

ROLE RESPECTIF DES MALES ET DES FEMELLES
DANS LA FORMATION DES SEXUÉS NÉOTÉNIQUES
CHEZ *CALOTERMES FLAVICOLLIS*

par

Pierre-P. GRASSÉ et Ch. NOIROT

La production des sexués de remplacement néoténiques chez les Termites a déjà fait couler beaucoup d'encre, et, si les faits et les hypothèses se sont accumulés, le problème est loin d'être résolu, d'autant plus que les diverses espèces réagissent de façon notablement différente à la perte de leurs reproducteurs. Si l'on s'accorde à reconnaître que les sexués fonctionnels exercent une inhibition sur la maturation génitale de leurs congénères, ni le mécanisme de cette inhibition, ni même ses modalités exactes ne sont encore parfaitement établis.

La famille des *Calotermitidæ* s'avère très favorable à l'étude de ce problème, car c'est en elle que l'inhibition se manifeste avec le plus de netteté : non seulement les sexués néoténiques s'y montrent entièrement inhibiteurs et, une fois différenciés, arrêtent complètement la formation de nouveaux néoténiques, mais encore ne peut-il subsister, dans une colonie en équilibre, qu'un seul couple fonctionnel, qu'il soit imaginal ou néoténique. Tous ces faits avaient été clairement vus par GRASSI et SANDIAS (1893). Les autres Termites se comportent tout autrement quand la formation de néoténiques est possible ; elle est généralement massive, et plus ou moins continue : tel est le cas des *Zootermopsis* (CASTLE, 1934 ; LIGHT, 1942-1943), *Reticulitermes* (GRASSI et SANDIAS, 1893 ; BUCHLI, 1956-1958), *Proprhinotermes* (MILLER, 1942), de beaucoup de *Termitidæ* (NOIROT, 1956).

A propos du *Calotermes flavicollis* méditerranéen, nous avons montré (GRASSÉ et NOIROT, 1946) que la transformation en néoténique s'effectue toujours par une mue particulière, conclusion qui fut généralisée à l'ensemble des néoténiques de Termites (GRASSÉ, 1949 ; NOIROT, 1952-1956 ; BUCHLI, 1956). LÜSCHER (1951, 1952, 1956) montra ensuite que la réactivité des larves ou nymphes est maximum au début du stade (juste après une mue) et diminue rapidement au cours du temps jusqu'à la mue suivante, et s'efforça d'établir, à la suite de PICKENS (1932), de CASTLE (1934), de LIGHT et son école (LIGHT, 1942-1943, 1944 ; KEENE et LIGHT, 1944), que l'inhibition des sexués fonctionnels est due à des substances chimiques émanant des sexués eux-mêmes, et appelés

socio-hormones ou ecto-hormones ou, plus récemment, phéromones (KARLSON et BUTENANDT, 1959). Pour élucider le mécanisme de l'inhibition, donc résoudre le problème si obscur de la formation des néoténiques, il ne nous paraît pas mauvais d'étudier d'abord en détail les modalités du phénomène, c'est-à-dire de poser le problème avec exactitude et d'en connaître les données. Dans le présent mémoire, nous voulons examiner le comportement respectif du sexe mâle et du sexe femelle, d'une part quant au pouvoir inhibiteur des sexués sur les individus du même sexe ou du sexe opposé, d'autre part quant à l'aptitude à se transformer.

Sur le dernier point, nous ne possédons aucun renseignement, et toutes les expériences antérieures ont été conduites comme si les mâles et les femelles avaient des aptitudes identiques à se sexualiser. Quant au pouvoir inhibiteur des sexués en fonction de leur sexe, les données sont rares et contradictoires. Tandis que LIGHT et WEESNER (1951) concluent à une inhibition des mâles par les mâles et des femelles par les femelles fonctionnelles, confirmant ainsi les premières expériences de CASTLE (1934), LÜSCHER, au contraire, dénie tout pouvoir inhibiteur aux sexués mâles, et n'accorde aux femelles qu'un léger pouvoir inhibiteur sur les individus du même sexe (1952, 1956). L'action « synergique » du couple fonctionnel serait seule entièrement inhibitrice.

Matériel et méthodes.

Les *Calotermes* que nous utilisons proviennent de la région de Banyuls (Pyrénées-Orientales). Les Termites sont élevés suivant notre technique habituelle, en tubes de 22 × 220 mm à fond percé et à la température de $25 \pm 1^\circ$. A l'exception de la série F 54, tous les élevages ont été formés sur place à Banyuls, à partir d'insectes fraîchement sortis de leur colonie d'origine : le prélèvement et le débitage de la souche de bois, le tri des individus, leur mise en élevage, toutes ces opérations étaient effectuées dans la journée. La série F 54 était constituée de colonies fondées expérimentalement à partir de couples d'ailés en septembre 1954, et dont tout le développement fut suivi au laboratoire (l'évolution de ces élevages est donnée dans notre note de 1958).

Nous nous sommes toujours efforcés de comparer ce qui était comparable ; notamment, quand on désire étudier l'évolution parallèle de deux ou plusieurs séries d'élevages, il importe de se placer au départ dans des conditions aussi uniformes que possible ; l'idéal serait que tous ces élevages, lancés en même temps, proviennent de la même colonie d'origine. La faiblesse des populations empêche que cette condition soit respectée pour les séries d'élevages qui atteignent quelque importance. Quand on doit utiliser plusieurs sociétés naturelles, il faut que chacune soit répartie entre les différentes séries. En effet, on constate souvent d'importantes différences dans l'évolution d'élevages provenant de sociétés différentes,

même quand ces sociétés ont été prélevées à la même époque, dans un même lieu, et sont en apparence au même degré d'évolution ; si l'on s'adresse à des termitières prélevées dans la nature à des époques différentes, les comparaisons deviennent très difficiles à cause du cycle saisonnier extrêmement marqué, dont nous montrerons ailleurs toute l'importance pour le polymorphisme.

1° FRÉQUENCE DE TRANSFORMATION DES MALES ET DES FEMELLES. — A. — Dans une première série d'expériences, on se contente d'observer le nombre de néoténiques de chaque sexe qui apparaissent dans les élevages.

Série S 58 : 25 élevages comptant chacun 50 individus au départ (nymphe ou larve âgée) sont lancés à Banyuls en septembre 1958. Au bout de 10 jours, les Insectes de chaque élevage sont examinés un à un, et l'on compte le nombre de néoténiques formés ou en voie de formation (1), en précisant le sexe de chacun. Les Insectes sont ensuite remis en place et la même opération est répétée le 20^e jour, puis le 40^e jour.

Série S 59 : 4 groupes de 12 élevages chacun ont été institués dans les mêmes conditions, mais chaque élevage comptait au départ 70 individus, et était composé soit de nymphes du dernier stade, soit d'individus plus jeunes (les deux types d'élevages en nombre égal). De plus, les 4 groupes ont été lancés à des dates différentes :

S 59-1 à 12 : janvier ;
S 59-13 à 24 : mars ;
S 59-25 à 36 : mai ;
S 59-50 à 62 : juillet.

Tous ces élevages sont suivis de la même façon que la série précédente.

a. *Néoténiques formés au bout de 10 jours.* — La comparaison des chiffres fournis par les tableaux I et II fait ressortir, dans les deux séries et dans tous les groupes de la 2^e série, un nombre plus élevé de néoténiques femelles que de néoténiques mâles.

Si l'on considère les différents élevages, on constate que, sur 72 au total, les néoténiques femelles produits au bout de 10 jours sont plus nombreux que les mâles dans 48 cas, en nombre égal dans 19 cas, et en nombre inférieur dans 5 cas seulement.

L'épreuve statistique, par le test $|t|$ de STUDENT-FISCHER, donne les chiffres suivants (1) :

Pour la série S 58 : $|t| = 3,18$ pour 24 degrés de liberté ;
— l'ensemble de la série 59 : $|t| = 4,8$ — 47 — —

(1) La pigmentation de l'œil, caractéristique du néoténique, apparaît deux ou trois jours avant la mue de transformation.

(1) $|t|$ est calculé d'après la formule : $|t| = \frac{\overline{md}}{\overline{\sigma}/\sqrt{N}}$ où \overline{md} est la différence moyenne entre néoténiques ♂ et ♀, $\overline{\sigma}$ son écart type et N le nombre d'élevages.

A l'intérieur de la série S 59 :

—	1 ^{er}	S 59- 1 à 12 :	$ t = 3,73$	pour 11 degrés de liberté ;	—	—
—	2 ^e	S 59-13 à 24 :	$ t = 3,56$	—	—	—
—	3 ^e	S 59-25 à 36 :	$ t = 2,29$	—	—	—
—	4 ^e	S 59-50 à 61 :	$ t = 1,34$	—	—	—

TABLEAU I.

SÉRIE S 58 (élevages bisexués). — Nombre de sexués néoténiques mâles et femelles dans chaque élevage au bout de 10, 20, 40 jours. Chaque élevage comptait au départ 50 individus (larves âgées et nymphes).

N ^o	10 ^e JOUR.		20 ^e JOUR.		40 ^e JOUR.	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
51	1	1	4	3	1	1
52	1	2	1	2	2	1
53	0	3	0	2	0	2
54	3	6	3	1	3	2
55	4	2	1	1	1	1
56	1	2	2	1	0	1
57	3	1	0	1	1	1
58	3	4	1	1	2	1
59	3	4	3	1	1	4
60	1	1	1	1	1	1
61	0	0	0	3	2	1
62	0	1	0	1	1	1
63	0	0	0	1	1	0
64	1	2	1	1	1	1
65	0	3	0	2	2	2
66	1	2	1	1	1	1
67	0	1	0	2	1	1
68	0	2	1	2	1	2
69	0	3	2	1	1	1
70	0	1	0	1	1	1
71	1	3	0	1	1	1
72	2	0	3	1	2	2
73	0	1	0	1	3	1
74	4	9	0	2	2	3
75	4	6	3	2	2	2
TOTAL.	33	60	27	36	34	35

Les résultats globaux des séries S 58 et S 59 sont hautement significatifs ; les résultats par groupes dans la série S 59 sont significatifs en ce qui concerne les 3 premiers, mais non pour le 4^e groupe ; il convient de noter que celui-ci a été mis en route au moment où se déclenchait la mue imaginale dans les colonies d'origine, période où, nous le verrons ailleurs, les phénomènes sont nettement modifiés.

Il est donc permis de conclure que, dans ces élevages, *il s'est formé, en 10 jours, plus de néoténiques du sexe femelle que du sexe mâle.*

b. *Évolution ultérieure des élevages.* — Par la suite, la production de nouveaux néoténiques se ralentit, du fait de l'influence inhibitrice exercée par les néoténiques déjà formés, inhibition qui devient complète au bout d'un délai qui varie le plus souvent entre 20 et 50 jours à compter de la date de l'orphelinage.

Une étude attentive semble indiquer que le ralentissement dans la formation des néoténiques affecte le sexe femelle plus vite que le sexe mâle, si bien que, temporairement, la formation des sexués mâles peut être plus intense que celle des femelles, comme l'indique le tableau II. Nous pouvons suggérer, dès maintenant, l'interprétation suivante : les femelles se transforment plus rapidement (ou plus facilement) que les mâles et apparaissent donc en plus grand nombre au début de la période qui suit l'orphelinage, les femelles néoténiques nouvellement apparues exercent bientôt une influence inhibitrice qui, nous le verrons plus loin, est plus intense sur les femelles que sur les mâles ; la production de néoténiques femelles est donc freinée plus que celle des mâles.

B. — Les résultats précédents sont confirmés par l'observation d'élevages *unisexués*.

La série d'élevages S 58, lancée à Banyuls en septembre 1958, comportait, outre les élevages normaux étudiés précédemment, des élevages formés uniquement de mâles, ou uniquement de femelles (chaque élevage composé de 50 individus, larves âgées ou nymphes).

Les élevages sont suivis de la même façon que les précédents, les résultats sont consignés dans les tableaux III et IV.

Il est apparu dans les élevages ♀♀, *au bout de 10 jours*, une proportion de sexués néoténiques nettement supérieure à celle qu'on observe dans les élevages ♂♂, et la différence est très significative ($|t| = 3,3$). Il est remarquable de constater que la proportion de néoténiques formés dans les élevages témoins (7,75 p. 100) est exactement la moyenne des chiffres trouvés pour les élevages ♂♂ (6 p. 100) et ♀♀ (9,6 p. 100).

Si l'on suppose une sex-ratio normale pour les élevages témoins, on trouve de plus que 5,50 p. 100 des ♂ et 10 p. 100 des ♀ sont transformés au bout de la période de 10 jours, ce qui cadre remarquablement avec les chiffres précédents et indique en outre que, dans les élevages unisexués, les individus se comportent, au moins pendant cette première période, de façon apparemment normale. L'isolement sexuel ne modifie pas le taux de production des néoténiques.

2° ACTION INHIBITRICE DES SEXUÉS MALES ET FEMELLES. — Dans une société normale, le couple reproducteur exerce une inhibition complète sur la maturation sexuelle des autres individus. Le rôle respectif du sexué mâle et du sexué femelle reste très controversé. Si l'on supprime un seul des deux reproducteurs, l'équilibre se rétablit au bout d'un temps plus ou moins long (20 à 40 jours en général), mais la marche du phénomène est très irrégulière.

TABLEAU II.

SÉRIE S 59. — Nombre de sexués néoténiques mâles et femelles observés dans chaque élevage au bout de 10, 20, 35 jours. Chaque élevage comptant au départ 70 individus.

a. Nymphes du dernier stade.

b. Larves âgées et nymphes à courts fourreaux alaires.

N°	10 ^e JOUR.		20 ^e JOUR.		35 ^e JOUR.	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
<i>1^{re} série :</i>						
1 (a)	1	5	2	4	9	3
2 (b)	3	10	8	11	6	1
3 (a)	1	4	1	3	3	1
4 (a)	1	3	0	4	4	4
5 (b)	7	8	5	6	5	3
6 (b)	2	11	2	7	5	2
7 (a)	0	1	1	1	1	1
8 (b)	4	8	1	1	1	1
9 (a)	0	1	0	1	0	0
10 (a)	0	4	1	1	1	1
11 (b)	1	1	1	2	1	1
12 (b)	1	1	1	1	3	1
TOTAL 1 ^{re} série.	21	57	23	42	39	19
N°	10 ^e JOUR.		20 ^e JOUR.		35 ^e JOUR.	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
<i>2^e série :</i>						
13 (a)	0	2	0	2	0	2
14 (a)	0	0	0	1	0	1
15 (b)	0	0	0	2	0	1
16 (b)	0	0	0	0	0	1
17 (b)	0	1	0	1	1	2
18 (b)	1	3	1	1	2	1
19 (b)	2	3	2	3	5	3
20 (b)	0	2	2	1	2	1
21 (a)	0	2	0	2	0	3
22 (a)	1	2	0	2	2	2
23 (a)	0	0	0	3	0	1
24 (a)	0	0	1	2	1	1
TOTAL 2 ^e série.	4	15	6	20	13	18

TABLEAU II (suite).

N°	10 ^e JOUR.		20 ^e JOUR.		35 ^e JOUR.	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
<i>3^e série :</i>						
25 (a)	0	0	1	0	0	2
26 (b)	2	3	2	3	1	1
27 (a)	0	0	0	0	1	1
28 (a)	0	0	0	0	0	3
29 (a)	0	0	0	0	0	0
30 (b)	0	1	1	3	2	2
31 (b)	2	2	1	2	1	1
32 (b)	1	5	2	2	1	2
33 (a)	0	1	0	1	0	1
34 (a)	0	0	0	0	0	1
35 (b)	0	6	4	1	1	1
36 (b)	3	5	2	3	2	1
TOTAL 3 ^e série.	8	23	13	15	9	16
N°	10 ^e JOUR.		20 ^e JOUR.		35 ^e JOUR.	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
<i>4^e série :</i>						
50 (a)	1	2	1	2	1	2
51 (a)	0	1	2	1	3	1
52 (a)	0	1	0	1	1	1
53 (b)	0	1	3	1	1	1
54 (b)	1	1	6	1	1	1
55 (b)	3	1	2	6	6	2
56 (a)	1	1	1	1	1	1
57 (a)	0	1	0	1	0	1
58 (a)	4	5	1	1	1	1
59 (b)	0	2	1	1	1	1
60 (b)	3	2	1	1	1	1
61 (b)	3	3	1	1	1	1
TOTAL 4 ^e série.	16	21	19	18	18	14
TOTAL GÉNÉRAL.	49	116	61	95	79	67

TABLEAU III

SÉRIE S 58 (*élevages unisexués*, formés au départ de 50 mâles). — Nombre de néoténiques formés au bout de 10, 20, ... jours après la mise en élevage.

N°	10 ^e JOUR.	20 ^e JOUR.	40 ^e JOUR.	60 ^e JOUR.	80 ^e JOUR.	100 ^e JOUR.
2	3	4	3	3	2	2
6	3	3	2	2	2	2
8	4	3	2	2	2	2
10	5	3	1	3	2	2
12	5	3	2	2	2	2
14	5	2	2	2	2	2
16	7	3	3	2	1	5 (2)
18	2	2	2	2	2	2
20	3	3	2	2	2	2
22	3	4	3	2	2	2
24	2	3	2	2	3	3
26	4	2	3	5	2	2
38	1	2	2	7	5	3
42	1	3	7	4	2	2
44	1	1	4	6	8	7 (1)
46	1	2	5	4	4	4 (1)
48	1	1	2	3	3	3
50	3	2	3	2	3	6 (2)
TOTAL.	54	46	50	55	49	53

(1) Élevages où la stabilisation n'a pu être obtenue.
(2) Élevages où la stabilisation a été obtenue tardivement, au bout de 120 jours, avec 2 néoténiques pour le n° 16, avec 3 pour le n° 50.

TABLEAU IV.

SÉRIE S 58 (*élevages unisexués femelles*, formés au départ de 50 femelles). — Nombre de néoténiques observés au bout de 10, 20, ... jours après la mise en élevage.

N°	10 ^e JOUR.	20 ^e JOUR.	40 ^e JOUR.	60 ^e JOUR.	80 ^e JOUR.
1	3	2	2	1	1
3	6	2	2	2	2
5	6	1	1	1	1
7	4	3	3	2	1
9	5	2	2	2	2
11	10	1	1	1	1
13	7	3	1	1	1
15	6	4	1	1	1
17	4	1	1	1	1
19	6	3	2	2	2
21	5	2	2	2	2
23	6	1	1	1	1
25	3	2	1	1	1
27	7	2	2	1	1
29	4	1	1	1	1
41	3	2	2	2	2
45	3	3	1	1	1
47	2	2	1	2	2
49	1	1	1	1	1
TOTAL.	91	38	28	26	25

A. *Effets de la suppression de l'un des deux conjoints.* — Les sexués néoténiques, qu'il est facile d'obtenir en élevage et qui, par ce fait même, ont servi le plus souvent de sujets d'expérience, constituent un matériel dont on doit suspecter l'homogénéité (néoténiques pouvant provenir de stades larvaires ou nymphaux très variés, dont l'activité varie probablement avec l'âge...). Il est permis de supposer en outre que les sexués imaginaux, représentant la forme achevée de l'espèce, ont une activité physiologique plus marquée que les néoténiques, notamment en ce qui concerne le pouvoir inhibiteur. Pour cette raison, nous avons utilisé des colonies expérimentales (série F 54), formées à partir de couples d'aîlés et dont le développement en élevage a été suivi depuis septembre 1954, date de la fondation, jusqu'en février 1959, où l'un des sexués a été supprimé ; ces élevages comptaient alors entre 50 et 85 individus. Nous avons ainsi disposé de 19 élevages prospères, ayant à leur tête un couple *imaginal* ; dans 10 d'entre eux, le mâle a été supprimé, dans les 9 autres c'est la femelle qui en a été retirée.

Le tableau V indique le nombre de néoténiques observés les 10^e, 20^e et 40^e jours suivants.

Les chiffres font ressortir une inhibition exercée par le sexué femelle sur les individus femelles et, avec moins de netteté, une inhibition des mâles par les sexués mâles. Certes, ces expériences portent sur un nombre d'élevages assez faible, mais leurs résultats sont corroborés par l'observation des élevages unisexués.

B. *Inhibition dans les élevages unisexués.* — a. Dans les élevages ♀♀, l'apparition de femelles néoténiques s'accompagne régulièrement d'une stabilisation assez rapide ; vers le 40^e jour, la production des sexués néoténiques est le plus souvent arrêtée, et il ne subsiste en général *qu'un seul* néoténique, dont l'action inhibitrice est apparemment complète sur les autres femelles de l'élevage. Moins souvent, il subsiste 2 femelles néoténiques, dont l'action inhibitrice est également manifeste (1).

b. Les élevages ♂♂ se comportent un peu différemment ; la production des néoténiques se prolonge fréquemment au-delà du 40^e jour, et, dans 2 cas sur 18, nous n'avons jamais obtenu de stabilisation complète, la formation de néoténiques se poursuivant, sans arrêt, jusqu'à la mort de l'élevage. Mais, presque toujours, l'élevage se stabilise au bout d'un temps variable, le plus souvent après 30 à 50 jours, non rarement après 2 mois, et parfois au bout de 4 mois seulement ; quoi qu'il en soit, la formation des néoténiques cesse alors complètement ; on pourrait nous objecter que des néoténiques peuvent se différencier et être rapidement éliminés et qu'ainsi leur apparition passerait inaperçue, mais cette objection ne tient pas devant le faible taux de mortalité dans de tels élevages ; citons par exemple l'élevage S 58-6 qui ne perdit *aucun* de ses

(1) Dans deux cas au moins, nous avons constaté qu'une seule des deux femelles avait des ovaires développés ; mais, dans plusieurs cas, les deux femelles étaient fonctionnelles.

TABLEAU V.

SÉRIE DES ÉLEVAGES F 54. — Effets de la suppression de l'un des deux sexes *imaginaux*. Nombre de néoténiques observés les 10^e, 20^e, 40^e jours après la suppression.

SUPPRESSION DU MALE IMAGINAL (montrant l'effet inhibiteur de la femelle).						
N ^o DE L'ÉLEVAGE.	10 ^e JOUR.		20 ^e JOUR.		40 ^e JOUR.	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
4	1	0	1	0	1	0
6	4	0	1	0	1	0
12	0	0	3	0	1	0
68	0	0	1	0	1	0
123	5	0	1	0	1	0
139	1	0	1	0	1	0
141	0	0	2	0	1	0
199	6	0	4	1	1	0
210	3	0	1	0	1	0
39	2	0	1	0	1	0
TOTAL.	22	0	16	1	10	0

SUPPRESSION DE LA FEMELLE IMAGINALE (montrant l'effet inhibiteur du mâle).						
N ^o DE L'ÉLEVAGE.	10 ^e JOUR.		20 ^e JOUR.		40 ^e JOUR.	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
9	0	1	0	1	0	1
21	1	0	1	1	3	3
49	1	10	0	1	0	1
75	0	2	0	1	0	1
160	2	3	3	5	0	1
168	2	9	0	1	0	1
195	1	4	*	*	*	*
207	2	7	2	2	2	1
220	3	7	0	2	0	1
TOTAL.	11	43	6	14	5	10

* Le mâle imaginal a été éliminé accidentellement.

membres entre le 5 janvier 1959 et le 11 mai 1959, soit pendant 126 jours ; pendant toute cette période, 2 néoténiques ♂ étaient présents. La stabilisation observée dans ces élevages composés uniquement de mâles est bien due à une inhibition de la part des mâles néoténiques, et non à une perte du pouvoir de transformation des autres individus ; l'expérience suivante le démontre.

Dans 6 élevages stabilisés depuis 5 mois environ, les néoténiques présents sont supprimés (néoténiques ayant donc au moins 5 mois d'existence, au nombre de 2 dans chacun des 6 élevages) ; 10 jours plus tard, on observe dans tous les élevages une formation massive de sexués de remplacement, intéressant en moyenne 30 p. 100 de la population (le pourcentage d'individus transformés varie de 14 à 42 p. 100 suivant les élevages). La levée d'inhibition à la suite de la suppression des néoténiques est donc particulièrement nette.

La proportion des néoténiques ainsi formés est très élevée, bien supérieure à celle obtenue, au bout d'un même laps de temps, à partir des individus issus des colonies naturelles (6 p. 100 en moyenne pour les élevages ♂♂). Il semble donc que la stabilisation est non seulement plus longue et plus difficile à obtenir, mais aussi que l'inhibition provoquée par les sexués mâles est juste suffisante pour empêcher la transformation. Il est intéressant de noter, dans cette perspective, le nombre de néoténiques subsistant dans ces élevages formés uniquement de mâles : alors que, dans les élevages de femelles, un seul néoténique est généralement conservé, rarement 2, les élevages mâles, une fois stabilisés, contiennent 2 néoténiques, parfois 3, mais *jamais* un seul (s'il y en a plus de 3, c'est que l'équilibre n'est pas encore établi).

Discussion.

Les anciens auteurs, opposant les Termites aux Hyménoptères sociaux et insistant à juste titre sur le caractère bisexué des sociétés d'Isoptères, admettaient que mâles et femelles jouent sensiblement le même rôle dans la colonie. Cette dernière affirmation ne peut plus être acceptée sans correctifs, et les résultats que nous venons d'exposer montrent d'importantes différences entre mâles et femelles au triple point de vue de la réactivité, du pouvoir inhibiteur, de la régulation du nombre des néoténiques.

1° RÉACTIVITÉ. — Nous avons établi que les larves et les nymphes femelles de *Calotermes flavicollis* se transforment plus facilement (ou plus vite) que les mâles en sexués néoténiques (1).

(1) Cette conclusion est en contradiction avec une expérience de LÜSCHER (1951) où cet auteur n'obtient que des néoténiques ♂ quand un des sexués fonctionnels de l'élevage est retiré pour une période de 24 heures. Mais il faut noter d'une part le petit nombre d'expériences, d'autre part l'irrégularité des résultats : 4 élevages sur 12 ont produit dans ces conditions 1 ou 2 néoténiques.

A notre connaissance, il n'existe pas d'études analogues sur d'autres espèces de Termites, mais des données éparses dans la littérature nous font soupçonner que le cas étudié par nous ne doit pas être isolé.

Ainsi BUCHLI (1958) note que les néoténiques mâles sont plus difficiles à obtenir que les femelles chez *Reticulitermes lucifugus*, car, à certains stades (jeunes ouvriers notamment), la transformation ne paraît possible que chez les femelles ; mais BUCHLI ne retrouve pas cette différence chez *Reticulitermes lucifugus santonensis*.

Plus généralement, il est habituel de trouver, dans les colonies naturelles, un nombre de néoténiques femelles plus élevé que celui des mâles (excepté les *Calotermitidæ*, où la présence d'un seul couple est la règle) ; cela peut signifier que les néoténiques femelles se différencient plus facilement (donc en plus grand nombre) que les mâles, mais on ne peut, faute d'études précises, écarter l'hypothèse d'une élimination par la société d'un certain nombre de néoténiques mâles. En revanche, nous connaissons d'autres phénomènes où la réactivité des mâles et des femelles n'est pas la même. L'un de nous (NOIROT, 1954, 1955) a montré qu'il existe fréquemment chez les Termites supérieures une spécialisation plus ou moins stricte de l'un des sexes dans la formation des *soldats* ; certaines espèces produisent même uniquement des soldats du sexe mâle (beaucoup de *Nasutitermitinæ*), d'autres, uniquement femelles (la plupart des *Macrotermitinæ*) ; cette spécialisation tient à une aptitude différente de l'un ou de l'autre sexe à la transformation en soldats, car, dans des conditions expérimentales particulières, on peut obtenir des soldats à partir d'individus qui, normalement, n'en produisent pas (soldats femelles de *Nasutitermes arborum* notamment).

Encore plus extraordinaire est le cas d'*Anacanthotermes ochraceus* dont tous les neutres paraissent être du sexe mâle (CLÉMENT, 1958).

2° POUVOIR INHIBITEUR. — Nos résultats confirment les expériences préliminaires de CASTLE (1934) et surtout celles, plus précises, de LIGHT et WEESNER (1951), et montrent que, chez *Calotermes* comme chez *Zootermopsis*, les sexués femelles inhibent les individus femelles, les sexués mâles les individus mâles.

Ceci n'implique pas que les sexués femelles sont sans aucune action sur les mâles et *vice versa* ; au contraire, le fait que l'inhibition des mâles par les mâles est souvent irrégulière et labile donne à penser que, dans la condition normale, le sexué femelle exerce une action complémentaire dans l'inhibition des mâles.

La divergence de nos résultats avec ceux de LÜSCHER s'explique d'une part par le très petit nombre d'expérience de cet auteur, et d'autre part, par la méthode utilisée : l'hémi-orphelinage donne en effet des résultats beaucoup plus nets quand les élevages ont à leur tête un couple imaginal (comme dans nos expériences et celles de LIGHT et WEESNER), tandis que LÜSCHER n'a utilisé que des colonies pourvues d'un couple néoténique. D'ailleurs, la stabilisation obtenue dans les élevages unisexués montre

que le pouvoir inhibiteur des néoténiques, s'il est moins intense que celui des imagos, est qualitativement identique.

Ces conclusions peuvent-elles être étendues aux autres Termites ? La rareté des études expérimentales ne peut autoriser que des conjectures, d'autant plus que le problème est compliqué par deux ordres de faits :

a. Le pouvoir inhibiteur varie grandement d'une espèce à une autre ; ainsi, il est particulièrement peu marqué dans le genre *Reticulitermes* (BUCHLI, 1956, 1958), aussi bien chez les imagos que chez les néoténiques ; de même les néoténiques ergatoïdes de *Termes hospes* ont un pouvoir inhibiteur très faible, sinon nul (NOIROT, 1955, 1956).

b. La réactivité des individus larvaires, leur aptitude à la sexualisation présentent des variations encore plus grandes (voir NOIROT, 1956).

3° RÉGULATION DU NOMBRE DES NÉOTÉNIQUES. — Le maintien d'un seul couple néoténique, bien qu'il se forme habituellement un plus grand nombre de sexués de remplacement, est un phénomène propre aux *Calotermes*, qui semble exister chez tous les *Calotermitidæ*, comme l'indiquent les observations de KALSHOVEN (1930) sur *Neotermes tectonæ* (1), et nos expériences inédites sur *Neotermes aburiensis*.

Nous savons que l'élimination des néoténiques surnuméraires est le fait des autres membres de la société, qui les dévorent, et non le résultat d'un combat entre néoténiques ; il s'agit donc d'un phénomène différent de celui qui assure la monogynie des sociétés d'Abeilles domestiques.

Dans les autres familles, une telle régulation ne paraît pas exister et tous les néoténiques formés, ou du moins la plupart d'entre eux, sont conservés et deviennent fonctionnels, si bien qu'il peut y en avoir un grand nombre dans la même colonie.

Toutefois, on peut soupçonner l'existence d'une régulation dans le cas des sexués de remplacement *imaginiaux* ; ainsi, chez les *Macrotermitinæ*, la suppression du couple royal est parfois suivie de la maturation d'un très petit nombre d'imagos, voire d'un seul couple (HARMS, 1927 ; COATON, 1949). Chez *Nasutitermes arborum*, l'un de nous a obtenu, après suppression du couple royal, un couple de sexués imaginiaux (NOIROT, 1956). Il est peu probable qu'il n'apparaisse réellement qu'un seul couple de remplacement, et on peut supposer qu'un nombre assez grand d'imagos subissent au moins un début de maturation dans le nid, et que la plupart sont ensuite éliminés.

Quant au déterminisme de cette régulation, nous ne savons à peu près rien, et les faits que nous rapportons ici montrent seulement la complexité du problème. Dans les élevages unisexués, il ne subsiste habituellement qu'un seul néoténique chez les femelles, deux chez les mâles ; il semble donc y avoir à la fois influence du sexe et du nombre ; mais quels sont les stimuli qui déclenchent, chez les larves et les nymphes, le comporte-

(1) Deux élevages de *Cryptotermes* aff. *brevis* en provenance du Cambodge nous ont également fourni un seul couple de néoténiques par élevage.

ment agressif ? On pourrait peut-être concevoir que les néoténiques les plus avancés provoquent chez les autres des modifications physiologiques amenant leur massacre par les autres membres de la société ; un fait appuie cette hypothèse : quand, dans les élevages ♀♀, deux néoténiques sont conservés, il arrive parfois, mais non toujours, que l'un des deux reste stérile.

Il nous faudrait encore discuter du mécanisme même de l'inhibition. Les résultats rapportés ici, s'ils n'apportent pas d'éléments décisifs à ce problème, en font entrevoir la complexité en montrant le rôle spécifique, différent mais complémentaire, des sexués mâles et femelles. Nous examinerons cette question plus en détail, à la lumière d'autres expériences qui seront prochainement exposées.

Résumé.

Chez *Calotermes flavicollis*, la formation des sexués néoténiques est plus facile, ou plus rapide, dans le sexe femelle que dans le sexe mâle.

Les sexués femelles montrent un pouvoir inhibiteur à l'égard des individus femelles ; les sexués mâles inhibent les mâles de façon moins complète ; la stabilisation complète peut être obtenue dans les élevages unisexués, formés uniquement de mâles ou de femelles.

La régulation du nombre des néoténiques ne se fait pas de la même façon dans les élevages ♂♂ et dans les élevages ♀♀. Dans les premiers, 2 néoténiques ♂ subsistent, quelquefois 3 ; dans les seconds ne persiste qu'un seul néoténique ♀, rarement deux.

Ces résultats mettent en lumière le rôle différent joué par les mâles et les femelles dans les sociétés de Termites.

BIBLIOGRAPHIE

1956. BUCHLI (H.). — Die Neotenie bei *Reticulitermes* (*Insectes Soc.*, **3**, 1, p. 131-143).
— 1958. L'origine des castes et les potentialités ontogéniques des Termites européens du genre *Reticulitermes* Holmgren (*Ann. Sc. Nat., Zool.* (11), **20**, p. 261-429).
1934. CASTLE (G. B.). — The damp-wood termites of Western United States, genus *Zootermopsis* (in KOFOID et coll., *Termites and Termite control*, 2^e édit., Univ. Calif. Press, chap. 24, p. 273-310).
1953. CLÉMENT (G.). — Sur la différenciation d'ovocytes dans les testicules des « neutres » d'*Anacanthotermes ochraceus* (*C. R. Acad. Sc.*, **236**, p. 1095-1096).
1949. COATON (W. G. H.). — Queen removal in Termite control (*Farming in South Africa*, juillet 1949, 4 pages).
1949. GRASSÉ (P. P.). — Ordre des Isoptères ou Termites (*Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*, Masson, édit., Paris, vol. IX, p. 408-544).
1946. GRASSÉ (P. P.) et NOIROT (Ch.). — La production des sexués néoténiques chez le Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.) : inhibition germinale et inhibition somatique (*C. R. Acad. Sc.*, **223**, p. 869-871). — 1957. La société de *Calotermes flavicollis* (Insecte Isoptère), de sa fondation au premier essaimage (*C. R. Acad. Sc.*, **246**, p. 1789-1795).

1893. GRASSI (B.) et SANDIAS (A.). — Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi (*Atti Acc. Gioen.*, 6 et 7, p. 1-150).
1927. HARMS (J. W.). — Kolonien Gründung bei *Macrotermes gilvus* Hag. (*Zool. Anz.* 74, p. 221-236).
1930. KALSHOVEN (L. G. E.). — De biologie van de Djaterniet (*Kalotermes tectonæ* Damm.) in verband met zijn bestrijding (*Meded. Inst. Plantenz., Wageningen*, 7, p. 1-154).
1959. KARLSON (P.) et BUTENANDT (A.). — Pheromones (ectohormones) in Insects (*Annu. Rev. Entomol.*, 4, p. 39-58).
1944. KEENE (E. A.) et LIGHT (S. F.). — Results of feeding ether extracts of male supplementary reproductives to groups of nymphal Termites (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, 49, p. 283-290).
- 1942-1943. LIGHT (S. F.). — The determination of the castes of social insects (*Quart. Rev. Biol.*, 17, p. 312-326 ; 18, p. 46-63). — 1944. Experimental studies on ectohormonal control of the development of supplementary reproductives in the Termite genus *Zootermopsis* (formerly *Termopsis*) (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, 43, p. 413-454).
1951. LIGHT (S. F.) et WEESNER (F. M.). — Further studies on the production of supplementary reproductives in *Zootermopsis* (Isoptera) (*J. Exper. Zool.*, 117, p. 397-414).
1951. LÜSCHER (M.). — Ueber die Determination der Ersatzgeschlechtstiere bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. (*Rev. Suisse Zool.*, 58, p. 404-408). — 1952. Die Produktion und Elimination von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. (*Zeitsch. vergl. Physiol.*, 34, p. 123-141). — 1956. Die Entstehung von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. (*Insectes Soc.*, 3, p. 119-128).
1942. MILLER (E. M.). — The problem of castes and caste differentiation in *Pro-rhinotermes simplex* (Hagen) (*Bull. Univ. Miami*, 15, p. 1-27).
1952. NOIROT (Ch.). — Le polymorphisme social chez les Termites et son déterminisme (*Structure et Physiologie des Sociétés animales*, Colloques internat. C. N. R. S., 34, p. 103-116). — 1954. Le polymorphisme des Termites supérieurs (*Année Biol.*, 30, p. 461-474). — 1955. Recherches sur le polymorphisme des Termites supérieurs (*Termitidæ*) (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, 17, p. 399-595). — 1956. Les sexués de remplacement chez les Termites supérieurs (*Termitidæ*) (*Insectes Soc.*, 3, p. 145-158).
1932. PICKENS (A. L.). — Observations on the genus *Reticulitermes* Holmgr. (*Pan-Pacific Entomol.*, 8, p. 178-180).