

**RÔLE DES VIBRATIONS DANS LA COMMUNICATION
D'ALARME CHEZ DEUX ESPÈCES DE TERMITES
CHAMPIGNONNISTES : *PSEUDACANTHOTERMES*
SPINIGER ET *P. MILITARIS***

Sophie CONNÉTABLE, Alain ROBERT & Christian BORDEREAU

*Développement - Communication Chimique, CNRS UMR 5548, Université de
Bourgogne, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon (France)
e-mail : Sophie.Connetable@u-bourgogne.fr*

Résumé. Quand ils sont perturbés, les soldats des deux espèces de termites supérieurs *P. spiniger* et *P. militaris* frappent le substrat avec leur tête et émettent ainsi des sons. Ce comportement d'oscillation est structuré en salves composées d'un nombre variable de coups répétés régulièrement. La mise au point d'un appareil de stimulation artificielle a permis de démontrer que ce comportement est un système de communication d'alarme. Le signal est transmis par le substrat et non par l'air, il ne s'agit donc pas de communication acoustique et la perception des vibrations déclenche une réponse polyéthique chez un groupe d'individus récoltants. Les caractéristiques de ce comportement d'alarme sont différentes chez *P. spiniger* et *P. militaris*, mais ces signaux ne semblent pas intervenir dans la reconnaissance spécifique chez ces deux espèces sympatriques.

Mots-clés. Vibrations, comportement, alarme, Macrotermitinae, Pseudacanthotermes.

Abstract. Role of head-banging in alarm communication in two fungus-growing termites : *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris*.

When they are disturbed, soldiers of the two higher termite species *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris* hit the substratum with their head, producing thereby sounds. The oscillatory or head-banging behaviour is structured in series, or bursts, of regular beats. Artificial stimulation proved that head-banging is an alarm communication system. The signal was not transmitted through the air but through the vibrations induced in the substratum. Perception of the vibrations produced by head-banging termites induced a polyethic response. Differences in the frequencies of the oscillatory movements appeared between *P. spiniger* and *P. militaris* but we could not show that these differences play a role in species recognition.

Key words. Vibrations, behaviour, alarm, Macrotermitinae, Pseudacanthotermes.

INTRODUCTION

L'efficacité des mécanismes de communication des termites leur permet de former des sociétés d'une taille considérable. Ils se déplacent et vivent en groupes très denses et représentent donc des proies faciles pour un grand nombre de prédateurs. Face à ces prédateurs, les termites ont dû développer de nombreuses stratégies de protection et de défense. Ces stratégies sont notamment mises en oeuvre lors de la récolte de la nourriture qui, chez de nombreuses espèces, se fait à l'extérieur du nid. Les mécanismes individuels de défense sont renforcés chez les termites par des systèmes de communication assurant la coordination de la défense. Ces systèmes peuvent être de type chimique comme les phéromones d'alarme et de piste qui permettent aux individus de s'associer face à une

menace (Pasteels & Bordereau, 1997) ou de type mécanique comme les mouvements d'oscillation du corps que l'on peut observer chez les soldats de certaines espèces après une perturbation.

Ces mouvements d'oscillation sont connus depuis longtemps par le bruit de crépitement qu'ils produisent lorsque l'individu frappe le sol. Ainsi, dans une des premières études consacrées aux termites, Smeathman (1781) montre que les soldats de *Macrotermes bellicosus* émettent des sons en frappant le substrat avec la face inférieure de la tête. Il s'agit, selon lui, d'un "signal d'alarme" de la colonie, le son avertissant la population du danger. Par la suite, de tels comportements d'oscillation du corps ont également été observés chez de très nombreuses espèces d'Isoptères, mais ce comportement n'a été étudié en détail que chez quelques termites inférieurs : *Zootermopsis angusticollis* (Howse, 1962 et 1964), *Z. nevadensis* (Stuart, 1988 ; Kirchner *et al.*, 1994) et *Coptotermes lacteus* (Stuart, 1988). Chez les termites supérieurs, ce comportement reste inexploré et ceci malgré l'importance qu'il semble avoir dans la vie de leurs sociétés très populeuses.

Par ailleurs, les signaux d'alarme pourraient intervenir dans des processus d'isolement colonial ou spécifique, primordiaux dans le cas d'espèces confrontées à une forte compétition. C'est le cas notamment chez deux espèces du genre *Pseudacanthotermes* (*P. spiniger* et *P. militaris*) qui sont sympatriques dans plusieurs plantations de canne à sucre d'Afrique équatoriale (Mora, 1992 ; Dibangou, 1994). Les relations entre ces deux espèces sont d'autant plus complexes qu'elles partagent le même composé principal pour la phéromone de piste et la phéromone sexuelle (Bordereau *et al.*, 1991 ; Laduguie *et al.*, 1994). L'isolement spécifique pourrait donc faire intervenir, en plus des processus chimiques classiquement étudiés (composés secondaires des phéromones, hydrocarbures cuticulaires,...), des processus physiques tels que les vibrations pour lesquels nos connaissances sont très pauvres.

Nous avons donc analysé les caractéristiques du comportement d'oscillation ainsi que son rôle dans la communication chez les populations récoltantes de *P. spiniger* et *P. militaris*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

P. spiniger et *P. militaris* sont deux espèces de termites supérieurs champignonnistes appartenant à la sous-famille des Macrotermitinae. Les individus utilisés pour cette étude proviennent de deux colonies de *P. spiniger* fondées au Gabon en 1988 et huit colonies de *P. militaris* fondées au Congo en 1992. Toutes ces colonies sont maintenues au laboratoire à 28°C et 80 % d'humidité, dans des bacs en altuglas remplis de terre argileuse (50x70x70 cm). L'alternance jour/nuit est de 12/12 h.

Les observations ont été réalisées sur les populations récoltantes pendant la période de nuit. Les grands soldats ne s'aventurant que très rarement à découvert sur les lieux de récolte, toute l'étude a été réalisée sur des petits soldats. Pour déclencher les vibrations, plusieurs types de stimuli ont été testés : une odeur associée à un mouvement d'air (souffle du manipulateur), l'intrusion d'une blatte, l'allumage brusque de la lumière et un coup sec sur le bois.

Les mouvements ont été décomposés à l'aide d'une chaîne d'acquisition vidéo-rapide constituée d'une caméra couplée à un ordinateur PC. Ce système expérimental permet d'obtenir un maximum de 40 images (190x122 pixels) enregistrées à une vitesse de 300 images par seconde. Ces enregistrements ont été réalisés au Laboratoire d'Électronique et d'Informatique de l'Image (LE2I) à Dijon.

Les enregistrements audio des sons produits par les termites ont été obtenus à l'aide d'un magnétophone NAGRA IV-D et d'un microphone SENNHEISER MD211N (vitesse de la bande 9 cm/s) placé à 1 cm du ou des soldats. Le comportement étant structuré en salves de coups, le nombre de coups par salve a été déterminé en repassant

les bandes magnétiques à une vitesse de 2,25 cm/s. Le rythme des alternances salve/immobilité et le rythme des coups à l'intérieur d'une salve ont été déterminés par des analyses acoustiques obtenues avec le logiciel Hypersignal (Hyperception) au laboratoire "Image Signal Acoustique" de l'École Supérieure de Chimie, Physique et Électronique de Lyon. Le nombre de coups par salve a été étudié sur les enregistrements de 32 individus (692 salves) chez *P. spiniger* et 31 individus (638 salves) chez *P. militaris*. Les intervalles de temps entre deux coups d'une même salve ont été mesurés sur 135 salves (663 coups) réalisées par *P. spiniger* et sur 143 salves (616 coups) réalisées par *P. militaris*. Des individus isolés ne produisent que très rarement (5% des cas environ) plus d'une salve sans nouvelle stimulation. Les intervalles de temps séparant deux salves n'ont donc pu être mesurés que sur 4 enregistrements chez *P. spiniger* et 3 enregistrements chez *P. militaris*.

La reproduction artificielle des signaux a pu être obtenue grâce à la mise au point, en collaboration avec le laboratoire LE2I, d'un système composé d'un générateur de fonction Hewlett Packard HP 33120A couplé à un haut-parleur sur la membrane duquel un petit morceau de métal destiné à frapper le sol est fixé. Ce système permet de faire varier l'intervalle de temps entre deux salves, le nombre de coups par salve ainsi que l'intervalle de temps entre ces coups. Le dispositif est placé, soit sur un morceau de bois où des individus récoltent, soit à quelques centimètres au-dessus des individus récoltants, soit sous une feuille de papier filtre sur laquelle un petit soldat est posé.

La transmission des vibrations d'un groupe d'individus à un autre a été analysée grâce à un système permettant aux individus de ne communiquer que par le sol (Fig. 1). Un groupe est stimulé par une odeur et la réaction des individus placés de l'autre côté de la barrière est observée.

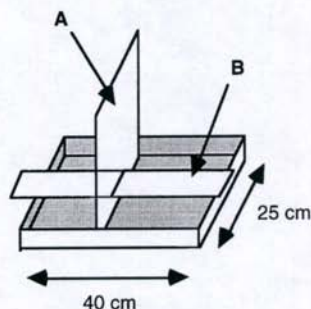


Fig. 1: Schéma du dispositif utilisé pour étudier la transmission des vibrations d'un groupe d'individus à un autre. Les individus sont placés sur la feuille de papier (B) qui traverse la barrière souple (A).

Fig. 1: Device used to study the transmission of the vibrations through the substratum from one group of termites to another. Minor soldiers are placed on the paper sheet (B), one group on each side of the flexible barrier (plastic film, A) that allows propagation of the vibrations.

RÉSULTATS

Les enregistrements vidéo nous ont permis de déterminer les stimuli déclenchant les vibrations. Les principaux stimuli (tableau 1) sont les odeurs et les mouvements d'air,

alors que l'intrusion d'une blatte, une lumière vive ou un coup sur le sol semblent avoir peu d'effet. Seuls les soldats produisent ces oscillations, les ouvriers réagissent à tous ces stimuli en s'enfuyant vers l'intérieur du nid.

	Odeur et mouvement d'air	Coup sur le substrat	Lumière brusque	Intrusion d'une blatte
<i>P. spiniger</i>	++++	+	+	+
<i>P. militaris</i>	++++	+	+	+

Tableau 1: Influence de différents stimuli sur le déclenchement des vibrations chez les soldats des deux espèces. ++++ : oscillation de plus de 50% des soldats

+ : moins de 10% des petits soldats répondent

Table 1: Effect of various stimuli on the oscillation behaviour of soldiers of both species

++++ : oscillation behaviour in more than 50% of the soldiers

+ : in less than 10% of the soldiers

Les images vidéo-rapides ont permis de décomposer les mouvements des petits soldats en plusieurs phases. L'analyse de l'enregistrement d'un petit soldat de *P. militaris* (Fig. 2) montre que, lors de ce mouvement, l'individu soulève toute la partie antérieure de son corps (tête et thorax) alors que l'abdomen s'abaisse. Cette phase ascendante est suivie d'une phase d'attente d'environ 3 ms puis d'une phase descendante à la fin de laquelle l'individu frappe le substrat avec la partie inférieure de sa tête ou gula. La durée totale du mouvement est de 20 ms. Le mouvement de *P. spiniger* est identique.

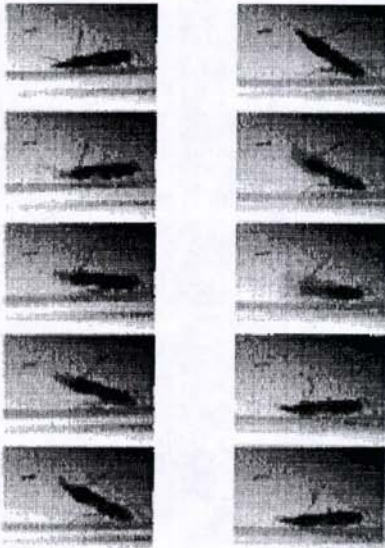


Fig. 2 : Enregistrement vidéo-rapide (300 images/seconde) d'un mouvement d'oscillation d'un petit soldat de *P. militaris*.

Fig. 2 : Video recording of the oscillation behavior of a *P. militaris* minor soldier (Recording speed: 300 frames / second),

La figure 3A représente un enregistrement acoustique des sons produits par les vibrations d'un groupe de petits soldats de *P. spiniger*. On peut voir des groupes de sons correspondant aux salves de coups réalisées par les petits soldats présents sur le lieu de

récolte. Ces salves sont séparées par des pauses dont la durée varie peu et pendant lesquelles aucun soldat ne vibre. Cette figure permet donc de montrer l'existence d'un synchronisme chez les soldats. On observe le même phénomène sur l'enregistrement de *P. militaris*.

L'analyse des fréquences des sons enregistrés montre que le signal n'a ni harmoniques, ou fréquences multiples des fréquences fondamentales, ni variations de ces fréquences au cours de la durée du signal (Fig. 3D). Ceci permet d'affirmer que nous sommes bien en présence d'un bruit "blanc", c'est à dire provoqué par un choc, pour les deux espèces étudiées.

Chez *P. spiniger* (fig. 3B), l'intervalle de temps séparant deux salves varie entre 1 et 2 s, ce qui correspond à une fréquence allant de 0,5 à 1 salve/seconde. Chez *P. militaris*, cet intervalle varie entre 1 et 2,5 s, c'est à dire entre 0,4 et 1 salve/seconde.

Chez *P. spiniger* les salves étudiées (fig. 3C) sont composées de 1 à 10 coups, mais nous avons pu observer par ailleurs un maximum de 13 coups par salve. Chez *P. militaris*, les salves sont composées de 1 à 8 coups (maximum observé : 12 coups).

Le temps moyen entre deux coups d'une même salve est de 55 ms chez *P. spiniger* ($\bar{x} = 18,88 \pm 4,14$ coups/seconde) alors qu'il est de 71 ms chez *P. militaris* ($\bar{x} = 14,10 \pm 2,73$ coups/seconde). Les comparaisons effectuées deux à deux entre une colonie de *P. spiniger* et une colonie de *P. militaris* montrent que l'intervalle de temps séparant deux coups frappés par un soldat de *P. spiniger* est toujours significativement inférieur à celui observé chez *P. militaris*.

Grâce à l'appareil de stimulation artificielle que nous avons mis au point, nous avons pu tester l'impact des oscillations sur les congénères. La ré-émission de signaux enregistrés grâce au haut-parleur permet d'affirmer que la propagation du signal se fait par le sol et non par l'air. Les termites n'ont en effet aucune réaction si le haut-parleur est placé à 1 cm au-dessus du substrat alors que l'application du dispositif frappeur sur le substrat déclenche la fuite des ouvriers à l'intérieur du nid. Les soldats répondent à cette stimulation par trois comportements différents : la fuite, l'immobilisation et l'oscillation. Les proportions de ces trois comportements au sein d'une population de soldats varient suivant l'état de perturbation de la colonie.

Les résultats obtenus en faisant varier la structure du signal sont identiques pour les deux espèces et montrent que le rythme de ces vibrations ne paraît pas avoir une grande importance. En effet, n'importe quelle vibration ressentie dans le sol entraîne la fuite des ouvriers et des oscillations de la part de certains soldats présents. Toutefois, quand le rythme des salves ne correspond plus à celui que peuvent fournir les soldats, la réponse est moins nette et elle n'est pas synchrone à la stimulation.

Quand on fait varier uniquement la fréquence des coups à l'intérieur d'une salve (avec une fréquence entre deux salves de 0,7 salves/seconde et 4 coups par salve), on observe (tableau 2) que quelle que soit la fréquence des coups, le système déclenche toujours un comportement d'oscillation chez certains petits soldats présents. Mais les valeurs proches de celles mesurées chez les deux espèces en provoquent plus que les autres. Dans les cas où on observe peu d'oscillations, la stimulation entraîne soit l'immobilité, soit la fuite.

Les résultats obtenus en faisant varier la fréquence des salves sont tout à fait comparables à ceux obtenus précédemment : toutes les valeurs (de 0,1 salves/seconde à 10 salves/seconde) déclenchent des oscillations, mais les valeurs situées entre 0,4 et 3 salves/seconde engendrent plus de réponses.

En revanche, on observe toujours une réponse de grande ampleur quel que soit le nombre de coups par salve (valeurs testées comprises entre 1 et 20).

	1	5	15	20	25	50	100	200	300
<i>P. spiniger</i>	+++	+++	+++	++++	+++	++	++	+	+
<i>P. militaris</i>	+++	+++	++++	++++	+++	++	++	+	+

Tableau 2: Réaction des petits soldats des deux espèces à des stimulations de fréquences variables (en coups/seconde).

++++ : plus de 40 % de soldats oscillent ++ : de 10 à 20% de réponses
 +++ : de 20 à 40% de réponses + moins de 10% de réponses

Table 2: Reaction of the small soldiers of both species to stimulations with various beats frequencies

++++ : oscillation of more than 40% of the soldiers ++ : 10 to 20%
 +++ : 20 to 40% + less than 10%

Pour étudier la spécificité des vibrations, nous avons recherché si deux groupes de soldats posés sur une même feuille de papier mais séparés par une barrière peuvent présenter un comportement d'oscillation après stimulation d'un seul groupe. Que les deux groupes testés soient homo- ou hétérocoloniaux, homo- ou hétérospécifiques, on observe toujours que tous les individus oscillent simultanément. Si on procède à la même expérience alors que les deux groupes ne sont plus sur la même feuille de papier, on n'observe aucune réponse. Ce comportement d'alarme ne semble donc pas jouer de rôle dans la reconnaissance spécifique.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les résultats obtenus montrent que les oscillations verticales des petits soldats entraînent bien, chez les deux espèces de termites champignonnistes *P. spiniger* et *P. militaris*, une réaction de fuite face à un danger éventuel. En effet, ce comportement intervient uniquement quand la colonie est perturbée et les vibrations provoquées ont un impact important sur la population d'ouvriers qu'elles font fuir à l'intérieur du nid. Les soldats peuvent répondre en s'immobilisant, en s'enfuyant ou en produisant eux-mêmes des vibrations, ce qui permet une propagation et une amplification du signal au sein de la population récoltante. Les paramètres qui contrôlent la réponse des soldats aux vibrations sont encore mal connus.

P. spiniger et *P. militaris* présentent des différences en ce qui concerne le rythme d'émission et la durée des mouvements oscillatoires. Toutefois, s'il existe une spécificité dans les caractéristiques physiques du mouvement, celle-ci ne correspond pas à une spécificité de réponse : les résultats obtenus avec le mécanisme de stimulation artificielle montrent que les individus réagissent à un éventail très large de fréquences. Cette spécificité ne semble donc pas pouvoir aboutir à une discrimination des deux espèces ; elle pourrait être simplement due à la différence de taille et de poids des individus.

Le même type de comportement d'alarme a également été décrit chez des termites inférieurs. Chez *Zootermopsis angusticollis* (Howse 1962 a, 1964 a, 1965 ; Stuart, 1988) et *Z. nevadensis* (Stuart, 1988 ; Kirchner *et al.*, 1994), les oscillations verticales sont réalisées par les ouvriers et les larves qui frappent le plafond des galeries avec la face dorsale de leur tête et par les soldats qui frappent le sol avec la pointe de leurs mandibules et le plafond avec leur tête. La structure temporelle des signaux est identique à celle des deux espèces du genre *Pseudacanthotermes*, mais les résultats obtenus avec un système de reproduction artificielle des vibrations montrent que, contrairement à ce que nous avons pu observer, les individus ainsi stimulés ne répondent jamais par des oscillations.

Chez *Coptotermes lacteus* (Stuart, 1988), les caractéristiques du comportement oscillatoire sont plus proches de celles observées chez *P. spiniger* et *P. militaris*. Les vibrations provoquent la fuite des ouvriers dans le nid ainsi que le déploiement des

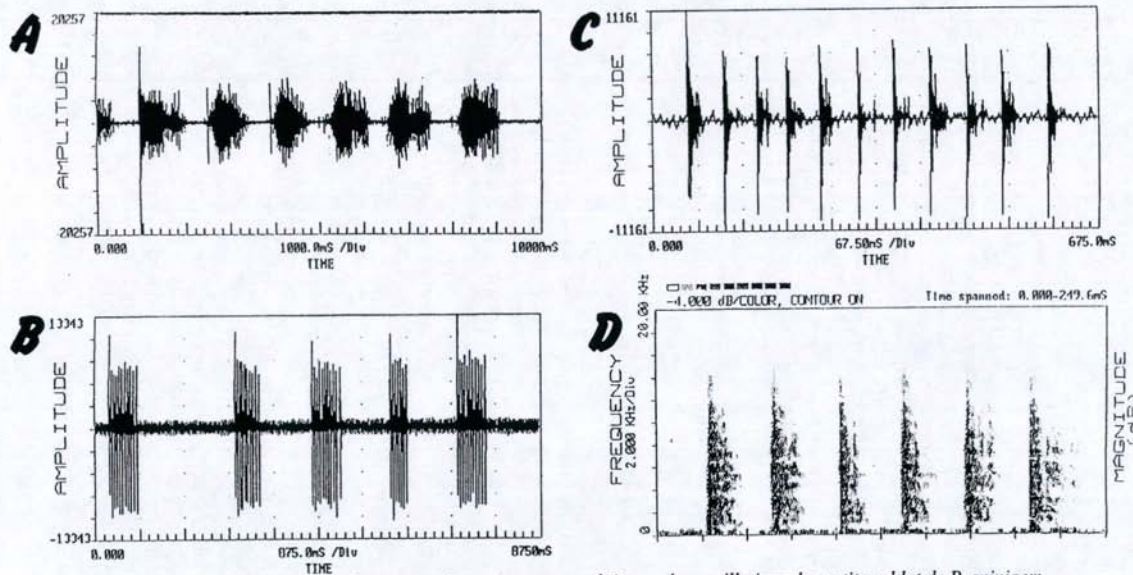


Figure 3 : Analyses acoustiques des sons produits par les oscillations des petits soldat de *P. spiniger*:

- A : Enregistrement de 6 salves réalisées par les soldats d'une population récoltante. C : Détail de la première des 5 salves présentées en B, composée de 11 coups.
 B : Enregistrement (composé de 5 salves) d'un petit soldat isolé. D : Analyse spectrographique d'un enregistrement d'un individu isolé.

Figure 3 : Acoustical analysis of the sounds produced by the head-bangings of *P. spiniger* minor soldiers

- A : Time analysis of a succession of 6 bursts carried out by the soldiers of a harvesting population. C : Enlargement of the first burst shown in B, made up of 11 beats.
 B : Time analysis of a succession of 5 bursts carried out by an isolated minor soldier. D : Spectrographic analysis of a *P. spiniger* minor soldier's burst.

soldats autour de la zone de récolte, c'est à dire une réponse polyéthique comme chez *Pseudacanthotermes*. Stuart (1988) conclut que les mécanismes vibratoires d'alarme ont évolué depuis un signal peu structuré chez des termites primitifs tels que *Zootermopsis* vers un signal complexe associé à une réponse polyéthique chez *Coptotermes*, termite inférieur assez évolué. Nos résultats, qui montrent que l'alarme vibratoire des termites supérieurs est au moins aussi complexe que celle observée chez *Coptotermes*, vont dans le sens de cette hypothèse, mais des travaux sur d'autres espèces, ainsi qu'une étude de la transmission des vibrations dans le sol et de leur perception par les termites, seraient nécessaires avant de conclure.

REMERCIEMENTS

Nous souhaitons remercier Mme N. Gache du laboratoire "Image Signal Acoustique" de l'ECPE Lyon et Mr Y. Tupinier sans qui les analyses acoustiques n'auraient pas été possibles. Les images vidéo-rapides ont été obtenues grâce à la caméra expérimentale de Mr F. Bouffaut (LE2I, Dijon) et Mr B. Michaux (LE2I, Dijon) nous a permis de mettre au point le système de stimulation artificielle.

Nous remercions également Mr le Professeur C. Noirot et Mme B. Wobst pour leur aide et leurs commentaires lors de la rédaction de ce manuscrit.

RÉFÉRENCES

- Bordereau, C., A. Robert, O. Bonnard and J.L. Le Queré, 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.
- Dibangou, V., 1994. *Etude comparée de la biologie et du métabolisme digestif de deux espèces de termites (Pseudacanthotermes spiniger et P. militaris) des plantations de canne à sucre de la vallée du Niari (Congo)*. Thèse de Doctorat, Univ. Paris XII, 181 pp.
- Howse, P.E., 1962. Oscillation movements in the termite *Zootermopsis angusticollis* (Emerson). *Symp. Genetica Biol. Italica* 11: 256-268.
- Howse, P.E., 1964. The significance of the sound produced by the termite *Zootermopsis angusticollis* (Hagen). *Anim. Behav.* 12: 284-300.
- Kirchner, W.H., I. Broecker and J. Tautz, 1994. Vibrational alarm communication in the damp-wood termite *Zootermopsis nevadensis*. *Physiol. Entomol.* 19: 187-190.
- Laduguie, N., A. Robert, N. Salini and C. Bordereau, 1994. Les termites et le Dodécatrienol. *Actes Coll. Ins. Soc.* 9: 27-34.
- Mora, P., 1992. *Dégâts des termites champignonnistes (Macrotermitinae) Pseudacanthotermes spiniger et Microtermes subhyalinus dans les plantations de canne à sucre ; mise au point d'une lutte spécifique*. Thèse de Doctorat, Université Paris XII, 176 pp.
- Pasteels, J.M. and C. Bordereau, 1997. Releaser pheromones in termites. In: *Pheromone communication in social insects : ants, wasps, bees and termites* (Van der Meer, R.K., Breed, M.D., Winston, M.L. and K.E. Espelie Eds). Westview press, Boulder, USA, 368 pp.
- Smeathman, H., 1781. Some account on the termites which are found in Africa and other hot climates. *Phil. Trans. R. Soc. London* 71: 139-192.
- Stuart, A.M., 1988. Preliminary studies on the significance of head-banging movements in termites with special reference to *Zootermopsis angusticollis* (Hagen) (Isoptera : Hodotermitidae). *Sociobiol.* 14 : 49-60.