

**DÉTERMINISME DES CASTES  
CHEZ LES TERMITES SUPÉRIEURS :  
MISE EN ÉVIDENCE D'UN CONTRÔLE ROYAL  
DANS LA FORMATION DE LA CASTE SEXUÉE  
CHEZ *MACROTREMES BELLICOSUS* SMEATHMAN  
(ISOPTERA, TERMITIDAE) (\*)**

Par C. BORDEREAU

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

Reçu le 3 septembre 1975.

Accepté le 27 septembre 1975.

**RÉSUMÉ**

Le couple royal fondateur de *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae) a été supprimé dans 11 colonies à une période où elles ne possèdent pas de sexués en cours de différenciation. Deux mois plus tard, 8 colonies contiennent des nymphes (stades II, III et IV), 4 d'entre elles en possèdent un très grand nombre.

Ces observations mettent en évidence pour la première fois chez les Termites supérieurs l'existence d'une inhibition royale sur la différenciation des sexués en dehors de la période normale annuelle de production de sexués.

La différenciation sexués-neutres s'effectue au plus tard pendant le premier stade larvaire chez les Termites supérieurs (NOIROT, 1969). Si elle se réalise au cours de l'ovogenèse, nos observations montrent que chez *M. bellicosus*, elle n'est pas définitive à la ponte, mais réversible en fonction de facteurs nouveaux. Les résultats obtenus suggèrent un déterminisme plurifactoriel (nutrition, phéromones) s'exerçant à plusieurs étapes du développement (ovogenèse, embryogenèse, premier stade larvaire).

Chez *M. bellicosus*, les sexués de remplacement, de type imaginal, sembleraient provenir de nymphes subissant la mue imaginale après la disparition du couple royal plutôt que d'imagos ailés présents dans le nid.

---

(\*) Nomenclature de RUELLE (1970). L'espèce ouest-africaine étudiée ici est celle qui a fait l'objet de très nombreux travaux sous le terme de *Bellicositermes natalensis* Haviland et dont le nom générique avait été justifié par GRASSÉ (1937) et GRASSÉ et NOIROT (1961).

## SUMMARY

**Caste determination in the higher termites :  
evidence for a royal control on the formation of the sexual caste  
in *Macrotermes bellicosus* Smeathman  
(Isoptera, Termitidae)**

The royal pair of *M. bellicosus* (Isoptera, Termitidae) was removed from 11 colonies when they did not contain differentiating reproductives. Two months later, 8 of these nests possessed nymphs (stages II, III and IV), 4 of which contained large numbers.

These observations show clearly for the first time in the higher termites the existence of a royal inhibition on the differentiation of the sexual individuals.

The neuter or sexual orientation is acquired at the latest during the first larval stage in the higher termites (NOÏROT, 1969). If it is acquired during oogenesis, our observations show that it is not definitely determined at the time of egg-laying in *M. bellicosus*. Our results suggest a multifactorial determination acting at several steps of development (oogenesis, embryogenesis, first larval stage).

In *M. bellicosus*, the replacement reproductives are of the imaginal type. They would seem to arise from nymphs undergoing the imaginal molt after the disappearance of the royal pair, rather than from imagoes already present in the nest.

## INTRODUCTION

Au cours de leur développement post-embryonnaire, les Termites s'orientent vers des lignées neutres (pseudergates, ouvriers, soldats) ou sexuées. Chez les Termites inférieurs, la différenciation de ces castes est contrôlée par des phéromones émises par le couple royal (voir revues de MILLER, 1969; LÜSCHER, 1974, 1975). L'hormone juvénile en particulier pourrait jouer un rôle prépondérant dans cette régulation de la composition de la colonie en orientant, en fonction de sa concentration, les individus vers telle ou telle caste. Deux types d'action sont envisagés pour ce phénomène : les corps allates des différents individus de la colonie sont activés ou inhibés par une phéromone royale, ou bien l'hormone juvénile royale, distribuée dans la colonie, agit elle-même comme une phéromone (LÜSCHER, 1969, 1972; WANYONYI et LÜSCHER, 1973; LÜSCHER, 1974). Chez les Termites supérieurs, où le développement post-embryonnaire est beaucoup plus rigide, le déterminisme de la différenciation des castes n'est pas connu. La séparation des sexués et des neutres est morphologiquement visible dès la première mue, mais on ne connaît pas les facteurs déterminants : nutrition ? phéromones ? stimulations tactiles ?

Les sexués de remplacement ont été peu étudiés chez les Termites supérieurs (NOÏROT, 1956, 1969) et notamment chez les Macrotermitinae où les sexués de remplacement décrits sont tous de type imaginal (HARMS, 1927; COATON, 1949; ROY-NOËL, 1974). Or, l'étude de leur apparition après suppression du couple fondateur apparaît très utile pour préciser le contrôle de la différenciation neutres-sexués. Dans ce but, nous avons tenté d'obtenir des sexués de remplacement chez *M. bellicosus* (Macrotermitinae) en supprimant le couple royal fondateur

dans les colonies naturelles. Les résultats obtenus laissent envisager la présence de phéromones royales inhibitrices de la différenciation des sexués. Ils permettent, d'autre part, de préciser la période au cours de laquelle s'effectue la différenciation sexués-neutres chez cette espèce.

OBSERVATIONS

1. Description du cycle annuel de reproduction dans une termitière adulte de *M. bellicosus* en Côte-d'Ivoire

(d'après les données de BODOT, 1967, 1969; NOIROT, 1969; et observations personnelles) (fig. 1).

*M. bellicosus* présente en Côte-d'Ivoire un cycle annuel de reproduction nettement marqué. Il se manifeste extérieurement par l'essaimage annuel d'imagos ailés ♂ et ♀ du début mars à début mai. Mais la différenciation des individus sexués (nymphes) est elle-même un phénomène cyclique. La période de production des nymphes paraît très limitée dans le temps (2 mois environ), les premières nymphes apparaissant en septembre. Après 5 stades de développement nymphal couvrant une période de 5 mois environ, elles subissent la mue imaginale (début février à début mars). Les imagos ailés peuvent rester longtemps à l'intérieur du nid (plus d'un mois) avant l'essaimage, point de départ pour la fondation de nouvelles colonies.

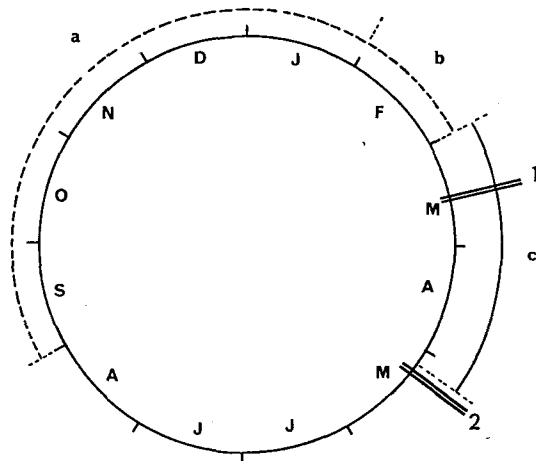
Soulignons le fait que de mars à fin août, il n'y a aucune nymphe dans le nid.

FIG. 1. — Dates de suppression du couple royal (1) (14-19 mars) et de réouverture des nids de *Macrotermes bellicosus* (2) (3-15 mai) en rapport avec le cycle annuel de reproduction de l'espèce (d'après les données de BODOT, 1967, 1969; NOIROT, 1969; et nos observations personnelles).

a : développement nymphal; b : mue imaginale; c : essaimage.

FIG. 1. — Times of removal of the royal pair (1) (14-19 March) and of the reopening of the nests of *Macrotermes bellicosus* (2) (3-15 May) with regard to the annual cycle of reproduction of the species (after BODOT, 1967, 1969, NOIROT, 1969; and personal observations).

a : nymphal development; b : imaginal molt; c : swarming.



## 2. Suppression du couple royal.

Au cours de deux séjours en Côte-d'Ivoire (1974, 1975), nous avons supprimé le couple royal dans 11 termitières entre le 15 mars et le 19 mars, c'est-à-dire à une période où les individus sexués ont tous subi la mue imaginale. Lors de cette première ouverture, nous n'avons observé de nymphes dans aucune termitière. En revanche, nous avons constaté la présence d'imagos ailés dans deux termitières (les imagos ailés s'enfuient très rapidement dans les galeries souterraines à l'ouverture du nid et peuvent plus facilement échapper à l'observation). Soigneusement refermés après suppression du couple royal, les nids ont été réouverts pour la majorité d'entre eux 7 à 9 semaines plus tard (tableau I).

## 3. Résultats

(tableau I).

La termitière examinée en 1974 après suppression du couple royal contenait des nymphes de sexués en très grand nombre (plusieurs centaines) pour la plupart au stade IV. Un an plus tard, cette même termitière était morte, mais on pouvait observer dans la région centrale de l'habitacle une multitude d'ailes. La mue imaginale a donc eu lieu pour ces sexués expérimentaux, mais l'essaimage n'a pu se réaliser.

TABLEAU I. — Résultats obtenus après suppression du couple royal dans des termitières de *Macrotermes bellicosus*.

TABLE I. — Results obtained after removal of the royal pair from the nests of *Macrotermes bellicosus*.

Nids	Hauteur du nid (m)	Longueur de la reine (cm)	Date d'ouverture du nid (suppression du couple royal)	Date de réouverture du nid	Nymphes
1	1,00	7,5	15-3-74	16-5-74	++++
2	1,10	7,0	14-3-75	14-4-75	—
3	1,40	7,0	14-3-75	3-5-75	+++
4	3,30	9,5	15-3-75	6-5-75	+++
5	2,20	8,5	15-3-75	6-5-75	++++
6	1,10	6,5	15-3-75	6-5-75	+
7	0,60	5,0	18-3-75	7-5-75	+
8	2,00	9,0	18-3-75	7-5-75	+
9	0,60	5,0	18-3-75	7-5-75	+
10	1,10	6,5	19-3-75	3-5-75	—
11	0,60	5,0	19-3-75	6-5-75	—

+++ à ++++ : nymphes très nombreuses  
 + : 2 ou 3 nymphes.  
 — : pas de nymphes.  
 +++ to ++++ : large number of nymphs.  
 + : 2 or 3 nymphs.  
 — : no nymph.

*En 1975 :*

— sur 9 termitières ouvertes environ 2 mois après la suppression du couple royal, 3 possédaient une population très riche en nymphes de sexués des stades II, III et IV;

— dans 4 termitières, dont 2 très jeunes (reines de 5 cm de longueur), nous avons trouvé 1 à 3 nymphes (stade III ou IV);

— dans 3 termitières, dont celle réouverte 1 mois seulement après la suppression du couple royal, aucune nymphe n'a été observée.

Dans les colonies possédant des nymphes à la réouverture, le couvain contenait à la fois des larves et des nymphes. Il y avait eu, comme dans le développement normal, formation simultanée de neutres et de sexués.

Les deux termitières contenant des imagos ailés lors de la suppression du couple royal, présentèrent à la réouverture l'une un très grand nombre de nymphes, l'autre 2 nymphes.

Dans aucune termitière, même dans celles où nous n'avons pas observé de nymphes, il ne s'est formé de sexués de remplacement fonctionnels.

## DISCUSSION

### I. — Valeur des résultats obtenus.

Plusieurs faits permettent de penser que les nymphes observées ne sont pas dues à des accidents de développement ou de régulations de colonies, mais la conséquence de la suppression du couple royal.

Au cours de nos deux séjours en Côte-d'Ivoire, une soixantaine de termitières ont été ouvertes entre le début mars et la mi-mai : dans aucune de ces termitières, nous n'avons observé de nymphes de sexués. Les données de BODOR (1967, 1969) et NOIROT (1969) (et communication personnelle) confirment ce fait.

Le très grand nombre de nymphes observées dans 4 termitières n'est pas compatible avec des accidents de différenciation toujours possibles mais certainement très limités.

Nous avons trouvé en mai des nymphes au stade II qui apparaissent normalement 7 ou 8 mois plus tôt (octobre). Il ne peut donc s'agir d'un simple décalage de cycle dû à des conditions climatiques particulières.

Les nymphes d'une même termitière muent sensiblement en même temps (GRASSÉ, 1949). Or, nous avons trouvé des nymphes au stade II deux mois après avoir observé des imagos ailés dans le même nid.

Les jeunes termitières ne produisent pas normalement de sexués (BODOR, 1967, 1969; NUTTING, 1969; et observations personnelles). Nous avons trouvé des nymphes dans deux très jeunes termitières (reines ne dépassant pas 5 cm de longueur) après suppression du couple royal.

## II. — Le contrôle royal sur la différenciation sexués-neutres.

1° A une période où tous les jeunes individus d'une colonie de *Macrotermes bellicosus* s'orientent normalement vers la caste neutre (ouvriers, soldats), la seule suppression du couple royal reproducteur entraîne un changement de différenciation dans la population dont une partie se dirige vers la lignée sexuée. Le couple royal contrôle donc cette différenciation en empêchant la formation de nouvelles lignées sexuées. Cette observation est unique à notre connaissance chez les Termites supérieurs.

Chez les Termites inférieurs, l'inhibition royale sur la formation d'imagos ailés a été montrée chez *Kaloterms flavicollis* (GRASSÉ et NOIROT, 1957; SPRINGHETTI, 1971) et chez deux espèces de *Zootermopsis* (LÜSCHER, 1973). Mais très souvent, l'apparition rapide de sexués de remplacement empêche la formation d'une véritable lignée nouvelle de sexués.

2° *Moment de la différenciation sexués-neutres.* — Chez les Termites supérieurs, les sexués sont reconnaissables à la première mue larvaire. La différenciation entre les lignées sexuée et neutre ne peut donc se situer qu'à trois périodes différentes : soit pendant le premier stade larvaire, soit pendant l'embryogenèse, soit même pendant l'ovogenèse (NOIROT, 1969, 1974).

Chez *M. bellicosus*, nos observations montrent qu'un changement d'orientation est encore réalisable après la ponte, ce qui semblerait indiquer que la différenciation sexué-neutre ne s'effectue qu'après le dépôt des œufs, c'est-à-dire pendant l'embryogenèse ou pendant le premier stade larvaire. Nos résultats n'excluent pas toute action au moment de l'ovogenèse; toutefois, ils montrent que si la différenciation se réalise pendant l'ovogenèse, elle n'est pas définitivement déterminée et reste réversible en fonction de facteurs nouveaux. D'autre part, nos observations montrent que dans une colonie normale la levée de l'inhibition royale sur la formation d'individus sexués se situe après la ponte.

Chez *Schedorhinotermes lamanianus* (Termite inférieur possédant certains caractères de Termite supérieur), la différenciation est acquise à l'éclosion de l'œuf (RENOUX, 1975). Bien que le cas de *Schedorhinotermes* soit très particulier (le déterminisme des castes est lié au déterminisme des sexes), ces deux exemples sembleraient montrer que la période de l'embryogenèse pourrait être une période très importante dans la différenciation des castes sexuées et neutres chez les Termites supérieurs.

3° *Nature du déterminisme de la différenciation des castes sexuées et neutres.* — L'apparition de nymphes de sexués liée à la disparition du couple royal met en évidence une inhibition royale. Seule l'expérimentation pourrait permettre de préciser la nature de cette inhibition. Cependant, à la lumière des travaux réalisés sur les Termites inférieurs où l'existence de phéromones inhibitrices de la formation de sexués de remplacement a été démontrée (voir revues de MILLER, 1969 et LÜSCHER, 1974) et des résultats obtenus sur la nature des inhibitions

royales dans les sociétés supérieures d'Insectes (WILSON, 1971), on est tenté d'interpréter nos observations par l'existence de phéromones inhibitrices. Ainsi, chez la fourmi *Tetraponera anthracina*, où des femelles sexuées ailées apparaissent après disparition de la reine, TERRON (1970) a montré l'existence de phéromones royales inhibitrices. Chez une autre espèce de fourmi, *Plagiolepis pygmaea*, PASSERA (1969) n'est pas parvenu à mettre en évidence la présence de phéromones royales. Mais la démonstration de l'existence de ces phéromones est très délicate, ces substances étant souvent très labiles et en quantité infime. Chez *M. bellicosus*, le très grand nombre d'individus composant la colonie (plusieurs millions) est un argument supplémentaire en faveur d'un contrôle chimique.

Il est évidemment prématuré de discuter de la nature chimique possible de cette phéromone royale inhibitrice non encore démontrée. Toutefois, on sait que chez les Termites inférieurs, la différenciation des castes dépend du taux d'hormone juvénile présent chez les larves et les nymphes pendant les intermues (LÜSCHER, 1972). LÜSCHER et ses collaborateurs pensent que l'hormone juvénile royale peut agir comme une phéromone (LÜSCHER, 1972, 1974; WANYONYI et LÜSCHER, 1973). D'autre part, les sécrétions anales de la reine de *Macrotermes subhyalinus* (= *Bellicositermes bellicosus*) présentent une assez forte activité en hormone juvénile (MEYER et LÜSCHER, 1973). Aussi serait-il très intéressant de connaître les variations éventuelles du taux d'hormone juvénile de la sécrétion anale royale en rapport avec la production des ailés. Cependant, de très récentes expériences réalisées sur *Zootermopsis nevadensis* semblent infirmer l'hypothèse de l'hormone juvénile agissant comme phéromone (LÜSCHER, 1975). Il paraîtrait plus vraisemblable de considérer l'existence d'une phéromone agissant sur l'activité des corps allates.

On doit noter enfin que la substance royale inhibitrice peut agir de deux manières : elle peut agir directement sur les œufs ou sur les larves du premier stade, elle peut agir indirectement sur le comportement des ouvriers vis-à-vis des œufs ou des larves.

### III. — Le problème de la variabilité des résultats obtenus.

La suppression du couple royal dans des colonies naturelles de *M. bellicosus* n'est pas toujours suivie de l'apparition de nymphes. D'autre part, quand des nymphes se différencient, leur nombre est très variable. Rappelons que dans le développement normal des colonies de *M. bellicosus* il y a, à la période favorable, production simultanée de larves et de nymphes dont les proportions respectives sont liées à l'équilibre de la colonie. Lors de nos expériences, cet équilibre est plus ou moins perturbé en fonction de l'ouverture même de la termitière qui nécessite l'engagement d'une grande partie de la population pour la reconstruction du nid. Selon l'ouverture pratiquée dans le nid pour retirer la loge royale et selon l'état nutritionnel de la colonie au moment de la suppression du couple royal, les conséquences sur les soins et l'alimentation du couvain seront

plus ou moins importantes et l'équilibre des différentes castes plus ou moins affecté. D'autre part, nos résultats n'excluent pas une certaine différenciation des œufs à la ponte. Il pourrait alors y avoir une variabilité individuelle dans le degré de différenciation qui expliquerait ainsi les résultats obtenus. Cette variabilité de différenciation des œufs pourrait aussi se retrouver au niveau de la colonie entière en fonction par exemple de l'état physiologique de la reine.

Ainsi, la variabilité des résultats pourrait suggérer l'existence d'un déterminisme plurifactoriel (phéromones, nutrition) s'exerçant à plusieurs étapes du développement (ovogenèse, embryogenèse, premier stade larvaire).

#### IV. — Les sexués de remplacement.

Chez les Termites inférieurs, la disparition du couple royal est généralement suivie de l'apparition de sexués de remplacement néoténiques (ergatoïdes ou nymphoïdes). La rapidité avec laquelle se différencient ces sexués de remplacement est sans doute à l'origine de la non-apparition d'une véritable lignée de sexués. Des sexués de remplacement imaginaux (adultoïdes) ont également été décrits, ils proviennent de nymphes âgées proches de la mue imaginale au moment de la disparition du couple royal (GRASSÉ, 1949).

Chez les Termites supérieurs, les sexués de remplacement imaginaux sont plus fréquents : *Microcerotermes parvus* (NOIROT, 1956), *Termes kraepalinii* (HILL, 1942), *Termes hospes* (NOIROT, 1956), *Paracapritermes primus*, *Protocapritermes krisiformis* (HILL, 1942), *Cubitermes aemulus*, *C. curtatus*, *C. proximatus* (SILVESTRI, 1914), *Cubitermes exiguus* (BOUILLON et MATHOT, 1964), *Eutermellus convergens* (SILVESTRI, 1914), *Anoplotermes* (1) (NOIROT, 1956), *Nasutitermes exitiosus* (HILL, 1942), *Nasutitermes arborum* (NOIROT, 1956). Dans la sous-famille des Macrotermitinae, tous les sexués de remplacement décrits sont de type imaginal, *Macrotermes gilvus* (HARMS, 1927), *Bellicositermes natalensis*, *Odontotermes badius*, *O. latericius* (COATON, 1949), *Bellicositermes bellicosus* (ROY-NOËL, 1974). Ces sexués de remplacement sont identiques aux imagos normaux, certains présentant cependant parfois une pigmentation moins complète. Ils ont deux origines possibles : ils dérivent soit d'imagos ailés présents dans le nid lors de la disparition du couple royal soit de nymphes qui subissent la mue imaginale après la disparition du couple royal. Chez les Termites inférieurs, la transformation d'imagos ailés en sexués de remplacement fonctionnels semble impossible : des imagos ailés placés dans une colonie orpheline ne deviennent jamais féconds (*Calotermes*, *Reticulitermes*) (GRASSÉ, 1949). Chez les Termites supérieurs en revanche, des imagos ailés introduits dans une colonie expérimentale orpheline peuvent devenir féconds (*Anoplotermes*) (1) (NOIROT, 1956). Dans une colonie naturelle de *Macrotermes gilvus* contenant des imagos ailés, HARMS (1927) obtient un jeune couple de remplacement 3 mois seulement après avoir supprimé le couple fondateur. Il considère que les sexués de remplacement dérivent des

(1) D'après NOIROT (communication personnelle), l'espèce étudiée correspond à *Astalotermes quietus* Silvestri dans la révision de SANDS (1972).



imagos ailés observés lors de la suppression du couple. Pourtant, chez *M. bellicosus*, nos observations ne semblent pas en faveur d'une telle origine des sexués de remplacement. En effet, dans deux termitières possédant des ailés, la suppression du couple royal n'a pas entraîné la formation de sexués de remplacement à partir de ces ailés, mais l'apparition d'une nouvelle lignée de sexués se développant à partir des œufs ou des larves du premier stade. Il semblerait donc que chez *M. bellicosus*, les sexués de remplacement se forment à partir de nymphes subissant la mue imaginale après la disparition du couple royal et non à partir d'imagos ailés déjà présents. Toutefois, il faut tenir compte de l'âge des ailés au moment de la suppression du couple royal. Il existe peut-être en effet, comme cela a été observé chez *Kaloterms flavicollis* pour la formation des sexués de remplacement et des soldats (LÜSCHER, 1953, 1974), une période de compétence, de durée limitée, au cours de laquelle seulement les ailés peuvent se transformer en sexués de remplacement. Les expériences faites par COATON (1949) sur la même espèce et par ROY-NOËL (1974) sur l'espèce très voisine *M. subhyalinus* ne peuvent malheureusement pas nous apporter de renseignements complémentaires pour ce problème, les dates de suppression du couple royal de *M. bellicosus* n'étant pas connues et la suppression des sexués de *M. subhyalinus* ayant été effectuée quand les colonies possédaient des nymphes.

#### V. — L'immortalité potentielle des colonies de *M. bellicosus*.

Nos observations ainsi que celles de COATON (1949) montrent que les colonies de *M. bellicosus*, par leur aptitude à remplacer des sexués reproducteurs disparus, présentent, comme d'autres espèces de Termites socialement moins évoluées, une immortalité potentielle. Toutefois, le très faible pourcentage de survies après suppression du couple fondateur ainsi que le grand nombre de jeunes termitières mortes observées en Côte-d'Ivoire indiquent que la colonie doit affronter de nouvelles difficultés après la mise en place des sexués de remplacement.

#### CONCLUSION

Chez *M. bellicosus*, le couple royal exerce une inhibition sur la différenciation de la caste sexuée en dehors de la période normale annuelle de production des sexués.

L'inhibition royale pourrait être d'origine chimique (phéromone).

Chez les Termites supérieurs, la différenciation des castes sexuées et neutres s'effectue soit pendant l'ovogenèse, soit pendant l'embryogenèse, soit pendant le premier stade larvaire. Chez *M. bellicosus* nos observations montrent que la différenciation, si elle se fait pendant l'ovogenèse, est encore réversible après la ponte. De façon certaine, l'inhibition royale n'est pas levée à la ponte.

Certainement en rapport avec sa haute évolution dans la vie sociale, *M. bellicosus* a perdu la faculté de produire des sexués de remplacement néoténiques. Cependant, en formant de nouvelles générations d'individus sexués, la colonie conserve la possibilité de survivre après disparition du couple royal fondateur.

Chez *M. bellicosus*, les sexués de remplacement imaginaires sembleraient provenir de stades nymphaux et non d'imagos ailés présents dans le nid lors de la disparition du couple royal.

REMERCIEMENTS. — Nous exprimons nos vifs remerciements à M. le Professeur CH. NOIROT qui a dirigé ce travail.

Lors de nos séjours en Côte-d'Ivoire, nous avons été accueilli dans les services de la Station ORSTOM d'Adiopodoumé. Nous tenons à exprimer notre profonde reconnaissance à son Directeur ainsi qu'aux nombreux chercheurs qui ont permis et facilité nos recherches.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BODOT (P.), 1967. — Cycles saisonniers d'activité collective chez les Termites des savanes de Basse-Côte-d'Ivoire. *Ins. Soc.*, 14, 359-388. — 1969. Composition des colonies de Termites. Ses fluctuations au cours du temps. *Ins. Soc.*, 16, 39-54.
- BOUILLON (A.) et MATHOT (G.), 1964. — Observations sur l'écologie et le nid de *Cubitermes exiguus* Mathot. Description de nymphes-soldats et d'un pseudimago. In : Etudes sur les Termites africains (Bouillon A., éd.). Masson, édit., Paris, 420 p.
- COATON (W. G. H.), 1949. — Queen removal in termite control. *Farming S. Afr.*, 24, 335-338.
- GRASSÉ (P.-P.), 1937. — Recherches sur la systématique et la biologie des Termites de l'Afrique occidentale française. Première partie : Protermitidae, Mesotermitidae, Metatermitidae (Termitinae). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 106, 1-100. — 1949. Ordre des Isoptères ou Termites. In : Traité de Zoologie (Grassé P. P., éd.), t. 9. Masson, édit., Paris, 1118 p.
- GRASSÉ (P.-P.) et NOIROT (C.), 1957. — La société de *Calotermes flavicollis* (Insecte Isoptère) de sa fondation au premier essaimage. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 246, 1789-1795. — 1961. Nouvelles recherches sur la systématique et l'éthologie des Termites champignonnistes du genre *Bellicositermes* Emerson. *Ins. Soc.*, 8, 311-359.
- HARMS (J. W.), 1927. — Koloniegründung bei *Macrotermes gilvus* Hag. *Zool. Anz.*, 74, 221-236.
- HILL (G. F.), 1942. — Termites (Isoptera) from the Australian region (including Australia New Guinea and Islands south of the equator between 140 E longitude and 170 W longitude). *Counc. Sci. Ind. Res., Commonw. Austr., Melbourne*, 479 p.
- LÜSCHER (M.), 1953. — Kann die Determination durch eine monomolekulare Reaktion ausgelöst werden? *Rev. Suisse Zool.*, 60, 524-528. — 1969. Die Bedeutung des Juvenilhormons für die Differenzierung der Soldaten bei der Termiten *Kalotermes flavicollis*. *Proc. VI Congr. IUSSI, Bern*, 165-170. — 1972. Environmental control of juvenile hormone (JH) secretion and caste differentiation in termites. *Gen. comp. Endocr.*, suppl. 3, 509-514. — 1973. The influence of the composition of experimental groups on caste development in *Zootermopsis* (Isoptera). *Proc. VII Congr. IUSSI, London*, 253-256. — 1974. Kasten und Kastendifferenzierung bei niederen Termiten. In : Sozial polymorphismus bei Insekten (Schmidt G. H., éd.), 694-739. *Wissenschaft. Verlagsges. MBH, Publ., Stuttgart*. — 1975. Pheromones and polymorphism in bees and termites. *Int. Coll. IUSSI, Pheromones and defensive secretions in social insects, Dijon*, 123-141.
- MEYER (D.) et LÜSCHER (M.), 1973. — Juvenile hormone activity in the haemolymph and the anal secretion of the queen of *Macrotermes subhyalinus* (Rambur) (Isoptera, Termitidae). *Proc. VII Congr. IUSSI, London*, 268-273.
- MILLER (E. M.), 1969. — Caste differentiation in the lower termites. In : *Biology of Termites* (Krishna K. and Weesner F. M., éd.), t. 1. Academic Press, Publ., New York and London, 598 p.

- NOIROT (C.), 1956. — Les sexués de remplacement chez les Termites supérieurs (Termitidae). *Ins. Soc.*, 3, 145-158. — 1969. Formation of castes in the higher Termites. *In* : Biology of Termites (Krishna K. and Weesner F. M., éd.), 1, 311-350. *Academic Press*, Publ., New York and London. — 1974. Polymorphismus bei höheren Termiten. *In* : Sozial polymorphismus bei Insekten (Schmidt G. H., éd.), *Wissenschaft. Verlagsges. MBH*, Stuttgart, 974 p.
- NUTTING (W. L.), 1969. — Flight and colony foundation. *In* : Biology of Termites (Krishna K. and Weesner F. M., éd.), t. 1. *Academic Press*, Publ., New York and London, 598 p.
- PASSERA (L.), 1969. — Contribution à l'étude du déterminisme de la caste chez une fourmi : *Plagiotelepis pygmaea*. *Proc. VI Congr. IUSSI Bern*, 233-238.
- RENOUX (J.), 1975. — Le polymorphisme de *Schedorhinotermes lamanianus* (Sjöstedt) (Isoptera, Rhinotermitidae). Essai d'interprétation. *Thèse Sciences*, Dijon, n° C.N.R.S. Ao 9569, 196 p.
- ROY-NOËL (J.), 1974. — Contribution à la connaissance des reproducteurs de remplacement chez les Termites supérieurs : observations sur *Bellicositermes bellicosus* (Macrotermitinae). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 273, 481-482.
- RUELLE (J. E.), 1970. — A revision of the termites of the genus *Macrotermes* from the Ethiopian region (Isoptera, Termitidae). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent.*, 24, 363-444.
- SANDS (W. A.), 1972. — The soldierless termites of Africa (Isoptera, Termitidae). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent.*, suppl. 18, 244 p.
- SILVESTRI (F.), 1914. — Contribuzione alla conoscenza dei Termitidi e Termitofili dell' Africa occidentale. I. Termitidi. *Boll. Lab. Zool. Gen. Agr. R. Scol. Sup. Agr. Portici*, 9, 1-146.
- SPRINGHETTI (A.), 1971. — Il controllo dei reali sulla differenziazione degli alati in *Kalotermes flavicollis* Fabr. *Boll. Zool.*, 38, 101-110.
- TERRON (G.), 1970. — Recherches morphologiques et biologiques sur *Tetraoponera anthracina* Santschi et sur son parasite social temporaire *Tetraoponera ledouxi* Terron. *Thèse Sciences*, Toulouse, 313 p.
- WANYONYI (K.) et LÜSCHER (M.), 1973. — The action of juvenile hormone analogues on caste development in *Zootermopsis* (Isoptera). *Proc. VII Congr. IUSSI, London*, 392-395.
- WILSON (E. O.), 1971. — The Insect Societies. *Harvard University Press*, Publ., Cambridge, Ma., U.S.A., 548 p.
-