

DETECTION DU (Z,Z,E)-3,6,8-DODECATRIEN-1-OL PAR LES OUVRIERS ET LES ESSAIMANTS DE DEUX ESPECES DE TERMITES CHAMPIGNONNISTES : *PSEUDACANTHOTERMES SPINIGER* ET *P. MILITARIS* (TERMITIDAE, MACROTERMITIDAE)

**Christian BORDEREAU¹, Alain ROBERT¹, Nathalie LADUGUIE¹,
Odile BONNARD¹, Jean-Luc LE QUERE² et Ryohei YAMAOKA³**

¹Université de Bourgogne, Laboratoire de Zoologie, URA CNRS 674, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon (France)

²INRA, Laboratoire de Recherche sur les Arômes, 21000 Dijon (France)

³Kyoto Institute of Technology, Department of Applied Biology, Kyoto 606 (Japan)

Résumé : Du (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol de synthèse, alcool insaturé considéré comme étant la phéromone de piste de plusieurs espèces de termites inférieurs, a été testé sur deux espèces de termites supérieurs champignonnistes, *Pseudacanthotermes spiniger* et *P. militaris*. Dans les tests de suivis de piste, les ouvriers se montrent extrêmement sensibles à cet alcool, mais uniquement à l'intérieur d'une gamme étroite de concentrations (entre 10⁻⁴ et 10⁻¹ ng/cm). Les imagos essaimants sont 10 à 100 fois moins sensibles au dodécatrienol que les ouvriers, mais ils sont capables de suivre des pistes tracées avec des doses supérieures au ng/cm. Les fortes doses déclenchent des comportements d'excitation chez les essaimants mâles. Ces résultats sont tout à fait compatibles avec l'idée d'une dualité fonctionnelle (phéromone de piste, phéromone sexuelle) exercée par le dodécatrienol chez *Pseudacanthotermes*.

Mots-clés : (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol, phéromone de piste, phéromone sexuelle, termites.

Abstract : Detection of (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol by the workers and the alates of two fungus-growing termite species, *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris* (Termitidae, Macrotermitinae).

(Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol is the trail following pheromone of several species of lower termites (Rhinotermitidae). We have studied the trail following activity of synthetic dodecatrienol in two species of higher fungus growing termites, *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris*. Bioassays showed that the workers of both species were very sensitive to this unsaturated primary C12 alcohol only within a limited range of concentrations (between 10⁻⁴ and 10⁻¹ ng/cm). The alates were about 10 to 100 times less sensitive than the workers, but they were able to follow trails with high concentrations of dodecatrienol. The high levels of dodecatrienol induced excitation in males. These results well agree with the idea that dodecatrienol is the major component of both trail and sex pheromones in *Pseudacanthotermes*.

Key words : (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol, sex pheromone, trail pheromone, termites.

INTRODUCTION

En 1968, MATSUMURA et ses collaborateurs identifièrent la phéromone de piste d'un termite inférieur américain de la famille des Rhinotermitidae, *Reticulitermes virginicus*, comme étant le (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol (dodécatrienol). Cet alcool insaturé est également présent dans le bois de nourriture du termite. La même substance a

été retrouvée récemment chez deux autres espèces de Rhinotermitidae, *Reticulitermes speratus* (TOKORO et coll. 1990) et *Coptotermes formosanus* (TOKORO et coll. 1989). Elle a été isolée et identifiée chez des ouvriers privés préalablement de toute nourriture pouvant renfermer du dodécatrienol. Les auteurs japonais lui ont attribué un rôle de phéromone de piste mais, en raison des quantités extrêmement faibles présentes, ils n'ont pu la localiser au niveau de la glande sternale qui est connue pour sécréter les phéromones de piste et les phéromones sexuelles chez les termites. Du dodécatrienol a également été identifié chez un termite supérieur champignoniste *P. spiniger*, mais chez cette espèce, il intervient comme phéromone sexuelle (BORDEREAU et coll., 1991)

Nous avons testé l'activité biologique comme phéromone de piste du dodécatrienol synthétique chez les ouvriers et les essaimants de deux espèces de termites champignonistes *Pseudacanthotermes spiniger* et *P. militaris*.

MATERIEL et METHODES

Les études ont été réalisées au Congo, où *P. spiniger* et *P. militaris* cohabitent et prolifèrent dans les plantations de canne à sucre de la vallée du Niari.

Pseudacanthotermes spiniger essaime au mois de Mai, *P. militaris* au mois d'Avril. Dans les deux espèces, la réunion des sexes offre la particularité de s'opérer en plein vol, contrairement à la très grande majorité des autres espèces de termites où le phénomène s'effectue seulement après le retour au sol.

Les ouvriers des deux espèces récoltent en surface, à l'air libre ou sous placage de terre, des matériaux ligneux ou herbacés pouvant être situés à plusieurs mètres, voire plusieurs dizaines de mètres du nid. Pour leurs déplacements entre le nid et les zones de récolte, les ouvriers utilisent des galeries souterraines et, en surface, des pistes recouvertes ou non de galeries.

Les tests biologiques ont été réalisés sur place au Congo, à la température ambiante, au cours de deux séjours effectués en Avril 1991 et Avril 1992. Pour les ouvriers, les tests ont été faits avec des grands ouvriers prélevés dans le nid. Les ailés de *P. militaris* ont été récoltés au moment de l'essaimage, mais ceux de *P. spiniger* ont été prélevés dans le nid, une à deux semaines avant leur essaimage. Les individus testés ont été préalablement désailés.

Le test de suivi de piste consiste à tracer des pistes artificielles en Y de 10 cm de longueur, à l'aide d'une microseringue, sur un support en papier filtre (Whatman n°1) et à mesurer la distance moyenne parcourue par une série de 30 individus. On utilise une piste nouvelle et un individu nouveau à chaque test.

Le dodécatrienol de synthèse a été utilisé en solution dans du pentane bidistillé.

RESULTATS

Détection du dodécatrienol par les ouvriers (Fig. 1)

1. *Pseudacanthotermes spiniger*

Pour les ouvriers de *P. spiniger*, le seuil de réponse au dodécatrienol se situe à 10^{-4} ng/cm. On observe des réponses maximales pour des concentrations situées entre 10^{-3} et 10^{-2} ng/cm, puis une absence de réponse pour les concentrations supérieures 10^{-1} ng/cm.

De ces résultats, deux faits sont à souligner : l'extrême sensibilité des ouvriers de *P. spiniger* au dodécatrienol et leur incapacité à suivre des pistes tracées avec des concentrations égales ou supérieures à 1 ng/cm.

2. *Pseudacanthotermes militaris*

Les ouvriers de *P. militaris* possèdent la même sensibilité que ceux de *P. spiniger* vis-à-vis du dodécatrienol. Ils ne répondent plus au delà de 1 ng/cm de piste.

Détection du dodécatrienol par les essaimants (Fig. 2)

1. *Pseudacanthotermes spiniger*

Les résultats sont représentés sur la figure 2. On observe deux différences très nettes par rapport aux ouvriers de la même espèce. La sensibilité des essaimants au dodécatrienol est 10 à 100 fois moins grande que celle des ouvriers. Les essaimants sont capables de répondre à des doses de dodécatrienol supérieures au ng/cm de piste. On doit souligner également que les réponses données par les essaimants mâles et femelles ne sont pas significativement différentes. Mais, les doses supérieures au ng de dodécatrienol/cm de piste déclenchent chez les mâles des comportements d'excitation très nette se manifestant par des allers et retours rapides entre les deux extrémités de la piste. Ces comportements ne s'observent pas chez les femelles.

2. *Pseudacanthotermes militaris*

Les essaimants mâles de *P. militaris* apparaissent légèrement plus sensibles au dodécatrienol que ceux de *P. spiniger*, mais les différences ne sont pas statistiquement significatives. Comme chez *P. spiniger*, ils répondent aux doses supérieures au ng/cm de piste, et les mâles manifestent une grande excitation sur les pistes tracées avec des concentrations de 10 ng/cm.

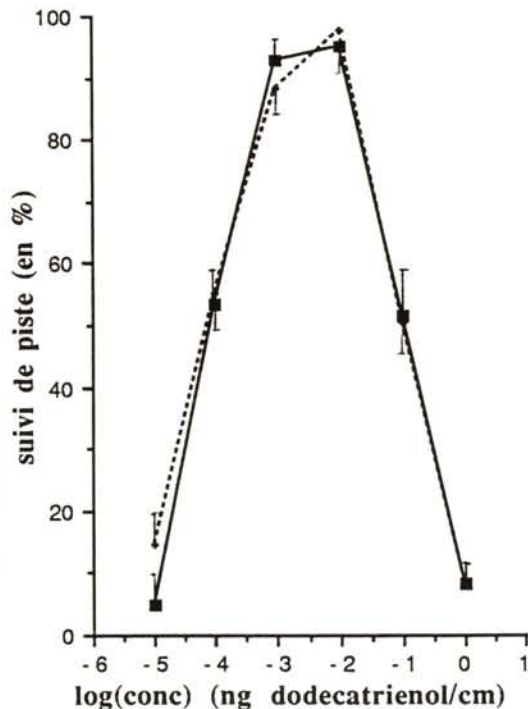


Figure 1. Tests de suivis de piste : activité du (Z,Z,E)-3,6,8-dodécatrien-1-ol de synthèse sur des grands ouvriers de *Pseudacanthotermes spiniger* (courbe en pointillés) et de *P. militaris* (courbe en trait plein).

Trail-following bioassays : activity of synthetic (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol on large workers of *Pseudacanthotermes spiniger* (dotted line) and *P. militaris* (full line).

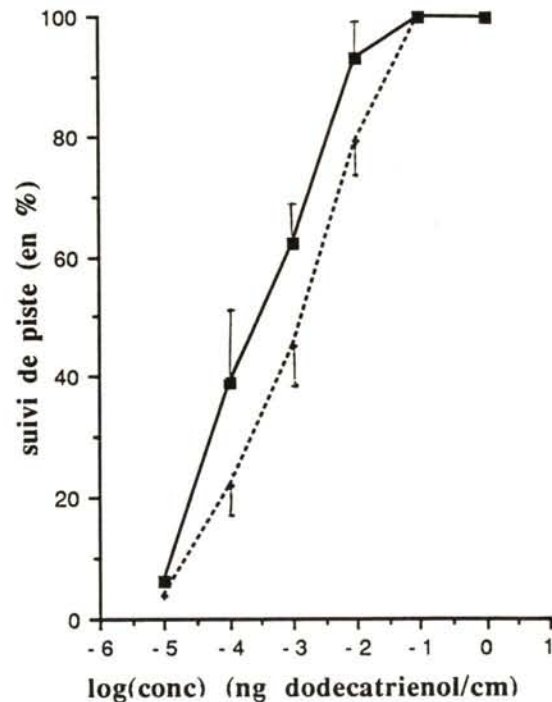


Figure 2. Tests de suivis de piste : activité du (Z,Z,E)-3,6,8-dodécatrien-1-ol de synthèse sur des ailés mâles de *Pseudacanthotermes spiniger* (courbe en pointillés) et de *P. militaris* (courbe en trait plein).

Trail following bioassays : activity of synthetic (Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol on male alates of *Pseudacanthotermes spiniger* (dotted line) and *P. militaris* (full line).

DISCUSSION

Nos résultats montrent tout d'abord que les ouvriers de *P. spiniger* et *P. militaris* détectant le dodécatrienol à des doses infimes de l'ordre du 1/10^{ème} de pg/cm sont aussi sensibles à cette substance que les ouvriers de *Reticulitermes virginicus* (MATSUMURA et coll., 1968, 1969), *R. speratus* (TOKORO et coll., 1990) et *Coptotermes formosanus* (TOKORO et coll., 1989). Cette très grande activité biologique du dodécatrienol, associée au fait qu'elle s'exerce dans une gamme étroite de concentrations, inférieure au ng/cm (MOORE, 1966; HALL & TRANIELLO, 1985) est parfaitement compatible avec l'hypothèse que cet alcool puisse être la phéromone de piste, ou du moins le composé majeur, chez *P. spiniger* et *P. militaris*. La présence de dodécatrienol est actuellement recherchée chez les ouvriers des deux espèces.

Ces résultats montrent que le dodécatrienol peut être considéré comme un signal très actif pouvant être reconnu par un grand nombre d'espèces de termites. Les récepteurs moléculaires du dodécatrienol se sont étonnamment conservés tout au long de l'évolution des termites. Non seulement, ils sont présents chez les termites inférieurs que sont les Rhinotermitidae (*Reticulitermes* et *Coptotermes*), et chez les termites supérieurs relativement primitifs que sont les Macrotermitinae (*P. spiniger* et *P. militaris*), mais ils sont également présents chez les termites supérieurs les plus évolués. Les ouvriers de *Nasutitermes lujae* détectent en effet le dodécatrienol à des doses de l'ordre du 1/10 voire 1/100^{ème} de pg/cm (MARCEL-LADUGUIE et coll., en préparation).

Le dodécatrienol pouvant être assimilé à un signal anonyme selon HOLLDOBLER & CARLIN (1987), se pose le problème de la spécificité des pistes. On ne peut exclure la présence de composés quantitativement mineurs mais spécifiques (KAIB et coll., 1982). Cependant, chez *Pseudacanthotermes*, des tests de suivis de piste montrent que les ouvriers de *P. spiniger* choisissent préférentiellement les pistes de *P. militaris* plutôt que leurs propres pistes, et la réponse apparaît être plus quantitative que qualitative. En fait, il ne semble pas indispensable que les pistes de termites soient marquées spécifiquement, même pour des espèces occupant le même biotope comme c'est le cas pour *P. spiniger* et *P. militaris* au Congo. En effet, les déplacements les plus longs se font à l'intérieur d'un réseau de galeries souterraines bien individualisées et les déplacements en surface se font sur des pistes qui sont le plus souvent recouvertes de terre et donc isolées du milieu environnant. La recherche de nouvelles sources de nourriture peut s'effectuer temporairement à l'air libre, mais dans ce cas, la reconnaissance spécifique des individus déclenche des comportements d'agressivité et de fuite et permet d'éviter tout mélange de populations.

Chez les essaimants, le rôle du dodécatrienol apparaît double. On sait qu'à forte concentration, il exerce la fonction de phéromone sexuelle chez *P. spiniger* (BORDEREAU et coll., 1991) et très probablement aussi chez *P. militaris*, l'isolement reproducteur étant assuré avant tout par un décalage temporel des essaimages. Mais, les résultats présents montrant des comportements de suivis de piste très nets pour des solutions peu concentrées de dodécatrienol indiquent aussi la possibilité de son utilisation comme phéromone de piste. Ceci peut se produire notamment au moment de la promenade nuptiale qui suit le vol d'essaimage. Comme chez *Trinervitermes bettonianus* (LEUTHOLD & LUSCHER, 1974), on peut observer en effet des imagos essaimants séparés accidentellement au moment du tandem nuptial se retrouver grâce à un marquage chimique tracé au sol.

Ainsi, avec sa présence chez un grand nombre d'espèces et sa dualité fonctionnelle, le dodécatrienol des termites est un très bel exemple de la parcimonie phéromonale des insectes sociaux soulignée par BLUM & BRAND (1972), et PASTEELS (1976). Selon sa concentration et selon la caste sur laquelle il agit, le dodécatrienol induit deux comportements totalement différents.

REFERENCES

- BLUM, M.S. & J.M. BRAND, 1972. Social insect pheromones: their chemistry and function. *Am. Zool.* 12 : 553-576.
- BORDEREAU, C., A. ROBERT, O. BONNARD & J.L. LE QUERE, 1991. (3Z,6Z,8E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol: sex pheromone in a higher fungus-growing, termite, *Pseudacanthotermes spiniger* (Isoptera, Macrotermitinae). *J. Chem. Ecol.* 17 : 2177-2191.
- HALL, P. & J.F.A. TRANIELLO, 1985. Behavioral bioassays of termite trail pheromones. Recruitment and orientation effects of cembrene A, in *Nasutitermes costalis* (Isoptera: Termitidae) and discussion of factors affecting termite response in experimental contexts. *J. Chem. Ecol.* 11 : 1503-1513.
- HOLLDOBLER, B. & N.F. CARLIN, 1987. Anonymity and specificity in the chemical communication signals of social insects. *J. Comp. Physiol.* 161 : 567-582.
- KAIB, M., O. BRUINSMA & R.H. LEUTHOLD, 1982. Trail-following in termites: evidence for a multicomponent system. *J. Chem. Ecol.* 8 : 1193-1205.
- LEUTHOLD, R.H. & M. LUSCHER, 1974. An unusual caste polymorphism of the sternal gland and its trail pheromone production in the termite *Trinervitermes bettonianus*. *Ins. Soc.* 21 : 335-342.
- MARCEL-LADUGUIE, N., A. ROBERT, J.L. LE QUERE et C. BORDEREAU, 1992. Détection de la phéromone de piste et du dodécatrienol chez le termite *Nasutitermes lujae*. (en préparation)
- MATSUMURA, F., H.C. COPPEL & A. TAI, 1968. Isolation and identification of termite trail following pheromone. *Nature* 219 : 963-964.
- MATSUMURA, F., A. TAI & H.C. COPPEL, 1969. Termite trail following substance, isolation and purification from *Reticulitermes* and fungus infected wood. *J. Econ. Entomol.* 62 : 599-603.
- MOORE, B.P., 1966. Isolation of the scent-trail pheromone of an Australian termite. *Nature* 211 : 746-747.
- PASTEELS, J.M., 1976. Evolutionary aspects in chemical ecology and chemical communication. *Proc. 15th Intern. Congr. Entomol.*, Washington, pp. 281-293.
- TOKORO, M., M. TAKAHASHI, K. TSUNODA & R. YAMAOKA, 1989. Isolation and primary structure of trail pheromone of the termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae). *Wood Res.* 76 : 29-38.
- TOKORO, M., R. YAMAOKA, K. HAYASHIYA, M. TAKAHASHI & K. NISHIMOTO, 1990. Evidence for trail pheromone precursor in termite *Reticulitermes speratus* (Kolbe) (Rhinotermitidae: Isoptera). *J. Chem. Ecol.* 16 : 2549-2557.