéolabre (Rhinotermitinae) de plusieurs catégories de soies de différentes longueurs. Il n'est pas possible ici de préciser plus avant leur nature sensorielle, faute de preuves électrophysiologiques. Par comparaison cependant avec ce que l'on connaît chez *Schedorhinotermes* (QUENNEDEY, 1975 b), il est vraisemblable que les deux catégories de soies observées chez les Rhinotermitinae (à l'exception de *Prorhinotermes*) sont à la fois chimio- et mécanoréceptrices : elles permettent au soldat d'établir le contact avec l'adversaire tout en le renseignant sur l'écoulement de la sécrétion. Les sensilles campaniformes, quant à eux, renseignent le soldat sur la pression à exercer lors du brossage.

Position phylogénétique de *Prorhinotermes*.

Le soldat de *Prorhinotermes* est très différent de ceux des *Rhinotermitinae* : il ne montre ni sillon labral, ni brosse à enduire, ni rostre céphalique; il présente des mandibules en sabre à dent apicale longue et droite et ressemble moins à un *Rhinotermitinae* qu'à un *Coptotermitinae*, sous-famille dans laquelle HOLMGREN (1911) l'avait d'ailleurs inclus. Chez l'imago et l'ouvrier, la denticulation des mandibules (seconde dent marginale gauche plus grande que la première) écarte nettement *Prorhinotermes* des *Rhinotermitinae*. En face de ces différences importantes, les ressemblances sont plus minces : ailes réticulées, clypéus gonflé de l'imago, pronotum ensellé de l'ouvrier. Ces caractères ont fort bien pu apparaître par convergence; un clypéus gonflé se retrouve d'ailleurs chez un *Coptotermes* (*C. heimi*, selon HOLMGREN, 1911); en outre, les deux derniers caractères cités ne sont que très faiblement développés chez *Prorhinotermes*.

Pour ces raisons nous proposons de détacher *Prorhinotermes* des *Rhinotermitinae* et de l'inclure dans une nouvelle sous-famille, celle des *Prorhinotermitinae*. Cette solution, déjà envisagée mais non retenue par EMERSON (1971), présente l'avantage de ne pas regrouper dans un même taxon des soldats de types nettement différents, ni des imagos clairement séparés par la denticulation mandibulaire dont on connaît toute l'importance dans la systématique des Termites (1).

Définition des *Prorhinotermitinae* (nom. nov.).

Cette nouvelle sous-famille contient à ce jour le seul genre *Prorhinotermes* SILVESTRI *sensu* SNYDER (1949). Les caractères différenciant le taxon sont énoncés ci-dessous pour satisfaire aux prescriptions du code international de nomenclature zoologique.

Imago. Tête de contour circulaire ou légèrement ovale, assez bombée. Clypéus modérément gonflé. Fontanelle présente au centre de la capsule céphalique. Mandibule gauche : seconde dent marginale plus grande que la première. Pronotum un peu plus large que la tête. Ailes réticulées; nervure médiane issue de la cubitale ou confondue avec elle; écailles alaires antérieures plus grandes que les écailles postérieures. — *Soldat*. Tête de contour ovale, rétrécie vers l'avant. Fontanelle assez petite, située légèrement en avant du milieu de la tête. Sillon frontal présent de la fontanelle au clypéus. Mandibules bien développées, non denticulées. — *Ouvrier*. Mandibules comme chez l'imago.

(1) Le Docteur A. E. EMERSON, consulté sur la création de la sous-famille, estime (communication personnelle) qu'elle introduit une meilleure classification que l'inclusion de *Prorhinotermes* dans les *Rhinotermitinae* et cela malgré quelques caractères communs chez les imagos.

REMERCIEMENTS. — Certains des spécimens examinés nous ont été aimablement communiqués par les Docteurs I. HRDY et M. LEPAGE. La plupart des Rhinotermitinae proviennent des collections du Professeur A. E. EMERSON et du Docteur K. KRISHNA (American Museum of Natural History). Que tous reçoivent ici nos très vifs remerciements pour leur précieuse collaboration.

Nous sommes particulièrement reconnaissants au Professeur A. E. EMERSON pour la lecture de notre manuscrit et des précieux conseils qu'il a eu l'amabilité de nous donner.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AHMAD (M.), 1950. — The phylogeny of Termite genera based on imago-worker mandibles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 95, 41-86.
- BUCHLI (H. R.), 1959. — L'origine des castes et les potentialités ontogénétiques des Termites européens du genre *Reticulitermes* Holmgren. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 11^e sér., 20, 263-429.
- BUGNION (E.) et POPOFF (N.), 1910. — Le Termite à latex de Ceylan *Coptotermes travians*. Haviland. *Mém. Soc. Zool. France*, 23, 107-123.
- CLÉMENT (G.), 1952. — Recherches sur le polymorphisme de *Psammotermes hybostoma* Desneux. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 11^e sér., 14, 95-115.
- DELIGNE (J.), 1970. — Transformation des jeunes en soldats dans la société des Termites (Insectes Isoptères). *Thèse Sciences*, Université de Bruxelles, 424 p. — 1971. Mécanisme du comportement de combat chez les soldats de Termites (Insectes Isoptères). *Forma et Functio*, 4, 176-184. — 1973. Observations au microscope électronique à balayage d'un nouveau système glandulaire céphalique chez les Termites. *Proc. VII Congr. IUSSI (London)*, 85-87.
- EMERSON (A. E.), 1925. — The Termites of Kartaboo, Bartica District British Guiana. *Zoologica*, 6, 291-459. — 1971. Tertiary fossil species of the Rhinotermitidae (Isoptera), phylogeny of genera, and reciprocal phylogeny of associated flagellata (Protozoa) and the Staphylinidae (Coleoptera). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 146, 247-303.
- GRASSÉ (P. P.), 1949. — Ordre des Isoptères ou Termites, In *Traité de Zoologie*, 9, 408-544. Masson, édit., Paris.
- HARE (L.), 1937. — Termite phylogeny as evidenced by soldier mandible development. *Ann. Entom. Soc. Amer.*, 30, 449-477.
- HOLMGREN (N.), 1909. — Termitenstudien. 1. Anatomische Untersuchungen. *Kungl. Svenska. Vetenskapsakad. Handligar*, 44, 1-215. — 1911. Termitenstudien. 2. Systematik der Termiten. Die Familien Mastotermitidae, Protermitidae und Mesotermitidae. *Kungl. Svenska. Vetenskapsakad. Handligar*, 46, 1-86. — 1913. Termitenstudien. 4. Versuch einer systematischen monographie der Termiten der Orientalischen Region. *Kungl. Svenska. Vetenskapsakad. Handligar*, 50, 1-276.
- KRISHNA (K.), 1970. — Taxonomy, phylogeny and distribution of Termites. In KRISHNA (K.) and WEESNER (F. M.), Ed. : *Biology of Termites*, 2, 127-152. Academic Press, publ., New York and London.
- MOORE (B. P.), 1968. — Studies on the chemical composition and function of the cephalic gland secretion in Australian Termites. *J. Insect Physiol.*, 14, 33-39. — 1969. Biochemical studies in Termites. In KRISHNA (K.) and WEESNER (F. M.), Ed. : *Biology of Termites*, 1, 407-432. Academic Press, publ., New York and London.
- NOIROT (C.), 1955. — Recherches sur le polymorphisme des Termites supérieurs (Termitidae). *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 11^e sér., 17, 399-595. — 1969. Glands and secretions. In KRISHNA (K.) and WEESNER (F. M.), Ed. : *Biology of Termites*, 1, 89-123. Academic Press, publ., New York and London.
- NOIROT (C.) et QUENNEDEY (A.), 1974. — Fine structure of insect epidermal glands. *Ann. Rev. Entomol.*, 19, 61-80.
- QUENNEDEY (A.), 1973. — Observations cytologiques et chimiques sur la glande frontale des Termites. *Proc. VII Congr. IUSSI (London)*, 324-326. — 1975 a. La guerre chimique chez les termites. *La Recherche*, 54, 274-276. — 1975 b. The labrum of *Schedorhinotermes minor* soldier (Isoptera, Rhinotermitidae). Morphology, innervation and fine structure. *Cell Tissue, Res.*, 160, 81-98.

- QUENNEDEY (A.), BRULÉ (G.), RIGAUD (J.), DUBOIS (P.) et BROSSUT (R.), 1973. — La glande frontale des soldats de *Schedorhinotermes putorius* (Isoptera) : analyse chimique et fonctionnement. *Insect Biochem.*, 3, 61-67.
- RENOUX (J.), 1970. — Développement des neutres chez les Termites du genre *Schedorhinotermes* (Rhinotermitidae) : ouvriers et soldats sont tous du sexe femelle. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, 270 (D), 2315-2317.
- ROONWAL (M. L.) et BOSE (G.), 1964. — Termite fauna of Rajasthan, India. *Zoologica (Stuttgart)*, 40, 1-58.
- SANDS (W. A.), 1957. — The soldier mandibles of the Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae). *Ins. Soc.*, 4, 13-24.
- SANNASI (A.), 1969. — Morphology, histology and histochemistry of the frontal gland of soldier termite *Rhinotermes magnificus* Silvestri (Isoptera, Rhinotermitidae). *La Cellule*, 67, 369-375.
- SNYDER (T. E.), 1949. — Catalog of the Termites (Isoptera) of the world. *Smithsonian Miscell. Coll.*, 112, 490 p.
- VRKOČ (J.) et UBIK (K.), 1974. — 1-nitro-trans-1-pentadecene as the defensive compound of Termites. *Tetrahedron Lett.*, 15, 1463-1464.
-