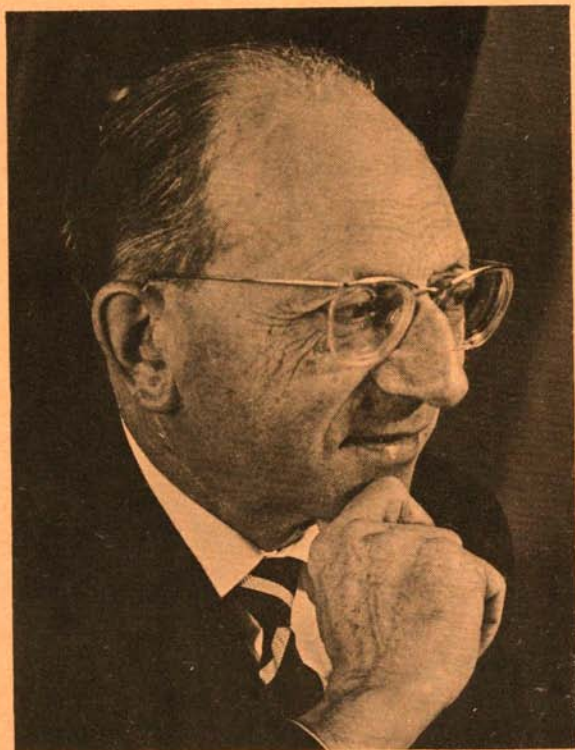


ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

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

VOL.3 -COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL ,

VAISON LA ROMAINE 12-14 Sept. 1985



(photo A.DEVEZ)

Pierre-Paul GRASSÉ

Actes Coll. Insectes Sociaux, 3 : 123-132 (1986)

SYSTEMES POLYCALIQUES
CHEZ NASUTITERMES PRINCEPS (DESNEUX)⁽¹⁾

par

Y. ROISIN⁽²⁾, J.M. PASTEELS et J.-C. BRAEKMAN⁽³⁾

*Collectif de Bio-écologie, CP 160
Université libre de Bruxelles
50, avenue F.D. Roosevelt
B-1050 Bruxelles (Belgique)*

Résumé : Quatre méthodes ont été utilisées afin d'étudier l'extension des territoires des sociétés de Nasutitermes princeps (Desneux) dans les plantations de cocotiers de la côte nord de la Nouvelle-Guinée : des cartes de la disposition des nids, des tests d'agressivité, l'analyse de la composition en diterpènes de la sécrétion défensive des soldats et la recherche de reproducteurs dans les nids. La similitude des compositions en diterpènes entre nids voisins suggère l'existence de systèmes polycaliques très étendus et un mode de reproduction par bourgeonnement. Ces conclusions sont supportées par le nombre et le type de sexués présents dans les nids et les résultats des tests d'agressivité, bien que l'absence d'agressivité entre nids n'implique pas forcément qu'ils appartiennent à la même société.

Mots-clés : Nasutitermes princeps, Isoptera, diterpènes, variation chimique, territorialité, agressivité intraspécifique, stratégie de reproduction.

Summary : Polycalic systems in Nasutitermes princeps

Four methods were used to study the territorial expansion of the societies of Nasutitermes princeps (Desneux) : maps of nest distribution, tests of aggressiveness, chemical analyses of the soldiers' defensive secretion, and number and type of reproductives. Resemblances between diterpene patterns of neighbouring nests suggest that N. princeps societies are polycalic, can spread over large territories, and reproduce by budding. These conclusions are supported by the other

(1) Laing Island Biological Station, contribution n° 97.

(2) Aspirant et (3) Maître de Recherches au Fonds National de la Recherche Scientifique de Belgique.

approaches, although the absence of aggression between nests does not necessarily imply that they are parts of the same society.

Key words : Nasutitermes princeps, Isoptera, diterpenes, chemical variation, territoriality, intraspecific aggressiveness, reproductive strategy.

INTRODUCTION

Le termite de Nouvelle-Guinée Nasutitermes princeps est remarquable par une proportion très élevée de colonies polygynes et l'existence d'un dimorphisme des ailés (Roisin et Pasteels, 1984, 1985). Dans ce travail, nous nous sommes attachés à l'étude de la répartition des territoires et à la reproduction au niveau des sociétés. Nous avons commencé par cartographier les nids et galeries de récolte dans des plantations de cocotiers, mais l'existence de galeries souterraines constituait un obstacle important à la réalisation de ce projet. Pour cette raison, d'autres techniques ont été utilisées : des tests d'agressivité, des analyses de la sécrétion défensive des soldats, et des dissections de nids cartographiés afin de déterminer la présence éventuelle de reproducteurs et, le cas échéant, leur nombre et la forme à laquelle ils appartiennent.

La confrontation d'ouvriers ou de soldats de colonies différentes donne habituellement lieu à des batailles chez Nasutitermes, quoique les tests d'agressivité entre sociétés différentes soient parfois négatifs (N. rippertii, Andrews, 1911 ; N. corniger, N. ephratae, Thorne, 1982 ; N. nigriceps, Levings et Adams, 1984). Il convient donc d'être prudent dans l'interprétation des résultats de ces tests.

La sécrétion défensive gluante des soldats de Nasutitermes se compose essentiellement de mono- et de diterpènes (Prestwich, 1979a,b). La distribution qualitative et quantitative des mono- et diterpènes peut varier entre espèces différentes, ou à l'intérieur d'une même espèce. Des différences importantes peuvent se rencontrer entre colonies sympatriques, comme chez Longipeditermes longipes (Goh et al., 1984). Chez Trinervitermes et les Nasutitermes du Costa Rica, cependant, les variations semblent beaucoup plus faibles (Prestwich 1979a, 1983). Les diterpènes sont synthétisés par les soldats eux-mêmes (Prestwich et al., 1981) et ne semblent pas influencés par l'alimentation (Prestwich et Chen, 1981). On peut donc raisonnablement considérer que la composition en diterpènes est déterminée génétiquement. Si la variation de cette composition entre colonies sympatriques est suffisante, on peut envisager de reconnaître les soldats d'une colonie donnée sur l'ensemble de leur territoire par l'analyse chimique de leur sécrétion. Une certaine variation peut cependant être due à des facteurs non génétiques, tel l'âge des soldats ou des colonies (en préparation).

Le nombre et le type de sexués rencontrés peuvent également apporter des indications sur le mode de formation d'une société : un couple d'imagos normaux signifie en principe une fondation indépendante, alors que des sexués multiples ou des micro-imagos représentent soit des sexués de remplacement, soit une colonie issue par bourgeonnement d'une colonie-mère.

Nous allons dans ce travail comparer les résultats obtenus par les cartographies, les tests d'agressivité, les analyses chimiques et les récoltes des reproducteurs.

MATERIEL ET METHODES

Quarante-cinq nids provenant de la région de Hansa Bay, sur la côte nord de la Nouvelle-Guinée, ont été échantillonnés au cours de cette étude. Les nids ont été récoltés dans quatre sites (fig. 1). Le statut reproducteur (monogyne, polygyne, ou sans reine) de la plupart des nids a été déterminé par dissection, et les sexués récoltés comme décrit précédemment (Roisin et Pasteels, 1984). Un échantillon d'au moins 75 soldats de chaque nid (généralement 100) a été récolté dans du méthanol pur pour analyse chimique.

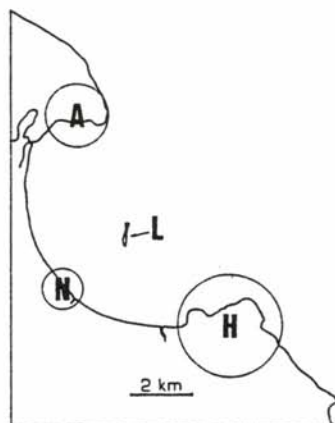


Figure 1 : Carte de Hansa Bay, montrant la disposition des différents lieux de récolte des échantillons analysés.

A : Awar, plantation de cocotiers et cacacyers, nids A1 - A11

N : Nubia, cocotiers, nids N12 - N13

H : Hansa Point, cocotiers, nids H14 - H44

L : Laing Island ($4^{\circ}10'S$, $144^{\circ}52'E$), île corallienne boisée, L45.

Les tests d'agressivité consistent à mettre en présence, dans une boîte de Petri (diamètre : 9 cm), sur un fond de papier filtre, 10 ouvriers et 5 soldats de chacun des 2 nids testés. La présence d'individus morts ou blessés est relevée après 10 min. Afin de corroborer ces observations à court terme, les boîtes sont laissées en place pour la nuit et réexaminées le lendemain matin : là où une bataille a eu lieu, des cadavres et des appendices sont éparpillés sur le papier filtre, tandis que dans le cas contraire, les termites sont regroupés, avec la plupart des soldats disposés en périphérie du groupe.

Les analyses chimiques ont été réalisées par GLC et TLC comme décrit dans Braekman *et al.*, 1984a. Les proportions relatives des différents diterpènes ont été déterminées à l'aide d'un intégrateur Perkin Elmer 3373 B. L'identification des diterpènes a été établie en comparant les index de Kovats et R_f avec ceux d'échantillons de référence.

Pour chaque échantillon, l'abondance relative de 24 diterpènes a été déterminée, en pourcentage du total des diterpènes. Les substances présentes à l'état des traces se sont vu assigner un score arbitraire de 0,25 %. La structure de 13 de ces diterpènes avait été élucidée précédemment (Dupont *et al.*, 1981, Braekman *et al.*, 1984b, et données non publiées) (tableau 1). Les variables E et J sont la somme des proportions d'un diterpène et de son produit d'oxydation à l'air, parce que l'exposition à l'air peut modifier leur abondance respective (Dupont *et al.*, 1981). Le nombre de variables a été ainsi réduit à 22.

Les distances du chi-carré entre échantillons ont été calculées et traitées par l'analyse des correspondances, qui visualise le nuage multidimensionnel des points représentatifs des échantillons par projections successives sur ses axes principaux, et donne ainsi une représentation de la dispersion des échantillons en fonction de leur degré de similitude.

Tableau 1 : Diterpènes isolés de la sécrétion défensive des soldats de *N. princeps*.

- A : 3 κ -hydroxy-7,16-secotrinervita-7,11,15(17)-triène
 B : 9 β -acétoxy-1(15),8(19)-trinervitadiène
 C : 9 β -hydroxy-1(15),8(19)-trinervitadiène
 E : 2 β ,3 κ -dihydroxy-1(15),8(19)-trinervitadiène
 + 3 κ -hydroxy-2-oxo-1(15),8(19)-trinervitadiène
 F : 3 κ -acétoxy-15 β -hydroxy-7,16-secotrinervita-7,11-diène
 G : 2 β ,3 κ -dihydroxy-1(15),8-trinervitadiène
 H : 2 β ,3 κ -diacétoxy-1(15),8(19)-trinervitadiène
 J : 9 κ -acétoxy-2 β ,3 κ -dihydroxy-1(15),8(19)-trinervitadiène
 + 9 κ -acétoxy-3 κ -hydroxy-2-oxo-1(15),8(19)-trinervitadiène
 M : 2 β ,3 κ ,9 κ -triacétoxy-1(15),8(19)-trinervitadiène
 P : 2 β ,3 κ ,9 κ ,13 κ -tetrahydroxy-1(15),8(19)-trinervitadiène
 Q : 2 β ,3 κ ,9 κ ,13 κ -tetraacétoxy-1(15),8(19)-trinervitadiène
 D, K, L, N, R, S, T, U, V, W, X : composés non identifiés.

RESULTATS

Une carte détaillée d'une zone d'Awar Plantation est représentée en figure 2. N. princeps et Microcerotermes biroi sont les deux seules espèces arboricoles présentes. Elles ne se rencontrent jamais sur le même arbre. Cette zone comprend 15 nids de N. princeps, dont deux (A4 et A5) contenaient des sexués fonctionnels. Les nids A9, A10 et A11 se trouvent largement en dehors de la zone cartographiée. Le nid A9 est isolé des nids cartographiés par une large zone (plus de 100 m) dominée par M. biroi.

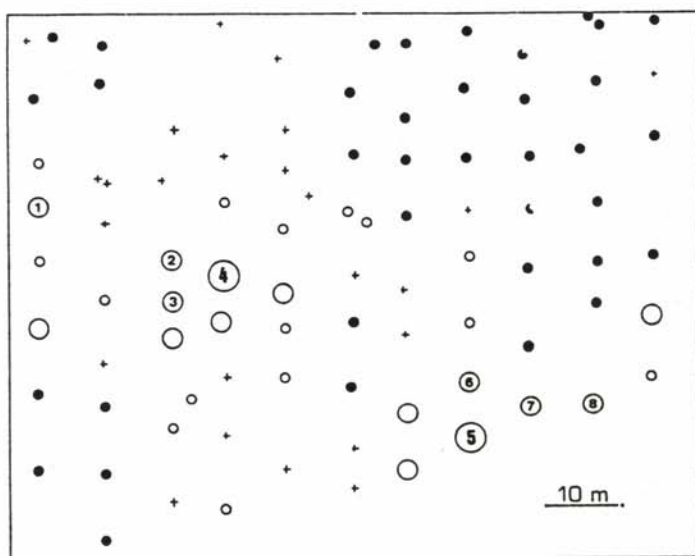


Figure 2 : Carte d'une zone de la plantation d'Awar.

- + cocotier sans termites arboricoles
- cocotier occupé par Microcerotermes biroi
- cocotier occupé par N. princeps : grands cercles = nids pourvus de sexués ; cercles moyens = nids sans sexués ; petits cercles = galeries de récolte uniquement.

Aucune agressivité ne se manifeste lors de rencontres entre neutres des nids A1 à A8, ni entre ces nids et A10 ou A11, mais bien vis-à-vis de A9.

S'il est habituel d'observer des batailles entre ouvriers ou soldats de colonies différentes, l'absence d'agressivité entre nids de différents points de collecte a été constatée dans certains cas, bien qu'ils appartiennent de toute évidence à des sociétés différentes : par exemple, les ouvriers et soldats du nid isolé L45 de l'île de Laing se battent avec ceux de A1, A5, A10, N12 et H18, mais pas avec ceux de A9 et H30. Les résultats de ces tests sont reproductibles. L'absence de réactions agressives entre deux groupes d'individus ne signifie donc pas nécessairement qu'ils appartiennent à la même société.

L'analyse des correspondances permet de visualiser la variabilité dans la distribution des diterpènes. Les cinq premières valeurs propres expriment respectivement 36,8 %, 20,9 %, 12,2 %, 6,4 % et 5,7 % de la variance, ou 82 % ensemble. Les composantes restantes représentent chacune moins de 5 % de la variance totale. La figure 3 montre la distribution des nids dans le plan des axes 1 et 2, ainsi que le statut reproducteur des nids. Des différences importantes peuvent se rencontrer, même entre colonies du même site de récolte. Comme les nids monogynes résultent en principe d'une fondation indépendante, leur diversité est particulièrement instructive : leurs points représentatifs sont largement dispersés.

Le groupement le plus remarquable qui ressort de ce graphique est composé des nids A1 à A8, de la plantation d'Awar. Les "cartes d'identité" chimiques des deux nids pourvus de reproducteurs (A4 et A5) se révèlent quasiment identiques. Les nids A10 et A11 ne sont pas très différents, au contraire de A9 qui se trouve nettement isolé.

Les nids H31 à H37 forment également un groupe assez homogène, dont H30 et H38 se détachent quelque peu. Tous ces nids occupent des territoires contigus et ne sont pas agressifs entre eux. Les nids H23, H25 et H29, quoique situés à plusieurs centaines de mètres de la zone figurée, sont assez proches chimiquement du groupement H31 à H37 (fig. 3). Les nids H39 (monogyne) et H40 (polygyne) partagent une composition très caractéristique, complètement différente de celle des autres nids. Eux aussi sont géographiquement proches l'un de l'autre et mutuellement tolérants. Chimiquement parlant, le nid H41 n'a pas de proche voisin, alors que H42, H43 et H44 se ressemblent fortement.

Les nids H19 à H25 occupent des territoires contigus. Les nids H19 à H23 sont mutuellement non agressifs, mais combattent avec H24 et H25. Les ressemblances chimiques sont évidentes dans le groupe H19-20-21, alors que les autres nids sont modérément dispersés (fig. 3).

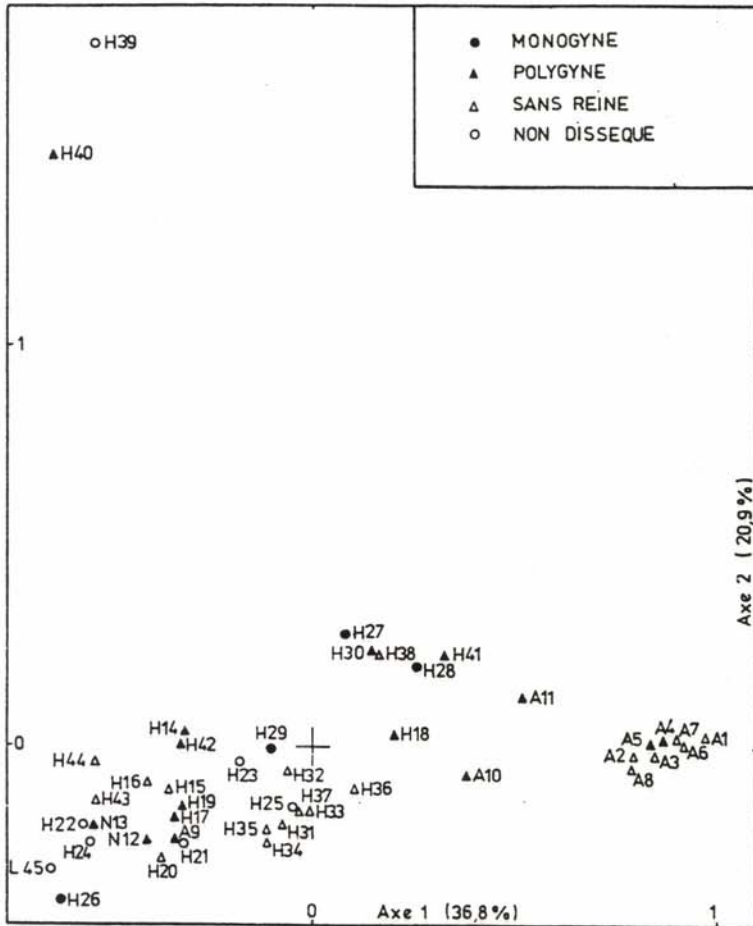


Figure 3 : Diagramme d'analyse des correspondances (axes 1 et 2).

Les nids H14 à H17 occupent également des territoires en contact.

Les nids restants de Hansa Point (le nid polygyne H18 et les monogynes H26 à H29), Nubia (N12, N13) et Laing Island (L45) sont dispersés sur le graphique d'analyse des correspondances (fig. 3). Ils se trouvent plus ou moins éloignés des autres nids, et donnent une bonne image de la variabilité qui peut se rencontrer dans ou entre les sites de collecte.

CONCLUSIONS

Nos résultats montrent que la construction de nids secondaires dépourvus de sexués est un phénomène fréquent chez N. princeps, et conduit à la formation de systèmes polycaliques pouvant s'étendre sur de grands territoires. Les tests d'agressivité peuvent fournir des indications sur l'appartenance à telle ou telle société des individus rencontrés dans les calies secondaires ou sur les lieux de récolte de nourriture. Toutefois, des incohérences peuvent se rencontrer dans ce type d'expériences, parce que des rencontres entre sociétés distinctes ne se soldent pas toujours par des comportements agressifs. Sur cet aspect, N. princeps se comporte comme les autres espèces du genre étudiées à ce jour (Andrews, 1911, Thorne, 1982, Levings et Adams, 1984). Les facteurs responsables de l'agression ou de la tolérance intercoloniale restent à étudier.

Des variations substantielles, surtout quantitatives, se rencontrent dans la composition en diterpènes de colonies sympatriques chez N. princeps, qui semble ainsi plus variable que les Nasutitermes néotropicaux (Gush et al., 1985). Les différences entre colonies sympatriques se sont dans plusieurs cas révélées suffisantes pour permettre des regroupements entre nids particulièrement proches chimiquement par comparaison avec les autres nids du même site. Ressemblance chimique et absence d'agressivité entre nids voisins qui peuvent être en connexion par des passages souterrains suggèrent fortement qu'ils appartiennent à la même société polycalique, et permettent d'établir l'étendue territoriale de cette société. Les nids A1 à A8 constituent le meilleur exemple d'un tel système de nids peu éloignés l'un de l'autre, mutuellement tolérants, et chimiquement presque identiques. Les nids H30 à H38, H39-H40, H42 à H44 constituent vraisemblablement d'autres systèmes de cette sorte, bien que moins homogènes chimiquement.

D'un intérêt tout particulier est la présence de reproducteurs fonctionnels dans plus d'un nid du groupe A1 à A8. Les différences chimiques entre les nids A4 et A5, tous deux polygyne, sont bien en deçà de celles observées habituellement entre deux nids pourvus de reproducteurs, même à l'intérieur d'un site de récolte. Logiquement, ces nids doivent donc aussi être de constitution génétique proche. De même, le nid monogyne H39 et le polygyne H40 partagent une composition très

caractéristique, très différente de tous les autres nids. Ces faits soulèvent le problème de la formation de tels systèmes de nids.

Deux mécanismes peuvent conduire à la formation d'une nouvelle société : la fondation indépendante par des imagos désailés (dans la majorité des cas, si pas tous, un seul couple) après le vol nuptial, ou la différenciation de sexués dans un nid auparavant dépourvu de reproducteurs, construit par bourgeonnement au départ du nid parental.

Si les deux membres d'un couple fondateur proviennent de colonies différentes, on peut prévoir que la société résultante aura sa propre composition chimique en diterpènes, différente des colonies avoisinantes. S'ils proviennent de la même société, les constitutions génétique et chimique de la nouvelle colonie rappelleront celles de la colonie-mère.

La différenciation de sexués dans leur colonie d'origine conduit habituellement à des associations polygynes et polyandres (Roisin et Pasteels, 1986). Les nouvelles sociétés apparues par bourgeonnement devraient donc être proches génétiquement, et donc chimiquement, de leur société-mère, parce que le degré de parenté est élevé entre les sexués des deux nids, et qu'un grand nombre de sexués tempère les variations interindividuelles.

Comme N. princeps démontre une nette tendance au polycalisme, l'hypothèse du bourgeonnement est la plus vraisemblable pour expliquer les ressemblances chimiques entre les nids A4 et A5, H39 et H40. Le nombre et le type de sexués rencontrés dans ces nids sont compatibles avec cette hypothèse seul le nid H39 contenait un couple d'imagos normaux, probablement des sexués primaires.

A condition qu'une dispersion à longue distance ne soit pas nécessaire, le bourgeonnement présente un avantage substantiel sur la fondation indépendante : dans le premier cas, les nouveaux sexués bénéficient dès le départ d'un grand nombre d'ouvriers et de soldats qui leur permet d'éviter les stades périlleux du début du développement qu'une jeune colonie fondée indépendamment doit franchir. Ce mode reproduction paraît très adapté à la colonisation rapide de milieux très homogènes et de grandes étendues, telles les plantations de cocotiers tout le long de la côte nord de la Nouvelle-Guinée, et pourrait en partie expliquer le succès de N. princeps dans ces plantations.

REFERENCES

- ANDREWS E.A., 1911.- Observations on termites in Jamaica. J. Anim. Behav., 1, 193-228.
- BRAEKMAN J.C., DALOZE D., DUPONT A., PASTEELS J.M., JOSENS G. 1984a.- Diterpene composition of defense secretion of four West African Trinervitermes soldats. J. Chem. Ecol., 10, 1363-1370.

- BRAEKMAN J.C., DALOZE D., DUPONT A., PASTEELS J.M., OTTINGER R., 1984b.- New trinervitane diterpenes from Neo-Guinean Nasutitermes sp. Bull. Soc. Chim. Belg., **93**, 291-297.
- DUPONT A., BRAEKMAN J.C., DALOZE D., PASTEELS J.M., TURSCH B., 1981.- Chemical composition of the frontal gland secretions from Neo-Guinean nasute termite soldiers. Bull. Soc. Chim. Belg., **90**, 485-499.
- GOH S.H., CHUAH C. H., THO Y.P., PRESTWICH G.D., 1984.- Extreme intraspecific chemical variability in soldier defense secretion of allopatric and sympatric colonies of Longipeditermes longipes. J. Chem. Ecol., **10**, 929-944.
- LEVINGS S.C., ADAMS E.S., 1984.- Intra- and interspecific territoriality in Nasutitermes in a Panamanian mangrove forest (Isoptera : Termitidae). J. Anim. Ecol., **53**, 705-714.
- PRESTWICH G.D., 1979a.- Chemical defense by termite soldiers. J. Chem. Ecol., **5**, 459-480.
- PRESTWICH G.D., 1979b.- Interspecific variation in the defense secretions of Nasutitermes soldiers. Biochem. Syst. Ecol., **7**, 211-221.
- PRESTWICH G.D., 1983.- Chemical systematics of termite exocrine secretions. Ann. Rev. Ecol. Syst., **14**, 287-311.
- PRESTWICH G.D., CHEN D., 1981.- Soldier defensive secretions of Trinervitermes bettonianus (Isoptera, Nasutitermitinae) : chemical variation in allopatric populations. J. Chem. Ecol., **7**, 147-157.
- PRESTWICH G.D., JONES R.W., COLLINS M.S., 1981.- Terpene biosynthesis by nasute termite soldiers (Isoptera : Nasutitermitinae). Insect Biochem., **11**, 331-336.
- ROISIN Y., PASTEELS J.M., 1984.- Polygynie et polymorphisme des sexués chez Nasutitermes princeps (Desneux). Actes Coll. Insectes Soc., **1**, 233-238.
- ROISIN Y., PASTEELS J.M., 1985.- Imaginal polymorphism and polygyny in the Neo-Guinean termite Nasutitermes princeps (Desneux). Insectes Soc., **32**, 140-157.
- ROISIN Y., PASTEELS J.M., 1986.- Remplacement of reproductives in Nasutitermes princeps (Desneux) (Isoptera : Termitidae). Behav. Ecol. Sociobiol., sous presse.
- THORNE B.L., 1982.- Termite-termite interactions : workers as an agonistic caste. Psyche, **89**, 133-150.