



HAL
open science

LES TROPISMES LORS DE LA PARIADE DES IMAGOS DE RETICULITERMES LUCIFUGUS R.

H. Buchli

► **To cite this version:**

H. Buchli. LES TROPISMES LORS DE LA PARIADE DES IMAGOS DE RETICULITERMES LUCIFUGUS R.. Vie et Milieu , 1960, 11 (2), pp.308-315. hal-02890049

HAL Id: hal-02890049

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02890049v1>

Submitted on 6 Jul 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

LES TROPISMES LORS DE LA PARIADE DES IMAGOS DE *RETICULITERMES LUCIFUGUS* R. (1)

par H. BUCHLI

Le rôle de différents tropismes dans la pariade des jeunes Termites royaux suscite toujours de vives discussions. Certaines de nos expériences semblent montrer qu'un chimiotropisme joue un rôle dans la formation des couples lors de la promenade nuptiale.

Dans la nature, la pariade se déroule de la façon suivante : les jeunes imagos ailés de *Reticulitermes lucifugus* R. quittent la colonie maternelle entre dix et dix-sept heures pendant une belle journée des mois d'avril à juin. Après un vol de quelques dizaines de mètres, ils atterrissent et procèdent à l'autotomie des ailes. Dès que les jeunes imagos sont devenus aptères, le comportement des deux sexes devient différent.

Les femelles, très agitées, cherchent une petite pierre, une brindille ou tout autre objet légèrement surélevé (géotropisme négatif?). Elles s'y placent, la pointe de leur abdomen recourbée vers le haut. Elles sont alors en position d'appel. En l'absence d'objets surélevés, elles se mettent en appel sur le sol plat.

Les mâles, très excités également, courent sur le sol, changeant souvent de direction, et agitent leur antennes. Si deux mâles se rencontrent, ils se touchent mutuellement de leurs antennes et, très généralement, se séparent et continuent leur chemin. Mais il arrive que l'un des mâles suive l'autre. Ce tandem pendant lequel le second individu suit le premier en touchant avec les antennes les côtés abdominaux de celui-ci, ne dure cependant que quelques secondes. Par contre, si un mâle trouve une femelle en position d'appel, il la palpe longtemps et commence souvent à la lécher. Entre temps, la femelle a abaissé son abdomen et

(1) Remis le 8 février 1960.

palpe le prétendant. Cette première prise de contact dure rarement plus de quinze secondes. Puis la femelle se met en marche, suivie par le mâle, en formation de tandem. Si le mâle perd le contact avec l'abdomen de la femelle, cette dernière s'arrête immédiatement pour se remettre en position d'appel. Elle attend ainsi jusqu'à ce que son partenaire ou un autre mâle l'ai trouvée.

La promenade nuptiale d'un jeune couple peut durer plusieurs heures. Lors d'essaimages ayant eu lieu à l'intérieur de constructions, nous avons eu l'occasion d'observer des promenades nuptiales très longues. Vingt-trois heures après l'essaimage, des couples se promenaient encore à la recherche d'une loge nuptiale. Pendant cette promenade, le phototropisme positif qui déclenchait le vol semble être, de plus en plus, inhibé par un besoin thigmotactique qui force les imagos à chercher des fentes dans le bois, ou dans la nature, à se glisser sous des pierres ou des racines, ou enfin à creuser un tunnel dans la terre le long d'une souche ou d'un poteau.

Après nos multiples observations de la pariaide dans la nature, nous avons commencé diverses expériences afin de trouver le ou les facteurs dont dépendent l'attraction sexuelle et la formation des couples en tandem.

EXPÉRIENCE n° 1

Nous capturons un grand nombre de jeunes imagos après leur vol, mais avant la perte de leurs ailes. Nous séparons les deux sexes, mettant chacun dans une grande boîte de Pétri pourvue de sable humide et garnie de petites pierres et de morceaux de bois. Ces boîtes sont placées sur la table du laboratoire dans une lumière diffuse.

Après la chute des ailes, les mâles, très agités, se promènent partout. Ils s'examinent entre eux et forment même des tandems. Mais ceux-ci durent rarement plus de sept secondes, les partenaires perdant très vite l'intérêt pour des individus du même sexe. Une à deux heures après avoir été mis dans la boîte, les mâles se tranquilisent et ne se promènent plus. Ils se groupent sous et sur le bois. La boîte est alors couverte.

Les femelles qui ont perdu leurs ailes se promènent aussi dans leur boîte puis se posent sur une pierre ou le bois et prennent la position d'appel. Elles restent jusqu'à une minute dans cette position, vont ensuite à un autre endroit et recommencent. Mais ce comportement n'est suivi que par 40 % des femelles environ. Les autres se promènent un peu et se groupent rapidement sans avoir pris la position d'appel. Peut-être n'ont-elles pas encore atteint complètement leur maturité sexuelle l'effet de groupe étant encore plus fort que l'instinct d'accouplement. Quand deux femelles se rencontrent, elles se palpent avec les antennes, peuvent même se lécher, mais ne se promènent que très exceptionnellement en tandem pendant trois secondes au maximum. Une à deux heures après l'essai-

mage, la grande majorité des femelles s'est groupée et cachée sous le bois. Elles aménagent des loges entre le bois et le sable, comme les mâles. Leur boîte est alors recouverte.

Six heures plus tard, nous retirons les couvercles des boîtes. Les mâles, jusqu'ici tranquilles, s'énervent immédiatement; les ailés font des essais de vol, les autres recommencent à chercher une partenaire et se mettent en tandem entre eux. Les femelles recommencent aussi à se promener et à prendre la position d'appel (environ 8 %). Mais l'influence de cet apport d'air frais ne dure que quinze minutes et les imagos se regroupent de nouveau.

EXPÉRIENCE n° 2

Quand les imagos sont redevenus tranquilles sans que nous ayons mis les couvercles sur les boîtes, nous les transportons au soleil. Les mâles et les femelles s'excitent aussitôt, mais cette fois-ci bien plus fortement. Les ailés volent et procèdent ensuite à l'autotomie des ailes. 40 % environ des femelles aptères se mettent en position d'appel. Les mâles cherchent fiévreusement une partenaire et se promènent souvent, mais pour quelques secondes seulement, en tandems. Si nous plaçons un ouvrier dans la boîte des mâles excités, ces derniers le suivent aussi quelques instants.

L'excitation due au soleil dure aussi longtemps que nous y exposons les boîtes, c'est-à-dire une heure. Replacés à la lumière diffuse, les imagos se calment lentement et se regroupent comme avant.

Pendant que les femelles étaient excitées, nous avons marqué cinq des individus ayant pris la position d'appel et cinq autres qui ne l'avaient pas fait.

EXPÉRIENCE n° 3

Quand tous les imagos se sont calmés, nous prenons une femelle qui ne s'est pas mise en appel et la plaçons dans la boîte des mâles. Elle n'a aucun effet sur les mâles qui restent groupés sans s'exciter. La réaction des mâles est négative vis-à-vis des cinq femelles de ce lot, bien que nous laissions chacune cinq minutes dans la boîte des mâles.

Nous examinons ensuite la réaction des mâles vis-à-vis des femelles qui s'étaient mises en position d'appel. Quand nous mettons la première femelle dans la boîte des mâles, elle reste calme jusqu'au moment où un mâle la palpe avec ses antennes. Elle se met alors en position d'appel; les mâles s'agitent immédiatement, viennent la lécher et la palper. Lorsqu'elle se met en marche, toute une chaîne de mâles la suit en file indienne. Le tandem, guidé par la femelle, dure tout le temps que nous la laissons dans la boîte des mâles. Une minute plus tard, la majorité des mâles sont agités. Nous enlevons après cinq minutes la femelle marquée

et constatons que les mâles continuent à la chercher et à se suivre en tandem. Mais ces tandems unisexués ne durent pas plus de dix secondes. Quand les mâles se sont de nouveau calmés, nous essayons une autre femelle de ce lot. Au total trois d'entre elles excitent les mâles, les deux autres, ne prenant pas la position d'appel, donnent un résultat négatif.

A la lumière de ces expériences, nous pouvons conclure que les imagos séparés par sexe présentent un comportement normal, cherchant un partenaire du sexe opposé, même si les stimuli provenant de l'autre sexe manquent. Les mâles forment facilement des tandems, mais ceux-ci sont de très courte durée. La formation de tandems entre femelles est une exception rare. Les femelles ne montrent pas toutes de l'appétit sexuel et celles qui ne prennent pas la position d'appel n'intéressent pas les mâles et ne stimulent pas la formation de tandems. Les mâles, même encore ailés, peuvent suivre un autre imago en tandem et la chute des ailes n'est pas absolument nécessaire pour que l'appétition sexuelle soit éveillée.

D'autre part, un groupe d'imagos du même sexe se tranquillise rapidement lorsque l'autre sexe manque. L'appétit sexuel est de nouveau stimulé par l'apport d'air frais et freiné par une humidité forte. Il apparaît bien plus fortement à la lumière solaire. Lorsque les trois facteurs (air frais, soleil, présence du sexe opposé) sont rassemblés, et seulement dans ce cas, l'appétit sexuel persiste jusqu'à ce qu'un partenaire soit trouvé.

Pour connaître la cause de la forte attraction qu'exercent les femelles en position d'appel sur les mâles, nous avons fait d'autres essais.

Nous confectionnons à l'aide de bâtonnets de verre de longues aiguilles dont la partie effilée est assez fine pour être flexible. A son extrémité se trouve une gouttelette de verre ayant la forme et les dimensions d'un abdomen imaginal. Après chaque emploi, ces aiguilles sont lavées dans l'acide chlorhydrique ou l'éther. Ensuite nous capturons des imagos essaimant et les séparons selon leur sexe pour les mettre dans des boîtes de Pétri. Nous gardons les boîtes ouvertes dans la lumière diffuse du laboratoire.

EXPÉRIENCE n° 4

Lorsque les mâles sont devenus calmes, nous prenons une des aiguilles et promenons cet abdomen incolore et artificiel dans la boîte. Les mâles n'y prêtent pas attention et restent groupés.

Après dix essais infructueux, nous prenons une autre aiguille dont la pointe est recouverte d'un vernis noir. Ces essais sont également sans résultat.

Nous excitons ensuite les mâles en les mettant au soleil et recommençons l'expérience. Les mâles qui cherchent une partenaire et se suivent en tandems pendant quelques secondes ne suivent pas l'aiguille,

qu'elle soit incolore ou noire. Ils viennent la palper mais s'en détournent. La couleur ne semble donc pas jouer un grand rôle dans la formation des tandems. Ceci est d'autre part mis en évidence par le fait que les mâles excités forment des tandems derrière un ouvrier.

EXPÉRIENCE n° 5.

Pour que les mâles se calment et se regroupent, nous retirons la boîte du soleil. Nous prenons une autre aiguille et la frottons sur l'abdomen d'une femelle non-excitée, ne s'étant jamais mise en position d'appel. L'aiguille est promenée immédiatement entre les mâles tranquillement groupés. Ils n'y prêtent pas attention et ne la suivent pas. Dix essais sont tous négatifs.

EXPÉRIENCE n° 6

Nous excitons les femelles en les mettant au soleil. Puis nous frottons l'abdomen artificiel à la tête d'une femelle en position d'appel. Les mâles ne réagissent pas beaucoup. Ils viennent cependant palper l'aiguille. Après dix essais infructueux, nous frottons une aiguille au thorax d'une des femelles en position d'appel. Les mâles viennent palper l'abdomen artificiel et le suivent pendant deux ou trois secondes, s'excitent un peu mais perdent de nouveau l'intérêt. Nous frottons alors une nouvelle aiguille à la pointe abdominale d'une femelle en position d'appel, surtout en-dessous, autour de l'ouverture génitale. Cet abdomen incolore et artificiel est immédiatement promené dans la boîte des mâles qui sont tranquilles et groupés. Ils s'agitent dès que nous approchons l'abdomen artificiel à un ou deux centimètres, commencent à chercher une femelle, palpent le bout de l'aiguille et suivent en file indienne lorsque celle-ci est promenée dans la boîte. Dix essais faits à des intervalles suffisant pour que les mâles se calment et toujours avec une nouvelle aiguille, montrent que les mâles réagissent surtout lorsque nous frottons la pointe autour de l'ouverture génitale de la femelle. Ils suivent l'abdomen artificiel en tandem pendant vingt-cinq secondes au maximum. Les essais faits avec une aiguille recouverte de vernis noir ne donnent pas de meilleurs résultats.

EXPÉRIENCE n° 7.

L'expérience précédente est reprise avec des mâles exposés au soleil. Ils suivent désormais fidèlement, en file indienne de un à neuf individus et pendant vingt à quarante secondes l'abdomen artificiel frotté à la partie génitale d'une femelle en position d'appel. Ensuite, bien que très excités, ils quittent l'abdomen artificiel pour chercher ailleurs une partenaire. Au début, quand nous présentons l'abdomen artificiel aux mâles,

ils sont fortement attirés. Ultérieurement, l'un après l'autre, ils se décrochent de la chaîne en tandem et finalement le bout de l'aiguille ne semble plus présenter d'attrait.

Ces essais semblent, à notre avis, montrer que :

a) Les mâles excités, qu'ils soient encore ailés ou déjà aptères, ont tous lorsqu'ils sont en quête d'une partenaire, l'instinct de se promener en tandem derrière un autre imago ;

b) Ce comportement instinctif ne dure pas s'il n'est pas soutenu et renforcé par un facteur chimiotropique, une odeur produite par la femelle en position d'appel, transmise à l'abdomen artificiel de l'aiguille ;

c) Cette odeur n'est produite que par les femelles cherchant à attirer un mâle. La source doit se trouver dans la région génitale de la femelle ;

d) La femelle doit émettre ce parfum pendant la promenade nuptiale, car l'odeur est assez volatile pour se perdre sur l'abdomen artificiel après quarante secondes environ.

Le fait qu'un mâle suit fidèlement la femelle (l'inverse c'est-à-dire le mâle en tête, est une exception) pendant des heures prouve que son instinct est constamment stimulé et soutenu par l'attrait chimique de la femelle.

Cette odeur peut aussi, semble-t-il, expliquer le fait que la femelle est souvent suivie par toute une chaîne de mâles. L'odeur laissant une trace de la femelle sur le sol maintient parfois pendant plus d'une minute une file de mâles en tandem derrière la jeune reine. Mais finalement, le stimulus n'étant pas, à la longue, assez fort, les mâles, à partir du troisième rang, abandonnent le couple en promenade.

L'absence d'attrait chimiotropique d'un bon nombre de femelles d'un essaim pourrait être une des causes d'échec lors de la fondation artificielle de colonies primaires. Un mâle mis en tube avec une femelle inactive se sépare d'elle et tous deux meurent généralement après quelques jours. Ils peuvent cependant aussi vivre des mois ensemble sur le bois dans les tubes d'élevage sans creuser une loge nuptiale et sans s'accoupler, ne produisant pas de larves.

Des essais préliminaires avec des imagos de *Calotermes flavicollis* Fab. nous ont montré que les facteurs dirigeant la parade sont à peu près les mêmes. Les mâles séparés des femelles ne se suivent pas en tandems unisexués. La formation de tandems commence seulement lorsqu'on ajoute des femelles marquées et, dans ce cas, on trouve aussi des tandems de mâles. Les femelles ne font pas de tandems entre elles mais lorsqu'un mâle perd sa femelle, celle-ci peut pendant une à deux secondes courir après lui ; toutefois, on ne peut parler de véritables tandems puisque l'ordre normal se rétablit rapidement. A notre avis, on ne devrait appeler « tandems » que les formations qui durent plus de dix secondes, le début nous semblant n'être qu'une simple reconnaissance.

Nous avons observé également des tandems entre sexués néoténiques. Ceux-ci, de courte durée, ont lieu avant l'accouplement, en préliminaires. Voici une de nos observations. Les sexués sont très excités et se lèchent continuellement. La femelle lève la pointe de son abdomen mais soudain elle quitte le mâle et s'éloigne. Celui-ci la suit en tandem au milieu des ouvriers de la colonie. Ensuite la femelle s'arrête et lève de nouveau son abdomen comme en position d'appel. Le mâle se retourne alors et les animaux se touchent avec la pointe de leur abdomen pour s'accoupler. Ils ne réussissent pas immédiatement et la femelle s'éloigne de nouveau, trotte dans les galeries et les chambres, suivie en tandem par le mâle. Parfois, le mâle l'abandonne et la femelle le poursuit. Quand ils s'arrêtent, le léchage recommence, suivi d'une nouvelle tentative d'accouplement sans résultat. Le tandem recommence et ce n'est qu'à la troisième tentative que le mâle arrive à introduire son pénis dans le vestibule copulateur de la femelle. L'accouplement dure quatre-vingt une secondes, les préliminaires deux minutes environ.

Il est alors possible que la position d'appel, identique à celle de l'accouplement, soit une invitation instinctive à l'accouplement accompagné d'odeurs sexuelles et que, chez les jeunes femelles et mâles imaginaires, l'ensemble du comportement soit aussi un préliminaire d'accouplement précoce et imparfait, l'accouplement étant retardé par le besoin de fuir l'air libre.

DISCUSSION

GOETSCH (1933, 1940) a proposé l'hypothèse suivant laquelle une odeur produite par la femelle après le vol attirerait les mâles et augmenterait leur appétit sexuel. Mais il croit que des femelles n'ayant pas effectué de vol refuseraient de s'accoupler. Nos expériences montrent que ce n'est pas le cas. GOETSCH ne semble pas avoir expérimenté et était incapable de prouver l'existence d'un chimiotropisme. Son hypothèse est longuement discutée dans l'analyse très approfondie de l'essai-mage des Termites que GRASSÉ a publiée en 1942. GRASSÉ a cherché vainement les glandes qui pourraient produire le parfum des femelles. Nous pensons que les glandes accessoires pourraient tenir ce rôle. Ces glandes s'ouvrent près de l'orifice génital sur le bord antérieur du neuvième sternite et se composent d'une petite poche dans laquelle débouchent deux conduits entourés de muscles. Ces conduits mènent chacun vers un tube qui est tapissé d'un épithélium muqueux. On connaît mal la fonction de cette glande et il nous semble possible qu'elle produise une sécrétion odoriférante. GRASSÉ, cependant, doute de l'existence d'un chimiotropisme, n'ayant pas pu localiser la glande avec certitude et ayant observé des tandems unisexués entre mâles.

FEYTAUD (1912) a cependant constaté que, dans la nature, les tandems sont toujours d'une femelle suivie par le mâle. WEESNER (1956)

ne trouve chez *Reticulitermes hesperus* Banks qu'un seul tandem uni-sexué sur cent normaux. GRASSI (1893) n'estime même pas que la promenade et le tandem soient nécessaires pour que roi et reine se rejoignent et fondent une colonie. Mais puisque JUCCI et lui (1924) constatent que le *Reticulitermes* italien ne se propage pas par les imagos, ceux-ci étant incapables de fonder une colonie, et puisque, en Italie, les essaims se composent, semble-t-il, uniquement de mâles ou de femelles, il nous paraît permis de conclure que la race italienne n'a pas un comportement normal.

En conclusion, nous pensons que les deux sexes se rejoignent chez *Reticulitermes lucifugus* principalement grâce à :

— Un chimiotropisme unilatéral, le mâle réagissant à un parfum produit par la femelle.

— Un thigmotropisme, la femelle se mettant en marche lorsqu'un mâle la touche de ses antennes, mais se remettant en position d'appel lorsque le mâle perd contact.

L'appétit sexuel existe dès l'autotomie des ailes mais le comportement instinctif de la recherche d'une partenaire semble avoir besoin d'une stimulation constante pour aboutir à l'isolement d'un couple dans une loge nuptiale.

*Laboratoire d'Evolution
des Êtres Organisés
Paris*

BIBLIOGRAPHIE

- BUCHLI (H.) 1958. — L'origine des castes et les potentialités ontogéniques des termites européens du genre *Reticulitermes* Holmgren. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, XX, 18, p. 263-429.
- FEYTAUD (J.), 1912. — Contribution à l'étude du Terme lucifuge. *Arch. Anat. Microsc.* XIII, p. 481-607.
- FEYTAUD (J.), 1915. — L'essaimage du Terme lucifuge. *Bull. Soc. Zool. agric. Bordeaux* 9 à 12.
- GOETSCH (W.), 1933. — Die chilenischen Termiten. *Zool. Jahrb. Jena, Abt. Syst.*, LXIV, p. 227.
- GOETSCH (W.), 1940. — Vergleichende Biologie der Insektenstaaten. *Edit. Becker und Erler, Leipzig.*
- GRASSÉ (P.-P.), 1942. — L'essaimage des Termites. Essai d'analyse causale d'un complexe instinctif. *Bull. Biol. France et Belgique*, LXXVI, p. 347-382.
- GRASSI (B.) et SANDIAS (A.), 1893-1894. — Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi. *Att. acad. Guvernia Catania*, VI et VII
- JUCCI (H.), 1924. — Sulla differenziazione de le caste ne la società dei Termitidi. *Att. Acad. Lincei*, XIV, p. 1-238.
- WEESNER (F.-M.), 1956. — The biology of colony foundation in *Reticulitermes hesperus* Banks. *Univ. Californ. Publ. Zool.*, LXI, p. 253-314.