

## RECHERCHE DE NOURRITURE ET RECRUTEMENT CHEZ LE TERMITE AFRICAIN NASUTITERMES LUJAE (WASMANN)

N. MARCEL - P. LEFEUVE - C. BORDEREAU

*Université de Bourgogne - Laboratoire de Zoologie - UA CNRS 674 - 6 Bd Gabriel - 21000 Dijon - France*

**Résumé :** Chez les termites, les ouvriers s'occupent des "tâches domestiques" et en particulier de la récolte de nourriture, alors que les soldats sont uniquement chargés de la défense et de la protection de la colonie.

Cependant Traniello (1981) attribue une fonction nouvelle aux soldats de termites en montrant que ceux de *Nasutitermes costalis* sont les premiers à explorer une nouvelle aire de récolte et qu'ils recrutent ensuite les ouvriers vers la source de nourriture. Nos résultats obtenus chez *Nasutitermes lujae* montrent que ce rôle n'est pas généralisable à tous les *Nasutitermitinae*. Nos expériences montrent que le premier individu atteignant une source de nourriture est toujours un soldat, mais que cette caste n'est pas indispensable lors de l'exploration ni du recrutement des ouvriers. Les ouvriers sont capables de trouver seuls de la nourriture, aussi rapidement qu'en présence de soldats. Le recrutement et l'orientation sont uniquement dus à la phéromone de piste déposée par les individus sur le substrat lors de leur recherche, et en empêchant le retour au nid des soldats revenant du bois, l'exploitation de la source de nourriture n'est pas ralentie.

**Mots clés :** termites - recherche de nourriture - polyéthisme - phéromone de piste.

**Summary :** Foraging and recruitment in the african termite *Nasutitermes lujae* (Wasmann).- In termite societies, workers do "house keeping", and in particular foraging, while soldiers only defend and protect colony.

However, Traniello (1981) has allocated a new function to termite's soldiers and has shown that the soldiers of *Nasutitermes costalis* were the first individuals to explore a new foraging area and recruit after the workers to the food source. Our results, obtained with *Nasutitermes lujae*, show that this role cannot be generalized to all the *Nasutitermitinae*. Our experiments show that soldiers always reached first the food, however this caste is not essential at the time of exploration or recruitment of workers. Workers are capable of finding food alone as rapidly as in presence of soldiers. Recruitment and orientation are only due to the trail pheromone laid during their research on the substratum by individuals. When soldiers were prevented from coming back to the nest the exploitation of the food source was not slowed down.

**Key words :** termites - foraging - polyethism - trail pheromone.

### INTRODUCTION

Pour les espèces de termites qui ne vivent pas au sein même du bois ou de l'humus dont ils se nourrissent, la récolte de nourriture implique la sortie du nid. Les individus récoltants doivent alors pouvoir s'orienter, explorer des zones inconnues à la recherche de nouvelles sources de nourriture, recruter des congénères et aussi se protéger contre d'éventuels prédateurs.

Chez les termites où polymorphisme et polyéthisme sont très marqués, il est classiquement admis que les ouvriers récoltent et distribuent la nourriture. Les soldats, quant à eux, morphologiquement et fonctionnellement très spécialisés, jusqu'à devenir totalement dépendants des ouvriers pour leur alimentation, sont considérés comme ayant un rôle exclusivement défensif.

Cependant quelques auteurs (Stuart 1969 - Bodot 1969 - Traniello et Buscher 1985) ont attribué aux soldats de termites un rôle d'éclaireurs lors de l'exploration en particulier, Traniello (1981) considère qu'ils ont un rôle capital dans les stratégies de récolte. Ce seraient eux, chez *Nasutitermes costalis* qui rechercheraient seuls les nouvelles sources de nourriture et qui recruteraient ensuite les ouvriers, restés au nid.

Pour leurs déplacements, soldats et ouvriers de termites utilisent un marquage chimique. Depuis la découverte des phéromones de piste des termites par Stuart (1961) et Lüscher et Müller (1960), de nombreux travaux ont été réalisés à ce sujet. Pourtant, très peu de ces phéromones semblent être identifiées avec certitude, et de nombreux problèmes subsistent quant aux modalités de leur émission, de leur détection et même de leur action. Il n'est pas encore clairement établi, par exemple, que ces phéromones possèdent en plus de leur pouvoir d'orientation celui de recruter des congénères (Oloo et Leuthold 1979 - Traniello 1982).

Nous avons étudié au laboratoire le comportement de recherche de nourriture chez *Nasutitermes lujae*, en nous attachant plus particulièrement à préciser le rôle respectif des ouvriers et des soldats, ainsi que les modalités d'orientation et de recrutement.

### MATERIEL ET METHODES

*N. lujae* est une espèce de forêt tropicale humide qui construit un nid subsphérique en carton stercoral. Situé à quelques mètres de hauteur, il est relié au sol où se trouve le bois mort dont il se nourrit par des galeries couvertes.

Les colonies étudiées proviennent de Côte d'Ivoire et du Gabon; elles sont expédiées par avion puis conservées dans des aquariums placés en salle climatisée (T: 27°C - Humidité relative: 80%).

*N. lujae* possède deux catégories d'ouvriers (petits et grands). Pour chacune d'elles on distingue des ouvriers du premier stade (individus à capsule céphalique non pigmentée) et des ouvriers des stades ultérieurs (individus à capsule céphalique pigmentée). Cette espèce ne possède par ailleurs qu'une seule catégorie de soldats.

Toutes les observations ont été effectuées en lumière rouge.

Les expériences de suivi de piste sont effectuées sur papier filtre, selon un test en Y. La base du Y mesure 3cm et chacune des branches 7cm. Le dépôt s'effectue avec une seringue de 10 $\mu$ l. Sur la base et l'une des branches, on dépose le solvant (pentane bidistillé); sur la base et l'autre branche, on dépose l'extrait à tester. Le terme est placé dans une arène de 2cm de diamètre pourvue d'un orifice de 0,5cm, située à la base du Y. Papier, termites et sens de dépôt sont changés à chaque test; pour chaque extrait on réalise 30 tests.

### RESULTATS

#### 1 - Exploration d'une aire de récolte nouvelle (10 observations)

Ces observations ont été réalisées en posant un nid entier de *N. lujae* sur une grande plaque de verre (110x50 cm) recouverte de papier filtre. Un morceau de bois est disposé à 40 cm. Le temps de sortie des premiers individus est extrêmement variable d'une expérience à l'autre, d'un nid à l'autre. Mais les premiers individus à apparaître sont toujours des soldats. Ils se disposent en éventail autour de l'orifice de sortie du nid. Pendant un temps variable, un va et vient s'effectue entre les soldats situés à l'extérieur du nid et ceux restés à l'intérieur. Puis certains s'aventurent sur le papier filtre selon une formation en V ayant la pointe dirigée vers l'extérieur. Des grands ouvriers à tête pigmentée (GOp) viennent alors se placer immédiatement derrière ces soldats. C'est ainsi que prend forme une colonne d'exploration qui s'étire de plus en plus. Le corps de la colonne est constitué de GOp uniquement; les soldats sont en périphérie et en avant, beaucoup plus actifs et explorant une surface importante de l'aire de récolte. Il n'y a, ni chez les soldats, ni chez les ouvriers, de "leader". On observe au contraire un renouvellement permanent de l'individu de tête, chez les soldats comme chez les ouvriers. Du fait même de leur disposition, les soldats sont toujours les premiers individus à atteindre le bois, mais ils sont suivis de très près, à quelques centimètres seulement, par les GOp.

Lorsqu'une source de nourriture a été localisée, les individus sont de plus en plus nombreux à fréquenter la piste, reliant le nid à la source de nourriture. Les soldats montrent alors un comportement de défense très net: ils s'immobilisent de part et d'autre de la piste et,

nasus dirigé vers l'extérieur, ils "scrutent" de leurs antennes le milieu environnant. Très rapidement, on observe alors sur la piste toutes les catégories d'ouvriers, puis en quelques heures s'érige une galerie protectrice.

**2 - Différence de temps entre soldats et GOp pour atteindre une source de nourriture**

Ces résultats ont été obtenus avec des mini-colonies de 200 GOp et de 30 soldats placées dans des petites boîtes rectangulaires pourvues d'une ouverture latérale de 0,5cm de diamètre. Pour chaque observation, on dispose la boîte contenant les individus sur une plaque de verre (40x25cm) recouverte de papier filtre. A 15cm de l'ouverture est placé un morceau de bois. Colonie, papier et bois sont renouvelés à chaque expérience.

Le tableau 1 confirme que les soldats atteignent le bois les premiers, mais le temps mis par les ouvriers n'est pas significativement différent de celui des soldats.

Tableau n°1

|                               | temps (s) ± écart-type | N  | / S                              |
|-------------------------------|------------------------|----|----------------------------------|
| S                             | 191,7 ± 168,8          | 13 |                                  |
| GOp (population avec soldats) | 278,1 ± 172,8          | 13 | non différent<br>t= 1,2903 U= 51 |
| GOp (population sans soldats) | 299,3 ± 139,1          | 9  | non différent<br>t= 1,5749 U= 32 |

*S : soldats - GOp : Grand ouvrier à capsule céphalique pigmentée*

*Temps minimum nécessaire pour atteindre le bois, par le premier individu de chaque caste, dans le cas de deux populations, l'une avec soldats et GOp (13 expériences), l'autre avec GOp seulement (9 expériences). Ni le test t de Student (à 5%) ni le test U de Mann et Withney (à 5%) ne concluent à une différence significative entre les temps testés. Soldats et GOp, qu'ils appartiennent ou non à une population avec soldats, atteignent le bois en des temps non significativement différents.*

*S : soldier - GOp : Large worker with pigmented cephalic capsule*

*Minimum time required to reach the food for the first individual of each caste, in two populations including in one case soldiers and GOp (13 experiments) and in the other case the GOp alone (9 experiments). Statistical comparisons between the data presented in tab.1. According to t-test and U-test the results obtained for both populations (with or without soldiers), are not statistically significant.*

**3 - Comparaison du temps nécessaire pour atteindre le bois entre une population ouvriers et soldats et une population d'ouvriers seuls.**

Nous avons effectué les mêmes expériences que précédemment mais sur deux types de populations, l'une composée d'ouvriers et de soldats et l'autre d'ouvriers seulement. Ces observations montrent que les ouvriers seuls sont tout à fait capables de rechercher et de détecter de la nourriture. Si le temps moyen mis par ces ouvriers est légèrement supérieur à celui des soldats ou des ouvriers accompagnés de soldats, la différence n'est pas, là encore, statistiquement significative (tableau 1).

4 - Comparaison de l'évolution du nombre d'individus récolteurs entre une population laissée libre de récolter et une population où les soldats sont retirés au fur et à mesure qu'ils atteignent la source de nourriture.

Le tableau 2 montre que les soldats n'interviennent pas au niveau du nid dans le recrutement des ouvriers vers la source de nourriture puisque le nombre d'ouvriers qui sont recrutés vers le bois n'est pas statistiquement différent, que les soldats soient de retour au nid ou non.

Tableau n°2

| Temps (mn) | Témoin ( $\pm$ écart-type)<br>(aucun individu ôté) | Soldats ôtés ( $\pm$ écart-type)<br>(dès leur contact avec le bois) | Résultat de la<br>comparaison |
|------------|----------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------|-------------------------------|
| 0 - 5      | 41,0 $\pm$ 24,5                                    | 37,2 $\pm$ 13,5                                                     | non différent                 |
| 5 - 10     | 75,9 $\pm$ 42,1                                    | 78,8 $\pm$ 42,9                                                     | non différent                 |
| 10 - 14    | 63,8 $\pm$ 50,3                                    | 62,2 $\pm$ 35,1                                                     | non différent                 |

*Nombre d'ouvriers ayant atteint le bois à différents intervalles de temps, pour une population d'ouvriers et soldats dans le cas d'un témoin au cours duquel il n'y a aucune intervention extérieure, et dans le cas où tout soldat entrant en contact avec le bois est retiré immédiatement. La comparaison statistique à l'aide du test t de Student (à 5%) montre qu'il n'y a pas de différence significative, à aucun moment. Le fait de retirer les soldats ne retarde pas significativement la colonisation du bois par les ouvriers.*

*Number of workers reaching the wood at different times, in a population with workers and soldiers. Comparison between a control without an external intervention and an experiment in which soldier that reaches the wood is taking away immediately. According to t-test there is not significant difference, at any time. The taking soldiers away does not slow down the colonisation of the wood by the workers.*

#### 5 - Ouvriers et soldats utilisent une phéromone de piste pour s'orienter

Comme chez les autres espèces de termites, la phéromone de piste de *N. lugae* est sécrétée au niveau de la glande sternale. En effet, des tests de suivi de pistes tracées à partir du tube digestif postérieur, de tergites ou de l'ensemble tête et thorax sont négatifs, alors que la face sternale est active et plus précisément une dissection des 4ème et 5ème sternites, entre lesquels se situe la glande sternale. Cette glande est composée uniquement de cellules de types 1 et 2, selon la classification de Noirot et Quennedey (1974). Elle est deux fois plus développée en surface chez les grands ouvriers à capsule céphalique pigmentée que chez les soldats. Pour une piste de 10cm de longueur, le seuil de détection des GOp se situe à 1/100 de glande sternale de GOp.

Au cours de leurs déplacements, les ouvriers appliquent fréquemment l'extrémité de leurs antennes et de leurs palpes labiaux et maxillaires sur le substrat. Toutefois la détection de la phéromone de piste est réalisée par les récepteurs olfactifs des antennes. Il est en effet possible d'obtenir un suivi de piste tout à fait normal lorsque les individus pisteurs se trouvent 2mm au dessus de la piste sur une gaze fine. Le contact avec la phéromone n'est donc pas nécessaire. D'autre part, l'amputation partielle des antennes n'empêche pas les ouvriers de s'orienter sur une piste, mais l'ablation totale (sauf les articles contenant l'organe de Johnston) supprime la capacité d'orientation. Ces résultats montrent que les récepteurs sont probablement répartis de manière uniforme tout le long de l'antenne. En revanche, après ablation totale des palpes maxillaires et labiaux, les ouvriers restent capables de se déplacer et de s'orienter. Leurs déplacements paraissent cependant plus hésitants, ce qui laisse à penser que le suivi de piste est peut-être le résultat d'une détection plurisensorielle.

Différents auteurs ont abordé le problème du renforcement du tracé de piste. Selon Tchinkel et Close (1973), *Trinervitermes trinervoides* renforce sa piste à chaque passage. Chez

*N. costalis* en revanche, on n'observe plus de posture de dépôt (décrite par Stuart 1960) sur une piste déjà marquée (Traniello 1982, 1985). Chez *N. lujae*, l'expérience suivante montre que les individus renforcent un tracé de piste. On trace une piste artificielle sur un papier filtre, on dispose à 2mm au dessus du papier une toile de gaze. Un premier GOp placé sur cette gaze va détecter la piste située en dessous et la suivre. On retire le papier filtre support de la piste artificielle et on dépose un nouveau GOp sur la gaze. Dans 64% des cas le deuxième individu suit la piste faite par le premier lors de son parcours sur la gaze au-dessus de la piste artificielle. Le premier individu a donc déposé de la phéromone sur la gaze alors qu'il suivait la piste artificielle: il a tenté de renforcer la piste. Cette expérience ne permet pas toutefois de savoir si au delà d'une certaine concentration de phéromone, les individus continuent ou non à renforcer les pistes.

#### 6 - La phéromone de piste a un pouvoir recruteur

La phéromone de piste de *N. lujae* est capable non seulement d'orienter mais aussi de recruter des individus. En effet, les GOp introduits dans une petite arène munie d'une ouverture en sortent nettement plus rapidement (11s contre 47s en moyenne) si l'on dépose à la sortie de celle-ci un extrait de glande sternale.

#### 7 - La phéromone de piste de *N. lujae* est peu spécifique

Des tests réalisés avec des ouvriers provenant de nids et de pays différents montrent qu'il n'y a pas de différence intra-spécifique pour la phéromone de piste de *N. lujae*.

Au niveau inter-spécifique, la phéromone de piste de *N. lujae* apparaît comme peu spécifique. En effet, un extrait de glande sternale de GOp de *N. lujae* est actif pour les ouvriers du termite inférieur *Reticulitermes santonensis*, ou du termite supérieur *Pseudacanthotermes spiniger*. Les ouvriers du termite humivore *Cubitermes fungifaber* n'y sont cependant pas sensibles.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

Chez les termites, la récolte de nourriture extranidale est une activité collective à laquelle participent ouvriers et soldats. Nos expériences ont permis de préciser le rôle des soldats chez *N. lujae* lors de cette activité.

Nos observations montrent qu'en présence de soldats, les ouvriers ne s'aventurent jamais les premiers sur une aire de récolte inexplorée. Les soldats font office "d'ouvriers de piste" et les ouvriers ainsi guidés atteignent la nourriture juste après eux.

Nous avons vu toutefois que les ouvriers peuvent en l'absence de soldats découvrir eux-mêmes la nourriture, ce qui montre la flexibilité de leur comportement.

Lors de l'exploration d'une aire de récolte, les ouvriers suivent de très près le ou les soldat(s) de tête. Ils sont donc capables de détecter une piste tracée parfois par un seul soldat. Des expériences de suivi de pistes, tracées à partir d'extraits de glande sternale, confirment déjà que cette glande est bien la source de la phéromone de piste mais montrent aussi que les soldats sont plus sensibles que les ouvriers. Mais chez *N. lujae*, ce fait n'est pas corrélé à un comportement particulier comme c'est le cas de *Schedorhinotermes lamanianus* (Kaib 1990) ou *Nasutitermes costalis* (Traniello 1981). Chez ces deux espèces en effet, les soldats semblent jouer un rôle capital lors de la recherche de nourriture. Les ouvriers ne participent pas à l'exploration et leur recrutement vers les sources découvertes par les soldats seuls ne se fait qu'à partir d'un certain nombre de passages des soldats sur la piste car, chez les ouvriers, le seuil de détection est plus élevé. Chez *N. costalis*, le premier ouvrier atteint le bois environ 30 minutes après les soldats. Le problème du recrutement chez les termites n'est pas totalement résolu. Un retour au nid des premiers ouvriers semble nécessaire chez *Schedorhinotermes* (Kaib 1990). Traniello (1981), chez *N. costalis*, affirme tout d'abord que le fait d'empêcher le retour au nid des soldats ayant découvert le bois retarde indéfiniment le recrutement des ouvriers, mais les soldats continuent à sortir. Il ajoute ensuite que la simple augmentation de la concentration de la phéromone sur la piste due aux passages successifs des individus, suffit à recruter les ouvriers. Ceci apparaît comme une contradiction à moins d'émettre l'hypothèse, non avancée par Traniello, que les soldats de *Nasutitermes costalis* renforcent leur piste lors du

retour au nid, comme certaines fourmis (Revue de Passera 1984).

Chez *N. lujae*, le fait d'empêcher le retour des soldats ne retarde pas le recrutement. Ceci montre que des contacts physiques avec les soldats ne sont pas nécessaires au recrutement et que la voie chimique pré-existante reste la seule possibilité.

L'hypothèse que la sécrétion de la glande sternale puisse être composée de deux fractions, l'une à effet orientateur et l'autre recruteur, a été avancée (Kaib *et al.* 1982 - Kaib 1990 - Traniello 1982). Si une différence qualitative entre la sécrétion des soldats et celle des ouvriers semble très peu probable, une différence quantitative pourrait être envisagée, vu qu'il existe une nette différence de taille entre glande sternale d'ouvriers et celle de soldats, cette dernière étant toujours plus petite (Noirot 1969).

Le rôle fondamental des soldats lors de la recherche de nourriture chez *N. costalis* semble être une exception chez les termites puisque Traniello (1981) observe qu'il n'en est pas de même chez *N. ephratae* et *N. corniger* et que nous l'avons démontré aussi chez *N. lujae*.

Les soldats gardent leur rôle exclusif de défenseurs de la colonie et leur position périphérique par rapport au corps de la colonie de récolte constitué par les ouvriers, n'a d'autre but que de prévenir celle-ci contre toute attaque de prédateurs (fourmis).

La découverte du bois par les soldats est-elle accidentelle ou non? S'orientent-ils en étant attirés par des composés du bois ou s'agit-il d'un comportement d'exploration aléatoire? On ne peut répondre avec précision à cette question. Mais les soldats sont nourris par trophallaxie par les ouvriers et reçoivent donc une pâte qui a peu de rapport avec le bois original. Les soldats seraient-ils donc capables de détecter comme nourriture quelque chose de différent de ce qu'ils mangent, surtout au niveau de la consistance? Cela paraît peu probable mais ne peut cependant pas être totalement exclu, puisqu'il existe la possibilité qu'ils détectent un composé commun au bois et à l'aliment régurgité, grâce aux récepteurs de leurs palpes labiaux et maxillaires.

Le milieu de récolte de l'espèce, c'est à dire le sol d'une forêt tropicale humide, offre de nombreuses sources d'alimentation et la seule exploration aléatoire semble tout à fait suffisante.

L'établissement de pistes, qui semble se faire à partir d'une décision collective, résulte en fait d'une somme de comportements individuels (Pasteels *et al.* 1987 - Beckers *et al.* 1990). Le recrutement s'autocatalyse de lui-même, sans nécessiter de contacts physiques, grâce à la seule trace phéromonale.

## REFERENCES

- Beckers R., Deneubourg J.L., Goss S., Pasteels J.M., 1990.- Collective decision making through food recruitment., *Ins. Soc.*, 37, 258-267.
- Bodot P., 1969. - Composition des colonies de termites. Ses fluctuations au cours du temps. *Ins. Soc.*, 16, 39-54.
- Kaib M., 1990.- Multiple functions of exocrine secretions in termite communication: exemplified by *Schedorhinotermes lamanianus*. "Social Insects and the environment" Veeresh, Mallik B., Viraktamath C.A., Eds, Proc. XIth Cong. I.USSI, 37-38, Bangalore, India.
- Kaib M., Bruinsma O., Leuthold R.H., 1982.- Trail-following in termites: evidence for a multicomponent system. *J.Chem.Ecol.*, 8, 1193-1205.
- Lüscher M., Müller B., 1960.- Ein spurbildendes Sekret bei Termiten. *Naturwiss.*, 27, 503.
- Noirot Ch., 1969.- Glands and secretions. In *Biology of termites*, Krishna K., Weesner F.M., Eds, Academic Press, New York, 1, 89-125.
- Oloo G.W., Leuthold R.H., 1979.- The influence of food on trail-laying and recruitment behaviour in *Trinervitermes bettonianus* (Termitidae: Nasutitermitinae). *Ent.Exp. & Appl.*, 26, 267-278.

- Pasteels J.M., Deneubourg J.L., Goss S., 1987.- Self-organization mechanisms in ant societies: (1) trail recruitment to newly discovered food sources. In *From individual to collective behavior in social insects*, Pasteels J.M. and Deneubourg J.L., Eds., Birkhäuser, Basel, pp 155-176.
- Passera L., 1984.- *L'organisation Sociale des Fourmis*, Univ. Paul Sabatier, Privat ed., 360pp.
- Stuart A.M., 1961.- Mechanism of trail-laying in two species of termites. *Nature*, 189, 419.
- Stuart A.M., 1969.- Feeding behavior and foraging. In *Biology of termites*. Krishna K. et Wesneer F.M. Eds., 1, 202-209.
- Traniello J.F.A., 1981.- Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite: soldier organized foraging in *Nasutitermes costalis*. *Proc.Natl.Acad.Sci.USA*, 78, 1976-1979.
- Traniello J.F.A., 1982.- Recruitment and orientation components in a termite trail pheromone. *Naturwiss.*, 69, 343.
- Traniello J.F.A., Buscher C., 1985.- Chemical regulation of polyethism during foraging in the neotropical termite *Nasutitermes costalis*. *J.Chem. Ecol.*, 11, 319-331.