

IOBC / WPRS

Working Group „Integrated Protection in Stored Products“

OILB / SROP

Groupe de Travail „Protection Intégrée de Denrées Stockées“

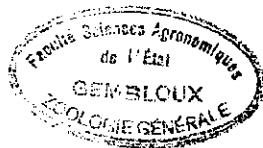
Proceedings of the meeting

at

Berlin, Germany

22 – 24 August, 1999

**Edited by
Cornel Adler & Matthias Schoeller**



La communication chimique chez *Tribolium castaneum* (Coleoptera, Tenebrionidae): connaissances et perspectives

Arnaud L.^{1,2}, Lognay G.³, Gaspar C.² & Haubruege E.²

¹ Boursier du FRIA (Fonds pour la Formation à la recherche dans l'Industrie et l'Agriculture), ²Unité de Zoologie générale et appliquée, ³ Unité de Chimie générale et organique - Faculté universitaire des Sciences agronomiques, B-5030 Gembloux, BELGIUM
e-mail: arnaud.l@fsagx.ac.be

Abstract: In this paper, we present an overview of the knowledge's of chemical communication in *T. castaneum*. We develop different prospects that need to be examined in order to gain a better understanding of chemical communication in this species, increase the efficiency of the control of this beetle in stored product environment using pheromone traps or sexual disrupters, or even develop new methods of control.

In the red flour beetle, *Tribolium castaneum*, the males produce an aggregation pheromone (4,8 dimethyldecanal, DMD) which is an important mediator of a male encounter with conspecifics. Although, there has been some confusions regarding the site of pheromone production as well as on the identification of the individuals that produce DMD, it is now demonstrated that the males produce most of the DMD, but that larvae, pupae and females also produce it. Moreover, other already identified chemicals may have a potential pheromonal activity, but behavioural researches still need to be done to understand their role in *T. castaneum* chemical communication.

Both *T. castaneum* male and female produce defensive secretions which are known to play a role in protection against predators and micro-organisms but also in population dynamic. Some compounds found in the secretions have a role in sexual activity of the confused flour beetle, *T. confusum*. However, only one study examined the role of these substances in *T. castaneum* communication. Cuticular hydrocarbons are known to mediate courtship and mating behaviour in several insect species (*Adalia bipunctata*, *Blattella germanica*, *Drosophila* spp., *Gryllus bimaculatus*, *Lasioglossum malachurum*, ...). Although, *T. castaneum* cuticular hydrocarbons are well described, no study examined their potential role as semiochemicals.

Résumé: Dans cet article, nous présentons l'ensemble des connaissances relatives à la communication chimique chez *T. castaneum*. De plus, nous développons différentes perspectives qu'il serait intéressant d'examiner afin d'améliorer nos connaissances sur les médiateurs chimiques entrant en jeu dans la communication de cette espèce. Le but ultime étant d'augmenter l'efficacité des méthodes de contrôle de cet insecte dans l'écosystème des denrées entreposées, voire de développer de nouvelles méthodes de lutte.

Les mâles de *Tribolium castaneum* produisent une phéromone d'agrégation (4,8 diméthyldécanal, DMD) qui est un médiateur important de la rencontre des individus de l'espèce. Bien que de nombreuses confusions aient été faites quant à l'identification des individus qui produisent la phéromone et du site de production de celle-ci, il est maintenant clair que bien que les mâles en produisent le plus, les larves, les nymphes et également les femelles produisent du DMD. De plus, d'autres substances déjà identifiées jouent également un rôle phéromonal mais des études comportementales et physiologiques restent à réaliser.

Les mâles et les femelles de *T. castaneum* produisent des substances défensives qui les protègent de leurs prédateurs et de la prolifération des microorganismes dans leur milieu et qui ont également un rôle dans la dynamique des populations. Certains composés trouvés dans les sécrétions défensives des adultes jouent un rôle dans le comportement sexuel de *Tribolium confusum*. Cependant, une seule étude s'est intéressée au rôle de ces composés chez *T. castaneum*. Les hydrocarbures cuticulaires agissent comme sémiotiques dans le comportement agrégatif et reproducteur chez de nombreuses

espèces d'insectes (*Adalia bipunctata*, *Blattella germanica*, *Drosophila* spp., *Gryllus bimaculatus*, *Lasioglossum malachurum*,...). Bien que les hydrocarbures cuticulaires de *T. castaneum* soient bien décrits, leur implication dans la communication chimique chez cette espèce n'a pas encore été envisagé.

Mots-clés: *Tribolium castaneum*, phéromones, hydrocarbures, quinones, diméthyldécanal, comportement sexuel

Introduction

Les insectes ravageurs des denrées entreposées sont actuellement résistants à la plupart des insecticides utilisés. De plus, pour des raisons évidentes de sécurité alimentaire, peu de pesticides peuvent être utilisés pour éliminer ces ravageurs présents dans cet environnement. Le développement de nouvelles molécules permettant de contrôler ces insectes est, par ailleurs, long et très coûteux. Afin de pallier ces inconvénients et de prévenir les dommages causés à l'environnement et à la santé humaine par l'utilisation de doses croissantes d'insecticides, les recherches portent vers des méthodes de gestion intégrée incluant des substances non-biocides ou des prédateurs des espèces visées. La mise en place de ces méthodes requiert la détection rapide des ravageurs. De plus, dans les pays développés, aucun insecte vivant n'est toléré dans les denrées destinées à l'alimentation, il est donc nécessaire de posséder des outils suffisamment efficaces pour les détecter dès le début de l'infestation.

Caractérisées à la fin des années cinquante, les phéromones sont devenues très rapidement des outils indispensables dans l'élaboration d'une stratégie globale de lutte intégrée, qui repose d'une part sur l'identification des molécules composant le "bouquet phéromonal" et d'autre part sur la conception de pièges attractifs pour la surveillance et la détection des ravageurs ou de microcapsules pour la confusion des mâles. Dans les denrées entreposées, les systèmes de détection des insectes sont composés de la phéromone sexuelle ou attractive de l'espèce visée et/ou d'un attractif alimentaire, ainsi que d'un moyen de piégeage des insectes. Malheureusement, les recherches menées sur la majorité des phéromones actuellement disponibles dans le commerce ne se sont attachées qu'à leur identification, leur synthèse et à quelques essais en silos.

De plus, il semble que de nombreuses études s'arrêtent lorsque seulement une ou deux molécules composant le bouquet phéromonal ont été identifiées. Or, chez les insectes, la communication chimique repose souvent sur un nombre bien plus important de composés. En effet, chaque espèce répond à un mélange précis de substances (le "bouquet phéromonal") qui selon Riba & Silvy (1989) est généralement composé d'une substance d'appel à longue distance, d'une substance d'appel à faible distance et d'une substance d'arrêt. L'efficacité des pièges utilisés dans les denrées stockées reste donc limitée et de tels systèmes sont coûteux. En outre, les entreprises qui développent et vendent ce type de produits trouvent difficilement un créneau commercial rentable face à la concurrence des pesticides "classiques" mis sur le marché par les géants de l'industrie des produits phytosanitaires, ce qui freine encore les recherches visant à améliorer l'efficacité des pièges.

Afin de trouver de nouvelles méthodes d'attraction ou de répulsion des insectes, de perturber leur communication ou d'augmenter l'efficacité des pièges, il convient de s'attacher à comprendre le rôle joué par l'ensemble des éléments intervenant dans la communication chimique entre les individus d'une espèce et d'apprécier précisément divers facteurs biotiques et abiotiques parmi lesquels: la localisation des glandes à phéromones, les individus qui les produisent, les aspects biologiques de leur production (mode de synthèse, quantités,

fluctuations temporelles, ...), la manière dont elles interagissent avec les individus, entre elles et avec le milieu, ainsi que les conditions environnementales qui favorisent leur utilisation. La bonne compréhension des mécanismes de communication chimique permettra également le développement de molécules, utilisables en lutte intégrée, dont les sites d'action sont les récepteurs olfactifs des ravageurs. Des travaux récents suggèrent de nouvelles pistes prometteuses, et notamment celle des protéines de transport des phéromones (PPB: "pheromone binding protein") (Pevsner et al., 1986; Nagnan-Le Meillour et al., 1996). En effet, avant d'atteindre leurs cibles sur les neurones olfactifs, les médiateurs chimiques sont solubilisés lors de leur fixation à ces protéines. Cette découverte peut mener à la conception de molécules ayant une conformation analogue à celle des phéromones, très spécifiques et peu nocives pour l'environnement qui se fixeraient irréversiblement sur la protéine de transport, l'empêchant ainsi de transmettre l'information portée par les phéromones. L'insecte, désorienté, finirait par mourir sans s'être reproduit.

Dans cet article, nous nous sommes efforcés de rassembler l'ensemble des informations actuellement disponibles sur les médiateurs chimiques de *Tribolium castaneum*. Nous proposons également diverses pistes de recherches nécessaires afin de mieux comprendre le système de communication chimique de cette espèce et d'améliorer les méthodes de lutte contre cet insecte.

Communication chimique chez *Tribolium castaneum* : l'état des connaissances

Tribolium castaneum (Herbst) (Coleoptera, Tenebrionidae) est un ravageur cosmopolite des denrées entreposées dont les adultes et les larves causent des dégâts sur les matières premières ainsi que sur les produits transformés. Comme chez la plupart des insectes, les adultes de *T. castaneum* émettent des molécules médiatrices qui permettent la rencontre des individus et la reconnaissance lors de l'accouplement ainsi que la régulation de la dynamique des populations. De nombreuses études se sont intéressées à la caractérisation des phéromones (d'agrégation, de contact, épидéictiques) produites par les individus de cette espèce. Toutefois, à l'exception des quinones et du diméthyldécanal, peu de travaux ont été réalisés pour comprendre le rôle de chacune des substances identifiées dans la communication chimique chez *T. castaneum*.

Le diméthyldécanal: la phéromone d'agrégation

La phéromone d'agrégation isolée chez *T. castaneum*, le 4,8 diméthyldécanal (DMD) (figure 1), a tout d'abord été identifiée et caractérisée chez les mâles de l'espèce (Suzuki, 1980). Cette molécule attire les femelles ainsi que les mâles (Suzuki & Sugawara, 1979; Suzuki, 1980). Lors d'une étude électroanténno graphique, Levinson & Mori (1983) ont observé que cette phéromone induit une réponse plus prononcée chez les femelles que chez les mâles. Selon ces auteurs, elle jouerait donc un rôle de phéromone sexuelle vis-à-vis des femelles et de phéromone agrégative vis-à-vis des mâles. Chez *Tribolium confusum* (Coleoptera: Tenebrionidae), chez qui les mâles produisent également le DMD comme phéromone agrégative (Suzuki & Sugawara, 1979; Suzuki, 1980), les femelles (vierges ou non) sont moins attirées par un mâle accouplé que par un mâle vierge. Cependant, le comportement agrégatif des mâles n'est pas influencé par leur passé sexuel (O'Ceallachain & Ryan, 1977). Une double fonction similaire a également été observée avec la phéromone produite par les femelles de *Trogoderma granarium* (Coleoptera: Dermestidae). Dans ce cas, les mâles sont plus sensibles (≈ 2000 X) à la phéromone que les femelles (Levinson & Levinson, 1973).

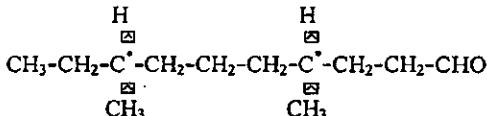


Figure 1 : Diméthyldécanal avec ses 2 carbones asymétriques qui déterminent 4 isomères : (4R, 8R), (4S, 8S), (4R, 8S) et (4S, 8R).

Les mâles de *T. castaneum* possèdent sur le fémur de leurs pattes antérieures une glande sétigère (Hinton, 1942). Sur base d'observations comportementales, Faustini et al. (1981) accordèrent le rôle de production de la phéromone à cette glande. Toutefois, bien que plusieurs études aient montré l'effet d'attraction vis-à-vis de *T. castaneum* exercé par des extraits de ces glandes (Faustini et al., 1981; Levinson & Mori, 1983; Faustini & Burkholder, 1987), aucune étude n'a permis d'y démontrer la présence de DMD. Bloch Qazi et al. (1998) ont même récemment observé que les mâles ne produisent pas la phéromone uniquement au niveau de cette glande. De plus, la production de la phéromone d'agrégation n'est pas l'apanage des mâles. En effet, les larves, les nymphes ainsi que les femelles en produisent également (Hussain, 1993). Cependant, les femelles âgées de plus de deux jours n'en produisent plus (Hussain, 1993). En outre, les larves de *T. castaneum* sont également attirées par la phéromone d'agrégation émise par les mâles (Mondal & Port, 1984).

La caractérisation de la composition isomérique de la phéromone étant difficile à réaliser (Suzuki et al., 1984), plusieurs auteurs (Suzuki & Mori, 1983; Levinson & Mori, 1983; Suzuki et al., 1984) se sont attachés à caractériser les isomères les plus actifs présents dans la phéromone. Bien que la phéromone de synthèse, composée d'un mélange racémique de plusieurs isomères, soit moins active vis-à-vis de *T. castaneum* que la phéromone naturelle (Suzuki, 1981a, 1981b); il ressort de l'étude de Suzuki et al. (1984) que le composé synthétique le plus actif est un mélange des isomères (4R, 8R) et (4R, 8S) selon un ratio de 8:2.

Des différences de réponse face à la phéromone synthétique ou à la phéromone naturelle ont également été observées chez plusieurs souches de *T. castaneum*. Les adultes des souches testées ne réagissent pas de la même manière face à la phéromone synthétique ou suivant la souche dont proviennent les mâles utilisés comme source de phéromone (Boake & Wade, 1984). Si la composition de la phéromone produite par les individus des différentes souches est identique, les individus des différentes souches n'auraient pas tous la même sensibilité face à la phéromone. Mais, à l'instar de ce qui est observé chez certains Lépidoptères (Löfstedt, 1993), il est plus probable que des différences de composition isomérique existent entre les différentes souches de *T. castaneum*.

La présence de DMD a également été identifiée chez *T. confusum* (Suzuki & Sugawara, 1979; Suzuki, 1980, Suzuki et al., 1987), *Tribolium freemani* (Suzuki et al., 1987) et *Tribolium brevicornis* (Faustini et al., 1982). Des études d'attraction entre ces espèces ont montré qu'elles ne répondent pas identiquement à la phéromone produite par une autre espèce (tableau 1). Il semble dès lors que la composition isomérique de la phéromone agrégative de chaque espèce de *Tribolium* spp. utilisant le DMD est différente. Ces différences permettraient l'isolement reproducteur des espèces du même genre. Bien que les différentes espèces d'insectes des denrées entreposées soient susceptibles de se retrouver dans le même milieu, plusieurs d'entre elles possèdent un composé phéromonal majeur en commun. C'est le cas de *Sitophilus zeamais* et *S. oryzae* (Coleoptera: Curculionidae) (Schmuff et al., 1984; Levinson et al., 1990), *Trogoderma glabrum*, *T. granarium*, *T. inclusum* et *T. variabile*

(Coleoptera: Dermestidae) (Cross et al., 1976; Silverstein et al., 1980) et *Oryzaephilus mercator* et *O. surinamensis* (Coleoptera: Cucujidae) (Levinson & Levinson, 1995). L'isolement reproducteur de ces différentes espèces se fait par l'émission de phéromones supplémentaires caractéristiques de chaque espèce, par des périodes d'émission ou par l'émission de quantités de phéromones différentes (Levinson & Levinson, 1995). Il apparaît réciproque, certaines auraient des récepteurs olfactifs plus spécifiques que d'autres. Notons que le 4,8 diméthylidécanal n'a été identifié que chez *T. castaneum*, *T. confusum* et *T. freemani*. L'existence d'une phéromone agrégative a également été mise en évidence chez *Tribolium audax* et *T. destructor* mais il semble que le DMD y soit absent (Faustini et al., 1982).

Tableau 1: Effet agrégatif des substances volatiles émises par les mâles de différentes espèces de *Tribolium* spp. vis-à-vis des adultes (mâles et femelles) de ces espèces (d'après Faustini et al., 1982; Suzuki et al., 1987; et Suzuki et al., 1988a).

Espèce	Source de "phéromones"			<i>T. freemani</i>
	<i>T. brevicornis</i>	<i>T. castaneum</i>	<i>T. confusum</i>	
<i>T. brevicornis</i>	Oui	Oui	Oui	nd ¹
<i>T. castaneum</i>	Non	Oui	Oui	Oui
<i>T. confusum</i>	Non	Oui	Oui	Non
<i>T. freemani</i>	nd ¹	Non	Oui	Oui

¹ nd : non déterminé

Actuellement, le DMD, encore appelé "Tribolure", est utilisé dans des pièges à phéromones afin de capturer les adultes de *T. castaneum* et *T. confusum* et de signaler ainsi leur présence dans les silos. Mais, en plus d'être influencée par l'espèce voire, pour une espèce, par la population présente, l'efficacité du piégeage dépend de plusieurs autres facteurs, tels que la concentration en phéromone, la distance séparant le piège de l'insecte (Obeng-Ofori & Coaker, 1990; Obeng-Ofori, 1991), l'âge des individus, la période de la journée, le sexe, les antécédents sexuels des individus (Obeng-Ofori & Coaker, 1990), la température du grain, la durée de piégeage (Fargo et al., 1989), "l'âge" du piège (Hussain, 1993) ainsi que l'accoutumance des insectes à la présence continue de la phéromone, entraînant une diminution graduelle dans l'intensité de la réponse au stimulus chimique (Obeng-Ofori & Coaker, 1990). Des différences d'efficacité sont également observées entre les pièges proposés (Hussain et al., 1994). De plus, Hussain (1993) a observé que, bien que l'effet ne soit pas synergique, la phéromone combinée à un attractif alimentaire était plus attractive que la phéromone seule.

Les quinones: substances de défense et phéromones épидéictiques

Lorsqu'ils sont perturbés, les adultes de *Tribolium* spp. sécrètent diverses quinones (tableau 2) au moyen de deux paires de glandes situées au niveau du thorax et de l'abdomen (Roth, 1943). Les quinones se retrouvent chez de nombreuses espèces d'insectes et possèdent un rôle défensif vis-à-vis des prédateurs vertébrés comme invertébrés (Steidle & Dettner, 1995;

Eisner et al., 1998). Chez *Tribolium* spp., en milieu fermé, lorsque la densité de population devient trop importante, la production de quinones peut être létale pour cet insecte (Sokoloff, 1974). De plus, d'après Van Wyk et al. (1959), les quinones servent également à empêcher le développement anarchique des microorganismes (champignons essentiellement) présents dans leur environnement. Par ailleurs, les quinones sont inefficaces pour écarter les acariens prédateurs de *Tribolium* spp., souvent rencontrés sur leur corps dans la nature ainsi qu'au laboratoire (Roth, 1943).

Tableau 2: Quinones retrouvées dans les sécrétions "défensives" de *Tribolium castaneum*.

Type de quinones	Auteurs
2-méthylbenzoquinone	Engelhardt et al. (1965), Happ (1968), Markarian et al. (1978), Howard (1987), Suzuki et al. (1988b), Hussain (1993), Unruh et al. (1998)
2-éthylbenzoquinone	Engelhardt et al. (1965), Happ (1968), Markarian et al. (1978), Howard (1987), Suzuki et al. (1988b), Hussain (1993), Unruh et al. (1998)
2-méthylhydroquinone	Howard (1987)
2-éthylhydroquinone	Howard (1987), Suzuki et al. (1988b)
Méthoxyquinone	Howard (1987)

D'après Faustini & Burkholder (1987), les benzoquinones sécrétées par les adultes de *T. castaneum* auraient un rôle de phéromone épидéictique lorsque la population devient trop importante par rapport aux ressources alimentaires disponibles. Il y aurait une dénaturation de la phéromone d'agrégation produite par les mâles, provoquant ainsi la dispersion des insectes ou supprimant leur comportement agrégatif. Par ailleurs, Hussain (1993) a observé qu'un mâle de *T. castaneum* en contact avec les substances volatiles émises par 50 autres mâles produisait toujours la phéromone agrégative. Or, la phéromone agrégative n'est pas présente dans les substances volatiles émises par les 50 mâles. Si les quinones régulent la production de phéromone agrégative par dénaturation de celle-ci, cette dénaturation ne s'opère qu'au niveau des glandes à la phéromone. Les adultes de *T. castaneum* qui ne se nourrissent pas ne produisent pas de phéromone agrégative. Il y aurait donc dans la nourriture la présence d'un précurseur alimentaire qui induirait la production de la phéromone ou bien elle dériverait de la transformation de l'alimentation de l'individu. La perturbation occasionnée par les individus quand ils sont en groupe les empêcherait de se nourrir et donc ils ne produiraient plus de phéromone agrégative (Hussain, 1993). Une autre explication est que, en conditions de densité élevée, les mâles perçoivent par contact physique la présence d'un nombre important de congénères et arrêtent dès lors la production de phéromone agrégative. La répulsion occasionnée envers *T. castaneum* par les quinones s'accentuerait en absence de DMD dans le bouquet d'odeurs émises par les individus. Les quinones en plus d'un rôle défensif vis-à-vis des prédateurs et antifongique auraient donc un rôle de phéromone épidéictique en permettant une régulation de la population lorsque celle-ci devient trop importante par rapport aux ressources alimentaires disponibles dans le milieu.

Les hydrocarbures: phéromones épидéictiques et sexuelles

Chez les insectes, les hydrocarbures, qui composent une grande partie des lipides cuticulaires et préviennent ainsi de la dessication, ont également un rôle dans la communication chimique (Howard & Blomquist, 1982). Chez *T. castaneum*, les études menées sur les

hydrocarbures présents sur le corps des adultes ont permis l'identification d'un grand nombre de substances dont le rôle dans la communication chimique n'a pas été complètement défini jusqu'ici. Ces hydrocarbures peuvent être classés en deux groupes: les hydrocarbures insaturés et les hydrocarbures saturés (cuticulaires).

Les hydrocarbures insaturés

Huit hydrocarbures insaturés ont été identifiés chez *T. castaneum* (tableau 3). Chez *T. confusum*, le 1-pentadécène et le 1-heptadécène, également identifiés chez *T. castaneum*, ont un rôle de stimulants sexuels et induisent l'accouplement. De plus, bien que ces composés soient produits par les mâles et les femelles, seuls les mâles y répondent (Keville & Kannowski, 1975). Mais, en regard des quantités sécrétées par cette espèce ($1\mu\text{g}/\text{insecte}/3\text{h}$ - Engelhardt et al., 1965) les quantités de substances utilisées par Keville & Kannowski (1975) ($2\text{ à }2,6\text{mg}/\text{papier filtre de }6\text{mm}$) paraissent trop élevées pour refléter la réalité (Suzuki et al., 1975a). De plus, selon von Endt & Wheeler (1971), chez *T. confusum*, le 1-pentadécène aurait un rôle de surfactant qui faciliterait l'absorption des quinones par les prédateurs des *Tribolium* spp. En outre, Suzuki et al. (1975a) ont observé qu'à la dose de $10\mu\text{g}/\text{papier filtre de }21\text{mm}$ le 1-tétradécène, le 1-pentadécène, le 1-hexadécène, le 1-heptadécène, le 1,6-pentadécadiène et le 1,8-heptadécadiène sont répulsifs vis-à-vis de *T. castaneum*. Il semblerait dès lors que ces hydrocarbures insaturés viennent compléter l'effet des quinones et possèdent également un rôle de phéromone épидéictique. Toutefois, jusqu'ici, aucune étude approfondie n'a réellement été menée afin de comprendre le rôle exact joué par ces sémiochimiques.

Tableau 3: Hydrocarbures volatils identifiés chez *Tribolium castaneum*

Hydrocarbures volatiles	C	Teneur (en %)	Auteurs
1-pentadécène*	15	74,1	Suzuki et al. (1975a), Baker et al. (1978)
1-heptadécène*	17	23,8	Suzuki et al. (1975a), Baker et al. (1978)
1,8-heptadécadiène**	17	0,7	Suzuki et al. (1975a), Baker et al. (1978)
1-hexadécène*	16	0,7	Suzuki et al. (1975a), Baker et al. (1978)
1-tétradécène*	14	0,4	Suzuki et al. (1975a), Baker et al. (1978)
1,6-pentadécadiène**.	15	0,3	Suzuki et al. (1975a), Baker et al. (1978)
Heptadécatriène**	17	Traces	Suzuki et al. (1975a)
Hexadécadiène**	16	Traces	Baker et al. (1978)

*hydrocarbures isolés par extraction et par capture

**hydrocarbures isolés par extraction uniquement

Les hydrocarbures saturés (cuticulaires)

En plus des hydrocarbures insaturés, plusieurs alcanes ont également été identifiés chez *T. castaneum* (tableau 4). Bien que ces molécules aient été décrites quant à leur nature chimique et leur proportion relative, aucune étude ne s'est intéressée à leur rôle dans la communication chimique. En effet, comme cela est observé chez *Adalia bipunctata*, *Blattella germanica*, *Drosophila* spp., *Gryllus bimaculatus* ou *Lasioglossum malachurum* (Tompkins et al., 1993; Ferveur & Jallon, 1996; Ferveur, 1997; Tregenza & Wedell, 1997; Hemptonne et al., 1998; Rivault et al., 1998; Ayasse et al., 1999), les hydrocarbures cuticulaires identifiées chez *T. castaneum* pourraient jouer un rôle de phéromones sexuelles et intervenir dans les choix

reproducteurs réalisés par les individus lorsqu'ils entrent en contact. Ces molécules non-volatiles agissent à des distances inférieures au centimètre (Foster & Harris, 1997). De plus, chez *T. confusum*, Ryan & O'Ceallachian (1976) ont observé que les femelles produisent une phéromone sexuelle que les mâles perçoivent uniquement par contact, alors que la phéromone agrégative, le DMD, émise par les mâles est perçue par olfaction ainsi que par contact.

Les phéromones de marquage

Des observations comportementales ont montré que les mâles de *T. castaneum* étaient capables de différencier non seulement les femelles vierges des femelles non-vierges (Lewis & Iannini, 1995; Arnaud & Haubrige, 1999), mais également les femelles fécondées par leurs rivaux des femelles fécondées par eux-mêmes (Arnaud & Haubrige, 1999). Les mâles s'accouplent en effet préférentiellement avec les femelles vierges ou avec les femelles fécondées par un de leurs rivaux. Lors de l'accouplement, les mâles de *T. castaneum* caressent les élytres des femelles à l'aide du fémur de leurs pattes antérieures (Wojcik, 1969). Ce comportement aurait pour but de déposer sur le dos des femelles une (ou plusieurs) substance(s), produite(s) par les glandes sécrétaires situées sur le fémur de ces pattes (Hinton, 1942) ce qui leur permet par la suite de reconnaître les femelles qu'ils ont déjà fécondées.

Les autres phéromones sexuelles et agrégatives ?

D'autres molécules phéromonales ont été isolées chez *T. castaneum*, mais malheureusement aucune étude n'a permis d'en préciser la fonction exacte (tableau 5). De plus, lors d'observations comportementales, Abdel-Kader et al. (1987) et Rangaswamy & Sasikala (1990) ont observé qu'une substance produite par les femelles de *T. castaneum* était attractive envers les mâles et induisait l'accouplement. Cette substance a été identifiée par Rangaswamy & Sasikala (1990) comme étant du 2-nonenylpropionate. Chez *T. confusum*, les femelles produiraient également une phéromone sexuelle, non identifiée, qui attire les mâles uniquement (Ryan & O'Ceallachain, 1976). Par ailleurs, Suzuki (1985) a observé que des papiers filtres conditionnés par des femelles de *T. castaneum* étaient attractifs envers les individus des deux sexes. Mais, les substances responsables de l'attraction n'ont pas encore été identifiées. Les femelles utilisées par Suzuki (1985) étant âgées de cinq jours, il ne doit donc pas s'agir du DMD (Hussain, 1993), elles produiraient dès lors une phéromone agrégative qui leur est propre.

Discussion et conclusions

Cet aperçu de nos connaissances de la communication chimique chez *T. castaneum* ainsi que chez les autres *Tribolium* spp., nous permet de constater que peu d'études ont été menées dans ce domaine. Si de nombreux auteurs se sont attachés à identifier les différentes substances produites par les adultes de *Tribolium* spp. (sécrétions défensives, hydrocarbures insaturés, hydrocarbures cuticulaires, phéromones ...), très peu d'entre eux ont cherché à comprendre leur(s) rôle(s), considérées seules ou en bouquet, dans la communication chimique des individus. Or, des études menées chez d'autres espèces d'insectes montrent que les hydrocarbures insaturés ou cuticulaires peuvent jouer un rôle prépondérant dans les choix reproducteurs des individus (Tompkins et al.; 1993; Ferveur & Jallon, 1996; Ferveur, 1997; Tregenza & Wedell, 1997; Hemptinne et al., 1998; Rivault et al., 1998; Ayasse et al., 1999). Il

Tableau 4: Hydrocarbures non-volatils (cuticulaires) identifiés chez *Tribolium castaneum*

Hydrocarbures cuticulaires	C	Teneur (en %)	Auteurs
n-alcanes	25-33	63	Baker et al. (1978), Lockey (1978), Suzuki et al. (1988b)
n-pentacosane à n-tritriacontane avec n-heptacosane (22,8%) et n-nonacosane (29,9%) comme composés principaux			
3-méthylalcanes (terminaux)	26-32	13	Baker et al. (1978), Lockey (1978), Suzuki et al. (1988b)
3-méthylpentacosane à 3-méthylheptacosane avec 3-méthylheptacosane (7,9%) et 3-méthylnonacosane (2,7%) comme composés principaux			
Monométhylalcanes (branchés)	27-32	18	Baker et al. (1978), Lockey (1978), Suzuki et al. (1988b)
Avec comme composés principaux un mélange de 11 - et de 13-méthylheptacosane (14,4%)			
Diméthylalcanes (branchés)	29-31	4	Baker et al. (1978), Lockey (1978), Suzuki et al. (1988b)
Avec comme composés principaux un mélange de 11 et de 15 diméthylheptacosne (2,5%)			

Tableau 5: Molécules à potentiel phéromonal isolées chez *Tribolium castaneum*

Substance chimique	Sexe émetteur	Rôle	Auteurs
2-hydroxy-4-methoxy propiophenone	m-f ¹	Répulsif	Suzuki et al. (1975b), Howard, (1987)
2-hydroxy-4-methoxy acétophénone	m-f	nd ²	Howard (1987)
2-nonenylpropionate	f	Induction de l'accouplement	Rangaswamy & Sasikala (1990)

1: m: mâle, f: femelle; 2: nd: non-déterminé

semble évident que chez *T. castaneum* la communication chimique se fait aux longues distances grâce au diméthyldécanal (phéromone agrégative) et aux distances plus courtes grâce aux hydrocarbures insaturés ainsi qu'aux quinones (phéromones épidiéictiques). De plus, des molécules peu volatiles (phéromones sexuelles) agissant sur de très courtes distances (moins de 1 cm) voire au contact des individus, ainsi que les phéromones de marquage participent également à la communication chimique de cette espèce (figure 2). Par ailleurs, l'existence de phéromones agrégatives et sexuelles produites par les femelles a également été observée.

Les systèmes de détection actuellement utilisés pour contrôler les populations de *T. castaneum* sont composés de DMD et/ou d'un attractif alimentaire. Mais leur efficacité est dépendante non seulement du système utilisé (Hussain, 1993; Hussain et al., 1994) et des conditions du milieu (Obeng-Ofori & Coaker, 1990; Obeng-Ofori, 1991), mais également de l'origine des insectes (Boake & Wade, 1984). Les pièges utilisés peuvent donc être efficaces dans certaines situations mais pas dans d'autres. De plus, Javer et al. (1990) ont observé que l'efficacité des pièges physiques ("pitfall trap") pour la capture de *T. castaneum* et de *T. confusum* n'était pas améliorée par l'ajout de la phéromone d'agrégation.

Dès lors, afin de mieux comprendre la communication chimique chez *T. castaneum* et d'améliorer ainsi l'efficacité du contrôle et le seuil de détection des insectes dans les denrées, des recherches approfondies sur les différentes substances à rôle phéromonal potentiel identifiées chez *T. castaneum* devraient être réalisées dans un avenir proche. L'ensemble des molécules identifiées chez cette espèce mais dont le rôle comme médiateurs chimiques n'a pas encore été envisagé laisse en effet la porte ouverte à de nombreuses études qui permettront très certainement non seulement d'améliorer les systèmes de piégeage actuellement utilisés, mais surtout de développer de nouvelles méthodes de lutte basées sur la saturation des protéines de transport des phéromones et non plus sur la confusion des mâles ou l'attraction des individus.

Remerciements

Nous tenons à remercier le Professeur T. Suzuki pour nous avoir aimablement fourni les tirés-à-part des ses publications sur les phéromones de *Tribolium* spp. ainsi que J.-C. Gilson pour les corrections apportées au manuscrit. Ce travail a été présenté lors de la conférence annuelle de l'Organisation Internationale de Lutte Biologique et Intégrée contre les Animaux et les Plantes Nuisibles. L. Arnaud est boursier du Fonds pour la Formation à la Recherche dans

l'Industrie et l'Agriculture et remercie le FNRS pour la bourse de voyage qui lui a été accordée pour se rendre au congrès.

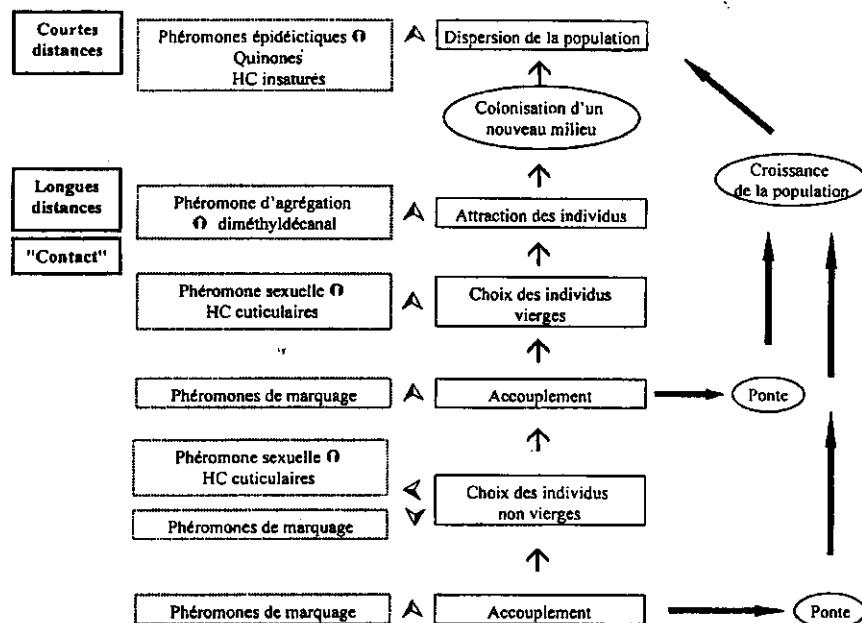


Figure 2 : Médiateurs chimiques impliqués dans la communication chimique chez *Tribolium castaneum*.

Références

- Abdel-Kader MM, Abdu RM, Hussein MA & Kader-Abdel MM 1987: Effect of time of day and temperature on sex pheromone production and perception by the rust red flour beetle, *Tribolium castaneum* (Herbst). Arab Gulf J. Sci. Res. B, 5: 147-155.
- Arnaud L & Haubrûge E 1999: Mating behaviour and male mate choice in *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae). Behaviour, 136: 67-77.
- Ayasse M, Engels W, Lübke G, Taghizadeh T & Francke W 1999: Mating expenditures reduced via female sex pheromone modulation in the primitively eusocial halictine bee, *Lasioglossum (Evylaeus) malachurum* (Hymenoptera: Halictidae). Behav. Ecol. Sociobiol., 45: 95-106.
- Baker JE, Sukkstedt DR, Woo SM & Nelson DR 1978: Cuticular hydrocarbons of *Tribolium castaneum*: Effect of food additive tricalcium phosphate. Insect Biochem., 8: 159-167.
- Bloch Qazi MC, Boake CRB & Lewis SM 1998: The femoral setiferous glands of *Tribolium castaneum* males and production of the pheromone 4,8 dimethyldecanal. Entomol. Exp. Appl., 89: 313-317.

- Boake CRB & Wade MJ 1984: Populations of the red flour beetle *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae) differ in their sensitivity to aggregation pheromones. *Environ. Entomol.*, 13: 1182-1185.
- Cross JH, Byler RC, Cassidy RF, Silverstein RM, Greenblatt RE, Burkholder WE, Levinson AR & Levinson HZ 1976: Porapak-Q collection of pheromone components and isolation of (Z)- and (E)-14-methyl-8-hexadecanal, sex pheromone components, from females of four species of *Trogoderma* (Coleoptera: Dermestidae). *J. Chem. Ecol.*, 2: 457-468.
- Eisner T, Eisner M, Attygalle AB, Deyrup M & Meinwald J 1998: Rendering the inedible edible: circumvention of a millipede's chemical defense by predaceous beetle larvae (Phengogidae). *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 95: 1108-1113.
- Engelhardt M, Rapoport H & Sokoloff A 1965: Odorous secretion of normal and mutant *Tribolium confusum*. *Science*, 151: 632-633.
- Fargo WS, Epperly D, Cuperus GW, Clary BC & Noyes R 1989: Effect of temperature and duration of trapping on four stored grain insect species. *J. Econ. Entomol.*, 82: 970-973.
- Faustini DL & Burkholder WE 1987: Quinone-aggregation pheromone interaction in the red flour beetle. *Anim. Behav.*, 35: 601-603.
- Faustini DL, Burkholder WE & Laub RJ 1981: Sexually dimorphic setiferous sex patch in the male red flour beetle, *Tribolium castaneum* (Herbst) (Coleoptera: Tenebrionidae): site of aggregation pheromone production. *J. Chem. Ecol.*, 7: 465-480.
- Faustini DL, Rowe JR & Burkholder WE 1982: A male-produced aggregation pheromone in *Tribolium brevicornis* (LeConte) (Coleoptera: Tenebrionidae) and interspecific responses of several *Tribolium* species. *J. Stored Prod. Res.*, 18: 153-158.
- Ferveur JF & Jallon JM 1996: Genetic control of male cuticular hydrocarbons in *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res. Camb.*, 67: 211-218.
- Ferveur JF 1997: The pheromonal role of cuticular hydrocarbons in *Drosophila melanogaster*. *Bioessays*, 19: 353-358.
- Foster SP & Harris MO 1997: Behavioral manipulation methods for insect pest-management. *Ann. Rev. Entomol.*, 42: 123-146.
- Happ GM 1968: Quinone and hydrocarbon production in the defensive glands of *Eleodes longicollis* and *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae). *J. Insect Physiol.*, 14: 1821-1837.
- Hemiptinne JL, Lognay G & Dixon AFG 1998: Mate recognition in the two spot ladybird beetle, *Adalia bipunctata*: role of chemical and behavioural cues. *J. Insect Physiol.*, 44: 1163-1171.
- Hinton HE 1942: Secondary sexual characters of *Tribolium*. *Nature*, 149: 500-501.
- Howard RW & Blomquist GJ 1982: Chemical ecology and biochemistry of insect hydrocarbons. *Ann. Rev. Entomol.*, 27: 149-172.
- Howard RW 1987: Chemosystematic studies of the Tribolini (Coleoptera: Tenebrionidae): Phylogenetic inferences from the defensive chemicals of eight *Tribolium* spp., *Palorus ratzeburgi* (Wissmann), and *Latheticus oryzae* Waterhouse. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 80: 398-405.
- Hussain A 1993: Chemical ecology of *Tribolium castaneum* Herbst (Coleoptera: Tenebrionidae): factors affecting biology and applications of pheromone (dimethyldecanal). Unpublished Ph.D. Dissertation, Oregon State University.
- Hussain A, Phillips TW & AliNiazee MT 1994: Responses of *Tribolium castaneum* to different pheromone lures and traps in the laboratory. In: Proceedings of the sixth International Conference on Stored Products Protection, Highley E, Wright EJ, Banks HJ & Champ BR (Eds), CAB International Oxford, UK, Vol. I: 406-409.

- Javer A, Borden JH, Pierce HD Jr & Pierce AM 1990: Evaluation of pheromone-baited traps for monitoring of Cucujid and Tenebrionid beetles in stored grain. *J. Econ. Entomol.*, 83: 268-272.
- Keville R & Kannowski PB 1975: Sexual excitation by pheromones of the confused flour beetle. *J. Insect Physiol.*, 21: 81-84.
- Levinson A & Levinson H 1973: Reflections on structure and function of pheromone glands in storage insect species. *Anz. Schädlingskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz*, 67: 99-118.
- Levinson HZ & Levinson AR 1973: The dual function of the assembling scent of the female Khapra beetle *Trogoderma granarium*. *Naturwissenschaften*, 7: 352-353.
- Levinson HZ & Mori K 1983: Chilarity determines pheromones activity for flour beetles. *Naturwissenschaften*, 70: 190-192.
- Levinson HZ, Levinson AR, Ren Z & Mori K 1990: Comparative olfactory perception of the aggregation pheromone of *Sitophilus oryzae* (L.), *S. zeamais* (Motsch.) and *S. granarius* (L.) as well as the stereoisomers of these pheromones. *J. Appl. Entomol.*, 110: 203-213.
- Lewis SM & Iannini J 1995: Fitness consequences of differences in male mating behaviour in relation to female reproductive status in flour beetles. *Anim. Behav.*, 50: 1157-1160.
- Lockey KH 1978: Hydrocarbon of adult *Tribolium castaneum* Hbst. and *Tribolium confusum* Duv. (Coleoptera: Tenebrionidae). *Comp. Biochem. Physiol.*, 61B: 401-407.
- Löfstedt C 1993: Moth pheromone genetics and evolution. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 340: 167-177.
- Markarian H, Florentine GJ & Pratt JJ Jr 1978: Quinone production of some species of *Tribolium*. *J. Insect Physiol.*, 24: 785-790.
- Mondal KAMSH & Port GR 1984: Response of *Tribolium castaneum* larvae to synthetic aggregation pheromone. *Entomol. Exp. Appl.*, 36: 43-46.
- Nagnan-Le Meillour P, Huet JC, Maibeche M, Pernollet JC & Descoins C 1996: Purification and characterization of multiple forms of odorant/pheromone binding proteins in the antennae of *Mamestra brassicae* (Noctuidae). *Insect Biochem. Molec. Biol.*, 26: 59-67.
- O'Ceallachain DP & Ryan MF 1977: Production and perception of pheromones by the beetle *Tribolium confusum*. *J. Insect Physiol.*, 23: 1303-1309.
- Obeng-Ofori D & Coaker TH 1990: *Tribolium* aggregation pheromone: monitoring, range of attraction and orientation behaviour of *T. castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Bull. Entomol. Res.*, 80: 443-451.
- Obeng-Ofori D 1991: Analysis of orientation behaviour of *Tribolium castaneum* and *T. confusum* to synthetic aggregation pheromone. *Entomol. Exp. Appl.*, 60: 125-133.
- Pevsner J, Sklar PB & Snyder SH 1986: Odorant-binding protein: localisation to nasal glands and secretions. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 83: 4942-4946.
- Rangaswamy JR & Sasikala VB 1990: Structural investigations of the pheromones of flour beetles, *Tribolium castaneum*: Part I - Sex pheromone of female beetles. *Indian J. Chem.*, 29: 447-450.
- Riba G & Silvy C 1989: Combattre les ravageurs des cultures: enjeux et perspectives. Ed. INRA, Paris.
- Rivault C, Cloarec A & Sreng L 1998: Cuticular extracts inducing aggregation in the German cockroach, *Blattella germanica* (L.). *J. Insect Physiol.*, 44: 909-918.
- Roth LM 1943: Studies on the gaseous secretion of *Tribolium confusum* Duval. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 36: 397-424.
- Ryan MF & O'Ceallachain DP 1976: Aggregation and sex pheromones in the beetle *Tribolium confusum*. *J. Insect Physiol.*, 22: 1501-1503.

- Schnuff NR, Phillips JK, Burkholder WE, Fales HM, Chen CW, Roller PP & Ma M 1984: The chemical identification of the rice weevil and maize weevil aggregation pheromone. *Tetrahedron Lett.*, 25: 1533-1534.
- Silverstein RM, Cassidy RF, Burkholder WE, Shapas TJ, Levinson HZ, Levinson AR & Mori K 1980: Perception by *Trogoderma* species of chilarity and methyl branching at a site far removed from a functional group pheromone component. *J. Chem. Ecol.*, 6: 911-917.
- Sokoloff A 1974: The biology of *Tribolium*, vol. 2. Clarendon Press, Oxford.
- Steidle JLM & Dettner K 1995: The chemistry of the abdominal gland secretion of six species of the rove beetle genus *Bledius*. *Biochem. Syst. Ecol.*, 23: 757-765
- Suzuki T & Mori K 1983: (4R,8R)-(-)-4,8 Dimethyldecanal: the natural aggregation pheromone of the red flour beetle, *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 18: 134-136.
- Suzuki T & Sugawara R 1979: Isolation of an aggregation pheromone from the flour beetles, *Tribolium castaneum* and *T. confusum* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 14: 228-230.
- Suzuki T 1980: 4,8-Dimethyldecanal: the aggregation pheromone of the flour beetles, *Tribolium castaneum* and *T. confusum* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Agric. Biol. Chem.*, 44: 2519-2520.
- Suzuki T 1981a: A facile synthesis of 4,8-diethyldecanal, aggregation pheromone of flour beetles, and its analogues. *Agric. Biol. Chem.*, 45: 2641-2643.
- Suzuki T 1981b: Identification of the aggregation pheromone of the flour beetles *Tribolium castaneum* and *T. confusum* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Agric. Biol. Chem.*, 45: 1357-1363.
- Suzuki T 1985: Presence of another aggregation substance(s) in the frass of the red flour beetle *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 20: 90-91.
- Suzuki T, Kozaki J & Sugawara R 1984: Biological activities of the analogues of the aggregation pheromone of *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 19: 15-20.
- Suzuki T, Nakakita H & Kuwahara Y 1987: Aggregation pheromone of *Tribolium freemani* Hinton (Coleoptera: Tenebrionidae) I. Identification of the aggregation pheromone. *Appl. Entomol. Zool.*, 22: 340-347.
- Suzuki T, Nakakita H & Kuwahara Y 1988a) Cross-attraction among three *Tribolium* species and their hybrids (Coleoptera: Tenebrionidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 23: 477-480.
- Suzuki T, Nakakita H & Kuwahara Y 1988b: Defensive secretions and hydrocarbons of two *Tribolium* species and their hybrids (Coleoptera; Tenebrionidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 23: 329-337.
- Suzuki T, Suzuki T, Huynh VM & Muto T 1975a: Hydrocarbon repellents isolated from *Tribolium castaneum* and *T. confusum* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Agric. Biol. Chem.*, 39: 2207-2211.
- Suzuki T, Suzuki T, Huynh VM & Muto T 1975b: Isolation of 2-hydroxy-4-methoxy propiophenone from *Tribolium castaneum* and *T. confusum*. *Agric. Biol. Chem.*, 39: 1687-1688.
- Tompkins L, McRobert S & Kaneshiro KY 1993: Chemical communication in Hawaiian *Drosophila*. *Evolution*, 47: 1407-1419.
- Tregenza T & Wedell N 1997: Definitive evidence for cuticular pheromones in a cricket. *Anim. Behav.*, 54: 979-984.

- Unruh LM, Xu R & Kramer KJ 1998: Benzoquinones levels as a function of age and gender of the red flour beetle, *Tribolium castaneum*. Insect Biochem. Mol. Biol., 28: 969-977.
- Van Wyk JH, Hodson AC & Christensen CM 1959: Microflora associated with the confused flour beetle, *Tribolium confusum*. Ann. Entomol. Soc. Am., 52: 452-453.
- von Endt DW & Wheeler JW 1971: 1-pentadecene production in *Tribolium confusum*. Science, 172: 60-61.
- Wojcik DP 1969: Mating behavior of 8 stored-product beetles (Coleoptera: Dermestidae, Tenebrionidae, Cucujidae, and Curculionidae). Fla. Entomol., 52: 171-197.