

**COMPORTEMENT SEXUEL ET PHEROMONES CHEZ DEUX
ESPECES SYMPATRIQUES DE *MACROTERMES* ASIATIQUES,
M. ANNANDALEI ET *M. BARNEYI* (ISOPTERA, MACROTERMITINAE)
MISE EN EVIDENCE DE NOUVELLES GLANDES SEXUELLES**

A. Peppuy, A. Robert, C. Bordereau

"Développement-Communication chimique", UMR CNRS n° 5548,
Université de Bourgogne, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon (France)
e-mail : christian.bordereau@u-bourgogne.fr

Résumé. *Macrotermes annandalei* et *M. barneyi* sont deux termites champignonnistes sympatriques du nord Viet-Nam. L'étude de leur comportement sexuel a révélé l'existence de glandes sternales postérieures qui n'avaient jamais été observées chez les termites supérieurs. Les tests biologiques montrent clairement que nous sommes en présence d'un comportement sexuel tout à fait original où la glande sternale 5 ne joue strictement aucun rôle et où seules des glandes propres aux sexués, les glandes tergales et les glandes sternales postérieures, interviennent. Ces glandes sécrètent une phéromone sexuelle qui permet à la femelle d'attirer un mâle à plusieurs mètres de distance. Chez ces deux espèces de *Macrotermes*, la phéromone de piste et la phéromone sexuelle sont deux molécules bien distinctes et sécrétées par des glandes différentes, la glande sternale 5 pour la phéromone de piste et les glandes tergales et sternales postérieures pour la phéromone sexuelle. Les phéromones sexuelles sont spécifiques et participent ainsi à l'isolement reproducteur des deux espèces.

Mots-clés. *Comportement sexuel, Macrotermes, phéromone de piste, phéromone sexuelle, glande sternale postérieure.*

Abstract. Sexual behaviour and pheromones in two sympatric asiatic *Macrotermes*, *M. annandalei* and *M. barneyi* (Isoptera, Macrotermitinae). Involvement of new sexual glands.

Macrotermes annandalei and *M. barneyi* are two northern Vietnamese sympatric fungus-growing termites. By studying their sexual behavior, posterior sternal glands have been discovered. This type of gland has never been reported in higher termites. Sex attraction bioassays clearly point out that only peculiar alate glands (tergal glands and posterior sternal glands) are involved in *Macrotermes annandalei* and *M. barneyi* sexual behavior. Sex pheromone secretion from tergal glands and posterior sternal glands perform long-range male attraction by females. In *Macrotermes annandalei* and *M. barneyi*, the sex pheromone, which is secreted by tergal glands and posterior sternal glands, and the trail-following pheromone, which is secreted by the sternal gland of the fifth sternite, are different molecules. Sexual pheromones are species-specific and could participate in reproductive isolation of both *Macrotermes* sympatric species.

Keywords. *Macrotermes, sexual behavior, sex pheromone, posterior sternal glands, trail-following pheromone.*

INTRODUCTION

Les essaimages permettent à la grande majorité des espèces de termites d'assurer leur reproduction. Bien que l'on puisse observer quelques variations spécifiques, le comportement sexuel des termites est considéré depuis longtemps comme étant très stéréotypé. Après le vol d'essaimage, les ailés tombent au sol et se désaient. Afin de former un couple, la femelle adopte alors une posture d'appel et émet une phéromone sexuelle qui attire les mâles. Seuls deux types de glandes ont été impliqués dans le comportement sexuel des termites, la glande sternale qui produit la phéromone sexuelle (Buchli, 1960 ; Wall, 1969) et les glandes tergaes, quand elles existent, dont les sécrétions interviendraient pour le maintien du tandem (Pasteels, 1972).

Nos recherches se sont focalisées sur l'étude de deux espèces sympatriques de termites champignonnistes du nord Viet-Nam, *Macrotermes annandalei* et *M. barneyi*. Ces recherches s'intègrent à une action menée par le Ministère des Affaires Etrangères Français et le Programme des Nations Unies pour le Développement (PNUD) du Viet-Nam, "Bio-ecology and termite control", dont le but vise à une meilleure connaissance des espèces nuisibles de termites asiatiques. Ces études ont été menées grâce à l'implantation en milieu rural d'une station de recherche dans la province de Vinh Phu, au pied des hautes collines du parc naturel de Tam Dao à environ 75 km de la capitale HàNôi.

Nous avons tout particulièrement étudié la communication chimique chez ces deux espèces dans le but de déterminer le rôle des phéromones par rapport aux autres facteurs, notamment comportementaux, dans l'isolement spécifique de ces deux espèces sympatriques dont la biologie est très proche.

Macrotermes annandalei et *M. barneyi* se sont révélés particulièrement intéressants quant aux différents types de glandes impliquées dans leur comportement sexuel, avec la découverte de glandes sternales postérieures. C'est la première fois que des glandes sternales postérieures sont observées chez des termites supérieurs. Elles ont été mentionnées chez certains termites inférieurs sans avoir fait jusqu'ici l'objet d'aucune étude fonctionnelle (Ampion et Quennedey, 1981).

MATERIEL ET METHODES

Matériel biologique :

Macrotermes annandalei et *M. barneyi* sont deux espèces de termites champignonnistes qui forment des nids épigés par la construction de dômes de terre irréguliers pouvant atteindre jusqu'à 2m de diamètre et 1m50 de hauteur. Ces termites récoltent leur nourriture à l'air libre, très généralement de nuit. Les colonies se composent de plusieurs milliers d'individus à la recherche de toutes matières végétales mortes sur le sol (herbes sèches, feuilles, brindilles et bois mort...), les plantes vivantes ne sont que très rarement attaquées. Il n'y a pas de territoire spécifique propre, les zones de récoltes des deux espèces se recouvrent largement. Le cycle reproducteur des colonies débute fin décembre avec l'apparition des premières nymphes du premier stade au sein des termitières. Les mues imaginaires s'effectuent en avril et les essaimages ont lieu à la saison des pluies pendant le mois de juin.

Tous les individus, ouvriers et sexués, utilisés pour les tests proviennent de prélèvements effectués sur le terrain quelques heures avant expérimentation.

Tests biologiques :

-Préparation des extraits glandulaires : Les extraits biologiques sont préparés extemporanément à partir des différentes glandes : glandes tergaes, glande sternale 5, glandes sternales postérieures. Les glandes sont prélevées par dissection et extraites pendant 24h à 4°C dans des solvants de polarité différente (pentane, hexane, dichlorométhane, acétone, méthanol, eau).

-Tests de suivi de pistes : Le test utilisé pour déterminer l'activité d'un extrait glandulaire est le test de "suivi de piste en Y". A partir des extraits et des solvants (témoins) des pistes artificielles de 10 cm sont tracées sur du papier filtre (selon ABD et ABC, figure 1). Des individus pisteurs (grands ouvriers) sont déposés dans une enceinte

de plexiglass possédant une ouverture vers la base des pistes. La distance parcourue (en cm) par l'ouvrier sur la piste imprégnée de l'extrait à tester est mesurée. Le seuil d'activité a été fixé à $X > 3$ cm. Le termite, le papier et les pistes sont renouvelés à chaque réplicat du test ($n=30$).

-Tests d'attraction sexuelle. Deux types de tests ont été utilisés :

Tests d'attraction sexuelle "de contact".

Ces tests ce déroulent dans une boîte de Pétri de 15 cm de diamètre (figure 2) dont le fond est recouvert de papier filtre, sur lequel sont disposés des leurres en papier filtre imprégnés d'extrait ou de solvant (témoins) renouvelés à chaque réplicat du test ($n=5$ à 30). Le temps passé par les essaimage (2 à 3 ailés par test) sur chacun des papiers-tests est mesuré pendant les 300 secondes de la durée du test.

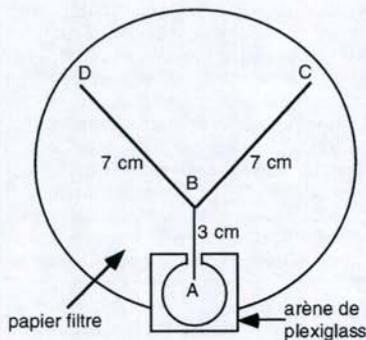


Figure 1. Dispositif utilisé pour les tests de suivi de piste. Voir le texte pour les détails.

Figure 1. Apparatus for trail-following bioassay.

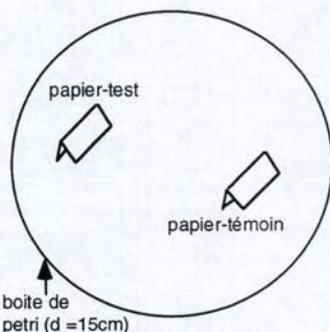


Figure 2. Dispositif utilisé pour les tests d'attraction sexuelle "de contact". Voir le texte pour les détails.

Figure 2. Apparatus for "contact" sexual attraction bioassay.

Tests d'attraction sexuelle "à distance".

L'attraction à distance d'un extrait glandulaire est testé grâce à l'utilisation d'un olfactomètre en "Y" en plaçant aux extrémités des deux branches terminales (2 et 3, figure 3) des morceaux de papier filtre imprégnés d'extrait ou de solvant (témoins) dans des petites boîtes plastiques. Un courant d'air de très faible intensité est mis en circulation au sein de l'olfactomètre. L'essaimage placé dans la boîte de l'extrémité basale du Y (1, figure 3) de l'olfactomètre est libre de remonter le courant d'air et d'emprunter l'une ou l'autre des voies après avoir parcouru les 15 cm de tronc commun. Une analyse statistique des résultats (simulation de Monte-Carlo pour un choix binaire) permet de déterminer si le déplacement des essaimage est aléatoire ou s'il y a attraction par l'extrait testé.

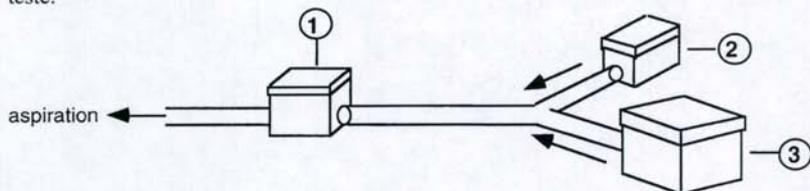


Figure 3. Schéma de l'olfactomètre utilisé pour les tests d'attraction sexuelle "à distance". L'essaimage placé dans la boîte plastique (1) est libre de remonter le courant d'air (sens d'aspiration selon les flèches) et de rejoindre les papiers-tests en (2) ou en (3).

Figure 3. Diagram of the olfactory-device used for "long-range" sexual attraction. Alates put in the plastic box (1) is free to move through draught (suction direction is given by arrows) and reach test-papers in (2) or (3).

RESULTATS

Essaimages et comportements sexuels :

Les essaimages de *Macrotermes annandalei* ont lieu au mois de juin, le lendemain d'une forte pluie. Les fentes d'essaimage sont ouvertes dès la tombée de la nuit aux environs de 19h00 mais l'essaimage qui ne dure qu'une dizaine de minutes n'aura lieu qu'aux environs de 04h30 du matin, juste avant le lever du jour. Ce moment correspond aux minima des températures journalières (26-28°C en moyenne) alors que les températures sont généralement très élevées à cette période de l'année, atteignant en moyenne 38-40°C à l'ombre pour les maxima. Après un vol lourd de quelques minutes, de 1 à 3 mètres au-dessus du sol, la femelle se pose sur un substrat vertical (plante, tronc...) et adopte alors une position d'appel très particulière. Elle reste immobile, la tête en bas, les ailes écartées et immobiles. Les cinq premiers segments abdominaux sont contractés alors que les cinq derniers sont activement distendus et bien écartés les uns des autres, les membranes intersegmentaires bien visibles. Les bords antérieurs des tergites 6 à 10 et des sternites 6 et 7 sont ainsi bien dégagés (figure 4). En revanche la glande sternale "classique" du 5ème sternite, commune à toutes les castes de quasiment toutes les espèces de termites, n'est pas exposée. Le mâle est attiré par la femelle à plusieurs mètres de distance et se pose directement à quelques dizaines de centimètres de celle-ci. Il se met alors fébrilement à la recherche de sa partenaire se déplaçant jusqu'à entrer en contact antennaire avec elle mais pouvant passer très près, à moins de deux centimètres, sans la repérer. Dès que le mâle a rejoint la femelle, le couple se met en marche et se désaille (promenade nuptiale). Lors du tandem, le mâle garde le contact en permanence avec sa partenaire grâce à ses palpes buccaux et ses antennes et lèche activement et uniquement les derniers tergites de la femelle. Celle-ci ne frotte pas son abdomen sur le substrat et ne dépose donc pas de piste. Si le couple est séparé pendant le tandem la femelle stoppe immédiatement sa marche et reprend sa position d'appel. Le mâle n'est pas capable de retrouver directement sa partenaire et il doit de nouveau se mettre à sa recherche.

Le comportement sexuel de *M. barneyi* ne diffère que très peu de celui de *M. annandalei*. Il existe un décalage temporel de 24h00 entre les essaimages des deux espèces car ceux-ci n'ont lieu que le surlendemain d'une forte pluie pour *M. barneyi*. Les essaimages se déroulent de façon strictement identique pour les deux espèces, seule la position d'appel de la femelle diffère légèrement. Les femelles distendent un tergite supplémentaire exposant le bord antérieur des tergites 5 à 10 et des sternites 6 et 7. De même que pour *M. annandalei*, la glande sternale 5 des femelles de *M. barneyi* n'est jamais exposée.

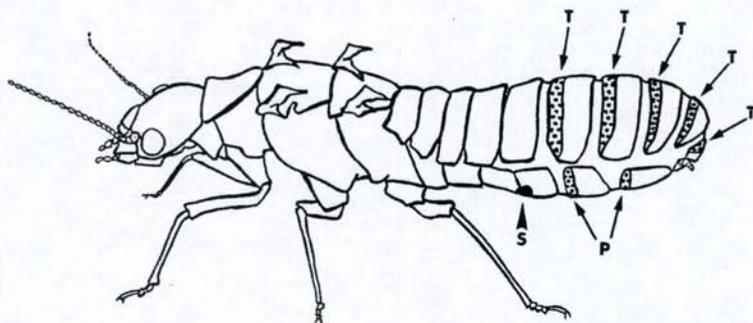


Figure 4. Schéma de la posture d'appel d'une femelle de *M. annandalei*. P : glandes sternales postérieures, T : glandes tergaux, S : glande sternale 5.

Figure 4. Diagram of female-calling posture of *M. annandalei*. P : posterior sternal glands, T : tergal glands, S : sternal gland of the fifth sternite.

L'étude anatomique des différentes parties abdominales dégagées par les femelles lors du comportement sexuel nous a permis d'observer qu'elles correspondent à des zones glandulaires. *M. annandalei* possède des glandes tergaes le long du bord antérieur des tergites 6 à 10. Pour *M. barneyi*, les glandes tergaes se situent le long du bord antérieur des tergites 5 à 10. Les deux espèces de *Macrotermes* possèdent aussi le long du bord antérieur des sternites 6 et 7 des glandes sternales postérieures. L'étude anatomique des glandes de ces *Macrotermes* fera l'objet d'une publication ultérieure.

Nous avons testé l'activité biologique des trois types de glandes des sexués, la glande sternale du 5ème sternite, les glandes tergaes et les glandes sternales postérieures.

Tests biologiques :

-Tests de suivis de pistes :

Les glandes tergaes et sternales postérieures des imagos femelles n'induisent aucun suivi de piste de la part des grands ouvriers quels que soient les solvants ou les concentrations utilisés. Seuls des extraits de la glande sternale 5 dans des solvants apolaires (hexane, dichlorométhane) induisent des suivis de pistes. L'activité d'un extrait de glande sternale 5 d'un ailé est comparable à l'activité d'un extrait de glande sternale 5 d'un grand ouvrier (elles sont par ailleurs de taille équivalente).

-Tests d'attraction sexuelle :

L'étude du comportement sexuel a mis en évidence que seuls les individus mâles ayant effectué leur vol d'essaimage sont capables de répondre positivement aux tests d'attraction sexuelle. Cette réceptivité sexuelle disparaît en quelques jours.

Pour les tests d'attraction sexuelle "de contact", quels que soient les solvants utilisés, les extraits de glandes sternales 5 n'attirent pas les mâles (tableau 1, colonne 1). Les extraits de glandes tergaes et de glandes sternales postérieures peuvent induire une grande excitation et une forte attraction sexuelle des mâles (tableau 1, colonnes 2 et 3), sauf pour les extraits réalisés dans l'hexane qui n'induisent aucune excitation ni attraction des mâles.

solvant	glandes		
	sternale 5	tergaes	sternales postérieures
eau	11,6 / 6,8 (ns)	172,0 / 3,3 (s)	192,8 / 3,1 (s)
dichlorométhane	20,2 / 9,2 (ns)	119,3 / 4,9 (s)	187,0 / 2,0 (s)
acétone	3,0 / 1,0 (ns)	108,5 / 2,8 (s)	96,2 / 4,6 (s)
hexane	16,0 / 4,8 (ns)	18,3 / 7,3 (ns)	18,0 / 4,0 (ns)

Tableau 1. Tests d'attraction sexuelle "de contact" pour *M. annandalei*. La première valeur est le temps moyen (en secondes) passé par les mâles sur les papiers-tests qui est significativement (S) ou non-significativement (NS) différent du temps moyen passé par les mâles sur les papiers-témoins (seconde valeur) pendant les 300 secondes des tests. Les papiers-tests sont imprégnés d'extraits de glandes à 1/2 équivalent-femelle dans différents solvants.

Table 1. *M. annandalei*. "contact" sexual attraction bioassays. First number is mean length of times (in seconds) males had spent on test-papers which is significantly different (S) or not significantly different (NS) from mean length of times they had spent on control-papers (second number) during the 300-second test duration. Gland extract concentration is 1/2 female-equivalent.

L'attractivité d'un extrait d'une seule glande tergale se révèle à peu près identique à l'attractivité d'un extrait d'une seule glande sternale postérieure. Cette attractivité est variable en fonction de la concentration des extraits (tableau 2).

concentration	1	5.10^{-1}	10^{-1}	10^{-2}
test / témoin	270,4 / 1,8	172,0 / 3,3	96,2 / 6,0	64,0 / 9,4

Tableau 2. Attractivité des glandes tergales en tests d'attraction sexuelle "de contact" pour *M. annandalei*. Le premier chiffre est le temps moyen (en secondes) passé par les mâles sur les papiers-tests, imprégnés d'extraits de glandes tergales de différentes concentrations dans l'eau par rapport au temps moyen qu'ils ont passé sur les papiers-témoins (second chiffre) pendant les 300 secondes des tests. Les concentrations des extraits glandulaires sont données en équivalent-femelle.

Table 2. *M. annandalei*. Tergal gland activity in "contact" sexual attraction bioassays. First number is mean length of times (in seconds) males had spent on test-paper in comparison with mean length of times they had spent on control-paper (second numbers) during the 300-second test duration. Tergal gland extracts are performed in water, concentrations are given in female equivalent.

Les tests d'attraction sexuelle "à distance" donnent des résultats similaires et sont résumés dans le tableau 3. Les extraits de glandes sternales 5 n'induisent jamais d'excitation ni d'attraction des mâles. Seuls des extraits de glandes tergales et de glandes sternales postérieures peuvent induire une attraction sexuelle chez les mâles et seulement pour des extraits réalisés au moyen de solvants polaires (eau, acétone, dichlorométhane). Les extraits réalisés dans des solvants apolaires (hexane) se révèlent biologiquement inactifs.

solvant	glandes		
	sternale 5	tergales	sternales postérieures
eau	-	+++	+++
dichlorométhane	-	++	++
acétone	-	++	++
hexane	-	-	-

Tableau 3. Réponses très positives (+++), positives (++) ou négatives (-) des mâles de *M. annandalei* aux tests d'attraction sexuelle "à distance".

Table 3. *M. annandalei* males very positive (+++), positive (++) or negative (-) responses to "long-range" sexual attraction bioassays.

En situation de choix, quel que soit le test, les mâles ne montrent pas d'attraction sexuelle préférentielle pour un type de glande particulier, pour des extraits de même concentration de glandes tergales et de glandes sternales postérieures. Il n'y a pas non plus d'effet synergique (ou antagoniste) des extraits des différentes glandes. Avec ces tests, on ne peut donc mettre en évidence une activité biologique qui soit différente pour les glandes tergales et les glandes sternales postérieures. Tous les extraits de ces glandes dans des solvants polaires sont attractifs pour les mâles.

Spécificité des phéromones sexuelles :

Les tests d'attraction sexuelle croisée entre *Macrotermes annandalei* et *M. barneyi* révèlent qu'il existe une spécificité très nette des phéromones sexuelles de ces espèces, les extraits des glandes sexuelles des femelles d'une espèce de *Macrotermes* n'induisant ni excitation ni attraction sexuelle chez les mâles de l'autre espèce (tableau 4).

glandes tergales (1/2 équivalent femelle)	mâles testés	
	M. annandalei	M. barneyi
M. annandalei	172,0 / 3,3	18,4 / 10,8
M. barneyi	24,4 / 13,0	112,2 / 8,8

Tableau 4. Tests d'attraction sexuelle croisée entre *M. annandalei* et *M. barneyi*. Le premier chiffre est la moyenne des temps (en secondes) passé par les mâles sur les papiers-tests. Le second chiffre est la moyenne des temps qu'ils ont passé sur les papiers-témoins pendant les 300 secondes de durée des tests.

Table 4. Interspecific sexual attraction bioassays between *M. annandalei* and *M. barneyi*. First number is mean length of times (in seconds) males had spent on test-paper. Second number is mean length of times they had spent on control-paper during the 300-second test duration.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Chez toutes les espèces où elles ont été isolées, les phéromones sexuelles sont émises par les femelles, sauf chez *Hodotermes mossambicus* où c'est le mâle qui expose sa glande sternale et attire la femelle (Grassé, 1984). Jusqu'à présent, on ne connaissait que deux types de glandes impliquées dans le comportement sexuel des termites, la glande sternale "classique" du 5ème sternite commune à toutes les castes et espèces de termites et les glandes tergales, présentes uniquement chez certaines espèces. On considérait donc qu'il n'existait que deux grands types de comportement sexuel chez les termites :

- Les femelles ne possèdent pas de glandes tergales, la phéromone sexuelle est alors émise par leur glande sternale 5. Cette glande est très généralement hypertrophiée et présente une dualité de fonctions. La phéromone sexuelle est identique à la phéromone de piste produite par la glande sternale des ouvriers mais elle est sécrétée en beaucoup plus grande quantité (Mac Dowell & Oloo, 1984 ; Bordereau et al., 1991 ; Laduguie et al, 1994).

- Les femelles possèdent des glandes tergales : la phéromone sexuelle est aussi émise par leur glande sternale 5 (action attractive) mais elle est associée à des sécrétions des glandes tergales dont le rôle principal paraît être de renforcer la cohésion du couple pendant la promenade nuptiale. Néanmoins, selon Leuthold (1975) les sécrétions de la glande sternale de la femelle de *Trinervitermes bettonianus* sont plus attractives en test d'attraction sexuelle "de contact", et joueraient un rôle plus important dans le maintien du tandem, que les sécrétions des glandes tergales.

Les deux seules phéromones sexuelles isolées et identifiées chez les termites sont le n-tetradecyl propionate chez *Reticulitermes flavipes* (Clément et al., 1986) et le (Z,Z,E)-3,6,8-dodécatrien-1-ol chez *Pseudacanthotermes spiniger* (Bordereau et al., 1991) et *Reticulitermes santonensis* (Laduguie et al., 1994). Ces phéromones sont uniquement sécrétées par la glande sternale 5 des femelles.

Chez *Macrotermes annandalei* et *M. barneyi*, les tests biologiques montrent clairement que nous sommes en présence d'un modèle tout à fait original où la glande sternale 5 ne joue strictement aucun rôle et où seules les glandes propres aux sexués interviennent. C'est la première fois que le rôle de ces glandes dans le comportement sexuel des sexués est ainsi établi. Les glandes tergales et les glandes sternales postérieures sécrètent une ou des phéromones sexuelles qui permettent à la femelle d'attirer un mâle à plusieurs mètres de distance. Lors de la promenade nuptiale, le mâle lèche activement les sécrétions très attractives des tergites de la femelle. Les phéromones sexuelles des femelles de *M. annandalei* et *M. barneyi* agissent donc sur les mâles à la fois à distance et par contact. Dans le cas de ces deux espèces de *Macrotermes*, la phéromone de piste et la phéromone sexuelle sont deux molécules bien distinctes et sécrétées par des glandes différentes, respectivement la glande sternale 5 pour la phéromone de piste et les glandes tergales et sternales postérieures pour la phéromone sexuelle.

Les phéromones sexuelles et les phéromones de pistes des termites semblaient jusqu'à présent présenter peu de spécificité puisque ces molécules sont communes à plusieurs espèces, le ZZE-dodécatrienol étant par exemple à la fois la phéromone de piste et la phéromone sexuelle de plusieurs espèces de termites appartenant même à des genres

différents (Pasteels et Bordereau, 1998). Le cas de *M. annandalei* et *M. barneyi* se révèle là encore original puisque chacune des deux espèces, pourtant biologiquement très proches, possède une phéromone sexuelle qui lui est spécifique, participant ainsi à son isolement reproducteur.

La nature même des phéromones sexuelles de *M. annandalei* et *M. barneyi* apparaît aussi comme étant particulière puisque ces molécules sont très polaires (l'eau étant le solvant qui donne des extraits présentant la plus forte activité biologique) alors que les phéromones identifiées jusqu'à présent sont relativement apolaires.

Le comportement sexuel des termites pourrait finalement s'avérer bien moins homogène que prévu chez ces insectes et mériterait donc d'être étudié plus avant chez d'autres espèces de différents degrés évolutifs.

REFERENCES

- Ampion M. and A. Quennedey, 1981. The abdominal epidermal glands of termites and their phylogenetic significance. In: *Biosystematics of social insects*. Howse P. E. et Clément J. L. Eds. Academic Press, London : 249-261.
- Buchli H., 1960. Les tropismes lors de la parade des imagos de *Reticulitermes lucifugus*. *Vie et milieu* 11: 308-315.
- Bordereau C., A. Robert, O. Bonnard and J.L. Le Quéré, 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.
- Clément J.L., Lloyd H., Nagnan P. and M.S. Blum, 1986. Le n-tétradécyl propanoate, la phéromone d'attraction sexuelle de *Reticulitermes flavipes*. *Act. Coll. Ins. Soc.* 3 : 87-95.
- Grassé P.P., 1984. *Termitologia* T2, Masson Ed. 613p.
- Laduguie N., A. Robert, O. Bonnard, F. Vieau, J.L. Le Quéré, E. Sémon and C. Bordereau, 1994. Isolation and identification of (3Z,6Z,8E)-dodecatrien-1-ol in *Reticulitermes santonensis* Feytaud (Isoptera : Rhinotermitidae) : Roles in worker trail-following and in alate sex-attraction behavior. *J. Insect Physiol.* 40 : 781-787.
- Leuthold R. H., 1975. Orientation mediated by pheromones in social insects. In: *Pheromones and defensive secretions in social insects*. Noirot C., Howse P.E. and Le Masne G. *Symposium IUSSI*, Dijon : 197-211.
- Mac Dowell P.G. and G.W. Oloo, 1984. Isolation, identification and biological activity of trail following pheromone of termite *Trinervitermes bettonianus* (Sjöstedt) (Termitidae : Nasutitermitidae). *J. Chem Ecol.* 10 : 835-851.
- Pasteels J.M., 1972. Sex specific pheromone in a termite. *Experientia* 28 : 105-106.
- Pasteels J.M. and C. Bordereau, 1998. Releaser pheromones in Termites. In : *Pheromone communication in social insects*, R. K. Vander Meer, M. D. Breed, M. L. Winston and K. E. Espelie editors. Westview Press, Boulder : 368p.
- Wall M., 1969. Untersuchungen über die Tergaldrüse der Termiten *Kalotermes flavicollis* (Fabr.) (Isoptera). *Proc. VIth Congress IUSSI* : 295-297.