

TABLE DES MATIÈRES :

PREMIÈRE PARTIE : LES *RETICULITERMES*

CHAPITRE I : PRÉSENTATION DES *RETICULITERMES*

A. SYSTEMATIQUE.....	10
1. PLACE DES <i>ISOPTERES</i> DANS L'EMBRANCHEMENT DES ARTHROPODES	10
2. LES <i>ISOPTERES</i> OU TERMITES	10
2.1. <i>Les termites dans le monde</i>	10
2.2. <i>Les familles et genres de termites en Europe et en France</i>	12
B. AIRE DE REPARTITION DES <i>RETICULITERMES</i>	12
1. DANS LE MONDE.....	12
2. EN EUROPE	13
2.1. <i>Dans la nature</i>	13
2.2. <i>En milieu urbain</i>	13
3. EN FRANCE	14
3.1. <i>Situation actuelle Figure 4</i>	14
3.2. <i>Interprétation de cette évolution</i>	14
C. EVOLUTION DES ESPECES	15
D. HISTORIQUE DE LEUR DECOUVERTE	17
CHAPITRE II :MORPHOLOGIE DES <i>RETICULITERMES</i>	19
A. MORPHOLOGIE DES DIFFERENTES CASTES	20
1. AVANT PROPOS	20
1.1. <i>Terminologie chez les termites</i>	20
1.2. <i>Les différentes castes chez les termites</i>	20
1.3. <i>Schéma de développement des castes</i>	21
2. LES LARVES.....	22
3. LES SEXUES	22
3.1. <i>Les imagos</i>	22
3.2. <i>Les nymphes</i>	26
3.3. <i>Les néoténiques</i>	27
4. LES OUVRIERS.....	28
4.1. <i>La tête</i>	28
4.2. <i>Le thorax</i>	28
4.3. <i>L'abdomen</i>	28
5. LES SOLDATS.....	29
6. LE ROI ET LA REINE	30
B. DIAGNOSE DE L'ESPECE.....	32
1. DIAGNOSE DE LA FAMILLE : TERMITE VS FOURMIS	32
1.1. <i>Caractères concernant toutes les castes</i>	32
1.2. <i>Les sexués ailés</i>	32
1.3. <i>Les ouvriers</i>	33
2. DIAGNOSE DU GENRE : <i>KALOTERMES</i> ET <i>RETICULITERMES</i>	34
2.1. <i>Caractères concernant toutes les castes</i>	34
2.2. <i>Caractères concernant les soldats</i>	34
2.3. <i>Caractères concernant les sexués ailés</i>	35

3.	DIAGNOSE DES ESPECES DE <i>RETICULITERMES</i>	36
3.1.	<i>Caractères concernant ouvriers et sexués (néoténiques et nymphes)</i>	36
3.2.	<i>Caractères concernant les soldats</i>	36
3.3.	<i>Caractères concernant les sexués ailés</i>	37
3.4.	<i>Autres méthodes</i>	39
3.5.	<i>Tableau récapitulatif</i>	40
CHAPITRE III :BIOLOGIE DES <i>RETICULITERMES</i>		41
A. ALIMENTATION		42
1.	INTRODUCTION.....	42
2.	L'APPAREIL DIGESTIF DES <i>RETICULITERMES</i>	42
2.1.	<i>Les pièces buccales de l'ouvrier</i>	42
2.2.	<i>Le tube digestif</i>	43
3.	LES ALIMENTS ET LEUR DIGESTION CHEZ LES <i>RETICULITERMES</i>	45
3.1.	<i>Nature des aliments</i>	45
3.2.	<i>Aliment brut principal : le bois</i>	45
3.3.	<i>La digestion du bois</i>	49
3.4.	<i>Aliments élaborés</i>	55
4.	L'ALIMENTATION DES DIFFERENTES CASTES	56
4.1.	<i>Les sexués</i>	57
4.2.	<i>Les ouvriers</i>	57
4.3.	<i>Les soldats</i>	57
4.4.	<i>Récapitulatif du régime alimentaire des différentes castes</i>	58
B. LE DEVELOPPEMENT.....		59
1.	L'ŒUF - DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE - ECLOSION.....	59
2.	LES MUES.	59
2.1.	<i>Les étapes de la mue</i>	59
2.2.	<i>Les mécanismes de la mue.</i>	59
3.	LES DEUX PRINCIPALES VOIES DE DEVELOPPEMENT	60
3.1.	<i>Les sexués ailés.</i>	60
3.2.	<i>Les ouvriers.</i>	62
4.	LES POTENTIALITES ONTOGENIQUES.	62
4.1.	<i>Évolution en néoténiques</i>	62
4.2.	<i>Évolution en soldats</i>	65
4.3.	<i>Les pseudergates</i>	65
4.4.	<i>Récapitulatif</i>	67
5.	LE CYCLE DE DEVELOPPEMENT.	67
6.	LE DETERMINISME DES CASTES.	68
6.1.	<i>Origine des castes</i>	69
6.2.	<i>Causes physiologiques de la différenciation des castes</i>	70
7.	CONCLUSION	71
C. FONDATION DE NOUVELLES COLONIES.		72
1.	L'ESSAIMAGE.....	72
1.1.	<i>La mue imaginale.</i>	72
1.2.	<i>La maturation des jeunes imagos</i>	72
1.3.	<i>L'envol.</i>	73
1.4.	<i>Formation des tandems.</i>	74
1.5.	<i>Forage du copularium</i>	74

1.6.	<i>L'accouplement</i>	75
1.7.	<i>La ponte</i>	75
2.	LE BOUTURAGE.	75
2.1.	<i>Les contextes de production de néoténiques</i>	75
2.2.	<i>Avantages et inconvénients du bouturage</i>	76
CHAPITRE IV : ORGANISATION SOCIALE		79
A. HABITAT		80
1.	GENERALITES	80
2.	DESCRIPTION DE LA TERMITIERE DES <i>RETICULITERMES</i>	80
2.1.	<i>Description générale</i>	80
2.2.	<i>Les galeries</i>	80
2.3.	<i>Les loges</i>	82
3.	CHOIX DU BOIS	82
4.	TECHNIQUE DE CONSTRUCTIONS	82
4.1.	<i>Matériaux utilisés et techniques de constructions</i>	82
4.2.	<i>Phases de construction et adaptation ultérieure</i>	83
4.3.	<i>Les différents intervenants</i>	84
4.4.	<i>Composante sociale</i>	84
5.	MICROCLIMAT DE LA TERMITIERE	85
5.1.	<i>L'humidité</i>	85
5.2.	<i>La température</i>	85
5.3.	<i>Renouvellement de l'atmosphère interne</i>	86
6.	REPARTITION DES CASTES DANS LA TERMITIERE	86
6.1.	<i>Oeufs et larves</i>	86
6.2.	<i>Les sexués</i>	86
6.3.	<i>Les ouvriers</i>	86
6.4.	<i>Les soldats</i>	86
B. ACTIVITES DES DIFFERENTES CASTES		87
1.	LES SEXUES	87
1.1.	<i>Les imagos</i>	87
1.2.	<i>Les nymphes</i>	87
1.3.	<i>Les néoténiques</i>	87
2.	LES OUVRIERS	87
3.	LES SOLDATS.....	88
C. COMPORTEMENT SOCIAL		88
1.	COMPORTEMENT DES REPRODUCTEURS	88
2.	ORIENTATION, ALIMENTATION ET COMMUNICATION CHIMIQUE	88
2.1.	<i>Le dodécatriénol, une phéromone de piste</i>	88
2.2.	<i>L'hydroquinone</i>	89
2.3.	<i>Les phéromones chez les termites</i>	89
3.	RECONNAISSANCE DES CONGENERES	89
3.1.	<i>Comportement de reconnaissance</i>	89
3.2.	<i>Les hydrocarbures cuticulaires, signature chimique des termites</i>	90
4.	NOTION DE STRUCTURE SOCIALE.....	91
4.1.	<i>Définition</i>	91
4.2.	<i>Structures sociales des Reticulitermes français</i>	91
4.3.	<i>Facteurs d'ouverture des sociétés</i>	92

D. LA DEFENSE DE LA COLONIE	92
1. LES PREDATEURS DE LA TERMITIERE	92
1.1. <i>Les animaux autres que fourmis</i>	92
1.2. <i>Les fourmis, ennemis héréditaires</i>	93
2. LA DEFENSE	94
2.1. <i>Les armes des Reticulitermes</i>	94
2.2. <i>Les sécrétions défensives</i>	94
2.3. <i>Le signal d'alarme</i>	94
CONCLUSION.....	96

DEUXIEME PARTIE : LES RETICULITERMES ET L'HOMME

CHAPITRE I : DIAGNOSTIC DE LEUR PRÉSENCE	97
A. L'HOMME, LE BOIS ET LES TERMITES.....	98
1. LES DEGATS OCCASIONNES PAR LES TERMITES	98
1.1. <i>Les attaques de végétaux et arbres</i>	98
1.2. <i>Les attaques des bois d'œuvre et des constructions</i>	99
2. PROPAGATION	101
2.1. <i>Mode d'infestation</i>	101
2.2. <i>Facteurs de propagation</i>	103
B. DIAGNOSTIC DE LA PRESENCE DE TERMITES	104
1. PAR LES INSECTES	104
2. PAR L'ASPECT DES DEGATS	106
2.1. <i>Conservation de l'intégrité de la couche superficielle</i>	106
2.2. <i>Aspect feuilleté du bois</i>	106
2.3. <i>Trous de sorties</i>	107
2.4. <i>galerie-tunnels ou cordonnets</i>	107
3. PRATIQUE DE L'ETAT PARASITAIRE.....	108
3.1. <i>Les experts en état parasitaire</i>	108
3.2. <i>Les étapes de l'état parasitaire</i>	109
4. CARACTERISTIQUES DE <i>RETICULITERMES SANTONENSIS</i> SUCEPTIBLES D'EXPLIQUER SON EXTENSION	112
CHAPITRE II :REGLEMNTATION.....	113
A. AVANT JUIN 1999 : UNE REGLEMENTATION LOCALE	114
1. LES THEMES ABORDES PAR LES ARRETES	114
1.1. <i>La prévention</i>	114
1.2. <i>L'information</i>	114
1.3. <i>Les prescriptions</i>	114
2. UNE TROP GRANDE DIVERSITE DES ARRETES	114
B. LES TEXTES DE LOI	115
1. TEXTE DE LA LOI 99-471	115
2. TEXTE DU DECRET 2000-613.....	117

3.	ARRETE DU 10 AOUT 2000	118
C.	INTERPRETATION DES TEXTES.....	121
1.	DECLARATION DES FOYERS D'INFECTION.....	121
2.	PARTICIPATION AUX ACTIONS DE LUTTE.....	121
2.1.	<i>Dans les zones contaminées par les termites délimitées par le préfet</i>	<i>121</i>
2.2.	<i>Dans les zones de lutte contre les termites délimitées par le conseil municipal.....</i>	<i>122</i>
3.	LA CIRCULAIRE UHC/QC/1/5 N° 2001-21 DU 23 MARS 2001.....	123
4.	LES CHANGEMENTS DEPUIS LA LOI DITE "TERMITES"	123
D.	POUR OBTENIR DES INFORMATIONS COMPLEMENTAIRES.....	123
	CHAPITRE III :LA LUTTE CONTRE LES <i>RETICULITERMES</i>	125
A.	LES ACTEURS DE LA LUTTE.....	126
1.	L'INDUSTRIE	126
2.	LES CENTRES DE RECHERCHE	126
2.1.	<i>Leur rôle et les différents centres</i>	<i>126</i>
2.2.	<i>le CTBA</i>	<i>127</i>
3.	LES EXPERTS	127
4.	LES ENTREPRISES DE TRAITEMENT	127
5.	L'ETAT ET LES COLLECTIVITES LOCALES	129
B.	LES TECHNIQUES, PRODUITS ET MATERIAUX DE LA LUTTE.....	129
1.	LES PRODUITS	130
1.1.	<i>Certification</i>	<i>130</i>
1.2.	<i>Les différents produits et leur utilisation</i>	<i>131</i>
1.3.	<i>Mécanismes d'action des produits</i>	<i>134</i>
1.4.	<i>Les méthodes alternatives à l'utilisation des produits chimiques en développement.....</i>	<i>139</i>
2.	LES BOIS DURABLES	140
2.1.	<i>Durabilité naturelle.....</i>	<i>140</i>
2.2.	<i>Durabilité conférée</i>	<i>145</i>
3.	LES TECHNIQUES	150
3.1.	<i>Les barrières</i>	<i>151</i>
3.2.	<i>Les pièges insecticides</i>	<i>157</i>
C.	LES STRATEGIES DE LUTTE CONTRE LES TERMITES.....	163
1.	COMMENT CONSTRUIRE UN BATIMENT NEUF EN ZONE CONTAMINEE.....	163
1.1.	<i>Utiliser des bois durables.....</i>	<i>163</i>
1.2.	<i>Préparer le terrain à bâtir</i>	<i>163</i>
1.3.	<i>Créer des barrières d'étanchéité.....</i>	<i>163</i>
2.	COMMENT EMPECHER LES TERMITES D'INFESTER UN BATIMENT DEJA CONSTRUIT ? ...	164
2.1.	<i>Eviter l'humidité</i>	<i>164</i>
2.2.	<i>Aérer et ventiler.....</i>	<i>164</i>
2.3.	<i>Désolidariser.....</i>	<i>165</i>
2.4.	<i>Maintenir un terrain propre.....</i>	<i>165</i>
2.5.	<i>Rendre inaccessible.....</i>	<i>165</i>
3.	COMMENT ELIMINER LES TERMITES D'UN BATIMENT CONTAMINE ?.....	167
3.1.	<i>Traiter les bois de structures.....</i>	<i>167</i>
3.2.	<i>Éliminer la colonie.....</i>	<i>167</i>

4. CAS DES TERRAINS NON BATIS.....	168
D. LE COUT D'UN TRAITEMENT ET LES AIDES DE L'ETAT	169
1. LE COUT D'UN TRAITEMENT	169
1.1. <i>Coût d'un traitement préventif</i>	169
1.2. <i>Le coût d'un traitement curatif</i>	169
2. LES AIDE DE L'ETAT	169
CONCLUSION.....	171

Bien avant notre ère, l'homme s'intéressa aux insectes. L'un des premiers à susciter son attention est probablement l'abeille. On en a trouvé des représentations aux XIV^{ème} et XVIII^{ème} siècles avant J.C. Ainsi l'homme partage son quotidien depuis longtemps avec certains insectes qui soit lui rendent service (bombyx du mûrier, abeilles) soit l'importunent (phylloxéra de la vigne). Les ravageurs ont bien évidemment une longue histoire, en particulier les phytophages comme le criquet migrateur ou les xylophages comme les termites. Cependant il faut attendre le XVIII^{ème} siècle pour que les insectes soient vraiment étudiés.

Ceux qui vivent dans le bois, les xylophages, sont nombreux et variés. Ils creusent des galeries dans les troncs et entraînent ainsi, plus ou moins rapidement la mort des arbres ou des dégâts sur le bois d'œuvre. Ils appartiennent à divers ordres d'insectes : Les *coléoptères* comme les capricornes, les lyctidés, les scolytes et les vrillettes ; les *hyménoptères* tels les Guêpes du bois et l'Abeille charpentière ; les *lépidoptères*, plus particulièrement la Sésie du peuplier, le Cossus gâte-bois et la Zeuzère du poirier ; enfin les *Isoptères* ou termites qui feront l'objet de cette thèse.

Le genre des *Reticulitermes* que nous avons choisi d'étudier et présenterons est celui qui marque le plus le territoire français par ses ravages ; son expansion n'étant, à l'heure actuelle, pas encore maîtrisée. Le mot *Termes* était employé par les romains et désignait un ver rongeur, alors que *réticule*, un réseau. En France métropolitaine, on en dénombre six espèces dont une, récemment découverte, est encore mal connue. Dans le genre *Kalotermites*, la seule espèce présente en France n'occasionne que peu de dégâts dans le bois d'œuvre. Nous ne l'étudierons pas.

Ainsi, afin de prévenir et traiter ce fléau, qui fera l'objet de la deuxième partie il est nécessaire de mieux connaître cet insecte, dont nous brosserons le portrait dans la première partie.

Les *Reticulitermes*, que nous décrirons en détail, sont des termites souterrains. Ils ne supportent pas la lumière, vivent dans le sol et remontent dans les troncs pour se nourrir du bois, et occasionnellement dans les bâtiments. Longtemps cantonné au Sud-ouest de notre pays, les termites sont, depuis un demi-siècle, omniprésents sur la plupart du territoire français occasionnant des dégâts parfois importants.

Contrairement aux autres insectes xylophages, les termites ou *Isoptères*, redoutables rongeurs de bois, sont organisés en sociétés. Nous ferons le point sur cette organisation qui a suscité l'intérêt de bon nombre d'auteurs et de naturalistes. Parmi les nombreux ordres d'insectes, seuls les *Hyménoptères* (abeilles, fourmis et guêpes) et les *Isoptères* montrent cette organisation sociale ; les *Isoptères* étant plus primitifs.

Dans son livre "la vie des termites" Maurice Maeterlinck écrivait "la civilisation, la plus ancienne que l'on connaisse, est la plus curieuse, la plus complexe, la plus intelligente et, en un sens, la plus logique, la mieux adaptée aux difficultés de l'existence qui, avant la nôtre, se soit manifesté sur ce globe"...

PREMIERE PARTIE :
LES *RETICULITERMES*.

CHAPITRE I :
PRESENTATION GENERALE
DES TERMITES SOUTERRAINS
FRANÇAIS :
LES *RETICULITERMES*

A. SYSTEMATIQUE (9,33,39,53,59,112)

1. Place des *Isoptères* dans l'embranchement des arthropodes

Embranchement.....*Arthropodes*.

Cet embranchement compte quelque 795 000 espèces, soit plus de trois quarts des espèces du règne animal. Il est défini par la présence de pattes articulées et d'un corps segmenté recouvert d'un exosquelette.

Sous-embranchement.....*Antennates*.

Les antennates sont des arthropodes possédant des antennes et des mandibules.

Classe.....*Insectes*.

La classe des insectes est la classe des arthropodes la plus importante en terme de population avec plus de 732 000 espèces.

Les insectes possèdent un corps composé de trois parties : tête, thorax et abdomen. La tête porte les organes sensoriels tels que les pièces buccales, les antennes et les yeux. Le thorax est composé de trois segments qui portent chacun une paire de patte. Les ailes sont fixées sur les deux derniers segments thoraciques. L'abdomen est divisé en douze segments qui contiennent entre autres les appareils reproducteurs et digestifs. Ils sont terrestres et respirent de l'oxygène.

Sous-classe.....*Ptérygotes*.

Ce sont les insectes qui possèdent des ailes à l'état adulte (il existe des exceptions). De plus le nombre de segments abdominaux est réduit.

Ordre.....*Isoptères*.

2. Les *Isoptères* ou termites

2.1. Les termites dans le monde

Isoptère signifie « ailes identiques » du grec *isos* égal et *ptero* aile. Elles sont au nombre de quatre, sont membraneuses et possèdent une innervation peu évoluée. Les *Isoptères* sont des individus paurométaboles : leur croissance se déroule au cours de métamorphoses progressives. Avec les hemimétaboles, ils constituent le vaste groupe des hétérométaboles ou "insectes à métamorphose incomplète sans nymphose". Les *Isoptères* sont proches de l'ordre des *Dictyoptères* qui regroupe les Blattes et les Mantres.

Il existe plus de 2600 espèces de termites regroupés dans **7 familles** et de nombreux genres. Il est intéressant de noter que le nombre de genre inclus dans chaque famille est très variable selon les auteurs. Ils sont régulièrement modifiés et mis à jour grâce aux nouvelles techniques de spéciation. Ainsi il existe 6 genres de *Rhinotermitidae* pour les scientifiques français alors que l'université de Toronto en dénombre 14. Ceux admis en France sont décrits ci-dessous.

- 1^{ère} Famille...*Mastotermitidae*.
un seul genre, une seule espèce. termites primitifs présents en Australie.
- 2^{ème} Famille.....*Kalotermitidae*.
7 genres, termites de bois sec.
- 3^{ème} Famille.....*Termopsidae*.
10 genres, termites du bois pourri.
- 4^{ème} Famille.....*Hodotermitidae*.
3 genres, termites des régions désertiques.
- 5^{ème} Famille.....*Rhinotermitidae*.
6 genres, termites souterrains.
- 6^{ème} Famille.....*Serritermitidae*.
1 genre, 1 espèce, termites sud-américains.
- 7^{ème} Famille.....*Termitidae*.
12 genres, et quatre sous-familles.

Les scientifiques utilisent souvent dans la littérature une classification, plus pragmatique que scientifique, qui divise les termites en **termites "inférieurs"** (30% des espèces) et **termites "supérieurs"** (70% des espèces). Elle est basée sur le régime alimentaire et la symbiose avec des microorganismes contenus dans le tube digestif.

Les termites "inférieurs" sont lignivores et digèrent le bois à l'aide de ces microorganismes. Ce sont les 6 premières familles citées ci-dessus. Les termites "supérieurs" sont humivores pour 60% d'entre eux et ne possèdent que des bactéries digestives (ceci est relatif car des unicellulaires ont été isolés chez des termites "supérieurs"). La famille des *Termitidae* représente les termites "supérieurs" et comporte les sous-familles des *Nasutermitinae* (soldats à tête en forme de poire), les *Termitinae* (groupe hétérogène), les *Apicotermitinae* (certains genres ne possèdent pas de soldats) et les fameux termites champignonnistes que sont les *Macrotermitinae*.

Une autre classification basée sur le **milieu de vie** sépare ces familles en trois groupes :

- Les termites souterrains regroupant les *Rhinotermitidae*, les *Mastotermitidae* et les *Termitidae* qui construisent la termitière dans le sol et vont chercher le bois nécessaire à leur alimentation à l'extérieur de la termitière.
- Les termites de bois sec avec les *Kalotermitidae* où la termitière est dans le bois ainsi que l'aliment.
- Les termites vivant dans le bois en décomposition sont les *Hodotermitidae* et les *Termopsidae*.

2.2. Les familles et genres de termites en Europe et en France

En Europe, les termites les plus abondants sont les termites souterrains du genre *Reticulitermes*, nommée par Holmgren en 1913, appartenant à la famille des *Rhinotermitidae*. Six phénotypes décrivant six espèces ont été identifiés sur des bases morphologiques (forme du postclypéus et couleur du tibia, biométrie), chimiques (hydrocarbures cuticulaires et sécrétions défensives des soldats) et moléculaires (allèles enzymatiques et ADN mitochondrial). On trouve :

- *Reticulitermes santonensis* dans l'Ouest de la France.
- *Reticulitermes grassei* dans le Sud-Ouest de la France, le nord-ouest et le sud de l'Espagne et au Portugal.
- *Reticulitermes banyulensis* dans Sud-ouest de la France, le nord-est de l'Espagne et le centre de la péninsule Ibérique
- *Reticulitermes lucifugus* en Italie et dans le Sud-est de la France. *Reticulitermes lucifugus corsicus* étant la sous-espèce du lucifuge présente en Corse.
- *Reticulitermes balkanensis* dans les Balkans.
- et une nouvelle espèce urbaine : *Reticulitermes urbis* dans le Nord de l'Italie et le Sud-est de la France.

L'autre genre présent en Europe est *Kalotermites* (famille des *Kalotermitidae*) avec comme seul représentant *Kalotermites flavicollis* Fabricius, le termite à "cou jaune" ou termite flavicolle. Ce termite de bois sec est de faible importance économique.

B. AIRE DE REPARTITION DES *RETICULITERMES* (3,9,30,96)

1. Dans le monde

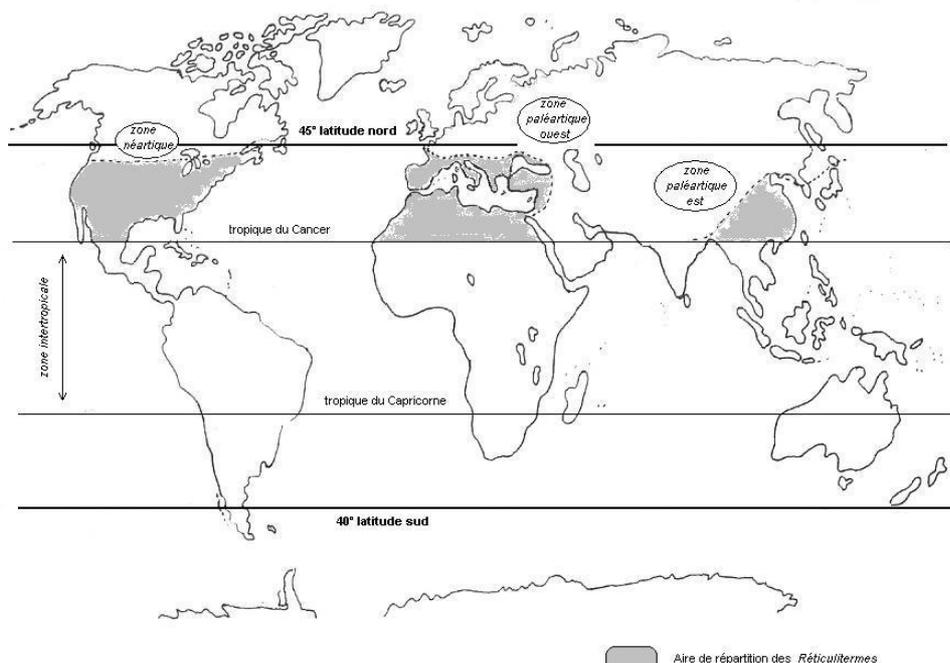


Figure 1: Aire de répartition des termites et des *Reticulitermes* dans le monde.(9)

Plus de 75 % des espèces de termites vivent dans la zone intertropicale où le climat chaud et humide est favorable à leur développement. Les autres espèces se sont adaptées à des conditions plus rudes et des termites vivent jusqu'au 45° de latitude nord (sud du Canada) et 40° de latitude sud (sud de l'Australie).Figure 1.

Les *Reticulitermes* sont des termites de l'hémisphère nord. On les trouve aussi bien sur le continent américain (zone néarctique) qu'en Europe (paléarctique ouest) ou en Orient (paléarctique est). Évitant la sécheresse et l'altitude, ils occupent toutes les niches clémentes à leur développement.

2. En europe

2.1. Dans la nature



Figure 2 : Aire de répartition des différentes espèces de *Reticulitermes* en zones naturelles. (30).

2.2. En milieu urbain

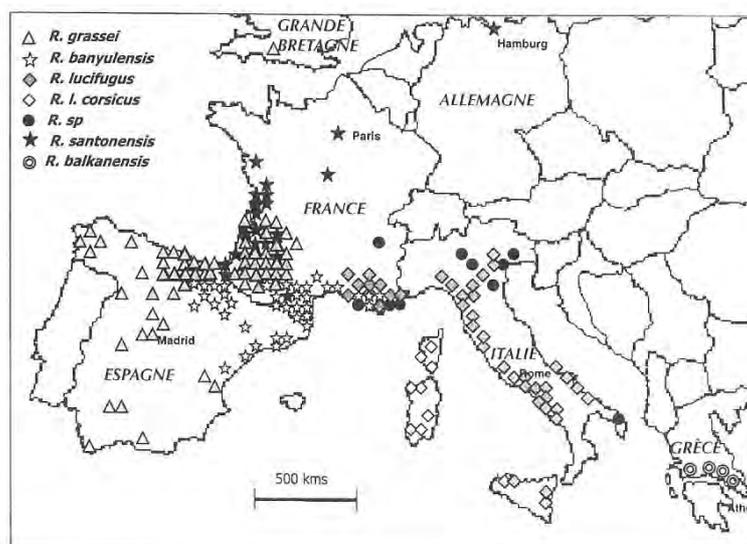


Figure 3 : Localisation urbaine des différentes espèces de *Reticulitermes* en Europe en 2000-2001(30).

3. En France

3.1. Situation actuelle Figure 4

En 1950, la présence de termites est reconnue dans sept départements. En 1955, ce nombre s'élève à seize, puis trente en 1975. Ce fléau s'étend à 40 départements en 1981. Aujourd'hui plus de 50 départements sont atteints. Les régions les plus touchées restent le sud-ouest, le Poitou-Charentes et des grandes agglomérations comme Paris, Toulouse ou Bordeaux.

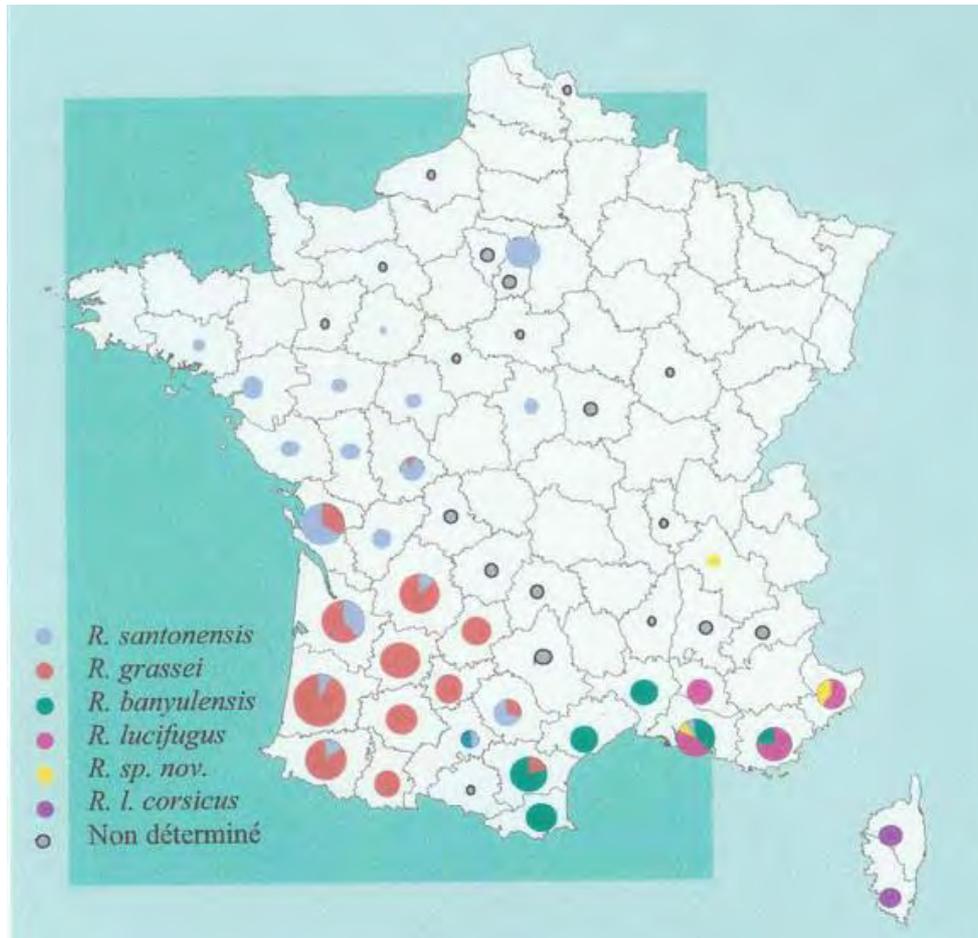


Figure 4: Répartition des termites en France (3)

3.2. Interprétation de cette évolution

Depuis l'identification des premiers dégâts causés par les termites au XVIII^{ème} siècle, l'homme a joué un rôle important dans leur dissémination.

Tout d'abord le transport du bois a permis aux termites de se répandre au-delà de leur aire naturelle de répartition avec au XIX^{ème} siècle le développement du transport par bateaux ou par chemin de fer. Ainsi les secteurs situés près des gares ou des ports sont fortement contaminés.

Au XX^{ème} siècle, après la seconde guerre mondiale, la mise en place du chauffage central a maintenu dans les habitations des températures confortables à la vie de termites. Le tout-à-l'égout et l'enfouissement des réseaux câblés et électriques furent également un vecteur de propagation.

C. EVOLUTION DES ESPECES (9,30,35,40,53)

Avec les blattes, les termites figurent probablement parmi les premiers insectes apparus il y a plus de 300 millions d'années. Les premiers fossiles de termites datent d'environ 140 millions d'années. Ils sont proches des blattes du point de vue morphologique et comportemental mais s'en distinguent très tôt avec l'acquisition d'une vie sociale (Figure 5).

Ils connaissent une lente évolution qui transforme les groupes primitifs en de nombreuses familles adaptées aux multiples climats régnant sur le globe. Au milieu de l'ère tertiaire, il y a 60 millions d'années, les principales familles actuelles de termites sont déjà représentées comme en témoignent leurs fossiles conservés dans l'ambre baltique (l'ambre est une résine fossilisée provenant des forêts ancestrales de conifères). Les formes fossilisées identifiées sont souvent les ailés qui de par l'organisation des nervures permettent leurs déterminations. Ainsi le genre *Mastotermes*, abondant en Europe au cours de l'ère tertiaire (Angleterre, Allemagne, Espagne, et France), donnent des renseignements sur le climat de cette époque.

L'ère quaternaire, qui débute il y a 1,6 millions d'années, est marquée par la succession de périodes froides, les glaciations et de périodes chaudes. Cette alternance de climats a conduit les termites à migrer ou se maintenir dans des régions propices à leur développement.

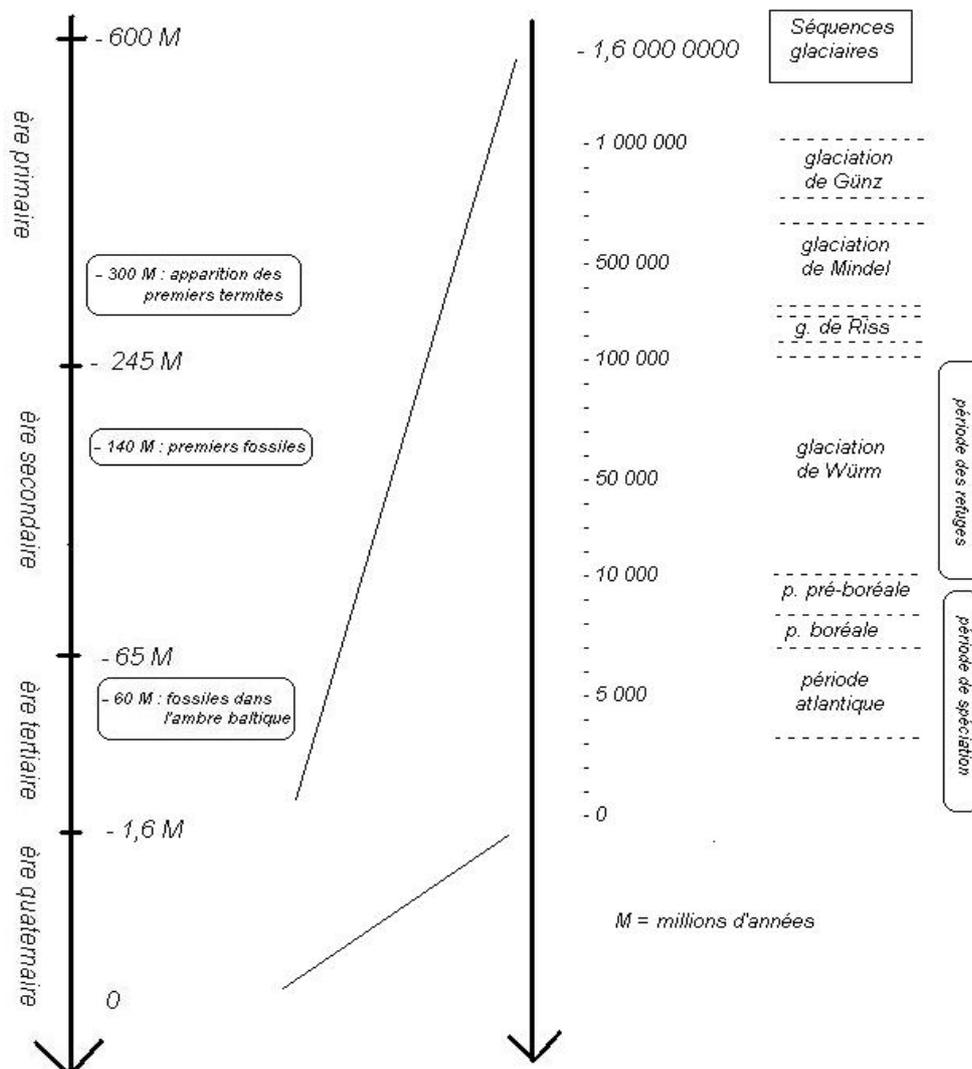


Figure 5 : Les ères géologiques (d'après 53).

Au cours de la période interglaciaire de Riss-Würm, un climat très propice au développement des termites régnait en Europe : il faisait chaud et humide. Les *Reticulitermes* se sont ainsi largement dispersés à travers tout le sud de l'Europe. Mais durant la glaciation de Würm, les températures sont devenues très froides et les *Reticulitermes* ont migré dans le Sud du pourtour méditerranéen.

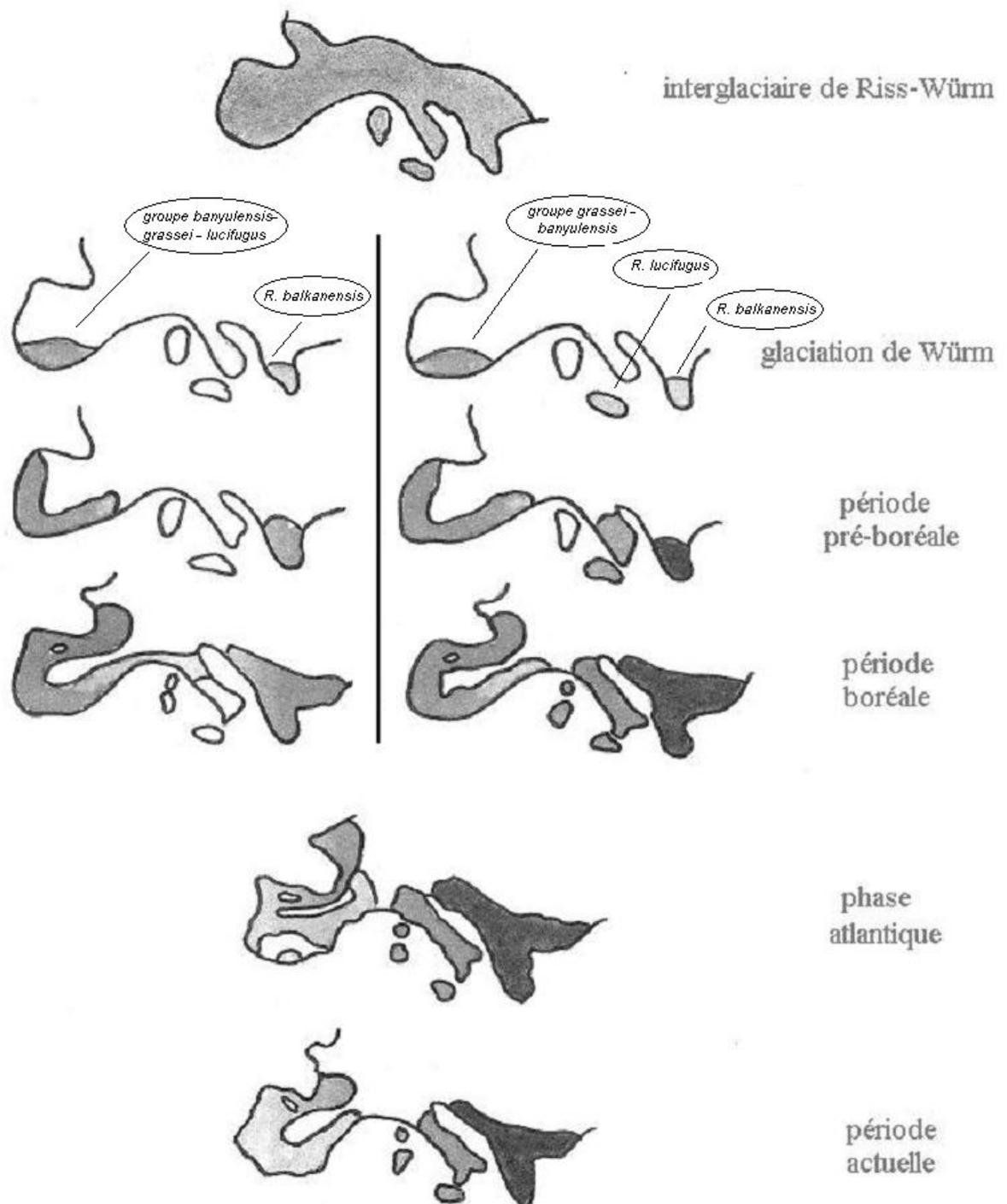


Figure 6 : Évolution et spéciation supposées des différentes espèces de *Reticulitermes* au cours de l'ère quaternaire. (9)

Dans sa thèse de 1981, Clément émet deux hypothèses de refuges permettant d'expliquer les différentes espèces européennes. La première est l'existence de trois refuges : un dans le sud de l'Espagne, l'autre dans le sud de la Grèce et le dernier en Sicile. Alors que le climat se réchauffe ensuite, dans chacun d'entre eux, une espèce évolue : *R. balkanensis* en Grèce, *R. lucifugus* en Italie et le groupe *grassei-banyulensis* dans la péninsule ibérique. La séparation de ce dernier serait survenue au cours de la période atlantique.

La seconde hypothèse serait l'existence de deux refuges seulement, avec un refuge grec et un sur la péninsule ibérique avec spéciation ultérieure de *R. grassei*, *R. banyulensis* et *R. lucifugus*.

Ensuite les périodes préboréale et boréale sont marquées par un réchauffement du climat avec un optimum pendant la phase atlantique qui sera suivie d'une évolution vers le climat tempéré actuel, favorable également à une prospérité des termites.

D. HISTORIQUE DE LEUR DECOUVERTE (9,20,21,23,24,27,30,41,112)

L'étude des insectes débute au XVIII^{ème} siècle, avec les travaux de Réaumur dans ses "Mémoires pour servir à l'histoire des insectes" entre 1734 et 1742. À la même époque le naturaliste et médecin suédois Linné commence ses travaux qui culminèrent en 1758 avec la publication de la dixième édition de son "*Systema naturae*", véritable pierre d'angle de la nomenclature en zoologie. Cette nomenclature binominale désigne une espèce par deux mots en latin dont le premier précise le genre et le second l'espèce. A ce système toujours en vigueur, on ajoute le nom du savant qui a découvert et décrit l'espèce. Ainsi le nom de nombreuses espèces d'insectes est suivi de Linné ou L. de même que Fabricius ou F. son élève danois. C'est dans cet ouvrage de Linné que les *Isoptères* sont décrits pour la première fois et qu'apparaît le mot "termite".

Les entomologistes ont depuis essayé de décrire et de comprendre les relations phylogénétiques entre les différents insectes. Celles concernant les termites européens ont fait l'objet de multiples controverses qui ont été partiellement levées avec les techniques récentes de spéciation.

Tout d'abord, Rossi décrit le premier, un termite vivant dans les forêts italiennes en 1792 qui prendra le nom de *Reticulitermes lucifugus* Rossi. À la même époque, Latreille prêtre et naturaliste français se penche sur celui vivant dans la région des Landes et de Bordeaux, en pensant qu'il s'agit du même. *Kaloterme flavicollis* ou termite flavicolle, le termite de bois sec est lui dépeint en 1793 par Fabricius.

La première pièce officielle, portant sur les termites alors appelés fourmis blanches, connue en France est un arrêté pris à Rochefort en 1797 visant à mettre fin à leurs dégradations.

Pendant tout le XIX^{ème} siècle, les systématiciens ont cru qu'il n'y avait que deux espèces indigènes européennes : le termite lucifuge et le termite flavicolle. Toutes les autres espèces de termites souterrains décrites étant des sous espèces du termite lucifuge. Ainsi Blanchart et Bobe-Moreau pensent décrire le termite lucifuge à Rochefort, la Rochelle et d'autres villes de la Charente. Boffinet (1842) et De Quatrefages (1853) dénotent pourtant des différences avec la description de Rossi, Blanchart et Bobe-Moreau, notamment en ce qui concerne les périodes d'essaimage. Néanmoins ces observations sont reléguées au rang des erreurs scientifiques et personne ne doute que le termite landais soit identique au charentais ainsi qu'au lucifuge .

En 1837, Kollar découvre une seconde espèce, dans la famille des *Reticulitermes*, dans une serre du château de Schönbrunn à Vienne. Elle portera le nom de *Reticulitermes flavipes* Kollar. Cette espèce sera décrite également dans l'Est des Etats-Unis.

Le XX^{ème} siècle apportera de nombreux renseignements sur la phylogénie des termites européens. Tout d'abord Feytaud (1924) confirment les différences majeures de comportement entre les termites des deux principales régions françaises infestées (Charente et sud-ouest). Il en conclue l'existence de deux espèces distinctes ; le termite charentais devient *Reticulitermes santonensis* Feytaud. Il remarque aussi que ce termite est très proche du *Reticulitermes flavipes* voir la même espèce. En 1952, Lash compare les imagos de la Rochelle à ceux des Etats-Unis et conclue que *R. santonensis* est différent de *R. flavipes*. Il propose de nommer le termite de Saintonge *Reticulitermes lucifugus* ssp *santonensis* et les autres *Reticulitermes lucifugus* ssp *lucifugus*. Pour Grassé aussi (1954) le termite de Saintonge est une espèce à répartition géographique restreinte différente des autres espèces. En 1958 Buchli met en évidence de nombreuses différences entre *R. lucifugus* et *R. santonensis*, mais continue d'utiliser la classification de Lash du fait de leur hybridation possible dans les conditions expérimentales.

Ce n'est qu'avec les travaux de Clément et ses collaborateurs qui débutent à partir de 1977 que le termite de Saintonge est définitivement élevé au rang d'espèce. Ils démontrent en outre que l'hybridation des deux termites dans les conditions naturelles est impossible du fait de périodes d'essaimage différentes. Ils regroupent alors les autres espèces, morphologiquement différentes, observées dans le Sud de l'Europe dans un complexe d'espèces *lucifugus* avec *Reticulitermes lucifugus lucifugus*, *Reticulitermes lucifugus banyulensis*, *Reticulitermes lucifugus corsicus*, *Reticulitermes lucifugus grassei* et *Reticulitermes lucifugus balkanensis*.

La comparaison des hydrocarbures cuticulaires et des signatures chimiques des substances défensives des soldats réalisés par Bagnères et ses collaborateurs en 1990 renforce les ressemblances morphologiques entre *R. santonensis* et *R. flavipes*. Ainsi le termite observé par Kollar et *R. santonensis* aurait été importé des Etats-Unis.

À partir de ces méthodes expérimentales ainsi qu'avec la définition des espèces selon Mayr datant de 1963, six phénotypes de *Reticulitermes* ont été reconnus, dont cinq sont présents sur le territoire français.

N.B. : La définition des espèces selon Mayr est fondée exclusivement sur le critère de l'interfécondité et de l'étude de la spéciation. Il y a spéciation lorsque des mutants ne peuvent s'hybrider avec les formes anciennes.

Au regard de cet historique complexe, il est intéressant de constater que la classification des isoptères mais aussi de nombreux autres insectes fut l'objet de nombreuses discordes et que seules des techniques de plus en plus performantes nous permettent d'identifier précisément chaque animal dont l'origine nous renseigne sur le passé.

Ainsi les *Reticulitermes*, contrairement aux idées reçues, sont principalement des espèces indigènes présentes en Europe bien avant l'homme dans nos forêts. Le problème est apparu lorsque l'homme a commencé à utiliser le bois dans ses constructions et surtout à le transporter sans précautions dans les zones urbaines.

Il est certain que les termites doivent être combattus lorsqu'ils s'attaquent aux habitations, au patrimoine, etc. En revanche, en forêts ils participent à la dégradation du bois et font partie de l'équilibre de l'écosystème. À ce titre ils doivent être maintenus dans leurs habitats naturels.

La description des *Reticulitermes* dans la partie suivante permet de distinguer ces insectes de ceux avec qui ils sont souvent confondus.

CHAPITRE II :
MORPHOLOGIE DES
RETICULITERMES.

A. MORPHOLOGIE DES DIFFERENTES CASTES (9,13,16,42,55,58,108)

1. Avant propos

1.1. Terminologie chez les termites

Les termites sont des insectes **hétérométaboles**, c'est-à-dire qui ont une métamorphose incomplète sans stade immobile. Leur développement est progressif et le passage de la forme larvaire à la forme adulte parfait ou **imago** se fait par augmentation de taille et apparition graduelle d'organes tels que les ailes. Ainsi le mode de vie et les pièces buccales sont identiques à tous les âges. Au contraire chez les insectes **holométaboles**, la **larve** est totalement différente des adultes. Elle grandit en subissant une série de mues puis se transforme en un stade immobile appelé **nymphé** au cours duquel se forment les organes caractéristiques de l'adulte (métamorphose complète).

Chez les termites qui sont hétérométaboles, le terme de nymphé est également employé mais sa signification est différente : elle ne correspond pas au même stade de développement. La nymphé, mobile chez les termites, possède un soma juvénile mais elle est dotée de fourreaux alaires. D'autre part les larves sont des individus qui possèdent toutes les potentialités évolutives.

NB : un **stade** représente le temps de développement d'un individu compris entre l'éclosion et la première mue ou entre deux mues successives.

1.2. Les différentes castes chez les termites

Comme chez tous les insectes sociaux, les individus de morphologie identique sont regroupés au sein d'une **caste**. Chaque caste, définie entre autres par sa morphologie caractéristique, exerce au sein de la société une fonction précise.

La caste des **ouvriers** est de loin la plus peuplée. Ses représentants sont tous stériles mais il existe autant de mâles que de femelles, contrairement aux abeilles qui sont toutes femelles. Ils assurent la plupart des fonctions au sein de la colonie, en particulier celle de l'alimentation.

Au milieu de cette caste, des individus plus grands possédant une tête caractéristique constitue la caste des **soldats**, également stérile. Leur principal rôle est, comme leur nom l'indique, de défendre la termitière.

Enfin, les **sexués** sont de plusieurs types : **imagos**, **néoténiques** et **nymphes**. Ils sont dans des proportions variables en fonction des saisons. Les **imagos** représentent les individus assurant la fonction de reproduction. Ce sont les sexués dits primaires qui se reproduisent à la suite d'un vol nuptial. Ils sont issus des **nymphes** eux même issues des **larves** qui se sont orientées dans cette voie de développement.

Les **néoténiques** sont aussi des reproducteurs mais ils sont les sexués dits de remplacement car ils ne rentrent en fonction qu'après la disparition ou l'éloignement des sexués primaires. Des individus de plusieurs castes peuvent devenir des néoténiques. Ils sont capables de se reproduire sans vol nuptial.

1.3. Schéma de développement des castes

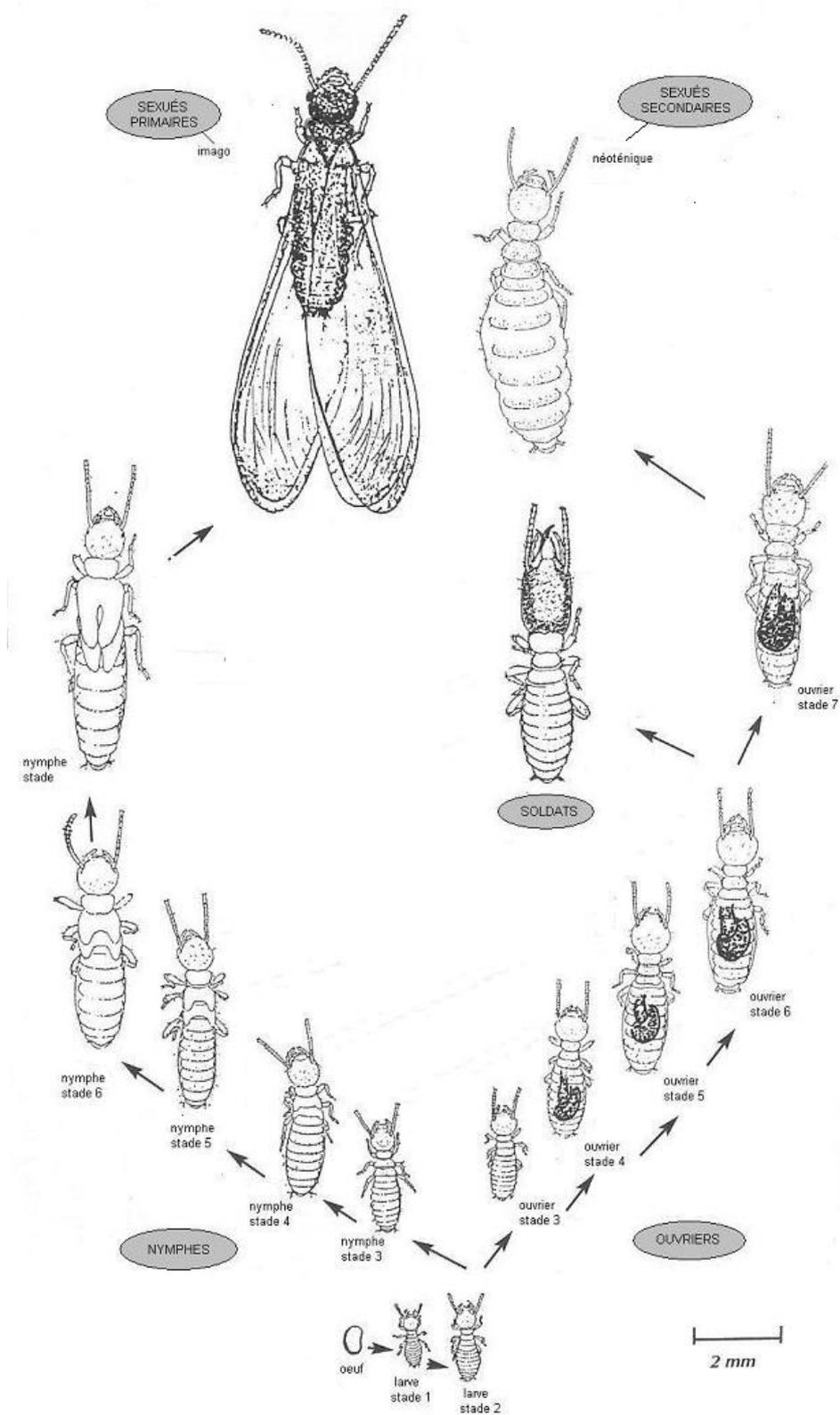


Figure 7 : Organisation du développement des castes chez *R. santonensis* et *grassei* (d'après 9).

2. Les larves

La **larve** désigne tous les individus des deux premiers stades de la vie du termite faisant suite à l'éclosion. Elle n'est pas encore différenciée morphologiquement et son devenir n'est pas encore identifiable. Ces stades sont identiques pour toutes les castes, et il n'existe que deux stades larvaires chez les deux espèces, *R. santonensis* et *R. lucifugus*. C'est au cours de la deuxième mue que les traits distinctifs de chaque caste vont apparaître.

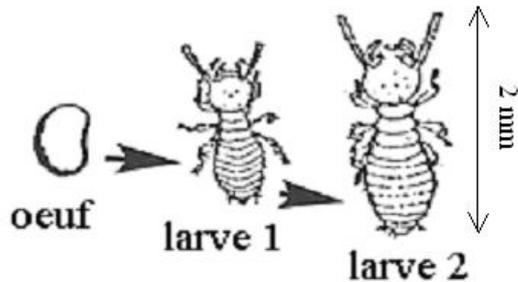


Figure 8 : Larve de stade 1 et 2 de *Reticulitermes santonensis*. (13)

Les larves de stade I sont toutes identiques. Chez *Reticulitermes santonensis*, les antennes possèdent en moyenne 11 articles et mesurent 0,422 mm. La longueur du corps est de 1,185 mm (Figure 8).

Les larves de stade II possèdent la même morphologie que les larves de stade I mais se distinguent principalement par leur taille supérieure : les antennes mesurent 0,697 mm et possèdent 12 articles et le corps 1,740 mm chez *Reticulitermes santonensis* (Figure 8).

3. Les sexués

3.1. Les imagos

Les imagos sont des individus qui possèdent une forte pigmentation brun noirâtre. Le corps de *Reticulitermes lucifugus* mesure environ 6 mm alors que celui de *Reticulitermes santonensis* 5 mm.



Figure 9 : imago *R. santonensis* (13).



Figure 10 : imago *R. lucifugus*(42).

Le corps des insectes est composé de trois parties distinctes caractéristiques de cette classe, appelées tagme. Le tagme céphalique porte les yeux, les antennes et les pièces buccales. Le tagme thoracique, muni d'ailes et de pattes, assure principalement la fonction de locomotion. Le tagme abdominal, quant à lui dépourvu de tout appendice, renferme les viscères. L'étude de ces trois tagmes nous permettra de différencier les différentes castes chez les termites.

a. La tête et les appendices céphaliques.

La tête de ces espèces est de forme plus ou moins prognathe. Les imagos sont la seule caste à être munis d'une paire d'yeux composés et d'ocelles. Les yeux composés sont situés sur les faces latérales de la tête en arrière des antennes. Ils sont saillants en forme de coupes hémisphériques noires. Les deux ocelles, implantés plus dorsalement, sont recouverts d'une cuticule légèrement bombée et transparent.(Figure 11)

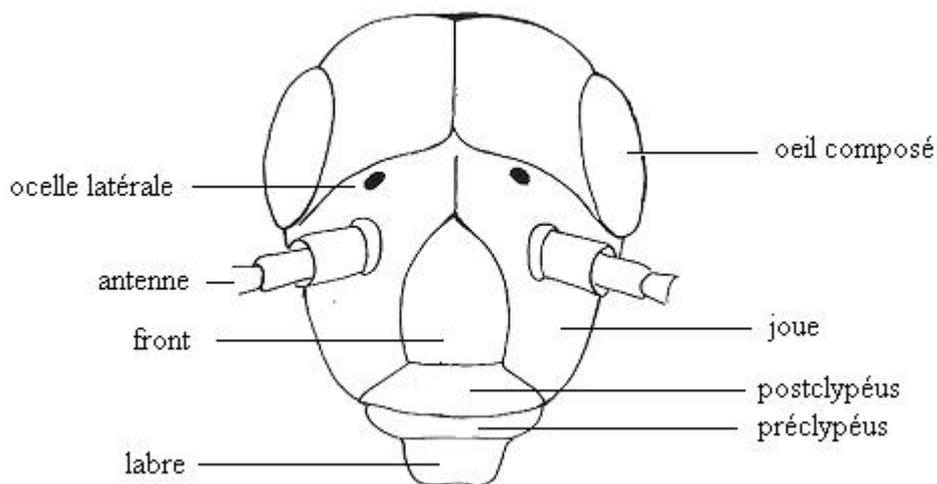


Figure 11 : Schéma de la face d'un termite à l'état d'imago. (55)

Les antennes ancrées de part et d'autres du front sont rectilignes. Le nombre d'articles varie d'environ 19 articles pour *Reticulitermes santonensis* à 18 articles en moyenne pour *Reticulitermes lucifugus*. Ces antennes sont recouvertes de soies tactiles.

Les pièces buccales seront détaillées dans le chapitre alimentation. Il faut rappeler que la forme du postclypéus permet de distinguer les deux sous-espèces de *Reticulitermes* français

b. Le thorax et les pièces thoraciques.

Les imagos sont dotés de deux paires d'ailes identiques qui leur a valu le nom d'isoptères. Elles sont de longueur variable, dépassant toujours celle du corps. Chez *R. santonensis*, elles mesurent 6,7 mm alors que chez *R. lucifugus* 9 mm.

Elles sont portées par le mésothorax, second segment du tagme thoracique et le métathorax, troisième segment, le premier étant le prothorax. Elles sont membraneuses légèrement teintées de brun.

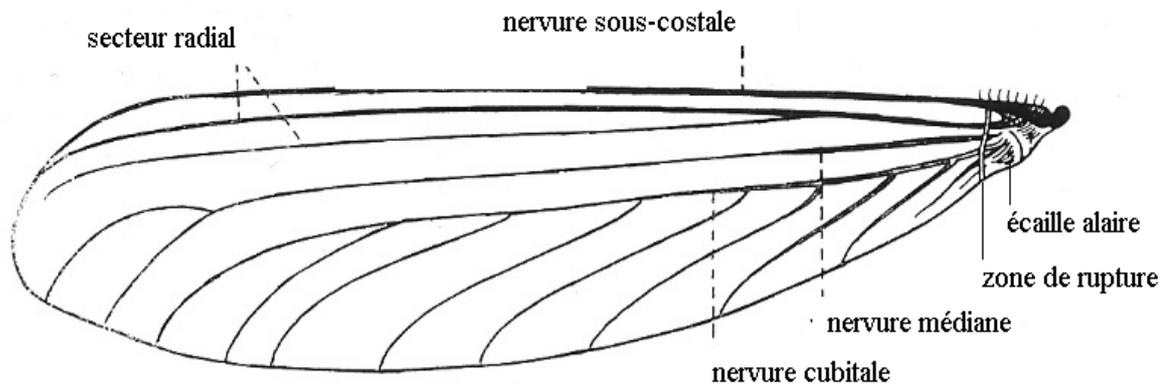


Figure 12: Schéma d'une aile de *Reticulitermes lucifugus* (55)

Les ailes postérieures sont légèrement plus courtes que les antérieures et se finissent au même niveau que celles-ci. L'écaille alaire située à la base de chaque aile constitue la seule partie alaire qui persiste après le vol nuptial et la chute des ailes (Figure 12). Pendant le vol les ailes sont perpendiculaires au corps de l'animal et ne se touchent pas alors qu'au repos elles sont allongées sur le dos.

Comme tous les insectes, les termites possèdent trois paires de pattes, dont chaque paire est portée par un segment thoracique. Les membres thoraciques ne présentent aucune adaptation aux fonctions de terrassement.

Ils sont articulés autour de la hanche ou coxa, du trochanter, du fémur, du tibia et du tarse. Le tarse étant lui-même composé de 4 articles dont le dernier est muni de deux griffes (Figure 13).

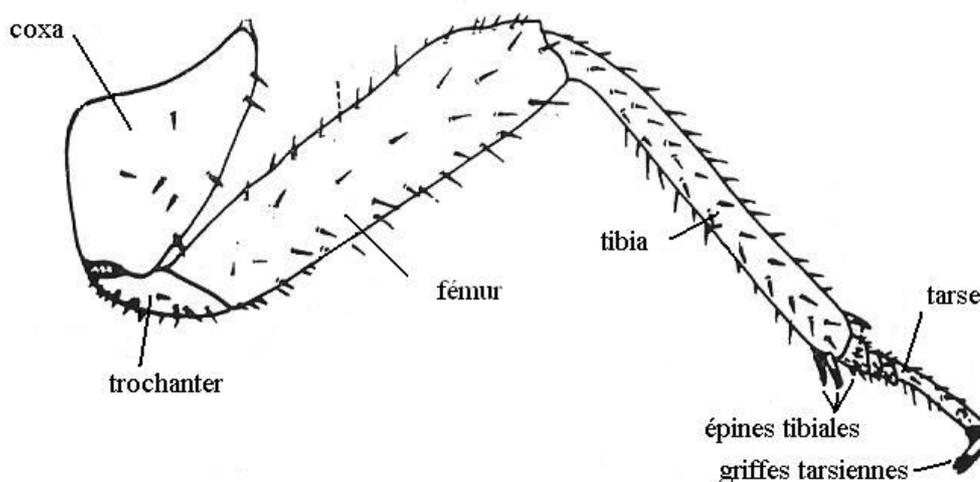


Figure 13 : Schéma d'une patte antérieure gauche (55).

c. L'abdomen.

L'abdomen est constitué de 10 **tergites** et 10 **sternites** reliés entre eux par des membranes articulaires appelées **pleurites**, formant un segment abdominal. Les tergites sont semblables entre eux et identiques entre les deux sexes, par contre le sternite 10 se divise en deux parties formant le **paraproctes** ou les valves anales. De plus il est muni de petits appendices sensoriels composés de trois articles : les cerques.

Les termites ne possédant pas de caractères sexuels secondaires, seule une observation de la face ventrale de l'abdomen permet de distinguer les deux sexes.

- L'abdomen de la femelle.

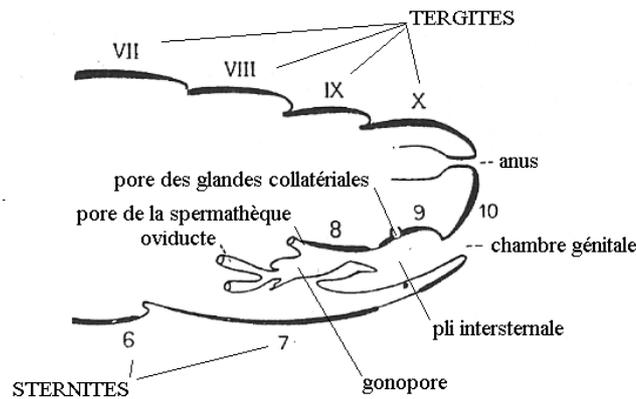


Figure 14 : Coupe schématique de l'extrémité postérieure de l'abdomen d'une femelle (58) .

L'observation porte sur le sternite 7 qui s'élargit et forme **la plaque génitale**. Elle recouvre le 8^{ème} et le 9^{ème} sternite formant une cavité appelée **chambre génitale**. Dans cette chambre génitale s'ouvre le **gonopore** femelle entre le 7^{ème} et le 8^{ème} sternite, la **spermathèque** à l'arrière du 8^{ème} et les **glandes collatérales** sur le 9^{ème} sternite (Figure 14, Figure 15).

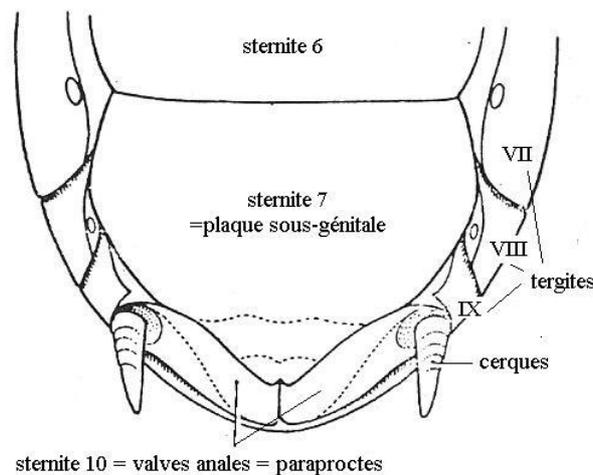


Figure 15 : Extrémité abdominale (vue ventrale) de la femelle (55) .

- L'abdomen du mâle.

Chez le mâle le 7^{ème} sternite ne recouvre pas le 8^{ème} et le 9^{ème}. Il n'y a pas de plaque et de chambre génitale. Au contraire, les sternites diminuent progressivement de taille. Le 9^{ème} sternite porte des styles, vestiges appendiculaires composés de deux articles. Le gonopore mâle s'abouche entre le 9^{ème} et le 10^{ème} sternite. (Figure 16)

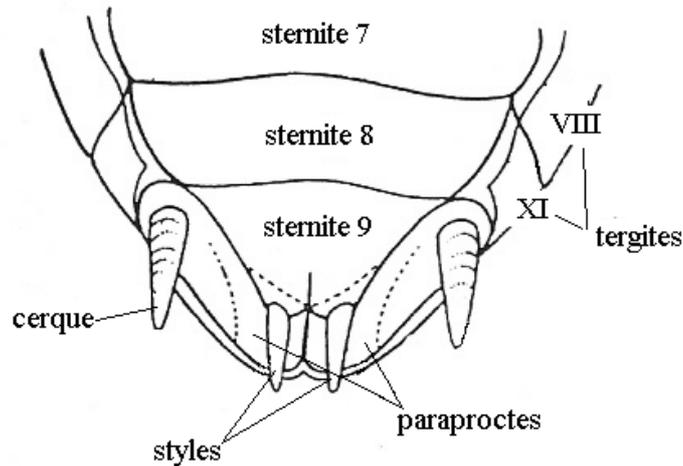


Figure 16: Extrémité abdominale (vue ventrale) du mâle (55) .

3.2. Les nymphes.

La nymphe qui n'est pas immobile chez le termite désigne chez les isoptères un individu engagé dans la voie directe de l'imago. Elle se développe à la suite de mues successives et au cours de différents stades avant de donner les imagos.

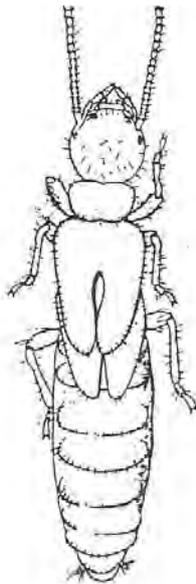


Figure 17: nymphe de stade 8 chez *Reticulitermes santonensis* (13).

C'est un individu sexué qui possède les caractéristiques de l'imago : elle présente des ébauches oculaires ainsi que des fourreaux alaires (des bourgeons d'ailes enveloppés dans un fourreau). Par contre, la pigmentation est absente comme chez les ouvriers (Figure 17).

3.3. Les néoténiques

La **néoténie** est la faculté des animaux à développement indirect de pouvoir se reproduire bien qu'étant à l'état de larve. Ce type de développement est également connu chez certains batraciens. Dans le cas des isoptères, c'est la sexualisation précoce des ouvriers ou des nymphes.

Ces néoténiques sont donc issus d'individus de différentes castes à différents stades de développement. Ainsi il existe autant de formes de néoténiques que de formes dont ils sont issus. Cette variabilité est amplifiée par le fait que les transformations subies pendant la mue de néoténie sont d'amplitude variable. Fourreaux alaires et yeux composés témoignent de cette variabilité. Les individus pouvant évoluer vers la néoténie sont :

- Les ouvriers de stade 4 et plus donnant *les néoténiques aptères*.
- Les nymphes de stade 6 et plus donnant *les néoténiques brachyptères*.

Les brachyptères sont caractérisés par la présence d'ébauches alaires, à l'inverse des aptères.

La taille est variable de même que la pigmentation. Néanmoins le corps prend souvent une couleur jaunâtre avec quelques taches pigmentaires surtout en arrière de la tête, fusionnées en bandes noirâtres. L'abdomen des femelles néoténiques qui grossit suite à la croissance des organes génitaux atteint parfois la taille de celui de la reine, reproductrice primaire.



Figure 18 : néoténique aptère issue d'ouvrier de *R. santonensis* (13).



Figure 19 : néoténique brachyptère issue de nymphe de *R. santonensis*. (13).

4. Les ouvriers.

L'ouvrier se distingue des imagos par plusieurs traits caractéristiques. N'étant jamais exposé à la lumière, il ne possède aucune pigmentation et son tégument est mou. L'ouvrier de *Reticulitermes santonensis* mesure de 3 à 4 mm alors que chez *Reticulitermes lucifugus*, il mesure plutôt 5 mm.

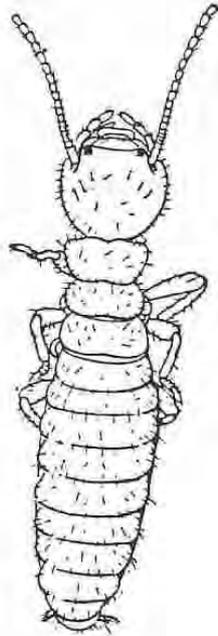


Figure 20 : ouvrier de stade 10 chez *Reticulitermes santonensis* (13).

4.1. La tête.

La tête de l'ouvrier diffère peu de celle de l'imago, mais elle est légèrement plus grosse. Elle se distingue principalement par l'absence d'ocelle et d'yeux composés. L'ouvrier est donc aveugle bien que certains d'entre eux possèdent parfois de minuscules ébauches oculaires.

4.2. Le thorax.

L'ouvrier termite est aptère. Son thorax est peu différent de celui de l'imago sauf qu'il est plus étroit du fait qu'il ne possède pas d'ailes.

4.3. L'abdomen.

Le tagme abdominal est bâti comme celui de l'imago. La différenciation sexuelle des sternites est la même que celle de l'imago mais elle est plus discrète. En conséquence seul un examen minutieux de la face ventrale de l'abdomen permet de reconnaître le sexe de l'ouvrier.

5. Les soldats

Les soldats sont proches morphologiquement des ouvriers. Leur particularité réside dans le fait que leur tête se spécialise dans la défense de la termitière.

Chez le termite lucifuge, il n'existe qu'une seule sorte de soldats. Ils mesurent en moyenne 5.5 mm de long. On rencontre en outre, plusieurs types de soldats chez le termite de Saintonge : le soldat brachyptère, le soldat pseudaptère et le soldat aptère suivant qu'il se développe à partir des nymphes ou des ouvriers. Ils mesurent ici plutôt 8 mm et donc la différence de taille avec l'ouvrier est beaucoup plus importante.

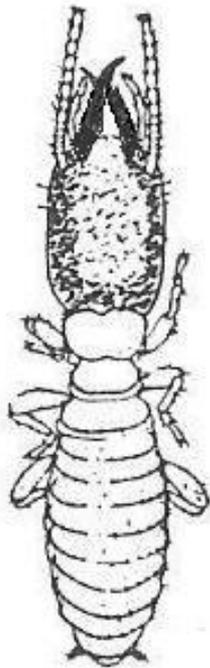


Figure 21 : soldat aptère issu d'ouvrier
Chez *R. santonensis* (13).

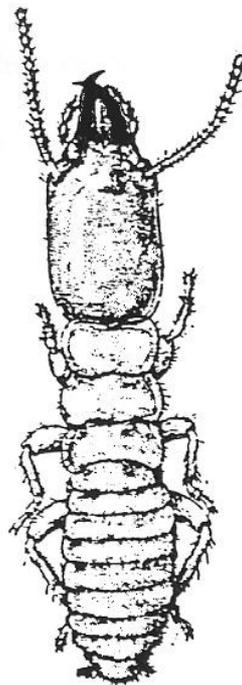


Figure 22 : soldat brachyptère issu de nymphe
chez *R. santonensis* (13).

a. La tête.

Leur tête subit une forte croissance et se développe beaucoup plus que le thorax et l'abdomen. Très chitinisée et épaisse, la tête du soldat est alors très dure et pigmentée. Sur cette grosse tête se greffent de fortes mandibules. En forme de crochets, elles constituent une forte pince d'autant plus que leur musculature associée est hypertrophiée. Celle-ci se loge dans la partie postérieure du crâne expliquant cet allongement. Les soldats ne possèdent ni yeux ni ocelles et sont donc aveugles.

Les *Reticulitermes* possèdent également une glande frontale qui existe chez les imagos et les ouvriers mais qui atteint une taille maximale chez le soldat. Le pore est discret et se situe au-dessus des mandibules. Lors de la morsure, cette glande à fonction défensive sécrète un puissant insecticide contenant des terpènes qui s'écoule sur la face et les mandibules (voir paragraphes sécrétions défensives dans le chapitre organisation sociale).

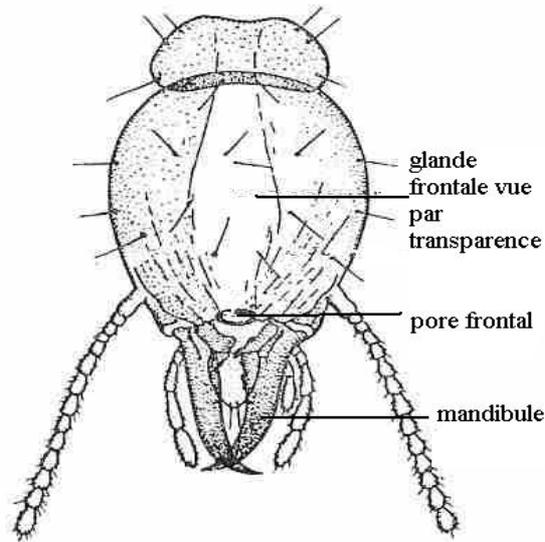


Figure 23: tête de soldat de *Coptotermes travians* (espèces des *Reticulitermes*) (55).

b. Le thorax.

Le thorax offre peu de particularité par rapport aux autres castes.

c. L'abdomen.

Les deux sexes sont représentés chez les soldats *Reticulitermes*.

6. Le roi et la reine

Lors de l'essaimage, un imago femelle et un imago mâle sexuellement fonctionnel prennent leur envol et fondent une nouvelle colonie. Ce couple fondateur prend le nom de roi et reine.

a. La tête

La morphologie de la tête reste inchangée par rapport à celle de l'imago. Seuls quelques articles manquent aux antennes suite aux mordillements effectués par le roi ou la reine pendant ou après le vol nuptial.

b. Le thorax

On retrouve celui de l'imago, mais les ailes se sont cassées après l'essaimage au niveau de la suture entre l'écaille alaire et l'aile. Le vestige laissé sur le thorax porte le nom d'écailles alaires.

c. L'abdomen

L'abdomen du roi augmente légèrement de volume. Alors que chez la reine cet abdomen

s'accroît énormément. La reine peut atteindre 10 à 12 mm en longueur et 4 mm en largeur chez les reines âgées. On parle alors de reine physogastré. La physogastré affecte l'abdomen des femelles primaires, qui en liaison avec une fécondité importante, devient très volumineux avec le temps. Cette femelle est 2 fois plus longue qu'une femelle vierge et pèse 15 fois plus.

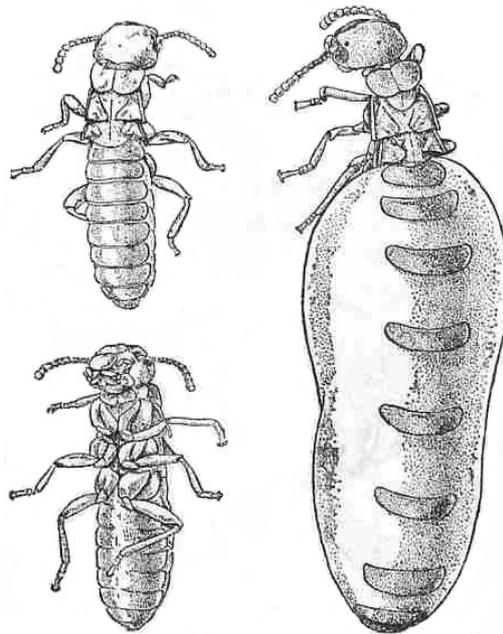


Figure 24 : roi et reine du termite lucifuge (42).

Cette croissance de l'abdomen comporte deux phases : la première correspond à la distension des membranes intersegmentaires qui ne sont pas chitinisées puis pendant la seconde la reine élabore une nouvelle cuticule sans jamais muer.

Ainsi l'abdomen de la reine prend cette forme ovale allongée, de couleur blanche (membranes intersegmentaires) rayée de bandes brunes qui correspondent aux tergites et sternites inextensibles.

Cette hypertrophie de l'abdomen fait suite à la croissance ovarienne (allongement et augmentation du nombre d'ovarioles) et à l'énorme augmentation de la masse hémolympatique.

Toutes ces modifications morphologiques et anatomiques définissent la **physogastré** de la reine, qui peut ainsi assurer une production massive d'œufs et assurer la pérennité de la termitière.

Bien connue chez les termites supérieurs (*Termitidae*), que les indigènes considèrent comme un mets de choix, la reine physogastré est absente chez les *Kalotermitidae* et rarement observé chez les *Reticulitermes*. La rareté de ses observations aurait deux causes : la difficulté à détecter un couple royal erratique (non confiné dans une chambre royale) à l'intérieur d'une société très peuplée et très diffuse, et dans beaucoup de cas son remplacement par des reproducteurs secondaires.

B. DIAGNOSE DE L'ESPECE (70,77)

Les termites, appelés improprement fourmis blanches, sont souvent confondus avec ces hyménoptères. Nous verrons dans ce chapitre comment les différencier, puis nous aborderons la diagnose des genres présents sur le territoire français. Enfin nous détaillerons la détermination des espèces de *Reticulitermes*. Cette détermination est primordiale, car les espèces ont des comportements et des préférences écologiques totalement différentes, l'efficacité des méthodes actuelles de lutte reposant en grande partie sur l'éthologie de ces espèces.

1. Diagnose de la famille : termite vs fourmis (40,59)

1.1. Caractères concernant toutes les castes

De nombreux caractères distinguent fourmis et termites et évitent de les confondre. Le caractère majeur sur la partie antérieure de l'abdomen : chez les hyménoptères, l'abdomen est suspendu sur le thorax par un étranglement caractéristique ; on parle d'abdomen pédonculé (Figure 27).

Deux autres caractères de discrimination, qui demandent plus d'attention, tiennent aux appendices. Le premier porte sur les antennes qui sont rectilignes chez les termites et coudées chez les fourmis. Le second sur les pattes postérieures des termites qui sont plus courtes que l'abdomen alors que celles des fourmis dépassent largement l'abdomen.

N.B. : Les individus d'une colonie de termites exceptés les imagos ailés, sont encore à l'état larvaire mais ils se déplacent et se nourrissent seuls. Au contraire les fourmis sont tous des individus adultes qui ont fini leur développement.

1.2. Les sexués ailés

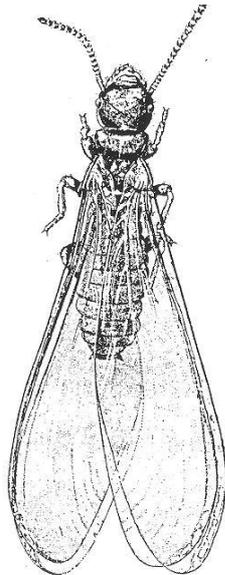


Figure 25 : Imago de *Reticulitermes santonensis*. (13)

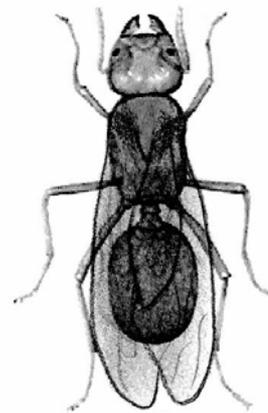


Figure 26: Imago ailé de fourmis. (77)

Pour les ailés de couleur brun-noirâtre aussi bien pour les termites que les fourmis, l'observation portera sur la longueur des ailes par rapport à la taille du corps. Les isoptères ont leurs quatre ailes identiques repliées sur le dos et sont deux fois plus longues que le corps de l'insecte (Figure 25).

Les ailes des Hyménoptères sont également au nombre de quatre et membraneuses mais elles sont inégales ; en vol la distinction est donc facile. Les plus grandes, qui sont devant, sont coaptées en vol par des crochets microscopiques avec celles de derrière. Lorsqu'elles sont repliées en toit sur le dos, leur longueur dépasse légèrement celle du corps (Figure 26).

Après l'essaimage les ailés termites perdent leurs ailes alors qu'elles subsistent chez les fourmis.

1.3. Les ouvriers

Les ouvriers sont plus faciles à différencier car leur couleur est bien distincte : les ouvriers termites sont totalement blancs alors que ceux des fourmis sont noirs ou bruns.

Un autre caractère plus discret, est la présence de cerques sur l'extrémité de l'abdomen, présents chez les termites et absents chez les autres (Figure 27).

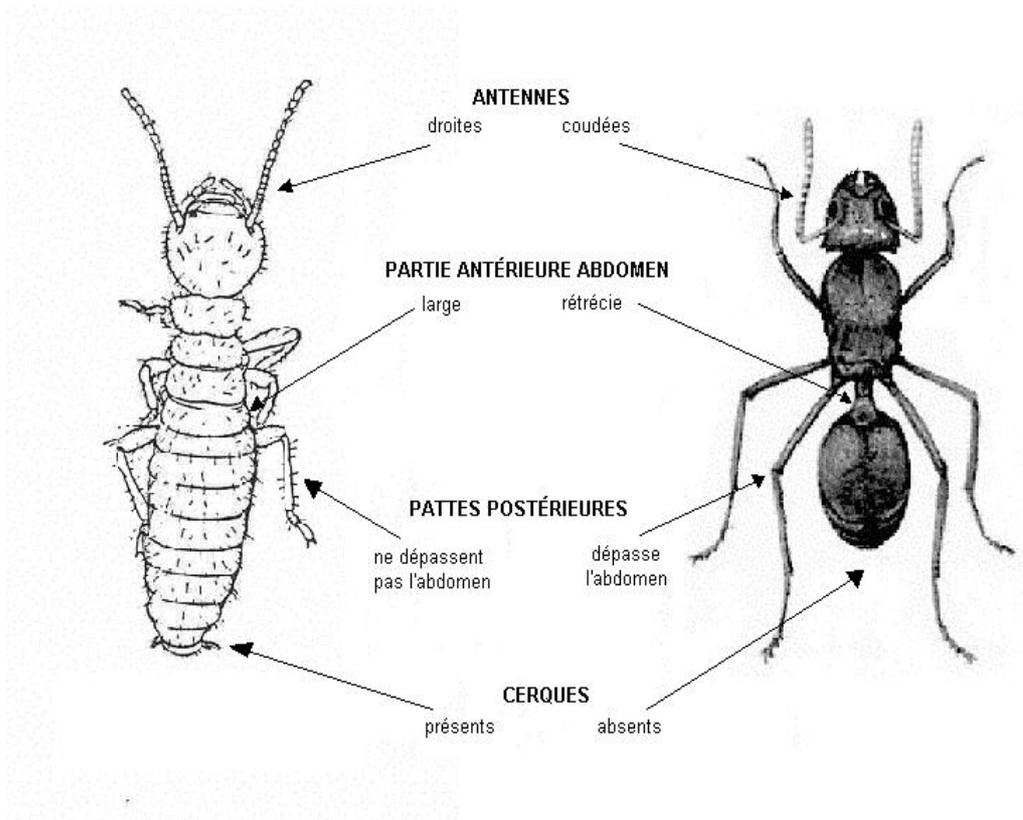


Figure 27 : Comparaison morphologique entre les ouvriers de termites et de fourmis. (d'après59)

2. Diagnose du genre : *Kalotermes* et *Reticulitermes* (9,70)

La seule espèce de *Kalotermes* présent sur le territoire français est *Kalotermes flavicollis*. Ainsi nos comparaisons se résumeront à cette espèce.

2.1. Caractères concernant toutes les castes

En premier lieu, les *Kalotermes* ont une taille légèrement supérieure aux *Reticulitermes*. Les larves de stade 4 de *Kalotermes flavicollis* mesure environ 4,8 mm alors que les ouvriers de *Reticulitermes santonensis* mesure 4 mm.

La forme générale du corps est bien différente dans toutes les castes. Le corps des *Reticulitermes* est en forme de bouteille de poire à cause d'un thorax rétréci et la tête plutôt ronde. Les *Kalotermes* ont un thorax aussi large que l'abdomen et une tête plus ou moins carré (Figure 28).

Chez les *Kalotermes* le premier tergite est en forme de selle. Celui des *Reticulitermes* est échancré dans le plan médian.

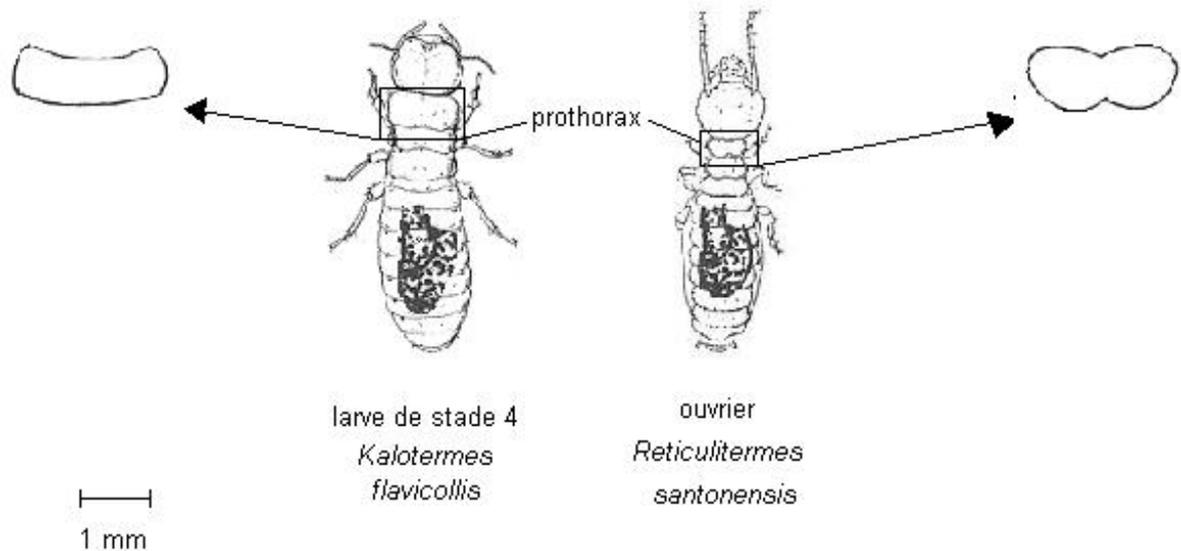


Figure 28 : Comparaison morphologique des individus majoritairement présents dans les colonies de *Kalotermes flavicollis* et *Reticulitermes santonensis*. (d'après 9)

Si la détermination n'est pas réalisable avec les individus les plus nombreux, notre attention peut se porter sur les castes minoritaires, tels les soldats, ou les sexués ailés, qui ne sont présents qu'au printemps avant l'essaimage.

2.2. Caractères concernant les soldats

Avec les caractéristiques énoncées ci-dessus, les soldats sont faciles à différencier à l'œil nu (Figure 29).

La loupe binoculaire permet néanmoins de réaliser un diagnostic de certitude aisé : le labre est rectangulaire chez *Kalotermes* alors qu'il est lancéolé chez *Reticulitermes*. Les mandibules du premier sont trapues et munies de nombreuses dents proéminentes alors que celles du second sont allongées et seule la mandibule gauche est armée d'une dent basale bien marquée.

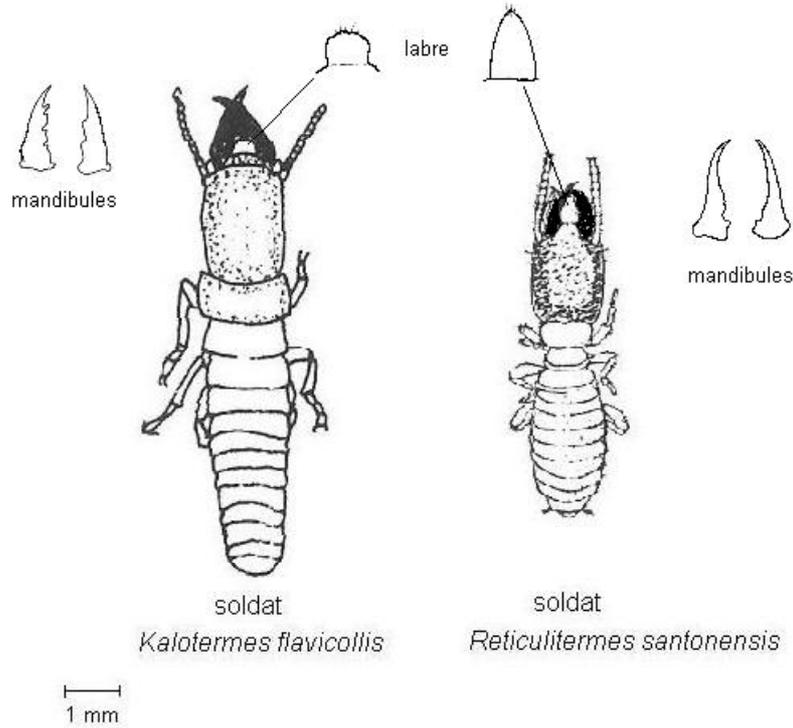


Figure 29 : Comparaison des soldats de *Kaloterмес flavicollis* et *Reticulitermes santonensis*. (d'après 9)

2.3. Caractères concernant les sexués ailés

De même s'il est possible de prélever des sexués ailés, la détermination est encore plus facile à l'œil nu. Les imagos du termite flavicolle sont de couleur marron avec un prothorax de couleur jaune d'où le nom termite à "cou jaune" que l'on donne à cette espèce. Les *Reticulitermes* sont plus noirs et ne possèdent pas ce prothorax caractéristique. (Figure 30)

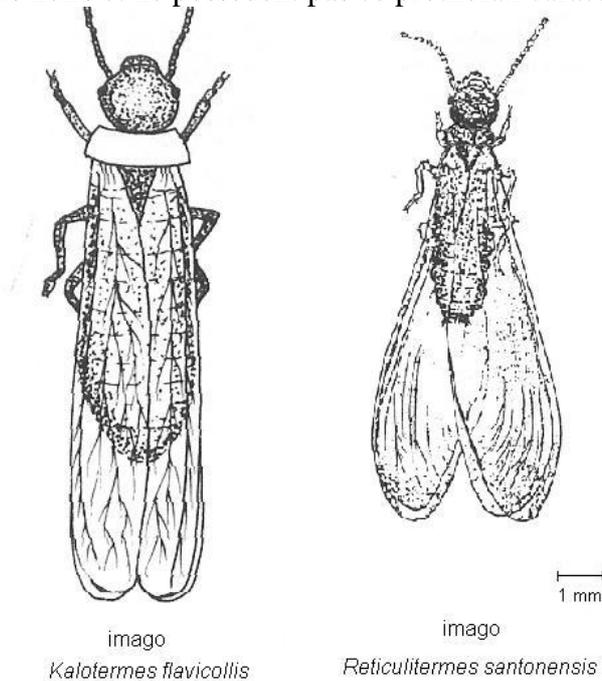


Figure 30 : Comparaison des sexués ailés de *Kaloterмес flavicollis* et *Reticulitermes santonensis*. (d'après 9)

3. Diagnose des espèces de *Reticulitermes* (9,21,24,77)

La distinction des six espèces de *Reticulitermes* européens nécessite l'œil averti d'un spécialiste. Les différences morphologiques seront décrites dans ce paragraphe.

3.1. Caractères concernant ouvriers et sexués (néoténiques et nymphes).

La méthode la plus simple reste l'observation de la jonction clypéo-frontale. Pour bien visualiser celle-ci, il faut prélever un individu et le déposer sur une lame avec quelques gouttes d'alcool pendant 2 à 3 minutes. L'animal meurt, et la déshydratation générée par l'alcool met en relief cette jonction en creusant les sutures. Il faut ensuite couper la tête et observer les vues frontales au grossissement $\times 25$ (Figure 31). Cette méthode ne permet en outre, que de distinguer *Reticulitermes santonensis* des espèces formant l'ancien complexe *lucifugus*. Sur la vue frontale de la tête du termite de Saintonge, on observe une suture rectiligne, alors qu'elle est courbe pour les espèces du complexe *lucifugus*. Une observation minutieuse montre que le postclypéus du premier est formé de deux bosses bien distinctes alors qu'il est légèrement vallonné chez les autres.

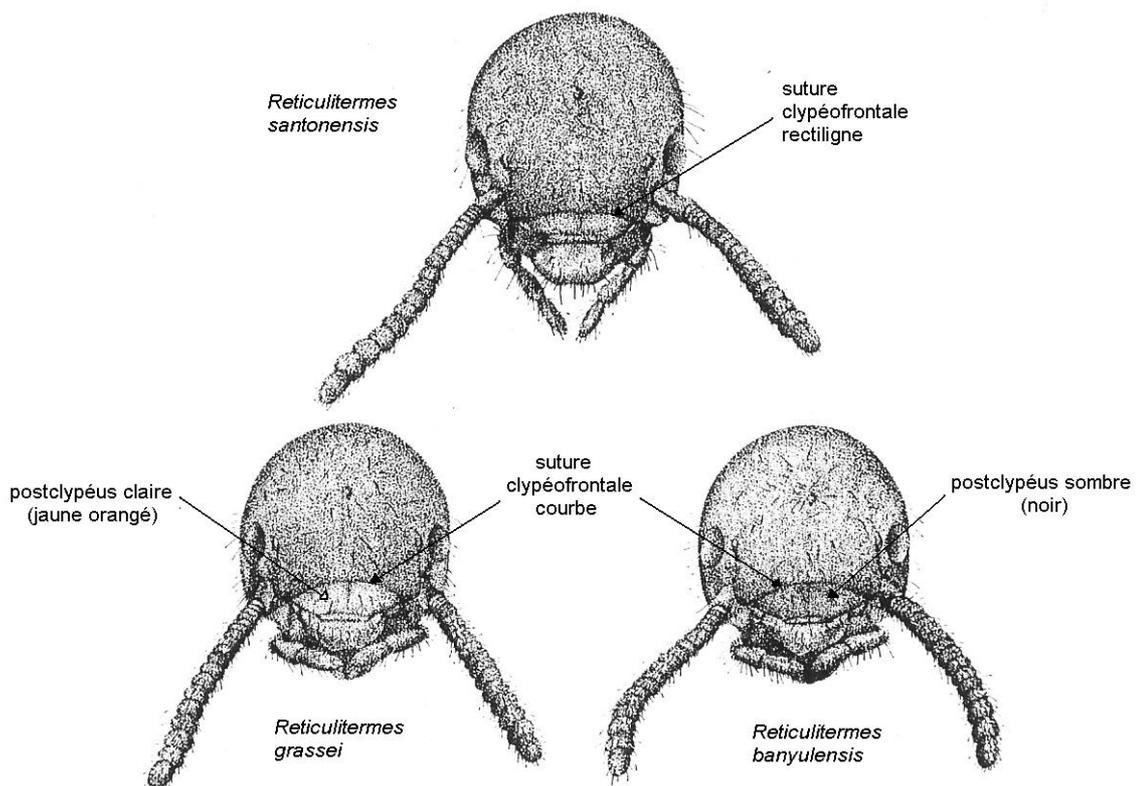


Figure 31 : Vues frontales de têtes de sexués ailés. (21)

3.2. Caractères concernant les soldats

C'est la mesure de la distance entre la mola (dent basale) et la pointe de la mandibule gauche qui permet de distinguer le termite de Saintonge. Cette distance est plus longue chez ce dernier (entre 950 μm et 1 m) alors qu'elle ne dépasse pas 900 μm pour les espèces du

complexe lucifuge (Figure 32). L'extrémité du labre arrondie du termite charentais ne se confond pas avec celle pointue des autres espèces.

La partie antérieure de la tête du soldat de Saintonge, la base des mandibules ainsi que le labre sont de coloration jaune. Pour les autres, ces parties sont légèrement plus pigmentées, mais ceci est subtil.

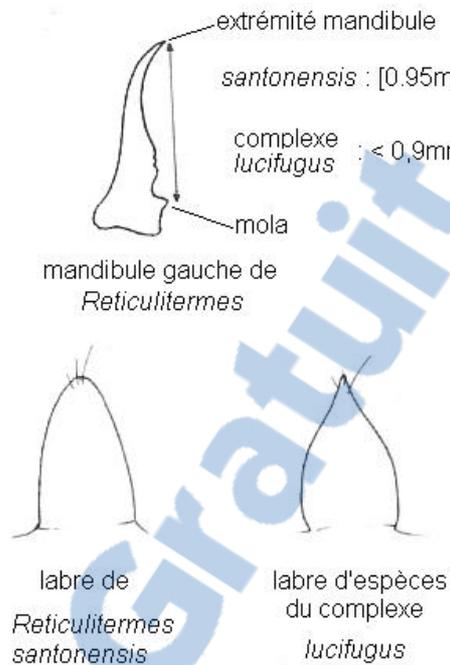


Figure 32 : Comparaison de la mandibule gauche et des labres de soldats de *Reticulitermes santonensis* et du complexe d'espèces *lucifugus*. (d'après 9)

3.3. Caractères concernant les sexués ailés

La couleur des tibias des sexués ailés (Figure 33) est également une méthode simple de détermination. Le tibia est jaune chez le termite de Saintonge alors qu'il est sombre chez tous les autres excepté chez la sous-espèce *lucifugus corsicus*.

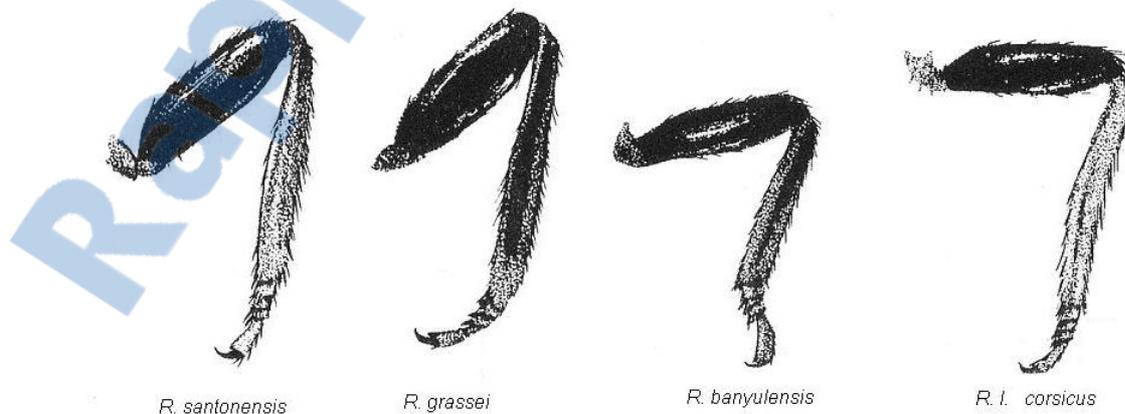


Figure 33 : Pattes arrières droites d'imagos mâles de *Reticulitermes*. (21)

C'est l'observation de la tête en vue latérale des sexués ailés (Figure 34) qui permet de subdiviser le complexe lucifugus :

- *R. grassei* + *R. lucifugus* : postclypéus sous le niveau du sommet de la tête.
- *R. balkanensis* + *R. urbis*. : postclypéus plus haut que le sommet de la tête.
- *R. banyulensis* : postclypéus au même niveau que le sommet de la tête.

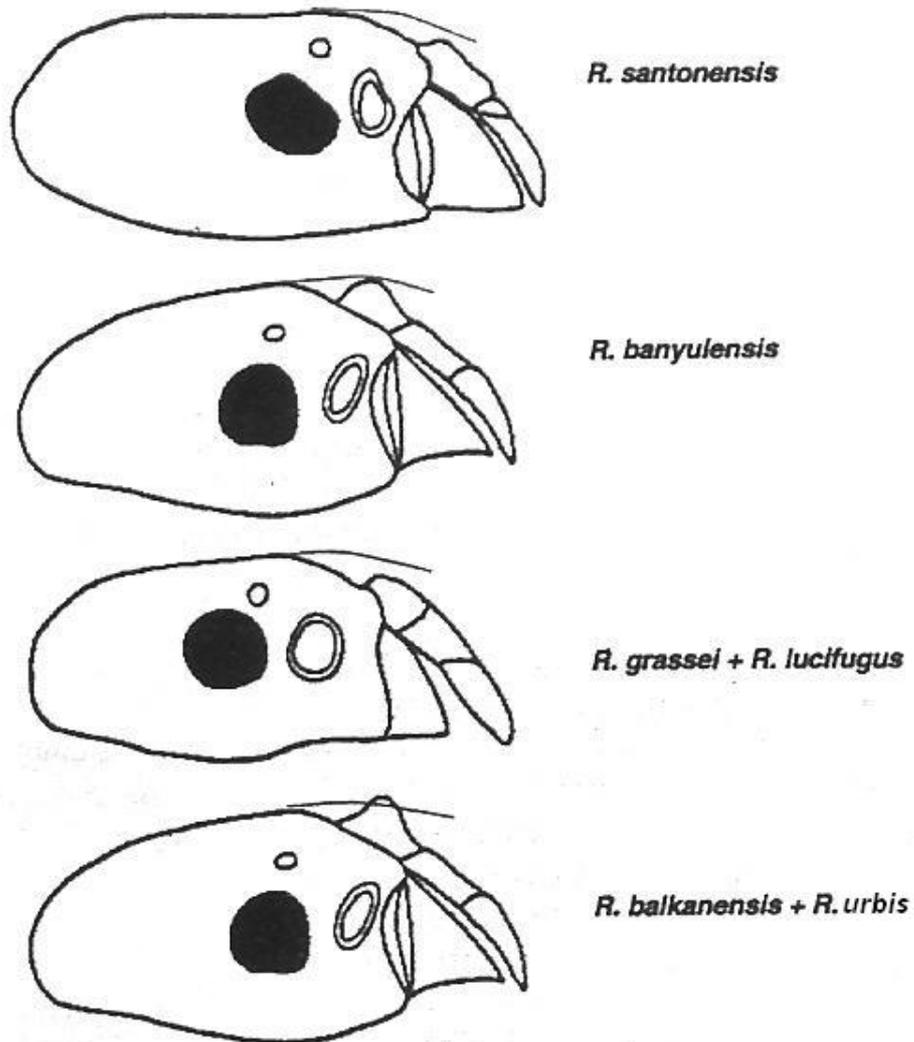


Figure 34: Vues latérales des têtes de sexués ailés de *Reticulitermes*. (30)

N.B.: L'observation montre que le postclypeus et les tibias de *Reticulitermes santonensis* sont identiques à ceux de *Reticulitermes flavipes*.

3.4. Autres méthodes

Les autres méthodes d'identification sont ainsi les mesures biométriques, l'identification chimique des hydrocarbures cuticulaires (Figure 35) ou bien des terpènes contenus dans les sécrétions défensives des soldats, et les empreintes génétiques. Ces méthodes beaucoup plus précises requièrent un matériel important que tous les laboratoires n'ont pas à leurs dispositions. Outre la reconnaissance des espèces, elles ont permis la spéciation des espèces et une révision de la systématique, et offrent également de nouvelles perspectives dans la filiation des espèces.

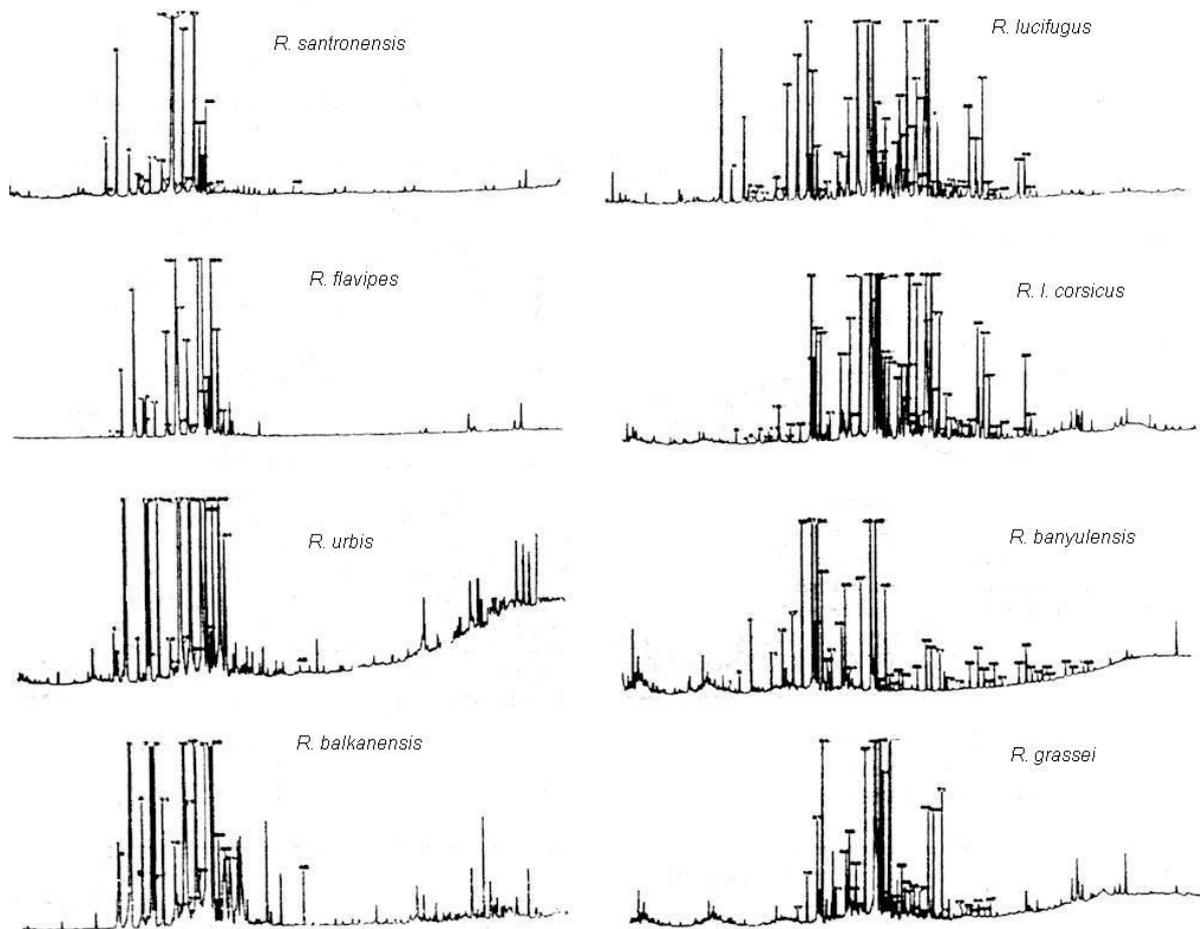


Figure 35 : Chromatogrammes des hydrocarbures cuticulaires des ouvriers des différentes espèces de *Reticulitermes*. (30)

La nouvelle espèce *R. urbis* est proche de *R. santonensis* en ce qui concerne les hydrocarbures cuticulaires, proche du complexe *lucifugus* du point de vue de l'ADN et proche de *R. clypeatus* du point de vue morphologique. L'origine de ce termite est encore imprécis.

3.5. Tableau récapitulatif

Espèces	Postclypéus					Tibia	
	Vue de dessus		Vue latérale			Jaune	Sombre
	Plat	Courbe	Plat	Intermédiaire	Courbe		
<i>R. santonensis</i>	+		+			+	
<i>R. flavipes</i>	+		+			+	
<i>R. urbis</i>		+			+		+
<i>R. balkanensis</i>		+			+		+
<i>R. lucifugus</i>		+	+				+
<i>R. l. corsicus</i>		+	+			+	
<i>R. banyulensis</i>		+		+			+
<i>R. grassei</i>		+	+				+

Figure 36 : Morphologie des sexués ailés. (30).

Ces travaux laborieux d'identification et de spéciation pourraient paraître inutile mais en réalité les moyens de lutte sont spécifiques à chaque espèce. Plus tard dans ce travail nous verrons que la méthode des appâts fonctionne correctement avec *R. santonensis* mais peu ou pas avec *R. grassei*.

CHAPITRE III :
BIOLOGIE DES *RETICULITERMES*

A. ALIMENTATION (8,32,34,36,43,44,45,53,63)

1. Introduction

En France, les termites sont des insectes considérés comme xylophages (en grec *xylos* le bois et *phage* manger). Nos *Reticulitermes* consomment effectivement du bois, mais c'est la **cellulose** qui est recherchée et qu'ils peuvent également trouver dans d'autres sources tels le papier ou les textiles, etc.

Ces **aliments bruts** constituent la principale source énergétique des termites, récoltés par les ouvriers pour leur propre alimentation mais aussi pour celle des membres de la colonie restés au sol. Ramenée au nid, la nourriture leur est fournie sous forme d'**aliments élaborés**, qui jouent également un rôle important dans la vie sociale de la termitière.

2. L'appareil digestif des *Reticulitermes*

L'appareil digestif des termites est principalement adapté à consommer des substances organiques d'origine végétale et surtout du bois. Les pièces buccales des ouvriers, que nous allons décrire, en est le reflet ainsi que le tube digestif qui leur succède.

2.1. Les pièces buccales de l'ouvrier

L'ouverture buccale des termites est entourée de pièces buccales destinées à la préhension et au broyage des aliments comme chez les autres insectes. Ces appendices portés par les ouvriers et les sexués sont de type **broyeur** (Figure 37).

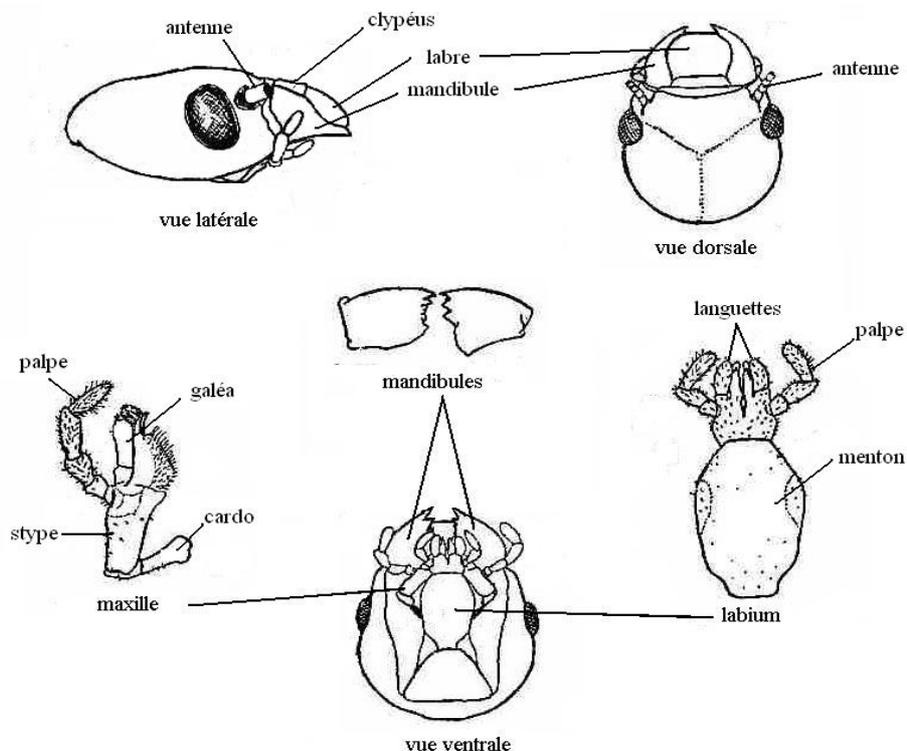


Figure 37: Détails des pièces buccales de *Termopsis angusticolis* à l'état d'insecte parfait (42).

Ainsi on trouve les six appendices spécifiques de ces insectes autour de cet orifice :

- Un *labium* ou lèvre ventrale.
- Une paire de *maxilles* ou mâchoires en position latéro-ventrales, garnies de soies gustatives.
- Une paire de *mandibules* ou mâchoires en position latéro-dorsales armées de dents et d'un talon broyeur.
- Et une lèvre dorsale ou *labre*.

2.2. Le tube digestif

Le tube digestif, bien que de type assez général, présente des particularités liées à la xylophagie. Il est constitué des trois parties :

- Un segment antérieur ou **stomodeum**.
- Un segment moyen ou **mésentéron**.
- Un segment postérieur ou **proctodeum**.

Le stomodeum et le proctodeum sont recouverts d'une cuticule identique à celle de la surface du corps. Ainsi ces segments sont également soumis aux mues successives.

Le **stomodeum** est constitué d'une cavité buccale qui se prolonge par un œsophage cylindrique et rectiligne (Figure 38). Cet œsophage s'ouvre sur le jabot, destiné au stockage des aliments, puis sur le gésier dont la lumière est étranglée par des crêtes dentelées. Grâce à ses parois très musculeuses et ses structures dentoïdes, le gésier permet de broyer et brasser les aliments. Ainsi triturés, les fines bribes de bois sont déversées dans l'estomac par une valvule en forme d'entonnoir à long col.

Les glandes salivaires annexées à l'œsophage ont un rôle important dans la digestion, elle commence à digérer l'amidon en glucose. Elles vont également enrichir les régurgitations des ouvriers destinés aux autres castes ou individus ne pouvant s'alimenter seuls. Chaque glande est formée de deux parties : une en forme de grappe constitue la partie sécrétrice et l'autre en forme de sac constitue un réservoir. Elles débouchent dans la cavité buccale. Cette salive peut également être déposée sur les aliments consommables afin d'en stimuler la collecte par les autres ouvriers. Les réservoirs des glandes peuvent contenir 0,25 µl d'eau. Cette eau peut servir à humidifier le matériau de construction et à réguler l'humidité des galeries.

Dans le **mésentéron** se mélangent l'aliment, les sécrétions salivaires et gastriques. Sa paroi, formée d'une multitude de petites évaginations, est tapissée de cellules qui se renouvellent constamment. Ici, le bol alimentaire s'imprègne des sucs et sa digestion se poursuit sauf celle de la cellulose. Il s'entoure d'une fine membrane, la **membrane péritrophique** qui protège l'épithélium. Chez les reines physogastres, le mésentéron s'allonge et augmente de volume. Les cellules épithéliales qui le recouvrent possèdent un haut pouvoir d'absorption.

N.B.: Les tubes de Malpighi (structure rénale de l'insecte) se déversent à la jonction entre le mésentéron et le proctodeum.

Le **proctodeum** est principalement composé d'une vaste poche à paroi fine, la **panse**. Ce réservoir est fondamental car il héberge de nombreux protozoaires zooflagellés et bactéries indispensables à la digestion de la cellulose. Puis suit le colon qui se termine par l'ampoule rectale à l'extrémité de l'abdomen, où seront éliminés les résidus de la digestion sous formes de boulettes plus ou moins solides.

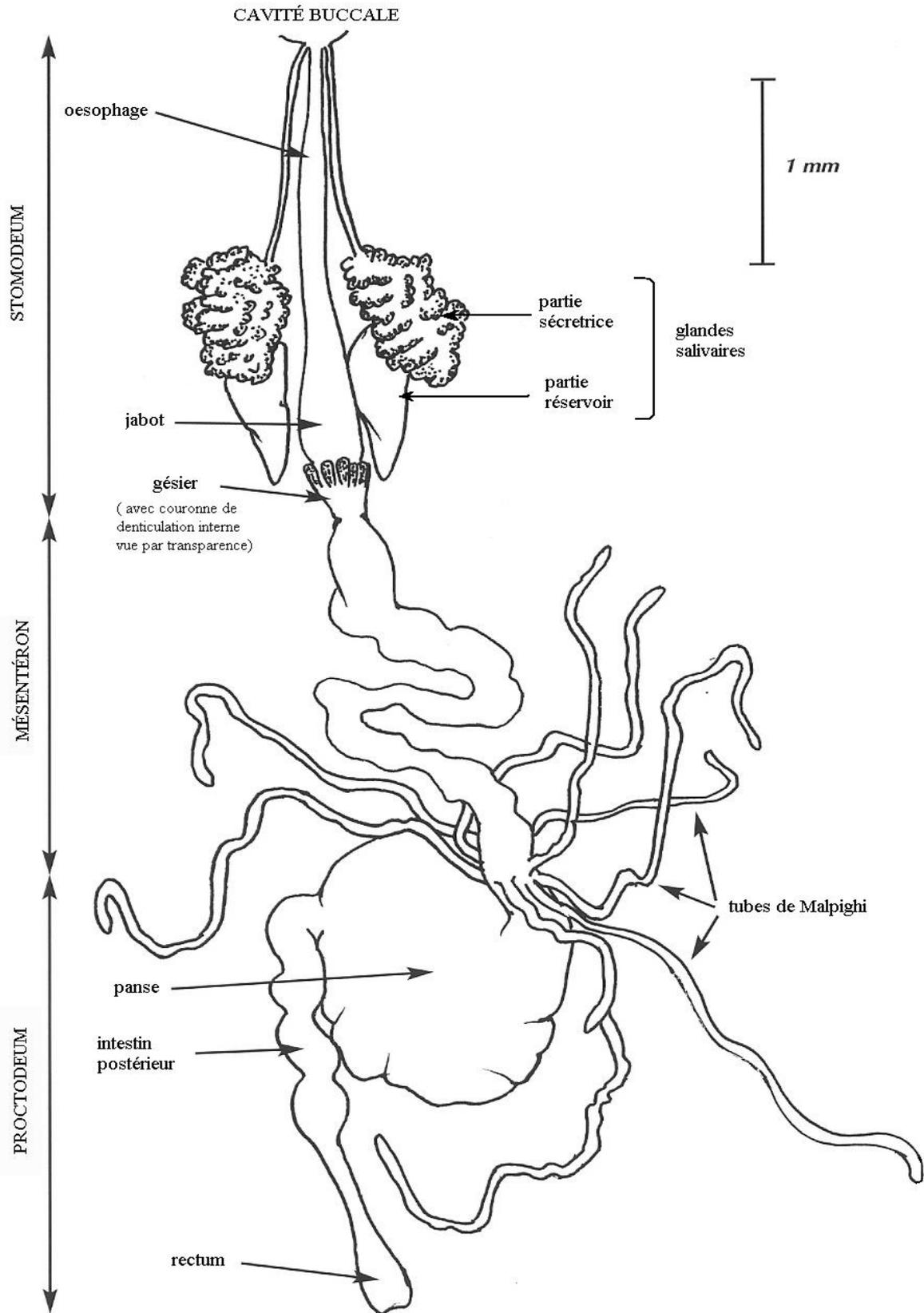


Figure 38: tube digestif de *Reticulitermes santonensis* (ouvrier) (9).

3. Les aliments et leur digestion chez les *Reticulitermes*

3.1. Nature des aliments

Bien que les *Rhinotermitidae* (termites souterrains) soient de gros consommateurs de bois, ils prélèvent parfois diverses matières végétales et tout ce qui contient de la cellulose. De même le bois consommé est souvent parasité par des mycéliums ou des colonies bactériennes. Ainsi, les *Rhinotermitidae* consomment volontiers les bois attaqués bien qu'ils puissent se contenter de bois sains.

Les exuvies rejetées sont mangées soit par le termite qui vient de muer soit par les ouvriers ou larves à proximité, de même que les individus morts ou invalides et parfois les œufs !

3.2. Aliment brut principal : le bois (38,40)

Le bois est essentiel pour les termites souterrains car il constitue autant le milieu de vie que l'aliment de base.

a. Structure anatomique du bois

La formation et de la constitution du bois a retenu l'attention des botanistes depuis le XVIII^{ème} siècle. La connaissance du bois et de ses caractéristiques est fondamentale pour le termitologue.

Le bois est une matière organisée formée par la juxtaposition de cellules. Celles-ci naissent et se multiplient au niveau des méristèmes. La croissance en longueur se réalise au niveau des méristèmes apicaux, situé au bout des branches ou des racines. La croissance en épaisseur quant à elle, est assurée par une assise génératrice appelée **Cambium**, située à la périphérie des tiges et du tronc (Figure 39).

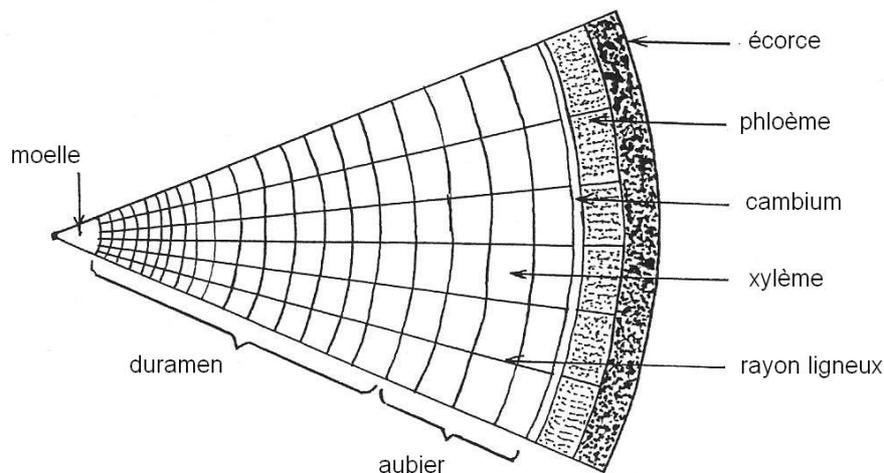


Figure 39 : Coupe transversale schématique d'un tronc. (40)

Au niveau de ce cambium, les cellules se divisent activement ce qui entraînent un épaississement de la tige vers l'extérieur et vers l'intérieur de celle-ci. Ces cellules cellulosiques sont de forme allongée.

Vers l'extérieur, le cambium donne le liber ou **phloème** dont les parois restent cellulosiques. Ce tissu est conducteur de la sève élaborée par la plante qui renferme les substances minérales de la sève brute enrichie par les substances organiques produites au niveau de la feuille.

Vers l'intérieur, le cambium fabrique le **Xylème**, que l'on appelle couramment la bois, qui est le tissu conducteur de la sève brute, encore appelée sève minérale, et qui remplit également un rôle de soutien. La lignification de ces cellules s'installe progressivement, c'est la phase de maturation cellulaire. Le cytoplasme et le noyau disparaissent et le tissu secondaire s'édifie ; Ces cellules formées sont alors des fibres vides ou **trachéides** avec un parenchyme vivant où des substances nutritives comme l'amidon, des huiles et d'autres principes sont mises en réserve. Pour cette raison il est très apprécié des agents biologiques (Figure 40).

Au centre du tronc se trouve la **moelle**. À partir de la moelle rayonnent les rayons ligneux qui partagent le xylème en groupes de cellules bien distinctes.

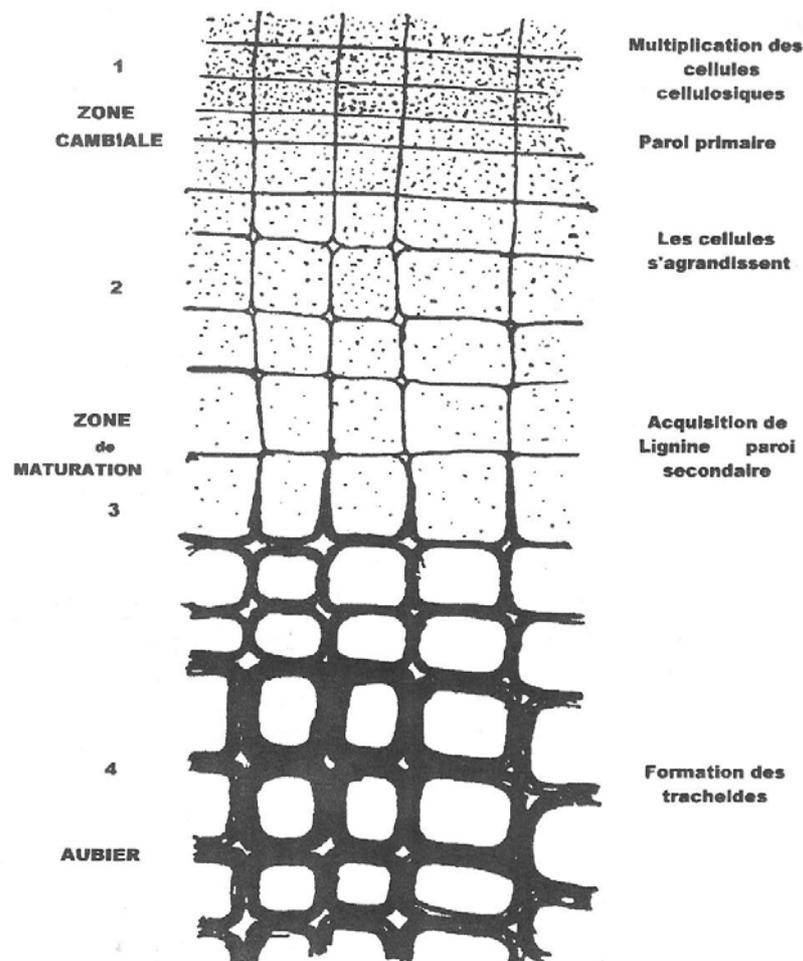


Figure 40 : Formation du bois au niveau de la zone cambiale. (38)

Le bois est formé en direction du centre du tronc à partir du cambium, la différenciation est dite **centripète**. Les couches de nouvelles cellules repoussent chaque année les plus anciennes vers le centre.

Dans les régions tempérées, le cambium fonctionne en fonction des saisons. Au printemps il est très actif et forme des cellules à parois minces et grandes lumières. Ce bois de printemps ou bois initial est un tissu tendre et clair. Pendant l'été se constitue un tissu plus dense et plus foncé, formé de cellules à parois épaisses et à petites lumières ; C'est le bois final ou bois d'été. Pendant l'hiver, il y a arrêt de la croissance. L'ensemble bois initial-bois final forme une entité appelée **cerne annuelle**. Le nombre de cernes permet de déterminer l'âge de l'arbre sur une section de la base du tronc.

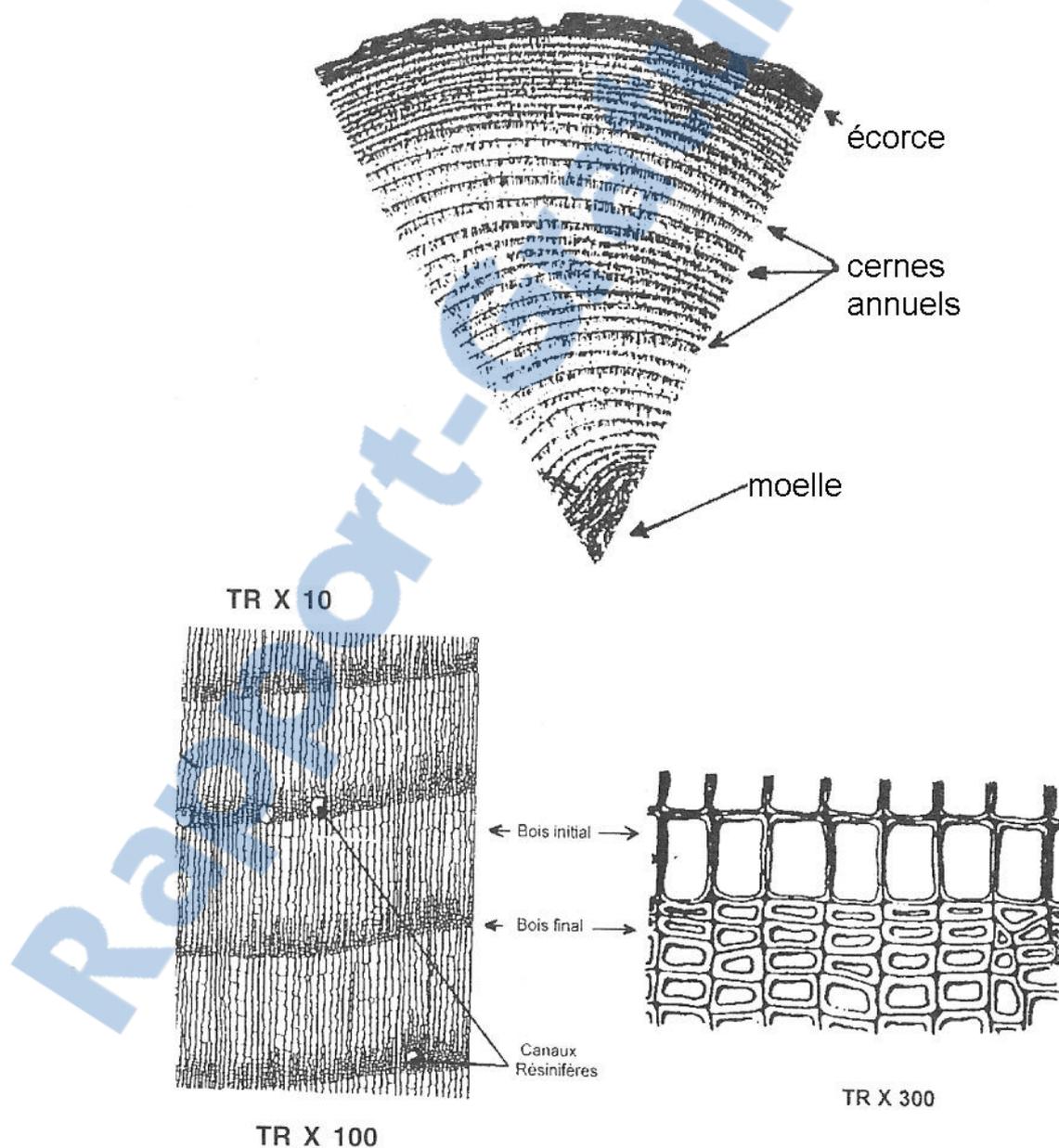


Figure 41 : Les cernes annuelles chez les résineux. (38)

b. Composition du bois (55,38)

Les éléments de base qui constituent le bois sont : 50 % de carbone, 43 % d'oxygène, 6 % d'hydrogène, 1 % d'azote et entre 0,5 et 1,5 % de cendres. Ces composés sont organisés dans la paroi cellulaire sous forme de diverses molécules.

Les deux constituants principaux du bois sont la cellulose et la lignine.

- **La cellulose** est le principal constituant du bois. Elle confère au bois ses propriétés mécaniques, physiques et chimiques et surtout son pouvoir hygroscopique. Ce glucide est un polymère polyosidique de *cellobiose* qui forme de longues chaînes rectilignes. La *cellobiose* est un condensé de deux molécules de glucose.

Les proportions varient de 40 à 50 % selon les essences. C'est dans l'aubier et le duramen que l'on trouve le plus de cellulose, et en particulier dans les bois de printemps.

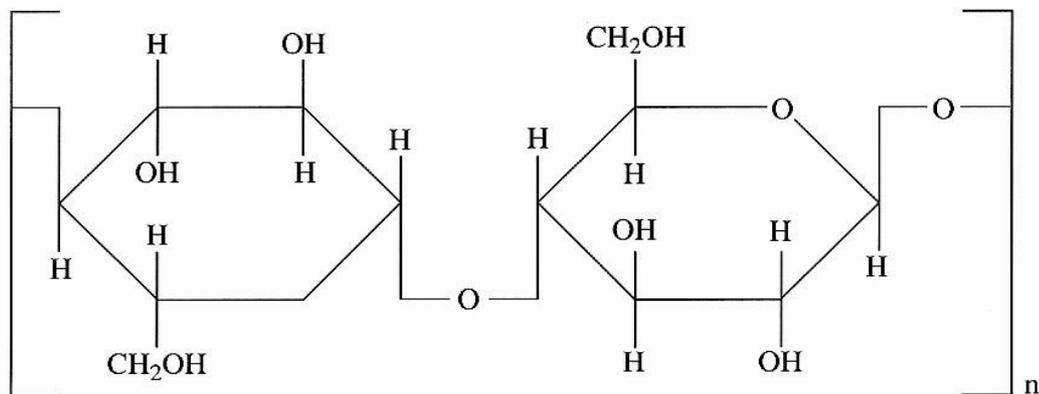


Figure 42: Structure d'un segment de cellobiose entrant dans la constitution d'un segment de cellulose (38).

- **Les hemicelluloses** : Elles regroupent plusieurs composés glucidiques qui ont une constitution semblable à celle de la cellulose. Ces chaînes, beaucoup plus courtes que celles de la cellulose, sont composées à partir de la condensation de divers sucres autres que le glucose tels le xylose, l'arabinose et les acides uroniques. La cellulose contient entre 20 et 35 % d'hemicelluloses. Les résineux en possèdent moins que les feuillus : 38 % pour le bouleau contre 27 % pour le sapin et le pin.

- **La lignine** : C'est un composé aromatique très polymérisé. Elle participe à la solidité de la paroi. Les cellules du xylème sont enveloppées par une membrane primaire qui renferme la plus grande partie de la lignine. La membrane secondaire plus épaisse est moins riche en lignine et plus en cellulose.

Les cellules de résineux en possèdent plus que les feuillus : 19 % pour le bouleau contre 29 % pour le sapin et le pin. Elle possède un rôle dans la durabilité mais aussi un rôle structurel indéniable.

- **L'amidon** : C'est un polyoside également formé de deux molécules de glucose. Il est présent dans le xylème et le phloème. Il disparaît quand l'aubier se "duraminise" (voir duraminisation dans le paragraphe alimentation).

- **Les cendres** : ce sont les composés inorganiques et minéraux de la cellule tel le manganèse, le calcium, le potassium et le sodium. Certaines essences tropicales concentrent de la silice qui leur confère des propriétés de résistance différentes. Ces composés ne dépassent jamais 1 %.

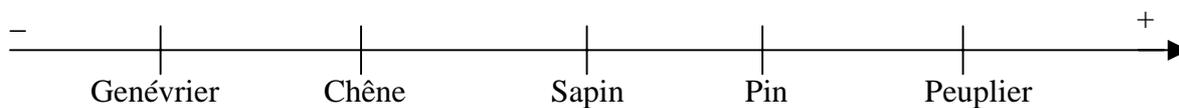
Le bois peut enfin contenir divers composés regroupés sous le nom de **matières pectiques** qui sont des colloïdes non cristallisables (petites particules en suspension dans un fluide) et dont l'hydrolyse libère des arabinoses, du glucose, etc.

c. Récolte (58)

Les colonies de *Rhinotermitidae* sont établies dans le sol. Ainsi les ouvriers prélèvent la nourriture à base de cellulose dans le bois, papiers cartons, tissus qui se trouvent à proximité de la termitière. Ils vont aussi la chercher en utilisant un réseau de galeries souterraines ou tunnels en dégradant les matériaux de construction sans valeur nutritionnelle qui font obstacle à leur passage. Il faut noter que ce sont ces galeries qui permettent de diagnostiquer facilement la présence de termites dans une habitation. Ces galeries autorisent l'accès à des parties en bois d'une construction éloignée de la termitière comme la charpente. Les termites souterrains peuvent s'attaquer à des édifices ne contenant pas de bois mais dont les matériaux contiennent de la cellulose.

d. Attractivité du bois (33,35,55)

Le termite de Saintonge présente des attractions différentes en fonction des essences de bois. On peut établir une échelle d'attractivité :



Le peuplier est le bois le plus attractif, mais le chêne qui est beaucoup moins attractif est cependant apprécié des termites. L'attraction des termites pour le bois serait de nature chimique et ce n'est pas le bois, en tant que substrat physique, qui jouerait un rôle.

Outre l'essence du bois, les bois attaqués par les moisissures attirent de façon beaucoup plus importantes les termites que les bois sains. Cependant le bois pourri n'est pas indispensable aux termites. Il facilite l'attaque des termites car il augmente l'humidité du bois et contribue à la digestion du bois.

3.3. La digestion du bois

a. Principes généraux (4,9,55,68)

Le bois est donc composé de molécules variées dont la plus importante est la cellulose. Mais la digestion ne se résume pas à la seule dégradation de cette molécule indispensable à la vie du termite. Elle est complétée de mécanismes complexes, faisant intervenir de multiples microorganismes symbiotes, qui permettent aux termites de subvenir à leurs besoins nutritifs à partir d'autres composés comme l'amidon, la lignine, etc.

- L'intestin moyen et les glandes salivaires sécrètent de multiples enzymes dont l'amylase. Elle permet aux termites d'utiliser l'amidon du bois qui constitue un apport énergétique non négligeable. Ainsi le bois de printemps, plus riche en amidon que le bois d'été, est consommé préférentiellement. Cet aspect feuilleté caractéristique du bois attaqué découle de cette préférence.

- Le problème majeur auquel les termites ont à faire face est la pauvreté du bois en protéines et de surcroît en azote nécessaire à leurs besoins structurels. Ainsi les termites disposent de plusieurs moyens pour palier cette carence.

Ils recherchent tout d'abord des sources plus riches en matières azotées, tels sont les bois parasités par les champignons qui enrichissent le milieu en matières azotées. De même, les *Reticulitermes* qui traversent de nombreux milieux autres que le bois y trouvent sûrement d'autres sources d'azote, à la différence des *Kaloterms* qui restent cantonnés au bois.

Ils sont également capables de fixer l'azote atmosphérique par l'intermédiaire de la nitrogénase d'origine bactérienne.

De plus les bactéries urolytiques, présentes dans le proctodeum, recyclent les déchets azotés du métabolisme protéique comme l'acide urique issu des tubes de Malpighi.

Force est de constater que le cannibalisme et la nécrophagie sont finalement une source remarquable de protéines !

- Nous avons pu constater l'importance des microorganismes (protozoaires, bactéries) dans les processus de digestion, mais c'est dans la digestion de la cellulose et de la lignine que leur participation est la plus considérable. L'intestin postérieur et plus particulièrement la panse est le lieu de prédilection où niche cette multitude de symbiotes comme des flagellés et autres bactéries. Cette population peut représenter, chez *Reticulitermes lucifugus*, jusqu'à 35 % du poids total.

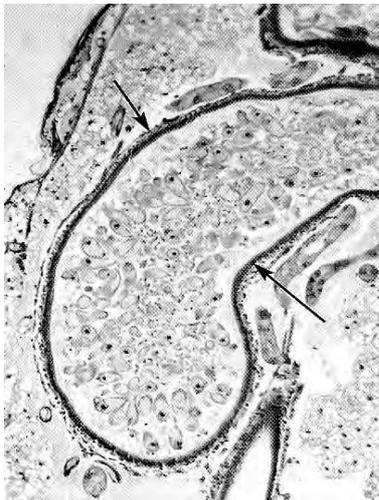


Figure 43: Coupe histologique longitudinale de la panse de grande nymphe de *Reticulitermes lucifugus* (9).

Flèche : épithélium de la panse qui renferme un grand nombre de protozoaires.

La digestion de la cellulose est difficile, d'une part parce que sa dégradation nécessite un puissant arsenal d'enzymes, et d'autre part car une fraction importante de la cellulose est liée à la lignine, substance très résistante à l'attaque des enzymes.

Peu d'animaux possèdent cet équipement enzymatique : outre les champignons, bactéries et protozoaires qui sont les xylophages les plus efficaces, seuls les tarets (mollusques lignivores) et quelques larves d'insectes (larve de Cérambycides et de quelques coléoptères)

sont capables de digérer le bois par leur propre équipement enzymatique.

Afin d'utiliser la cellulose, de nombreuses symbioses se sont établies entre des microorganismes et des êtres supérieurs comme dans le cas des mammifères herbivores.

Ainsi nous allons étudier plus précisément cette symbiose chez les termites, où nous présenterons plus particulièrement les zooflagellés termiticoles, indispensables chez les termites inférieurs.

b. Les zooflagellés termiticoles xylophages.

- systématique des zooflagellés termiticoles :

Les protozoaires symbiontes des termites appartiennent tous à la super classe des *flagellés* et au super ordre des *Métamonadines*.

L'analyse phylogénétique étudiée à partir de l'ADN ribosomal montre que ces protozoaires sont proches des eucaryotes originels. Ainsi cette symbiose est probablement très ancienne.

Trois ordres sont représentés chez les *Reticulitermes* :

- Les *Trichomonadina* où nous trouvons le genre *Pyrronympha*.



Figure 44: Gros individu *Pyrronympha flagellata* fixé à la paroi de la panse rectale de *Reticulitermes lucifugus* (55).

- Les *Joenina* avec le genre *Microjoenia*.

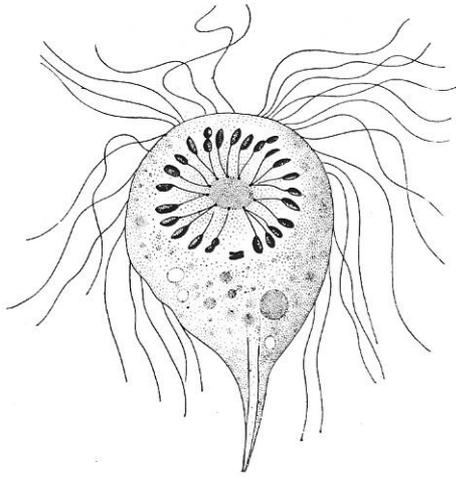


Figure 45: *Microjoenia fallax* de *Reticulitermes santonensis* (55).

- Les *Trichonymphina* représentés par les genres *Trichonympha*, *Spirotrichonympha*, *Holomastigotes*.

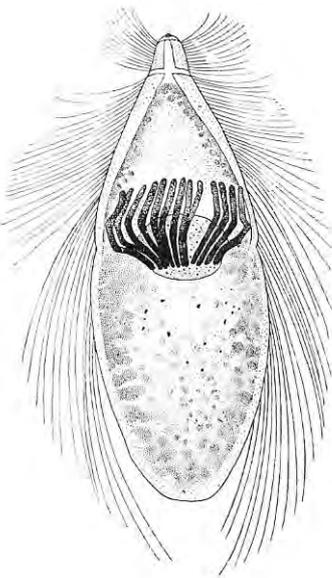


Figure 47: *Trichonympha agilis* de *Reticulitermes lucifugus* (55).

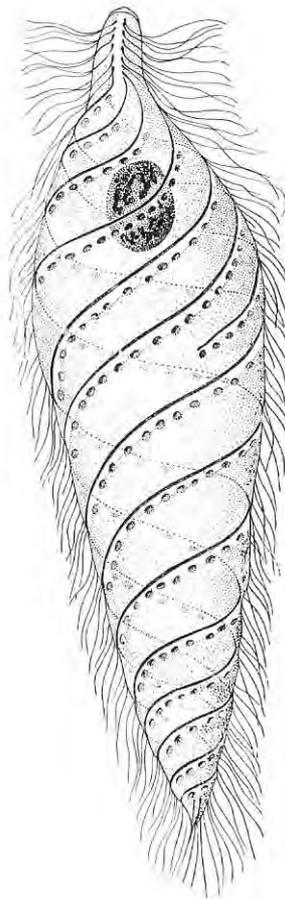


Figure 46: *Spirotrichonympha flagellata* de *Reticulitermes lucifugus* (55).

- morphologie des zooflagellés termiticoles :

Comme leur nombre l'indique, ces unicellulaires possèdent des flagelles. Ils ne possèdent pas les organites nécessaires au métabolisme énergétique que sont les mitochondries. Par contre, on y trouve un appareil de Golgi très développé qui participe au métabolisme glucidique et protéique. L'axostyle, longue baguette traversant le cytoplasme des protozoaires, concourt au cytosquelette de l'animal et constitue une réserve riche en glucides, sous forme de glycogène. Souvent ces protozoaires hébergent de multiples bactéries regroupées en nuages dans le cytoplasme ou fixées extérieurement à la membrane.

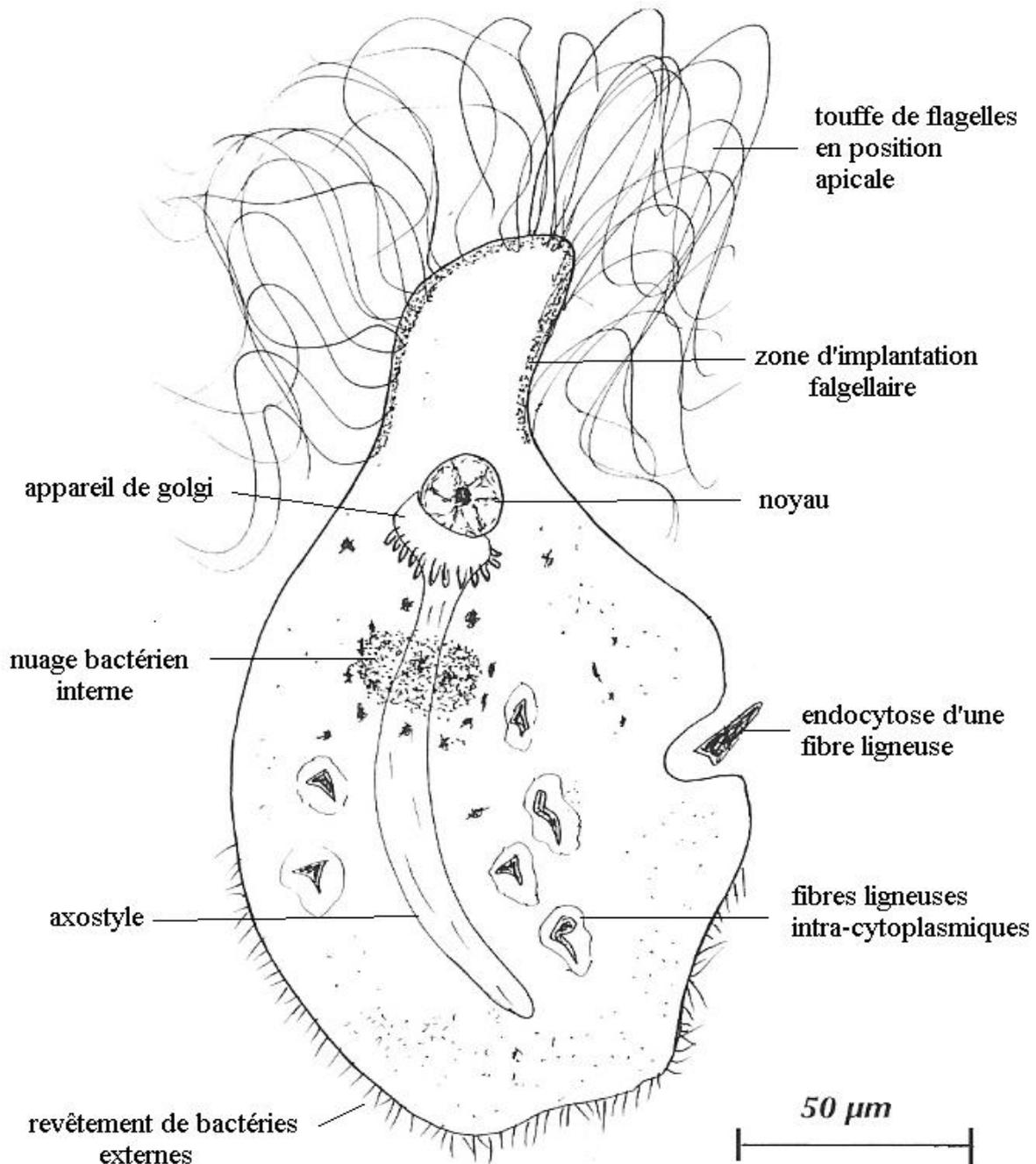


Figure 48: Schéma de *Joenia annectens* (9).

Ces espèces vivent en sympatrie dans la panse des termites et concourent sans doute de manières diverses dans la dégradation de la cellulose et de la lignine. Les proportions des diverses espèces varient en fonction des saisons et constituent une population de 10^5 individus en moyenne dans le fluide intestinal des *Reticulitermes*.

Les microorganismes termiticoles, notamment certaines bactéries, font l'objet de nombreuses recherches portant sur leur utilisation dans le traitement des déchets, qui constituera vraisemblablement un enjeu primordial pour notre civilisation.

c. Mécanisme de digestion de la cellulose et de la lignine par les microorganismes termiticoles.

Le termite ingurgite le bois qui transite jusqu'à la panse en ne subissant que de faibles modifications moléculaires outre l'assimilation de l'amidon. Ensuite les flagellés phagocytent les fibres flottant dans le liquide de la panse. Ils dégradent alors la majeure partie de la cellulose afin de subvenir à leurs besoins mais aussi à celui du termite. Enfin les bactéries utilisent la portion non absorbée.

Le mécanisme de digestion de la cellulose est un procédé bien connu alors que celle de la lignine reste encore floue.

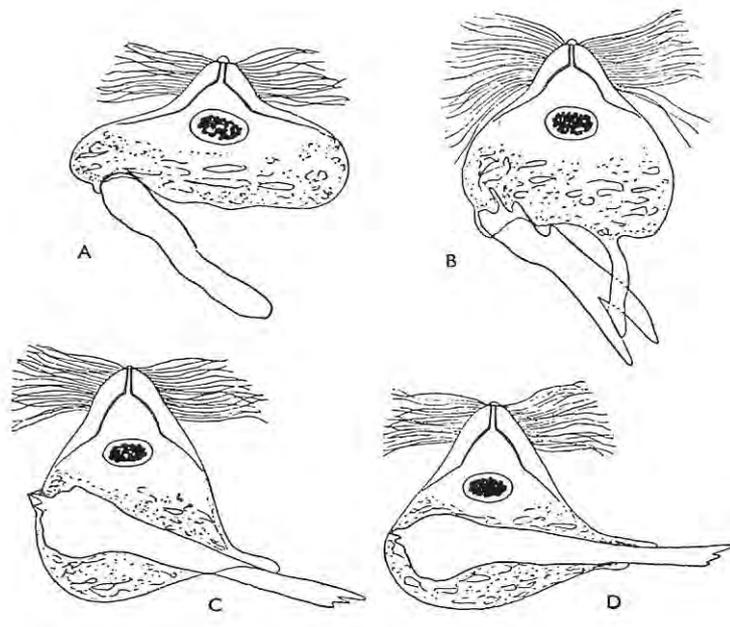
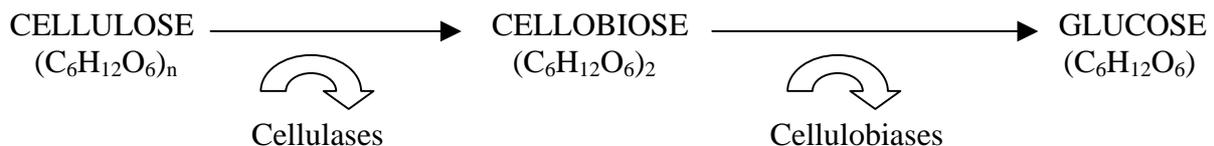


Figure 49: *Trichonympha* phagocytant un fragment de bois (55).

- Digestion de la cellulose :

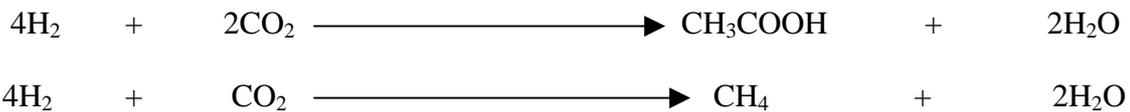
L'arsenal enzymatique est principalement constitué par les cellulases et les cellulobiasés. Il fait intervenir les flagellés ainsi que les bactéries.



Ce glucose est utilisé partiellement par les termites. Ensuite la fermentation du glucose dans le cytoplasme des flagellés aboutit la formation de plusieurs métabolites dont le principal est l'acétate.



À partir du dihydrogène et du gaz carbonique, les bactéries acétogènes vont participer à enrichir le milieu en acétate et les bactéries méthanogènes, en méthane. Les termites européens produisent peu de méthane par rapport aux termites supérieurs. Notons ici que ces dernières concourent ainsi à l'effet de serre de manière non négligeable, surtout dans les pays tropicaux où les termites supérieurs constituent une part importante de la biomasse.



De nombreuses études ont mis en évidence la production de cellulases par l'intestin moyen des termites. Cependant, les termites inférieurs ne peuvent survivre sans le concours des flagellés.

- Digestion de la lignine (6,35,68)

L'utilisation par le termite de ce composé n'est pas admise par tous les chercheurs et les modalités de sa digestion restent partagées. Certains ont découvert des actinomycètes lignivores, d'autres des bactéries (le bacille d'Oléron) chez le termite de Saintonge. Néanmoins la métabolisation de la cellulose s'élève à 97 % et celle de la lignine à 77 % !

d. Couverture des besoins nutritifs.

Comme tous les Métazoaires, les termites ont besoin de trouver dans leur alimentation les glucides, protides mais aussi des substances qu'ils ne peuvent synthétiser tels que les facteurs de croissance ou les vitamines.

- Les besoins en *glucides* sont couverts par la cellulose, l'amidon et les autres sucres du bois mais aussi d'autres aliments d'origine végétale.

- Les besoins en *protides* sont couverts par la fixation de l'azote atmosphérique, les champignons, le cannibalisme et le recyclage des déchets azotés.

- Peu d'études concernent les besoins en *facteurs de croissance et vitamines*, bien que ces substances soient indispensables. Les symbiotes synthétiseraient également ces différentes substances.

Il ne faut pas omettre l'eau dont le termite doit non seulement disposer en nature dans son environnement et mais aussi dans l'atmosphère de la termitière.

3.4. Aliments élaborés

Les aliments digérés sont ensuite échangés entre les termites de la même caste mais aussi avec les autres castes sous forme d'aliments dits élaborés. Ce phénomène appelé **trophallaxie** consiste en un échange des contenus digestifs suivant deux modes : la trophallaxie stomodéale et la trophallaxie proctodéale.

a. Aliments stomodéaux

Ces aliments s'échangent de bouche à bouche et leur composition est variable. Il y en a deux sortes :

- les aliments stomodéaux solides

Ils sont de consistance pâteuse. Ils comportent des fragments de bois régurgités du jabot en proportions variables mélangés à de la salive issue des glandes salivaires. Ce sont des aliments bruts ayant subi peu de modification.

- Les aliments stomodéaux liquides

Il s'agit d'un liquide clair ou un peu opalescent et visqueux composé uniquement de salive. Sa composition chimique est inconnue mais elle semble couvrir les besoins nutritifs des larves et des nymphes à elle seule, cet aliment constituant leur ration journalière. Il contient des glucides, des protéines et éventuellement des lipides.

b. Aliments proctodéaux

L'aliment proctodéal, bien qu'étant émis par l'anus, diffère totalement des excréments. Il est composé du contenu de la panse rectale et donc d'une partie des symbiotes qui ont été expulsés par le transit. Les matières fécales au contraire ne contiennent pas de symbiotes : il existe donc un tri. L'aliment proctodéal est directement issu de la panse. On trouve aussi des fragments de bois dans cet aliment liquide et lactescent.

c. Utilisation des aliments élaborés

La trophallaxie est nécessaire au développement et à la survie de la colonie. En effet elle remplit des rôles majeurs :

- L'alimentation des castes

Ce sont les ouvriers et les larves "âgées" qui dispensent ces aliments élaborés. Les aliments élaborés peuvent constituer à eux seuls le régime alimentaire de certaines castes. Mais ils complètent également, chez d'autres les aliments bruts pour plusieurs raisons exposées ci-dessous.

- L'apport des symbiotes

À la naissance, la panse des larves est dépourvue de symbiotes. De même, à la suite de chaque mue les individus perdent tout le contenu de la panse. La trophallaxie permet donc d'assurer la transmission des flagellés symbiotiques.

- La communication sociale.

Lors de l'échange de ces aliments, des échanges de phéromones se réalisent. C'est cette particularité physiologique qui est mise à profit dans la technique de lutte à base de pièges insecticides.

4. L'alimentation des différentes castes (13)

Certaines castes sont qualifiées de parasites sociaux car ils sont capables de s'alimenter. Dans d'autres castes, cette capacité évolue en fonction de l'âge et de leur rôle.

4.1. Les sexués

a. Les imagos

Après la fondation de la société, les imagos qui possèdent toutes les facultés pour subvenir à leurs besoins se nourrissent seuls. Dès que la colonie dépasse les 30 à 50 individus, les imagos perdent cette faculté et les ouvriers leur distribuent alors les aliments.

b. Les néoténiques

Les néoténiques issus des ouvriers, conservent au début par voie de conséquence le régime xylophage et les protozoaires symbiotiques. Mais ils finissent souvent par être entièrement pris en charge par la société et perdent leur faune intestinale. Ainsi au même titre que les néoténiques issus de nymphe, ces néoténiques requièrent l'assistance des ouvriers pour leur délivrer leur aliment sous forme élaborée.

c. Les nymphes

En milieu expérimental, c'est le développement de leurs mandibules qui va conditionner leur mode d'alimentation. À partir du stade 5, les nymphes se nourrissent seules alors que dans les conditions naturelles, toutes les nymphes se font nourrir.

4.2. Les ouvriers

Ce sont les seuls individus à pouvoir s'alimenter seuls durant toute leur existence. Leur rôle est principalement de distribuer la nourriture aux autres castes.

Cette faculté apparaît à des âges différents suivant la taille de la colonie : dans les petites colonies, on trouve des ouvriers de stade 3 qui prélèvent l'aliment brut, alors que dans les grandes colonies ce n'est qu'à partir du stade 4.

4.3. Les soldats

Les soldats réputés pour leurs fortes mandibules ne peuvent pas prélever leur alimentation. Ils requièrent donc la présence des nourriciers pour survivre (Figure 50).

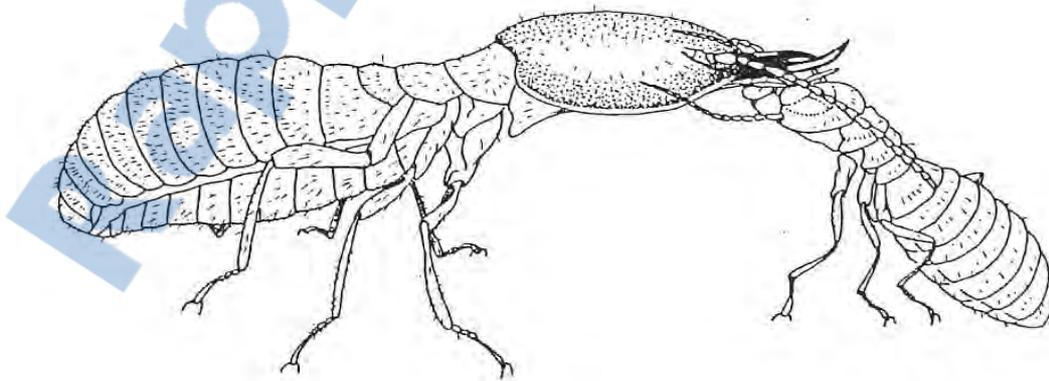


Figure 50 : ouvrier nourrissant un soldat (termites supérieures).(40)

4.4. Récapitulatif du régime alimentaire des différentes castes

- consommation d'aliments bruts et élaborés :
 - Les larves à partir du troisième stade.
 - Les ouvriers.
 - Les imagos suite à la fondation d'une nouvelle colonie.
 - Les jeunes néoténiques.

- consommation exclusive d'aliments élaborés :
 - Les larves de premier et second stades.
 - La reine et le roi âgés.
 - Les néoténiques âgés.
 - Tous les soldats.
 - Les nymphes.

B. LE DEVELOPPEMENT.

Après l'éclosion des œufs, nous présenterons comment, par l'intermédiaire de mues successives, apparaissent la caste des ouvriers et des sexués primaires. À partir de ces deux principales voies ontogéniques, nous verrons que la caste des soldats et des néoténiques sont susceptibles de se développer à partir de plusieurs types d'individus.

1. L'œuf - développement embryonnaire - éclosion. (13,55)

Les œufs en forme de petits haricots blanchâtres plus ou moins transparents mesurent environ 645 μm de long sur 260 μm de large. La durée du développement embryonnaire, longue pour les espèces des régions tempérées, varie de 30 à 90 jours en fonction de la période de l'année avec une moyenne de 56 jours. Au cours de cette période, la taille de l'œuf passe à 975 μm de longueur et 440 μm de largeur et il devient blanc laiteux et opaque.

Le chorion de l'œuf est une membrane résistante qui évite les pertes d'humidité. À l'intérieur, le vitellus est très abondant. Les œufs sont fréquemment léchés par les ouvriers et la salive traverse le chorion.

En fin de développement, la larve exerce une pression sur la coque de l'œuf qui se fend transversalement au-dessus de sa tête puis sur la ligne médio-dorsale. Les ouvriers et larves âgées accourent pour déplacer le nouvel individu et lui dispenser quelques soins.

2. Les mues. (40,58)

La cuticule des termites est translucide chez l'ouvrier et laisse voir le contenu digestif. Mais la structure rigide de cette carapace impose un renouvellement périodique : La mue. Les termites sont des insectes hétérométaboles : ils muent sans passer par un stade immobile et leur taille augmente progressivement. La larve possède le même régime alimentaire que l'adulte.

2.1. Les étapes de la mue.

Les individus qui vont muer, cessent de s'alimenter et vident presque tout leur contenu digestif. La période préexuviale dure quelques jours.

Au moment de la mue, l'animal s'immobilise et le liquide exuvial diffuse entre les deux cuticules. Progressivement l'animal se libère de son ancienne cuticule qui se fend d'abord médio-dorsalement au niveau du thorax et transversalement en arrière de la tête. L'insecte agrandit l'ouverture en avalant de l'air pour augmenter le volume de son corps. Les pattes et les antennes sont les dernières à se dégager. Cette opération s'étale sur plusieurs heures. Dès que le termite est libéré de son exuvie celle-ci est consommée par ses congénères, qui pansent avec soin et vigueur le nouvel animal encore apathique.

2.2. Les mécanismes de la mue.

La mue consiste dans le rejet de l'enveloppe cuticulaire du corps après en avoir synthétisé une nouvelle qui se pigmente et durcit. Elle provient des cellules de l'épiderme dont elle constitue le revêtement superficiel. La cuticule est un assemblage complexe de substances

protéiniques très résistantes et d'un glucide azoté essentiel, la chitine. Sa formation et son durcissement sont contrôlés par des enzymes dont l'action peut être inhibée par des substances chimiques comme le diflubenzuron, que nous reparlerons dans la dernière partie.

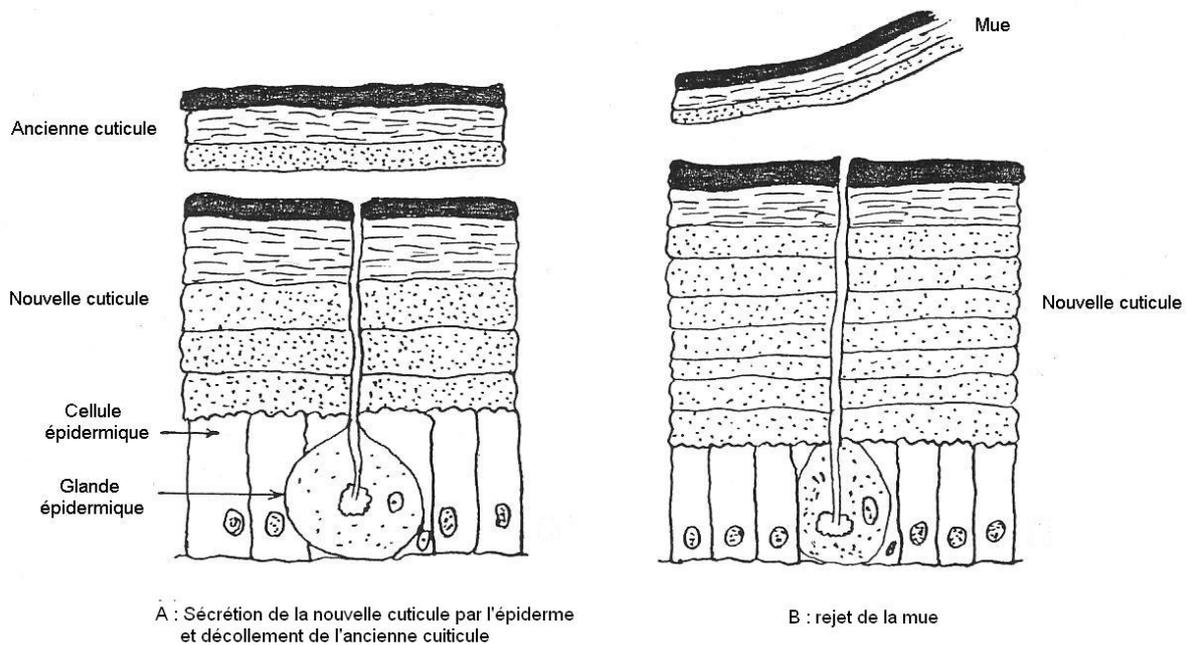


Figure 51 : Les étapes de la mue (40).

3. Les deux principales voies de développement (13)

Après l'éclosion, on obtient des larves de stade 1 qui sont toutes identiques (Figure 52). Après la première mue, les larves qui ont augmenté de taille deviennent larves de stade 2. Ces larves, toujours identiques entre elles, ne permettent pas de prévoir une quelconque orientation.

De ces larves peuvent descendre deux castes : Les nymphes et les ouvriers. Les autres castes sont issues de ces castes d'origine.

3.1. Les sexués ailés.

Cette évolution désigne la voie des sexués dite royale. À la suite de la seconde mue des larves, des nymphes dites de stade 3 apparaissent au début de l'été, deux mois environ après la période de reproduction.

Durant l'été, elles muent deux à trois fois pour donner des nymphes de stade 5 et 6. Enfin, elles deviennent nymphes de stade 7, stade à courts fourreaux alaires. C'est ce stade qui passera l'hiver. Au cours de ces mues la taille des nymphes s'est accrue.

Entre mars et avril, dès que la température de la termitière dépasse 20°C, les mues reprennent et les nymphes de stade 8 à longs fourreaux alaires apparaissent. De la dernière mue, appelé mue imaginale, naît l'imago, individu mature à longues ailes. Ce sont les sexués primaires.

Ce développement nécessite 5 à 6 mois chez le termite de Saintonge et 6 à 7 mois pour le termite lucifuge dans des conditions expérimentales où la température est maintenue constante à 25°C. Dans des conditions naturelles il nécessite alors 9 à 11 mois.

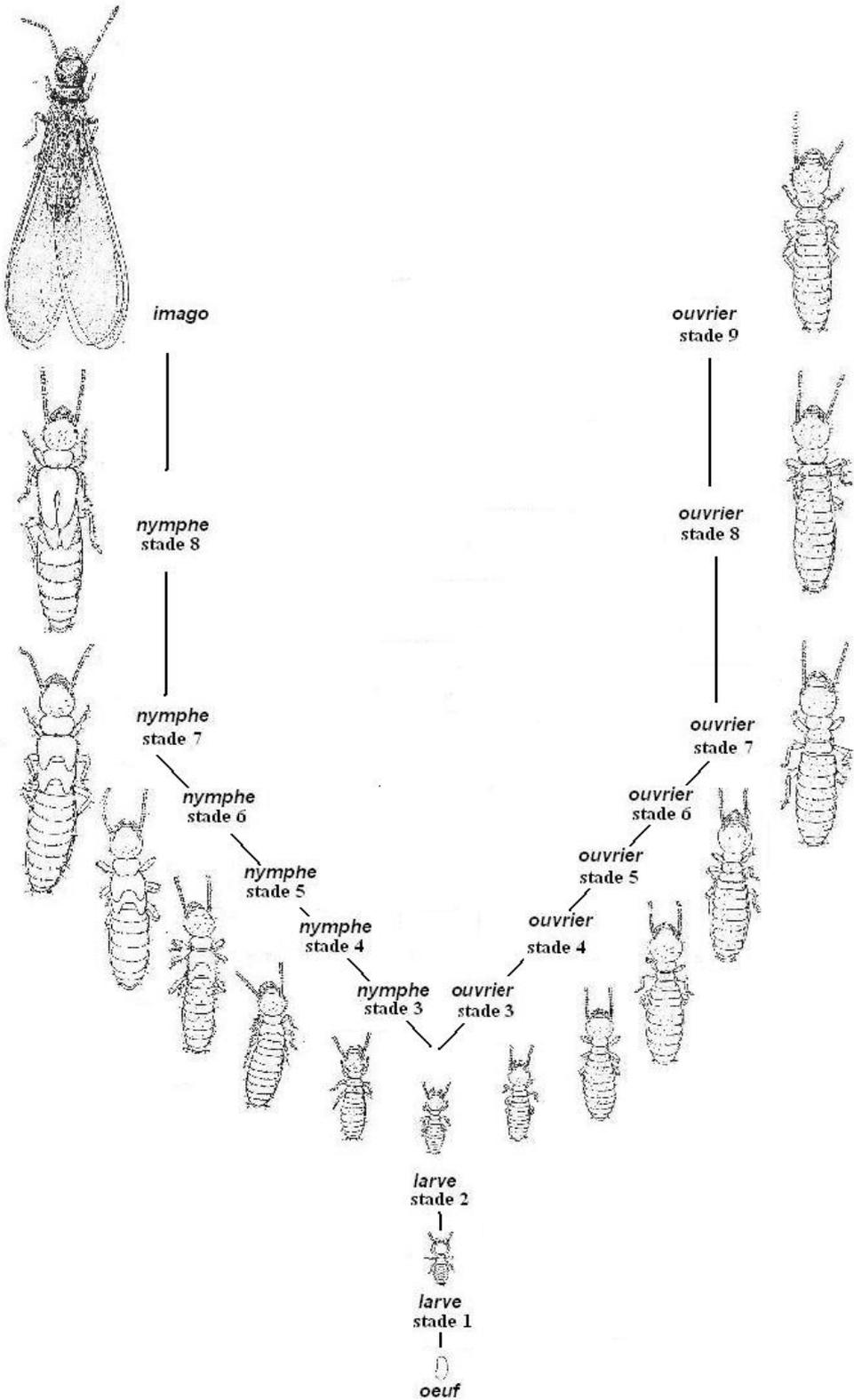


Figure 52: Les deux principales voies de développement (13).

3.2. Les ouvriers.

L'autre voie dans laquelle peuvent s'engager les larves de stade 2 est la voie ouvrière dite neutre. Elle est ainsi nommée car les ouvriers formés, bien que sexués, conservent des gonades au stade embryonnaire. 80 à 90 % des larves s'orientent dans cette voie. Ces ouvriers vont subir des mues successives en augmentant de taille jusqu'au stade 9.

Ensuite, ils continuent à muer sans changer de taille. Ils peuvent atteindre, en conditions naturelles, selon Buchli 9 à 10 ans après dix-sept mues.

4. Les potentialités ontogéniques. (13)

Les deux principales voies de développement que nous venons de décrire ne sont qu'un premier niveau d'évolution. Grâce à leurs potentialités de développement, les ouvriers et les nymphes peuvent évoluer en soldats ou en néoténiques. Ces derniers possèdent alors des caractères plutôt d'ouvrier ou plutôt de nymphes, plus ou moins marqués selon le stade à partir duquel ils se différencient.

Nous aborderons également la notion de pseudergates.

4.1. Évolution en néoténiques.

La mue de néoténie sera la dernière subie par les individus qui seront arrêtés dans leur croissance somatique.

Sur le plan anatomique, cette transformation consiste en une poussée subite de l'ovogenèse ou de la spermatogenèse, avec un développement synchrone des voies génitales qui aboutit à la formation de gonades fonctionnelles.

a. Les néoténiques issus de nymphes.

Ces néoténiques sont morphologiquement identiques aux nymphes. La transformation en néoténique brachyptère est possible à partir du stade 6 mais reste difficile car la nymphe possède peu de réserves énergétiques pour développer ses gonades.

L'évolution vers le néoténique brachyptère est au stade 7 beaucoup plus facile alors que les individus de stade 8 se transforment rarement en néoténiques. Ces néoténiques sont alors plus pigmentés que ceux des stades précédents.

Pour les nymphes, le passage à la néoténie se fait au cours d'une unique mue. Deux conditions sont nécessaires pour un passage à la néoténie : l'individu doit se trouver au premier tiers de son stade et être riche en réserves énergétiques (corps gras).

b. Les néoténiques issus d'ouvriers.

La fréquence et la facilité des ouvriers à se convertir en néoténiques dépendent de l'âge de la colonie. Dans une jeune colonie, où l'alimentation est faible, la production de néoténiques est longue.

Les ouvriers qui se sexualisent le plus facilement sont issus des stades 6, 7 et plus pour donner des néoténiques aptères. Ceux des stades supérieurs le peuvent s'il manque des ouvriers des stades inférieurs. Les ouvriers de stade 4 et 5 peuvent conduire, mais plus rarement, à des néoténiques aptères. Le stade 3 ne le peut pas du tout.

La transformation de l'ouvrier en néoténique passe par un stade intermédiaire de courte durée : le stade pseudonymphe. Cette pseudonymphe par la mue de néoténie donnera les néoténiques, sexués de remplacement ou sexués secondaires. Cette pseudonymphe possède des caractères nymphaux sur le plan morphologique (ébauches oculaires et alaires).

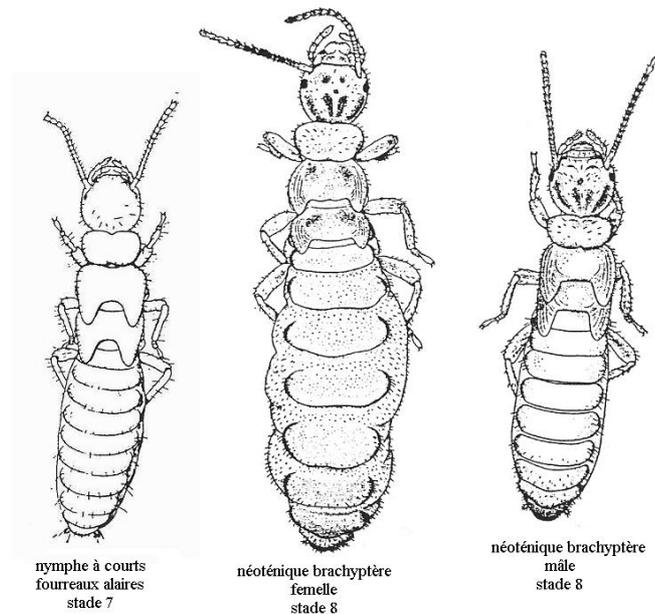


Figure 53 : développement de néoténiques brachyptère à partir de nymphe de stade 7 chez *R. santonensis* (13).

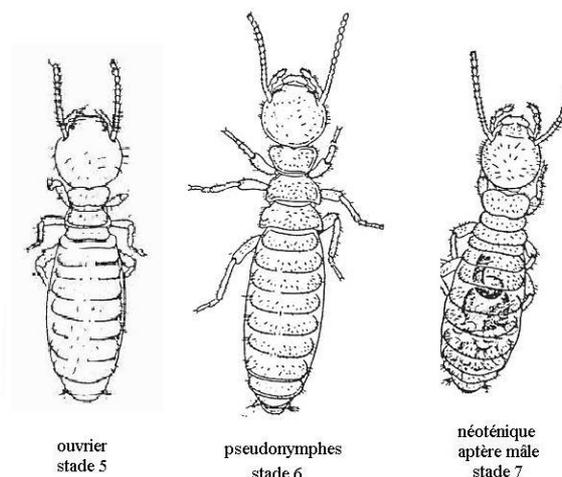


Figure 54 : développement de néoténiques par l'intermédiaire de pseudonymphe à partir d'ouvrier de stade 5 chez *R. santonensis* (13).

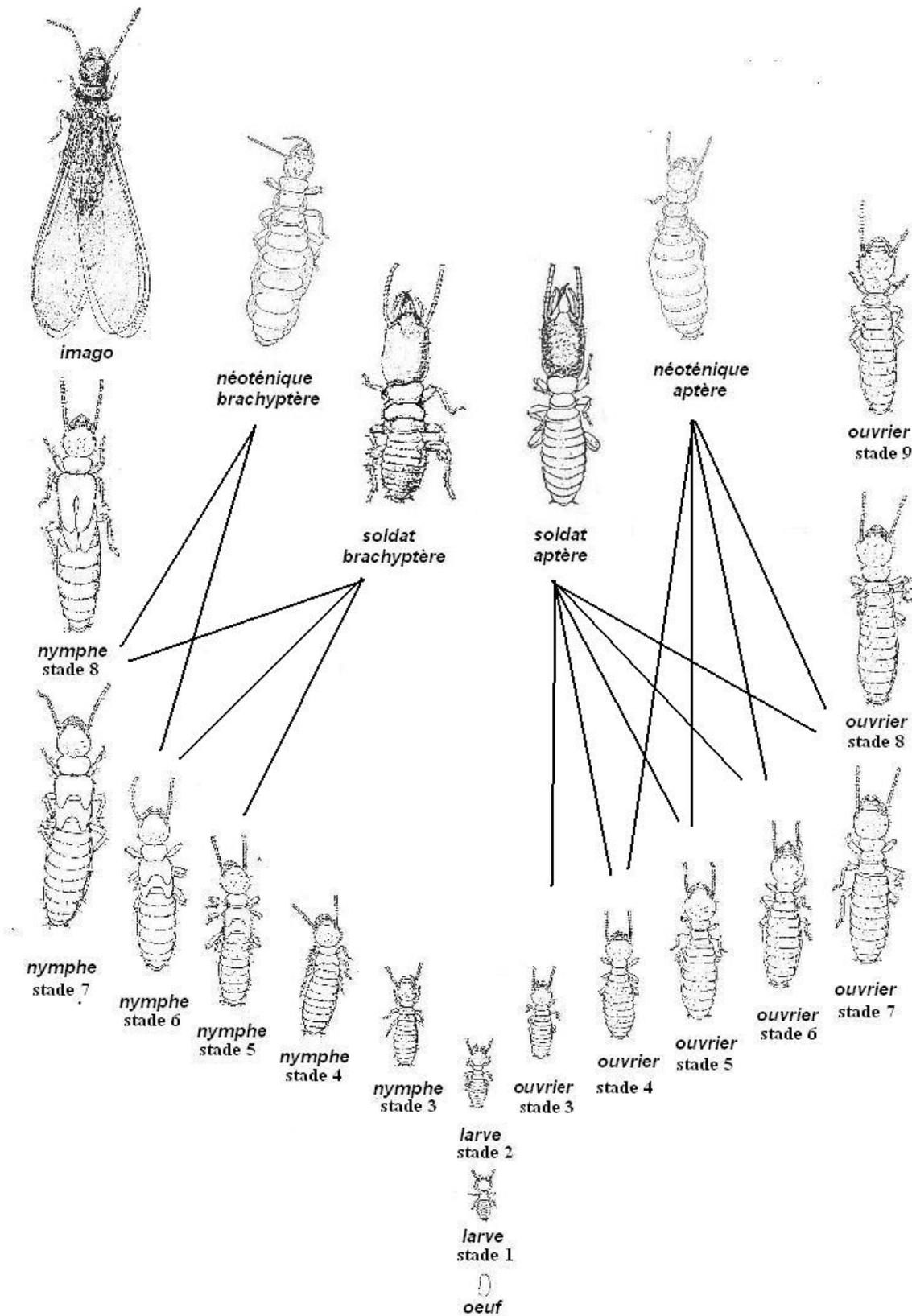


Figure 55 : Les potentialités ontogéniques des nymphes et des ouvriers (d'après 13).

4.2. Évolution en soldats.

La transformation en soldat requiert également un stade intermédiaire : le stade du soldat blanc. Il représente un interstade entre la nymphe ou l'ouvrier qui évolue vers la caste des soldats. Ils sont dépourvus de tout pigment et leur cuticule est peu chitinisée. Leur tête ainsi que leurs mandibules sont plus grandes que celles des nymphes ou des ouvriers.

a. Les soldats issus de nymphes.

Les nymphes peuvent muer pour former des soldats blancs. Ces soldats blancs deviennent des soldats brachyptères car ils possèdent des fourreaux alaires ainsi que des ébauches oculaires. Ces soldats proviennent de nymphe de stade 5, 6 et 7 et sont tous identiques entre eux.

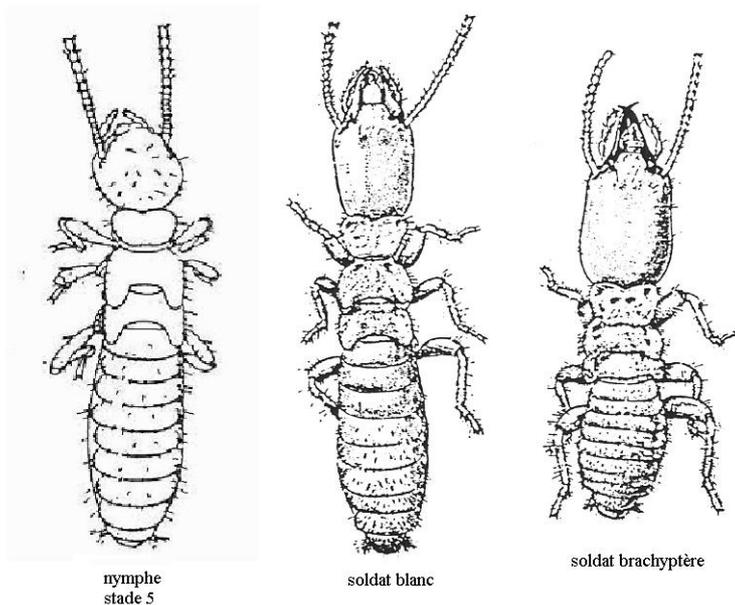


Figure 56 : développement de soldat brachyptère à partir de nymphe de stade 5 par l'intermédiaire d'un soldat blanc (13).

b. Les soldats issus d'ouvriers.

Dans les petites colonies, les soldats peuvent apparaître dès le stade 3 alors que dans les grandes colonies ce n'est qu'à partir du stade 5. Les ouvriers de stade 6 et 7 se transforment facilement en soldats et en sont la principale source. De même que pour les néoténiques, les soldats issus de stades supérieurs n'apparaissent qu'en cas de pénurie d'ouvriers de stades inférieurs.

4.3. Les pseudergates.

Par souci de clarté, nous n'avons présenté jusqu'ici que les potentialités ontogéniques à partir des deux principales voies de développement : celle des nymphes et celle des ouvriers. Or il existe une autre catégorie d'individus appelés pseudergates ou "faux-ouvriers", qui obtenus en laboratoire sont difficiles à discerner dans la nature, surtout chez *R. santonensis*. Ce sont des individus, principalement des nymphes, qui se sont réorientées dans la voie

ouvrière. Ils assurent donc les mêmes fonctions que l'ouvrier au sein de la colonie.

Ils ont une morphologie intermédiaire entre la nymphe et l'ouvrier. Ils possèdent initialement des ébauches oculaires et alaires comme les nymphes dont ils sont issus, mais ces caractères régressent ensuite, jusqu'à parfois disparaître. Des individus pseudaptères caractérisés par la présence de traces d'ébauches alaires sont quelquefois observés (brachyptère=présence d'ébauches alaires, aptère=sans aile).

Les pseudergates peuvent avoir plusieurs origines :

- Les larves de stade 2 ; ce sont alors les pseudergates de 5^{ème} lignée. Ils représentent alors une troisième voie directe de développement, mais qui est marginale. Au stade 4 les pseudergates acquiert des ébauches oculaires et parfois même alaires, qui disparaissent au stade 5, pour finalement ressembler en tout point aux ouvriers à partir du stade 9.
- Les stades nymphaux 3,4,5 et 6, dont les caractéristiques s'expriment mal lors de sous alimentation, donnent respectivement les pseudergates de 4^{ème}, 3^{ème}, 2^{ème} et 1^{ère} lignée. Ces caractères nymphaux subiront une augmentation mais inférieure à la normale, pour régresser lors des mues suivantes. L'évolution en pseudergates 2^{ème} ou 1^{ère} à partir des stades nymphaux 5 et 6 est difficile. Ceux-ci sont donc rares mais ils ne peuvent se confondre avec les ouvriers car les caractères nymphaux sont trop développés pour pouvoir régresser totalement.

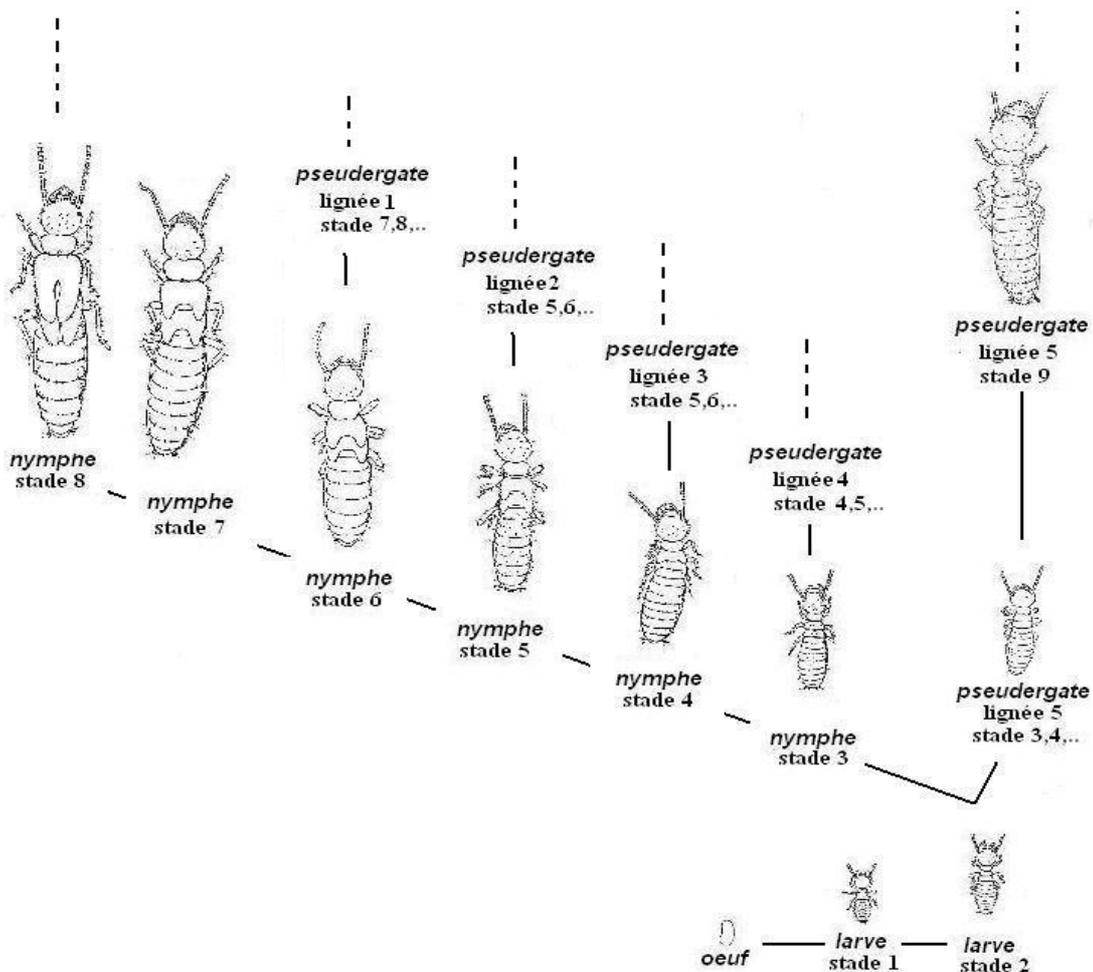


Figure 57 : origine des pseudergates (d'après 13).

Les pseudergates peuvent également évoluer tout comme les ouvriers et les nymphes en soldats ou néoténiques.

Ce n'est qu'à partir du stade 6, que les pseudergates peuvent subir une sexualisation. Les néoténiques issus de pseudergates de 1^{ère} et 2^{ème} lignée subissent une régression des caractères nymphaux, alors que ceux de 3^{ème} et 4^{ème} lignée les conserve et ceux de 5^{ème} lignée les acquièrent. La transformation ne nécessite qu'une seule mue.

Tous les pseudergates de stade 4 ou plus peuvent devenir des soldats.

4.4. Récapitulatif

- La caste des soldats peut se constituer à partir :

- Des ouvriers surtout de stade 6.
- Des nymphes de stade 5 et plus.
- Des pseudergates.

- La caste des néoténiques peut se constituer à partir de trois voies :

• Le caractère aptère ou brachyptère des néoténiques selon leur caste d'origine est en réalité beaucoup moins dichotomique que ce que nous avons présenté jusqu'ici. En effet, les ouvriers des stades 4 et plus peuvent donner principalement des néoténiques aptères, mais aussi des petits néoténiques brachyptères et des néoténiques pseudaptères. L'apparition de caractères nymphaux plus ou moins marqués est possible grâce au stade pseudonympe.

- Les nymphes des stades 6 et suivants : les grands néoténiques brachyptères.
- Les pseudergates de stade 6 et plus : les néoténiques brachyptères et pseudaptères.

- La caste des pseudergates peut être issue :

- Des larves de stade 2.
- Des nymphes de stade 3 à 6.

5. Le cycle de développement.(11,12,13,107)

Au cours de l'année, l'importance de chaque caste dans la colonie varie. Ainsi dans les conditions naturelles, les populations de *Reticulitermes* ont un cycle biologique annuel.

Les jeunes imagos ailés apparaissent une fois par an au printemps, de mars à mai suivant les conditions climatiques, pour l'essaimage. Ceci laisse supposer que la production de nymphes est cyclique, sachant que celles-ci subissent six stades nymphaux avant de donner les imagos en 12 mois environ.

En hiver, la colonie est composée principalement d'ouvriers, de soldats et des nymphes de stade 6 et 7. Peu d'œufs sont pondus et peu de larves naissent pendant la période hivernale.

Dès que l'atmosphère se réchauffe au printemps, la termitière s'active et les mues reprennent, en particulier les mues imaginale. Les sexués ailés, nouvellement formés, s'envolent alors pour l'essaimage.

Suite à cette baisse de population, les sexuées femelles qui ont accumulé des corps gras pendant tout l'hiver pondent massivement. Après le départ des imagos, le potentiel nutritif augmente. Ainsi les larves issues de cette ponte seront bien alimentées et vont donner principalement des jeunes nymphes. Ces dernières, pour atteindre les derniers stades nymphaux à l'entrée de l'hiver, vont abaisser considérablement le potentiel nutritif au cours de l'été. En conséquence, les larves qui apparaissent pendant l'été et l'automne seront moins nourries et donneront des ouvriers. Outre cette émission d'œufs importante au printemps, la ponte reste faible et les œufs deviennent pratiquement tous des ouvriers dont quelques uns se transforment en soldats.

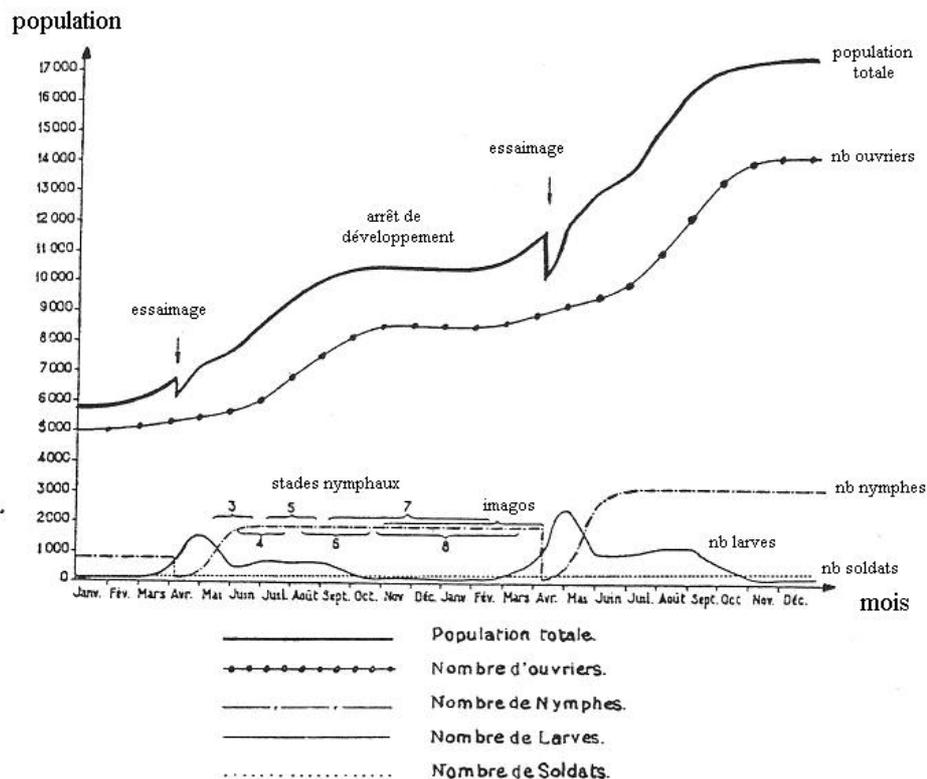


Figure 58: Cycle de développement des *Reticulitermes* (11).

Chez le termite de Saintonge qui habite souvent des maisons bien chauffées en hiver, le cycle de développement se rapproche de celui en conditions expérimentales ; le cycle annuel peut alors devenir semestriel. Les nymphes formées au printemps atteignent le stade d'imagos en automne où elles essaime, même si le temps est mauvais. Suite à cet essaimage, un autre cycle reprend pendant l'hiver pour redonner des imagos au printemps.

Buchli montre que les facteurs principaux qui rythment la vie de la colonie sont le facteur climatique et le facteur alimentaire.

6. Le déterminisme des castes. (9)

On constate que, d'une année à l'autre, les proportions relatives entre les différentes castes sont constantes. Ceci suppose que les termites soient capables de réguler leurs populations. Deux facultés essentielles sont requises : celle de reformer une caste manquante et celle de réguler numériquement une caste.

6.1. Origine des castes

a. Point de vue des sociobiologistes

L'existence des castes chez les termites, d'après les sociobiologistes, est le fruit d'une pression sélective due à l'évolution. La division du travail qui en résulte octroie à la colonie une optimisation de la fonction de reproduction. L'expansion et la croissance des colonies permettent d'assurer la pérennité de l'espèce.

Chez les *Kaloterms* qui vivent dans un milieu confiné comme le cep de vigne, les colonies sont réduites et la caste des ouvriers est absente et ce sont les larves qui assurent cette fonction. Par contre, comme nous l'avons déjà développé, cette caste existe chez les *Reticulitermes*. Là, les lieux d'alimentation et les lieux de ponte ont tendance à s'éloigner au fur et à mesure que la colonie grandit. Chez les *Termitidae* où la véritable termitière et les champs de récolte sont bien distincts, cette caste ouvrière existe aussi. Elle aurait été sélectionnée pour des raisons d'efficacité.

Il n'y a pas de déterminisme génétique des castes. Chaque individu possède la totalité des gènes de son espèce. C'est l'expression des gènes relative à chaque caste qui sera différente en fonction de l'état de la colonie et des conditions écologiques.

Le rôle des phéromones et des hormones dans ce déterminisme est majeur. L'étude des glandes endocrines nous permettra de mieux comprendre les mécanismes physiologiques de ce déterminisme.

b. Le cerveau et les glandes endocrines

Le développement post embryonnaire est principalement gouverné par trois glandes endocrines, situées dans la région antérieure du corps entre le cerveau et le premier ganglion thoracique. Il s'agit des corps cardiaques, des corps allates et des glandes de mue (Figure 59).

La sécrétion de ces glandes est sous le contrôle des cellules neurosécrétrices du cerveau, qui sont elles même soumises aux stimuli reçus par les différents organes sensoriels.

Les corps allates sécrètent les hormones dites juvéniles. Ils sont sous le contrôle des corps cardiaques qui font le relais avec le cerveau. Les glandes de la mue fabriquent l'ecdysone ou hormone de la mue.

Ces deux types d'hormones régulent la croissance des insectes et le développement post embryonnaire. L'ecdysone est sécrétée lors de toutes les mues alors que l'hormone juvénile n'intervient que pendant les mues larvaires.

Chez les ouvriers et les soldats, ces glandes sont présentes toute la vie de l'insecte. Alors que chez les imagos et les néoténiques, les glandes de la mue disparaissent.

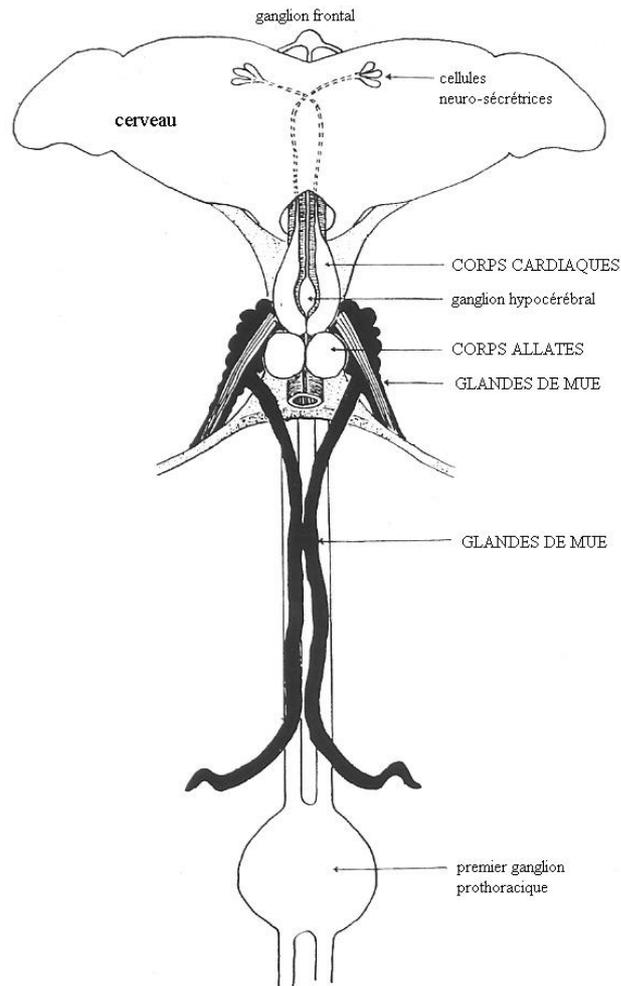


Figure 59: Schéma du cerveau de termite et glandes endocrines (9).

6.2. Causes physiologiques de la différenciation des castes

a. La caste des ouvriers

Les causes physiologiques de cette différenciation sont peu connues. Néanmoins, leur principale particularité réside dans le fait que les ouvriers possèdent des gonades restées à l'état embryonnaire. Ils apparaissent comme des individus simplifiés où seuls les organes utiles à leurs fonctions ont subi un développement maximal : tube digestif, mandibules, etc.

Donc les individus assurant la fonction d'alimentation sont mis dans l'incapacité de se reproduire. Pour cela, les sexués sécrètent des phéromones qui inhibent le développement des gonades.

On pourrait se demander en quoi il est avantageux d'empêcher des êtres de transmettre leurs gènes alors que c'est le but de tout individu. Cette sélection proviendrait du fait que les termites vivent dans un milieu clos avec de fortes interactions : au début les parents auraient simplement retardé le développement des gonades de leur descendance. D'autre part la vie

close génère des conditions stables rendant possible l'étalement de la ponte dans le temps, avec des générations qui peuvent s'occuper des suivantes. Progressivement les descendants s'occupant des générations suivantes sont devenus des nourrices permanentes, formant la caste des ouvriers. C'est donc l'organisation plus productive qui aurait été sélectionnée, et non l'individu ; la colonie, pour Darwin, pouvant être considérée comme un seul être.

b. La caste des soldats.

Cette caste a toujours existé chez les termites à la différence de celle des ouvriers qui n'est pas présente chez les termites primitifs comme les *Kaloterme*s.

Les corps allates augmentent considérablement de taille chez l'individu qui se transforme en soldat. Ainsi l'hormone participant à l'expression des gènes du soldat est l'hormone juvénile.

La régulation de l'effectif des soldats obéit à la loi des quotas. Les soldats présents sécrètent des phéromones qui inhibent le développement en soldat. Lorsque cette phéromone est déficiente, l'inhibition est levée et des soldats blancs apparaissent.

Ce phénomène s'observe suite à la mobilisation des soldats dans les tubes d'essaimage (voir partie suivante). La caste des soldats subit des pertes pour défendre les ailés. Ainsi on observe de nombreux soldats blancs dans la colonie au début de l'été.

c. La caste des néoténiques.

La néoténie est la faculté des animaux à développement indirect de pouvoir se reproduire bien qu'étant à l'état de larve.

Lorsque la colonie augmente de taille, les réseaux de galerie s'éloignent de plus en plus des reproducteurs fonctionnels. Les individus présents dans ces galeries échappent alors à l'inhibition phéromonale des reproducteurs fonctionnels. La baisse de perceptions des hormones inhibitrices (encore inconnue) autoriserait la maturation physiologique des organes génitaux des néoténiques, nécessaire à la reproduction.

La température serait un autre facteur de la différenciation des néoténiques. Une température basse la favoriserait. En effet la néoténie serait une voie de secours lorsque les conditions ne sont pas optimales pour les ailés qui sont soumis aux conditions climatiques.

7. conclusion.

La théorie épigénétique est désormais certaine : les castes ne sont pas déterminées à la naissance. Tous les individus de la colonie possèdent le même potentiel génétique, mais son expression est différente selon les conditions. À chaque stade l'animal peut ainsi emprunter plusieurs voies de développement selon les besoins de la colonie. L'existence de ponts à plusieurs stades entre les deux principales voies de développement, évite que des individus spécialisés ne s'engagent dans une voie irréversible, expliquant le grand pouvoir d'adaptation de ces espèces. Des mécanismes hormonaux et phéromonaux permettent cette régulation mais de nombreux restent à découvrir.

C. FONDATION DE NOUVELLES COLONIES. (9,14,15,35,55,56,58,87,105,106,107).

Les *Reticulitermes* sont capables de coloniser de nouveaux territoires à l'aide de deux modes :

- L'essaimage ou vol nuptial faisant intervenir les sexués ailés ou imagos.
- Le bouturage mis en œuvre par les néoténiques ou sexués de remplacement.

1. L'essaimage.

L'essaimage des termites correspond à l'envol groupé des sexués ailés de la colonie. Ils vont ensuite se reproduire et chaque couple formé fondera une nouvelle colonie.

Ce terme contrairement aux abeilles ne correspond pas à une scission de la colonie, ici seuls les ailés vont quitter le nid.

Au cours de cet essaimage, la fondation de la nouvelle colonie fait suite à de nombreuses étapes, dont deux principales : l'envol et la pariade.

1.1. La mue imaginale.

Au début du printemps dès que les conditions sont propices, les nymphes à longs fourreaux alaires se gavent considérablement pour accumuler de nombreuses réserves. Elles se réunissent dans les régions périphériques de la termitière près de la surface. Dans ces loges, les nymphes subiront leurs dernières mues : les mues imaginales.

Comme pour les autres mues, la nymphe s'immobilise, accompagnée par les ouvriers. Cette mue donnant naissance aux imagos est longue. Dès que l'imago est nettoyé de son liquide exuvial, il est abandonné par les ouvriers. Le jeune imago est blanc, à l'exception de ses yeux qui sont noirs.

1.2. La maturation des jeunes imagos.

À la suite de cette dernière mue, l'envol des ailés ne pourra se concrétiser que lorsque les jeunes imagos auront subi une maturation. Ainsi entre la mue imaginale et l'envol, les jeunes imagos vont subir quelques modifications physiques et physiologiques.

Deux ou trois jours après la mue, le tégument se pigmente en noir ainsi que les ailes. Ces dernières durciront ensuite, les rendant aptes à l'envol. La maturation finale des organes génitaux (ovogénèse et spermatogénèse) s'étale sur quelques jours. Cette maturité n'est pas définitive et, passé un certain délai, les imagos ne pourront plus essaimer.

Les imagos vont acquérir une phototaxie positive contrairement aux autres individus de la colonie.

En fin de maturation, les ailés sont totalement autonomes et sont prêts pour l'envol. Il n'y a plus d'échange trophallactique avec les ouvriers.

Selon Grassé, la maturation est finie lorsque l'imago possède :

- L'aptitude à s'envoler.
- Une phototaxie positive.
- Une extrême mobilité des ailes.
- Une tendance à l'isolement.

1.3. L'envol.

- Les étapes de l'envol.

Pendant que les nymphes subissent leurs mues imaginales, les ouvriers s'emploient à forer des trous d'envol ainsi que des tubes d'envol. Ils débouchent sur l'extérieur dans les zones les plus élevées et exposées au soleil. Dans les habitations ces tubes s'avèrent parfois très longs pour pouvoir accéder à l'extérieur. Ces trous sont suffisamment larges pour laisser s'envoler plusieurs essaimants. L'envol se produit souvent après une pluie par une matinée ensoleillée entre 9 heures et midi. Une température minimale de 20°C est nécessaire sinon l'envol est reporté. De même une hygrométrie de l'air de 65 % est requise. Les ailés sortent du nid les uns après les autres et s'envolent. La distance et la direction du vol est fonction du vent : la distance parcourue est généralement courte, une vingtaine de mètres le plus souvent.

Dans les heures qui précèdent l'essaimage, toute la colonie est agitée. Au moment de la sortie, les larves sont dans un état d'extrême agitation. Ce sont les larves âgées qui vont ouvrir les tubes de sortie. Les soldats, quant à eux, se concentrent dans les tubes d'essaimage et même à l'extérieur des trous de sortie. De nombreux soldats se retrouvent avec des mandibules cassées après l'essaimage. Ces blessures résultent probablement de combats menés pour défendre les sexués ailés.

Les essaims sont composés chez *Reticulitermes santonensis* d'autant de femelles que de mâles. Chez *Reticulitermes lucifugus*, le ratio est parfois différent avec tantôt une supériorité numérique des femelles, tantôt des mâles.

- Les dates d'essaimage.

Au sein d'une même espèce, l'essaimage de différentes colonies se produit aux mêmes dates. Cette synchronisation permet l'accouplement d'individus nés de colonies voisines assurant le brassage génétique. Néanmoins ce vol étant de courte durée et de courte distance, les mariages sont souvent consanguins.

Dans les zones de sympatrie, comme dans la forêt de la Courbe en Charente maritime, les dates d'essaimage de *Reticulitermes santonensis* et de *R. grassei* diffèrent. *R. santonensis* essaime aux alentours de la mi-avril alors que *R. grassei* essaime plutôt à la mi-mai. Ce mois de décalage dans les dates d'essaimage contribue à l'isolement des espèces.

- Les facteurs d'essaimage.

Cet essaimage dépend d'un certain nombre de facteurs : les uns sont hormonaux, les autres sont sensoriels.

Dès que la sortie a été déclenchée, trois tropismes conduisent l'imago. Les imagos tendent à monter vers le point le plus haut qu'ils peuvent atteindre. Sur un plan horizontal, les ailés sont incapables de s'envoler, alors que toute rupture de plan provoque une chute qui est le départ de l'envol. Le géotropisme est donc un facteur important.

Le phototropisme positif permet aux imagos de se diriger vers les trous d'envol puis de voler en direction d'une source lumineuse. Enfin, les imagos sont sensibles aux variations d'humidité de l'air, bien que moins exposés à la déshydratation que les ouvriers. L'hygrotropisme et le phototropisme conditionne de manière significative les dates d'essaimage.

Outre ces tropismes, un autre facteur semble déclencher l'essaimage : l'isolement des ailés du reste de la colonie. En réalité, une réelle hostilité envers les imagos existe de la part la colonie qui les pousse aux frontières du nid. Si les imagos n'essaient pas dans des délais

raisonnables, ils seront tués par les ouvriers.

1.4. Formation des tandems.

- Les étapes de la formation des tandems.

Après l'atterrissage, l'ailé mâle ou femelle s'arrache les ailes avec ses pattes ou par torsions répétées de son corps pour ne laisser que l'écaïlle alaire.

Le comportement des femelles et des mâles diffère ensuite : la femelle se met en position sur un objet légèrement surélevé avec l'abdomen pointé vers le haut. Cette position d'appel permet à la femelle de découvrir les sternites recouvrant sa glande sternale. Des phéromones sexuelles sont alors émises. Le mâle lui se met à la recherche d'une femelle en courant dans toutes les directions et en agitant ses antennes. Les mâles suivent les gradients de phéromones pour trouver les femelles immobiles.

Lorsque le mâle trouve la femelle, il la tâte puis la lèche. Il met alors ses antennes le long de l'abdomen de la femelle où débouchent les glandes tégumentaires exocrines. Le mâle perçoit alors les phéromones non volatiles de la femelle. La femelle le tâte à son tour, abaisse son abdomen et se met en marche. Le mâle reste au contact de l'abdomen de la femelle avec ses antennes, formant ainsi un tandem. Cette formation ne prend que quelques secondes.

La femelle part alors à la recherche d'un nid propice à la fondation d'une nouvelle colonie. Cette promenade nuptiale peut durer plusieurs heures (parfois 24 heures). Si le mâle perd le contact, la femelle se remet immédiatement en position d'appel.

- Les facteurs dont dépend cette formation.

Deux tropismes semblent conditionner la formation de ces tandems : d'une part le chimiotropisme assuré par les phéromones d'attraction sexuelles volatiles sécrétées par la glande sternale et d'autre part le thigmotropisme ou tropisme de contact par les phéromones sexuelles non volatiles sécrétées par la glande sternale, glande tégumentaire exocrine.

La phéromone principale est le dodécatriénol. Elle a été isolée dans toutes les espèces européennes de *Reticulitermes*. Pour les espèces vivant en sympatrie, un extrait de l'un n'attire pas l'autre espèce. Pour expliquer cet isolement, on suppose que les phéromones sexuelles sont composées d'un bouquet phéromonal. En revanche, l'extrait de l'une attire l'autre pour les espèces qui n'essaient pas en même temps.

1.5. Forage du copularium.

Lorsque la femelle trouve un emplacement adéquat, elle commence le forage. Les *Reticulitermes* qui habitent à la fois la terre et le bois affectionnent les vieilles souches et les poutres demi-enterrées. La femelle est attirée par l'odeur du bois mort. De plus l'endroit choisi est exposé au soleil, protégé des intempéries mais à la fois humide.

Les membres du tandem sont en proie à un intense géotropisme positif. Le couple creuse alors une galerie verticale ou légèrement oblique le long du bout de bois. Ensuite ils réalisent une chambre de 2 cm de long sur 0.5 cm de large. Les fissures sont colmatées avec des fragments de bois ou des excréments.

Après deux ou trois jours de labeur le couple devient inactif et procède à la mutilation de leurs antennes. Ils s'amputent des trois ou quatre derniers segments antennaires. La raison de cette mutilation reste inexpliquée.

Finalement le couple ferme la cellule et s'accouple.

1.6. L'accouplement.

Les *Reticulitermes* s'accouplent peu de temps après le forage du copularium ou chambre nuptiale, parfois le jour même.

Avant de s'accoupler, les sexués se livrent à de longues caresses, se lèchent le corps et surtout la tête. Puis le mâle se glisse sous la femelle et ajuste sa pointe abdominale à celle de la femelle. Ils restent en contact dans cette position quelques minutes le tant de l'éjaculation.

Les mâles ont des vésicules séminales copieusement pourvus de spermatozoïdes, bien que n'ayant pas fini leur croissance. Par contre les femelles possèdent des ovaires pourvus d'ovocytes immatures. Néanmoins cette immaturité ne s'oppose pas au coït et le sperme est stocké dans la spermathèque.

Les œufs de la reine achèveront leur développement plus ou moins vite selon les réserves de graisse des corps adipeux.

1.7. La ponte.

La première phase de ponte va commencer en moyenne 10 à 15 jours après la chute des ailes. Cette première ponte correspond à la fondation de la nouvelle colonie. Elle va durer 45 jours en moyenne et ne comptera qu'une vingtaine d'œufs. Ce nombre est difficile à connaître du fait d'une pratique fréquente de l'oophagie. Si le copularium est mal exposé au soleil, la reproduction ne débutera que l'année suivante. Toutes les données peuvent varier considérablement en fonction des conditions du milieu.

Cette première phase est suivie d'une phase de repos du fait de l'épuisement de la reine. Durant cette phase de repos, le couple royal va soigner les œufs puis les larves. Le premier couvain est composé d'une dizaine d'ouvrier qui commenceront à alimenter le couple royal à partir du stade 3.

Dès lors le couple royal reprend des forces et les réserves adipeuses se reconstituent. La première ponte se déroule pendant l'été donc la phase de repos commence en automne. Cette phase de repos s'étale en moyenne sur 5 à 6 mois. Ainsi la seconde phase de ponte reprendra souvent au printemps dès que la température devient favorable. Un nouvel accouplement rechargera la spermathèque et la ponte reprendra pendant tout l'été. Le couple royal s'accouplera de nombreuses fois au cours de sa vie.

2. Le bouturage.

Dans les quartiers de ville, où sévissent les *Reticulitermes*, le bouturage explique facilement l'expansion phénoménale de certaines colonies.

Il permet la formation d'une nouvelle colonie en faisant intervenir les néoténiques comme nouveaux reproducteurs. Ce mode d'expansion est complémentaire et n'exclue pas l'essaimage.

2.1. Les contextes de production de néoténiques.

La production de néoténiques apparaît, soit lors de la levée de l'inhibition des gonades par les phéromones royales, soit lorsque les conditions climatiques sont mauvaises. La colonie doit disposer d'animaux susceptibles de se transformer en néoténiques.

a. Levée de l'inhibition royale.

La perte d'un des deux ou des deux reproducteurs fonctionnels entraîne un déséquilibre au sein de la colonie. Le rétablissement d'un couple de reproducteurs sera possible grâce à la néoténie. On comprend mieux, dès lors, le terme de sexués de remplacement qu'on utilise pour désigner les néoténiques.

De la même manière une perturbation, comme à la suite de l'essaimage du printemps ou lors de destruction accidentelle de la termitière, entraîne une production accrue de néoténique dans la colonie.

La néoténie existe chez tous les termites mais dans des proportions différentes. Par exemple, chez les *Kaloterms*, termites primitifs ou chez les termites "supérieurs", la néoténie est rare alors que chez les *Reticulitermes* elle est fréquente. L'explication se trouve probablement dans le fait que le couple royal exerce une forte inhibition : chez les premiers le milieu de vie est restreint et chez les seconds, la colonie est fortement organisée autour du couple. Alors que chez les termites souterrains, certains individus échappent à l'inhibition royale dans l'immense réseau de galeries.

L'étude de la composition des sociétés en fonction des milieux de vie révèle que sous un climat humide avec un bois mort abondant, la production de sexués néoténiques est plus importante que sous un climat aride. La construction de galeries à l'extérieur du bois servant d'habitat étant plus facile, l'expansion de la colonie par bouturage est alors plus important.

b. Conditions climatiques défavorables.

Lorsque les conditions extérieures ne permettent pas un essaimage proprement dit, le bouturage représente une alternative certaine. En effet plus l'espèce est au nord plus la néoténie est répandue. C'est aussi la principale cause de néoténie chez les batraciens.

2.2. Avantages et inconvénients du bouturage.

a. Efficacité.

Lorsque les conditions sont optimales, le bouturage est un moyen rapide et économique pour se développer. A la différence de l'essaimage des imagos peu de néoténiques meurent au moment de la reproduction.

b. Consanguinité.

Le problème de cette reproduction par bouturage est qu'il contraint les néoténiques à s'accoupler entre frère et sœur, or la consanguinité est défavorable à la pérennité d'une espèce. Au contraire l'essaimage à distance offre plus de chance aux sexués primaires de s'accoupler avec des individus de colonies différentes.

Mais lorsque les conditions extérieures sont défavorables ou interdisent l'essaimage, il permet quand même la fondation de nouvelles colonies.

De plus, des accouplements de néoténiques non consanguins peuvent même avoir lieu. Mais ceci n'est possible que pour les colonies dites "ouvertes", assurant ainsi un brassage génétique. Des colonies voisines peuvent fusionner aux extrémités du nid et mettent leurs galeries en commun. Cette fusion ne s'effectue que si les individus des deux colonies sont dépourvus d'agressivité entre eux ; celles-ci sont alors qualifiées d'ouvertes. Les autres ne pouvant fusionner, car les individus s'entretuent, sont fermées.

Chez les *Reticulitermes*, le bouturage est un moyen de fondation de nouvelles colonies fortement utilisé. Parmi les espèces européennes, de nombreuses sont ouvertes. Les colonies

se répandent alors aisément par voie souterraine, d'immeuble en immeuble en ville ou de souche à souche en forêt par exemple.

Chez *Reticulitermes santonensis*, il est probable que seuls les reproducteurs secondaires assurent le renouvellement de l'espèce : il n'a jamais été retrouvé de reproducteurs primaires fonctionnels comme chez *R. grassei* par exemple. Le bouturage est alors la seule façon de fonder de nouvelles colonies.

La néoténie permet à la colonie de parer à beaucoup d'éventualités : perte du couple royal, scission de la colonie, développement dans l'attente de conditions plus favorables, etc. Ainsi les colonies peuvent aisément envahir des quartiers entiers dans les agglomérations qui ne sont guère propices à l'essaimage.

Rapport-Gratuit.com

CHAPITRE IV :

ORGANISATION SOCIALE

L'organisation sociale de la termitière est beaucoup plus étrange et compliquée que celle de la ruche. Dans la termitière le polymorphisme est beaucoup plus important.

La communication chimique joue un rôle fondamental de premier plan dans le comportement de toutes les espèces animales, et atteint chez les insectes sociaux un degré élevé de sophistication. Elle intervient aussi dans toutes les activités sociales comme la reconnaissance des individus, la reproduction, la récolte de nourriture, la défense et aussi la construction du nid, etc.

A. HABITAT (56).

1. Généralités.

Les *Reticulitermes* européens ne construisent pas d'édifices aussi structurés que les célèbres termitières australiennes ou africaines. L'activité constructrice existe cependant.

Le nid se trouve la plupart du temps dans le sol, ceci leur a valu le nom de termite souterrain. Ils sont aussi bien ruraux que citadins tant que l'habitat renferme de la cellulose.

Les nids (abus de langage) sont toujours diffus mais il existe une réelle organisation. Un microclimat indispensable y est maintenu. Les termites sont des insectes cryptiques, ainsi leur habitat est toujours caché.

2. Description de la termitière des *Reticulitermes*.

2.1. Description générale.

Nos *Reticulitermes* sont des espèces qui fréquentent à la fois le milieu naturel et le milieu urbain. En milieu naturel, ils édifient leurs nids dans le sol, les arbres morts ou les souches. En milieu urbain ou dans les maisons, ils s'installent dans toutes les parties des constructions contenant de la cellulose, avec une préférence pour les parties en bois.

Le nid est toujours un milieu clos, ne débouchant sur l'extérieur qu'au moment de l'essaimage. Le nid est diffus et ne répond pas à un plan défini (photo 1). Il est néanmoins soumis aux contraintes spatiales dans lequel la colonie a choisi de s'établir.

Le point de départ est souvent une pièce en bois au contact du sol, lieu choisi par les essaimants. Ensuite le nid va s'étendre par un réseau de galeries et de loges. À l'inverse de certains termites "supérieurs" qui bâtissent une chambre royale, les sexués ne possèdent pas de cellules spéciales. Les reproducteurs et le couvain vivent néanmoins dans le sol. À partir de ce nid, les réseaux de galeries permettent d'atteindre l'aliment. Ils sont parfois immenses et il est alors difficile de localiser le nid originel. Des quartiers entiers peuvent être envahis ou bien de grands espaces naturels comme des coupes de bois, etc.

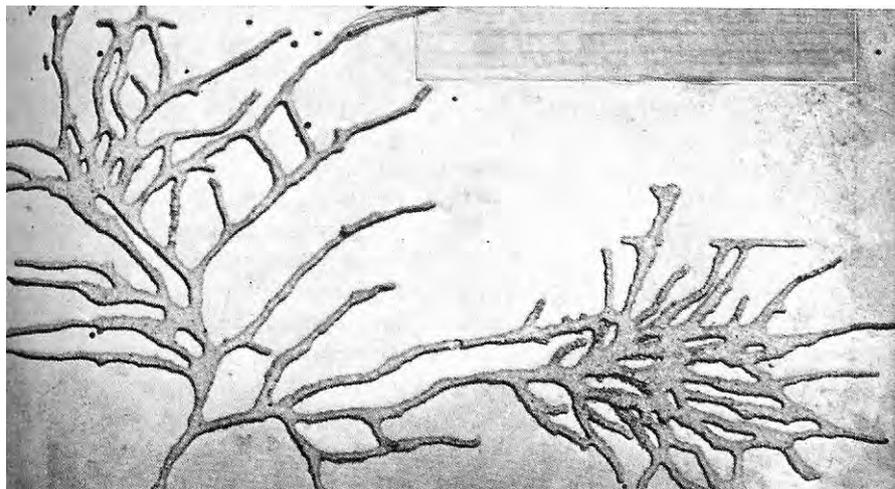


photo 1: Galeries creusées par *Reticulitermes* sp. Dans la couverture en carton d'un livre. (56)

2.2. Les galeries.

Le cheminement dans la terre ou le bois se fait dans des galeries. Dans ces constructions étroites ne cheminent que quelques termites. Les individus ne s'y arrêtent généralement pas.

Le bois est creusé dans le sens des fibres. Le bois de printemps, plus riche en amidon et plus tendre, est préférentiellement consommé ce qui lui donne un aspect feuilleté caractéristique (photo 2). L'écorce est toujours gardée intacte et maintenue par un réseau de cloisons maçonnées.

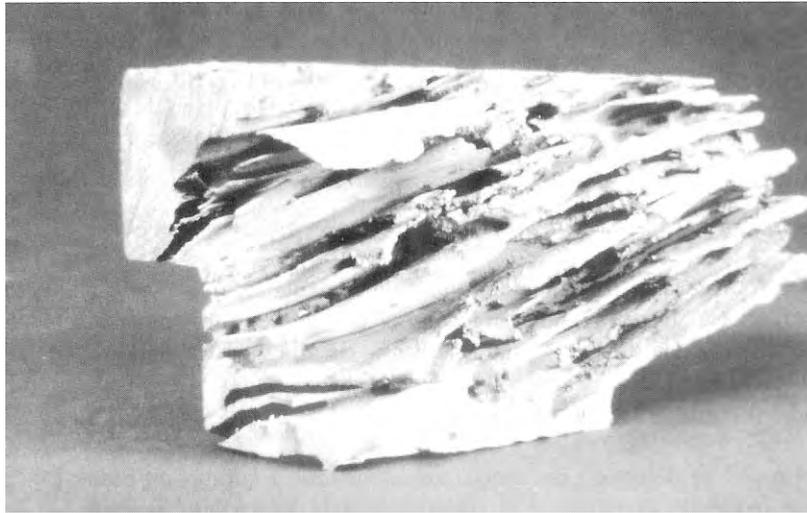


photo 2 : Dégradation par les termites souterrains. (38)

Lorsque les ressources alimentaires s'épuisent, les termites sont parfois contraints de passer dans le milieu extérieur lorsqu'ils ne peuvent pas pénétrer le substrat pour trouver une nouvelle source alimentaire. Ils bâtissent alors des galeries- tunnels qui permettent au termite de ne pas entrer en contact avec l'extérieur. Ces galeries sont composées de particules de terre ou de bois agglutinées par de la salive. D'aspect varié, elles sont larges de 5 à 7 mm et hautes de 3 à 5 mm. (photo 3)



photo 3 : Galerie-tunnel de *Reticulitermes santonensis*. (38)

Ces galeries sinuent à la surface sol, des murs ou même du bois. On les rencontre fréquemment dans les caves et le long des murs où les colonies urbaines ont élu domicile.

Elles sont beaucoup moins fréquentes en forêt où le milieu est facilement dégradé. Ces galeries tunnels sont le moyen le plus évident de diagnostiquer la présence de termites. Dans certaines villes, on les observe parfois sur les arbres d'alignement le long des routes.

Des tubes érigés au milieu de placards ont même été observés. Ces édifices ressemblant à des stalagmites ou des stalactites sont de même composition que les galeries.

2.3. Les loges.

Les loges sont des constructions plus larges pouvant héberger plus de dix individus. Elles sont de taille variable. Lorsqu'elles sont de grandes tailles, elles sont cloisonnées.

3. Choix du bois.

En forêt les essences les plus attaquées sont les arbres morts et en particulier les pins morts. La plupart des essences synthétisent des molécules capables de repousser les insectes et même de les tuer.

Les monoterpènes des conifères (α pinène, β pinène, limonène...) sont des molécules volatiles qui incitent les ouvriers à changer de direction en fonction du gradient. Par contre, ce sont les sesquiterpènes (humulène, linalool...), les diterpènes ou triterpènes qui intoxiquent les ouvriers par contact ou ingestion. Ces terpènes ne sont synthétisés que par les arbres vivants.

Les *Reticulitermes* ont appris à distinguer les arbres en bon état des arbres morts. D'autres molécules marquent les arbres morts. Ainsi les arbres morts sont les premiers attaqués, ceci étant bénéfique pour l'écosystème.

Nous avons déjà évoqué, l'attraction qu'ont les termites pour les bois parasités par les champignons. Cette attraction résulte, pour une partie, de la production de dodécatriénol sécrété par ces champignons xylophages.

La raison pour laquelle les essences nobles (chêne, châtaignier, etc.) sont moins attaquées que les autres essences est qu'ils renferment de puissantes toxines, qui persistent même après la mort de l'arbre.

4. Technique de constructions(48,50,51).

4.1. Matériaux utilisés et techniques de constructions.

Bien que les isoptères soient de grands constructeurs, leur anatomie et leur morphologie ne possèdent pas de spécialisation propre à la construction. Leurs seuls outils sont les mandibules et l'hypopharynx. Les mandibules broient les particules de bois ou de terre. Cette matière est ensuite stockée dans le cibarium, cavité prébuccale située entre l'hypopharynx et le labre. La salive inhibe le mélange et agglutine les particules. Cette matière est ensuite régurgitée et appliquée par l'hypopharynx (Figure 60).

Outre les particules de terre ou de bois, le carton stercoral est un matériau très utilisé. Une partie est constituée par le contenu de l'intestin postérieur et même de la panse. Après ajout d'autres matériaux, dessèchement et dessiccation il donne le carton.

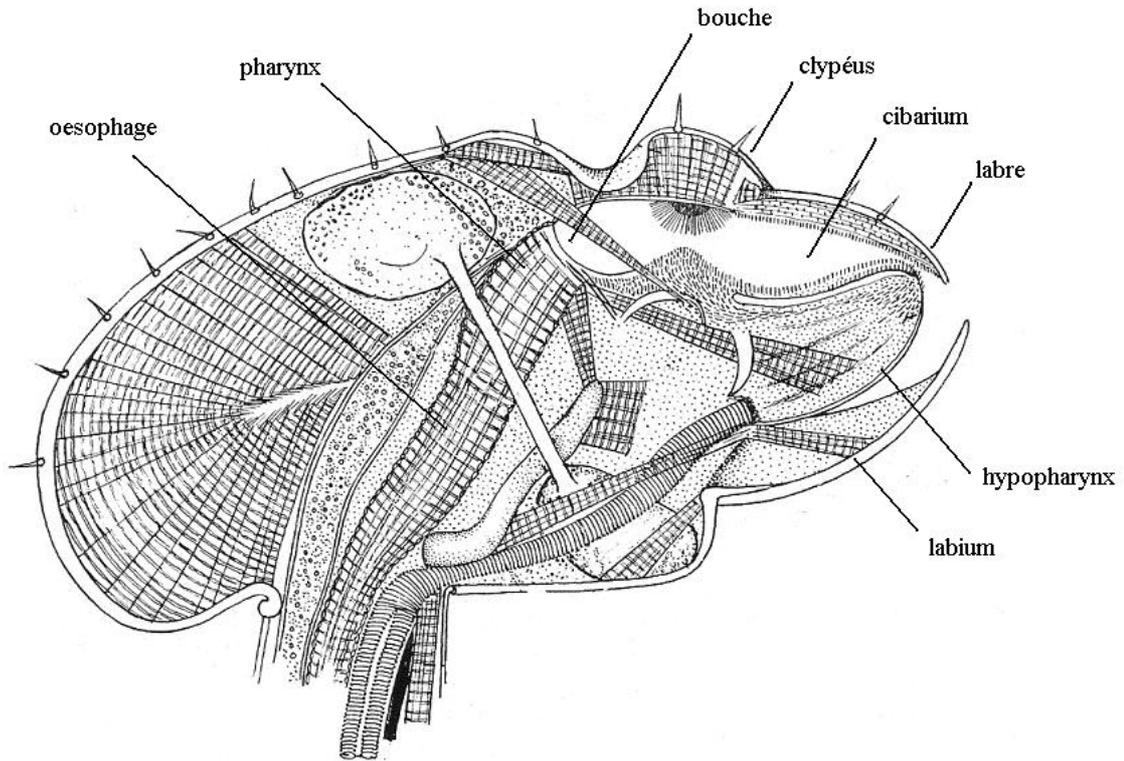


Figure 60 : coupe en partie sagittale de la tête d'un imago de *Reticulitermes flavipes*. (54)

4.2. Phases de construction et adaptation ultérieure.

Cette chronologie de l'activité de construction a été établie par Golberg. Celle-ci correspond à l'arrivée du termite de Saintonge sur un terrain inexploré.

Tout d'abord, les termites effectuent des déplacements aléatoires et ne construisent pas. Ils explorent toutes les directions. Lorsque quelques individus atteignent du bois, les termites deviennent de plus en plus nombreux autour du bois. Ils empruntent ensuite la voie la plus directe pour relier le nouveau morceau de bois au nid. S'en suit l'édification d'une galerie-tunnel construite toujours sur le trajet le plus court. Douze à 48 heures sont nécessaires pour la réalisation d'une galerie-tunnel de 6 à 7cm.

Ils semblent y avoir au sein de la colonie, des termites prospecteurs qui sont en nombre restreint. Ils laissent des traces chimiques, en déposant sur leurs trajets des phéromones de pistes. Ces phéromones sont sécrétées par la glande sternale.

En fonction des modifications du milieu, par exemple l'apparition d'obstacle ou bien l'épuisement d'une ressource, les termites sont capables d'adapter leurs constructions aux contraintes environnementales. Le trajet le plus court est toujours privilégié. Lors de la destruction d'une galerie, elle est toujours reconstruite au même emplacement avec l'amélioration ou le raccourcissement du parcours.

4.3. Les différents intervenants.

a. Termites prospecteurs.

Les termites prospecteurs sont peu nombreux. Ils appartiennent toujours au individus de stade 6,7 et 8.

Cette restriction est due à un phénomène physiologique. Ce n'est qu'à partir du stade 4 que la glande sternale devient fonctionnelle, et grossit au cours des stades suivants. Ainsi les ouvriers les plus âgés sont les mieux équipés pour marquer les pistes.

b. Termites constructeurs.

De même les ouvriers âgés consacrent la majeure partie de leur temps à la construction. Ce sont eux qui effectuent le meilleur travail en terme de qualité et de quantité. Ils construisent plus rapidement des galeries plus rectilignes et égales, que les jeunes constructeurs : ceci implique donc un processus d'apprentissage!

4.4. Composante sociale.

a. Activité constructrice (49).

Chez la plupart des insectes sociaux, il existe un effet général de groupe tendant à accélérer de nombreuses réactions notamment celle de l'activité de construction. Or il semble que chez le termite, plus le groupe est grand plus l'activité de construction effectuée par l'ouvrier est freinée. Autrement dit, plus les ouvriers sont nombreux moins l'édifice progresse rapidement (Figure 61).

En revanche l'activité constructrice n'existe qu'à partir d'un groupe de dix individus et la longueur des galeries creusées est d'autant plus grande que la colonie est grande.

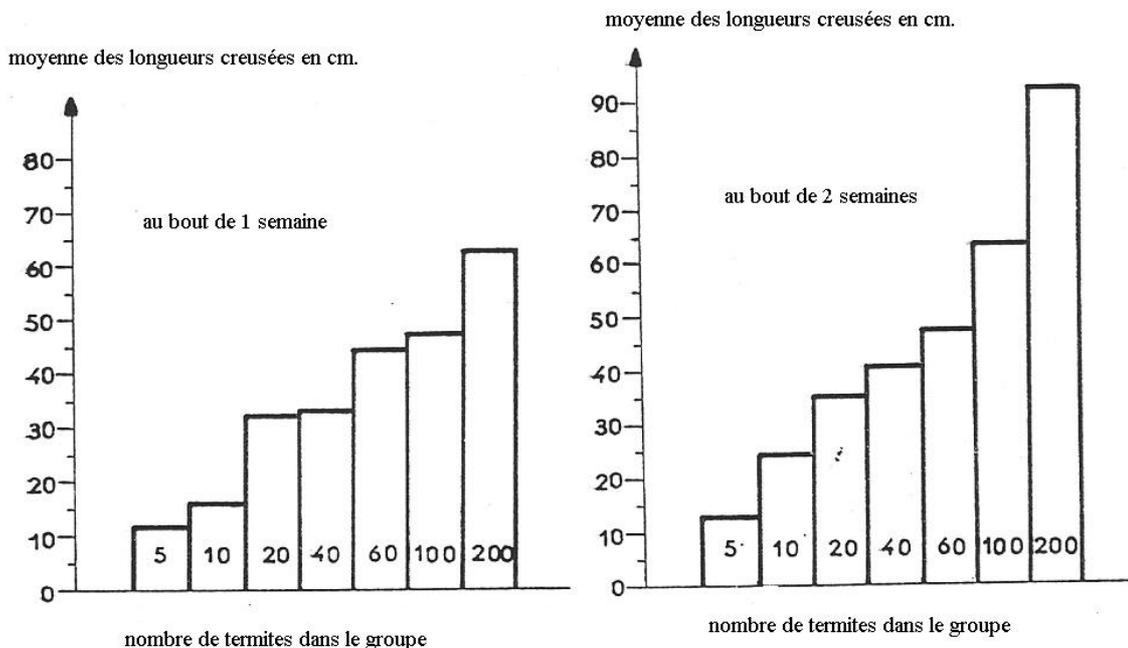


Figure 61 : diagramme des moyennes des longueurs des galeries creusées en fonction du nombre de termites dans le groupe et en fonction du temps. (49)

b. Apprentissage (51,52).

Golberg a montré, qu'en fonction du temps, le nombre d'erreurs de trajectoire pour atteindre la ressource alimentaire diminue. Pour 50 termites, l'apprentissage du trajet le plus court est acquis au bout de deux heures. Au bout de 24 à 48 heures, la galerie tunnel est construite sur le trajet le plus court et sans aucune erreur.

5. Microclimat de la termitière(46,47,54).

La survie des termites dans un milieu est conditionnée par trois contraintes majeures : la photophobie, la température et l'humidité. Ainsi la termitière est un milieu clos, dans lequel les termites font régner des conditions stables de température et d'humidité. Ce microclimat plus ou moins indépendant des conditions extérieures est essentiel, car ils redoutent les températures trop élevées et la sécheresse.

5.1. L'humidité.

Du fait de la faible épaisseur de leur cuticule, les termites sont très sensibles à la dessiccation. Golberg a largement étudié les différents rapports du termite Saintonge envers l'eau.

Il montre que les termites sont capables de discriminer des degrés hygrométriques de l'atmosphère de l'ordre du centième. Les termites se révèlent être attirés par l'humidité la plus élevée. Il décrit le phénomène d'hygrotaxie, c'est-à-dire la translocation vers la zone la plus attractive qui est la zone la plus humide. L'hygropreferendum se situe vers 98 % d'humidité relative.

Ces insectes sont encore plus sensibles à l'humidité du substrat. Dans ce cas ce ne sont pas les substrats saturés en eau qui sont appréciés. En effet, une humidité trop forte du milieu est propice à l'apparition de maladies microbiennes ou fongiques.

Afin de créer ces conditions au sein de la termitière les termites sont capables de transporter l'eau jusqu'au nid. Ainsi dans une vigne aride, les ceps hébergeant des termites sont beaucoup plus humides que ceux non habités.

L'effet de groupe a été également constaté : plus la colonie est peuplée plus elle est sensible au degré hygrométrique de l'atmosphère ou du substrat, et plus elle transportera de l'eau. Ainsi plus le groupe est nombreux, mieux il résiste aux conditions du milieu, autrement dit l'union fait la force.

5.2. La température.

L'autre facteur auquel le termite est sensible est la température. Les zones de confort thermique sont bien différentes en fonction des espèces vivant sous des latitudes éloignées. Nous prendrons l'exemple de *Reticulitermes santonenensis*.

La première contrainte de température est fixée par les zooflagellés de la panse. Au-dessus de 31°C les flagellés meurent et par voie de conséquence les termites aussi.

Les températures optimales varient en fonction de l'activité. Pour le creusement, l'optimal se situe aux alentours de 27-29°C alors que pour la ponte il est supérieur.

En dessous de 18-20°C, toute activité cesse bien que le termite de Saintonge survive en dessous de 0°C. En effet, les *Heterothermes* des régions tempérées sont contraints de s'adapter aux variations saisonnières.

5.3. Renouveau de l'atmosphère interne.

En dehors des périodes d'essaimage, les *Reticulitermes* ne s'exposent jamais à l'air. La termitière est alors un espace confiné où les entrées d'air direct n'existent pas.

Tous les échanges gazeux avec le milieu extérieur s'effectuent par diffusion à travers les parois de la termitière. Cette séparation avec le milieu extérieur, protège notamment des variations nyctémérales.

L'atmosphère interne est caractérisée par une forte teneur en CO₂ et une faible teneur en oxygène.

L'homéostasie de l'atmosphère est nécessaire à la survie des termites et la construction de galeries tunnels en est une preuve.

6. Répartition des castes dans la termitière (35).

6.1. Oeufs et larves.

Les œufs sont répartis à la périphérie du nid ou bien proches des néoténiques : soit dans un coin de la loge, soit près de la loge. Les néoténiques semblent être indispensables au bon développement des œufs. Tout éloignement des néoténiques induit un dépérissement des œufs.

De même que pour les œufs, les larves sont toujours proches des néoténiques. D'autre part plus la colonie est grande, plus les larves sont passives.

6.2. Les sexués.

Les sexués primaires sont rarement retrouvés voir même localisés du fait de la diffusion du nid. Il n'existe pas de chambre royale.

Les néoténiques habitent des loges précises. Les néoténiques ne quittent leurs loges que lors de tensions importantes. De plus, la mobilité des néoténiques est fonction du degré de développement des gonades : plus le développement est avancé moins le néoténique est mobile.

Les nymphes de stade 3 et 4 sont très peu mobiles et proches des larves. Les nymphes de stade 5 et 6 sont quant à elle très mobiles et se retrouvent partout dans la termitière. Les nymphes de stades supérieurs redeviennent immobiles, et au printemps elles se localisent dans la périphérie du nid dans les zones les plus chaudes.

6.3. Les ouvriers.

On trouve des ouvriers partout dans la termitière avec une mobilité plus importante des ouvriers âgés. Les plus jeunes se retrouvent plus proches du couvain.

6.4. Les soldats.

Les soldats se concentrent dans les loges des néoténiques lorsque celles-ci existent. Ils sont peu mobiles et restent souvent au même endroit.

Ainsi le nid de nos *Reticulitermes* est très diffus, et sa construction relève plutôt d'un travail de mineur que d'un travail de maçon.

B. ACTIVITES DES DIFFERENTES CASTES (13,35,55,56).

L'équilibre de la termitière repose sur une répartition précise des tâches de chaque individu. Ainsi chaque caste effectue toujours les mêmes des travaux, déterminés entre autres par leur morphologie.

Dans cette partie nous ferons la synthèse des fonctions de ces castes, que nous avons déjà abordées au cours des chapitres précédents.

1. Les sexués.

1.1. Les imagos.

Lors de la fondation de nouvelles colonies, le couple royal assure les fonctions qu'occuperont les ouvriers par la suite : ils soignent les œufs et alimentent des larves. Ils réalisent également les premiers travaux de construction.

Après l'apparition des premiers ouvriers, ils perdent leur autonomie alimentaire et se consacrent à l'accouplement et à la ponte.

1.2. Les nymphes.

Leurs activités varient en fonction des stades : Les nymphes de stade 3, 4 puis 7 et 8 sont inactives au sein de la termitière. Les dernières préparant la mue imaginale.

Les nymphes de stade 5 ont une activité constructrice, qui diminue au stade 6.

1.3. Les néoténiques.

Les néoténiques n'exercent pas d'activité particulière. Ils vont jouer un rôle dans deux cas de figure :

- Lorsque le couple royal disparaît ce sont les néoténiques qui vont assurer la fonction de reproduction ; ces suppléants étant aussi désignés par le terme de sexués de remplacement.

Dans le cas où l'un des deux disparaît, il est également remplacé par un néoténique. Lorsque le roi disparaît, seul un suppléant le remplace alors que lorsque c'est la reine, elle est substituée par plusieurs femelles de remplacement.

- Lorsque la colonie s'agrandit, l'inhibition phéromonale n'agit plus et les néoténiques vont également rentrer en fonction en formant une nouvelle colonie par bouturage.

2. Les ouvriers.

Les ouvriers sont les plus nombreux au sein de la termitière et jouent trois rôles majeurs :

- Leur première fonction est la construction du nid ; ils creusent les galeries, réparent lors d'effondrement, prospectent de nouveaux horizons...
- La seconde est de nourrir les membres de la colonie incapables de se nourrir seuls. Seuls ils sont chargés de la récolte et la digestion de la cellulose : Ils nourrissent tous les autres habitants de la termitière. Les autres sont incapables de se nourrir soit parce qu'ils n'ont pas les pièces buccales adaptées soit parce qu'ils ne

possèdent pas les protozoaires indispensables à la digestion de la cellulose. Ils sont en quelque sorte le tube digestif collectif de la population.

- Enfin ils assurent les soins aux œufs ainsi qu'au couple royal.
- Ils participent parfois à la défense de la termitière.

3. Les soldats.

Les soldats, comme leur nom l'indique, ne font que défendre la colonie.

C. COMPORTEMENT SOCIAL.

1. Comportement des reproducteurs (9,104,105).

Au début de la formation de la colonie, le roi et la reine sont polyvalents. Lorsque les ouvriers acquièrent leur indépendance, le rôle de chacun va évoluer. La reine va se consacrer à la ponte et l'accouplement, alors que le roi établit des relations autant avec la femelle qu'avec la colonie ; il jouerait le rôle de médiateur. Pour ce qui est de la reproduction, il ne serait pas qu'un producteur de spermatozoïdes : chez les *Kaloterme*s, si on sépare le mâle de la femelle après insémination, la ponte diminue puis s'arrête. Alors que si l'on met la femelle en présence du mâle castré après l'insémination, la ponte continue : le mâle participe donc à la ponte par d'autres voies.

2. Orientation, alimentation et communication chimique (32,67,83,109).

2.1. Le dodécatriénoïl, une phéromone de piste.

Les ouvriers termites sont aveugles mais possèdent en revanche de nombreux autres organes sensoriels comme les antennes, palpes, etc. Pour se déplacer dans le dédale de galeries-tunnels, ils touchent le sol avec leurs antennes pour détecter sur le sol une phéromone de piste, le dodécatriénoïl.

Celle-ci, d'abord identifiée comme phéromone sexuelle, a été mise en évidence par la suite dans la glande sternale des ouvriers. Les quantités déposées sont de l'ordre de 0,1 picogramme par cm de piste. Le seuil d'activité se situe à 10^{-4} ng/cm de piste et une réponse optimale est obtenue à 10^{-2} ng/cm de piste.

Cette phéromone laisse une trace odorante définissant une piste qui, si elle débouche sur de la nourriture, est de plus en plus fréquentée et donc constamment enrichie. Lorsque les termites recherchent une source alimentaire, ils marchent doucement (2,3 mm/s) en déposant à intervalles réguliers le dodécatriénoïl de leurs abdomens. Lorsque la source est localisée, ils retournent au nid rapidement (8,9mm/s) et laissent alors une trace continue de dodécatriénoïl. Le recrutement des ouvriers va ainsi enrichir la piste.

Les soldats suivent seulement les pistes où la concentration de phéromone de piste est élevée.

Chez les imagos, le dodécatriénoïl possède une dualité fonctionnelle. Il agit comme phéromone sexuelle lorsqu'il est sécrété à des concentrations élevées et comme phéromone de piste lorsqu'il est émis à de faibles concentrations.

2.2. L'hydroquinone (81,82,84).

Les *Reticulitermes* possèdent une autre glande exocrine, la paire de glande labiale localisée dans le thorax. Cette glande dépose des sécrétions qui stimulent l'appétit des ouvriers suivants.

Ce signal chimique non volatil et résistant à la chaleur est très persistant. Plusieurs composés ont été isolés dans ces sécrétions : du glucose, de l'inositol, de l'arbutin et de l'hydroquinone (1,4-dihydroxybenzène). Seul l'hydroquinone a été identifiée comme étant la molécule incitant la prise alimentaire.

2.3. Les phéromones chez les termites.

Le dodécatriénol et l'inositol ont été identifiés chez de multiples espèces de termites. Contrairement à la conception généralement admise, les phéromones sexuelles, de pistes et labiales des termites sont peu spécifiques. L'isolement des espèces ne résulte donc pas d'une spécificité phéromonale mais de facteurs comportementaux : décalages temporels dans les essaimages, comportements agressifs, etc.

Nous avons montré que le dodécatriénol est également une phéromone sexuelle et une phéromone de piste ; c'est une phéromone multifonctionnelle. Seule la différence de concentration en dodécatriénol semble séparer l'activité de ces phéromones.

Enfin des espèces de termites phylogénétiquement très éloignés peuvent avoir des phéromones identiques. Le dodécatriénol a d'abord été identifié chez les *Pseudacanthotermes* puis chez le *Reticulitermes*. Même *Nasutitermes lujae*, un des termites tropicaux les plus évolués, possède les récepteurs au dodécatriénol bien qu'il ne s'agisse pas de sa phéromone. Le dodécatriénol a été conservé au cours de l'évolution des termites. Il faut noter que toutes les espèces ne sont pas sensibles : aucune trace de dodécatriénol n'a été mise en évidence chez *Macrotermes annandalei* et *barneyi*.

L'inositol a d'abord été identifié chez *Mastotermes darwiniensis* puis chez d'autres termites comme les *Reticulitermes*. Tout comme le dodécatriénol, ce signal n'est pas spécifique d'espèce.

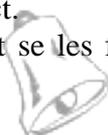
La communication chimique des termites est donc originale par rapport aux autres insectes sociaux. Alors qu'une dizaine de phéromones différentes, sécrétées par des glandes variées, sont connues chez les hyménoptères, deux glandes, la glande sternale et la paire de glande labiale, interviennent dans la majorité des espèces de termites. À cette parcimonie glandulaire, s'ajoute une parcimonie phéromonale remarquable puisqu'une seule et même substance peut servir de phéromone de piste et de phéromone sexuelle. Cela chez plusieurs espèces même phylogénétiquement éloignées.

3. Reconnaissance des congénères (25).

3.1. Comportement de reconnaissance.

Afin d'assurer la cohésion sociale, les individus de la termitière interagissent et adoptent des comportements précis. Lorsque deux termites se rencontrent, une séquence stéréotypée de reconnaissance se met en place. Elle diffère selon la prise de contact.

Si les termites se font face, ils accolent d'abord leurs antennes et se les frottent puis ils



entrecroisent leurs palpes labiaux. Dans un deuxième temps ils avancent parallèlement en balayant d'abord le labre puis les pleures de l'antenne en contact. Il arrive que cette séquence soit incomplète.

Lorsqu'ils se rencontrent par le côté, il n'y a qu'un balayage des pleures par les deux antennes de chaque termite.

S'ils se suivent, le poursuivant pose ses antennes sur les pleures ou tergites du poursuivi.

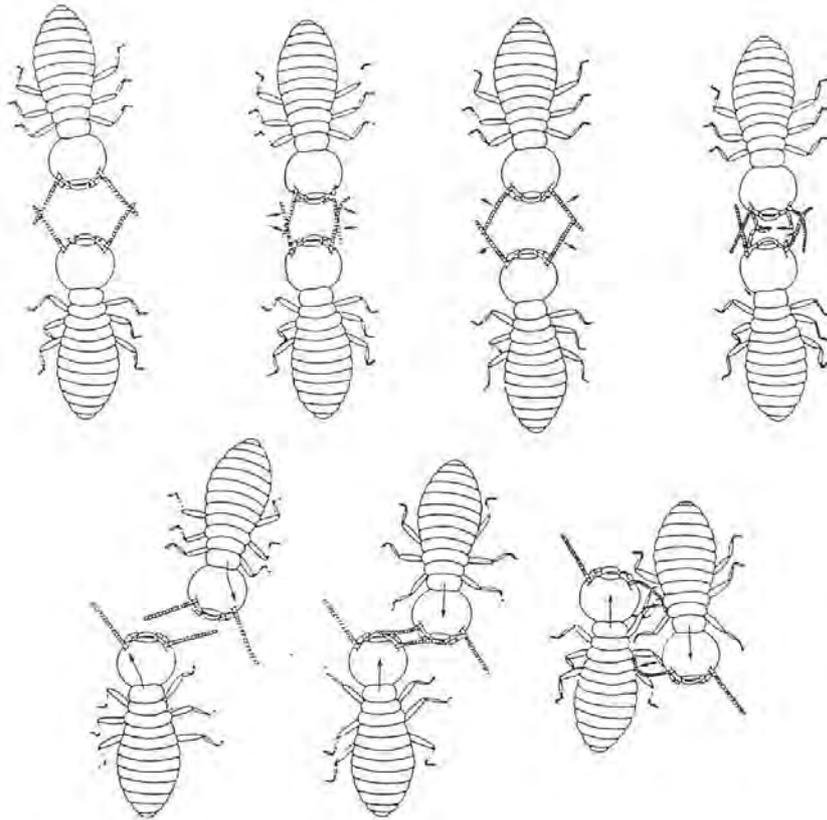


Figure 62 : Comportement de reconnaissance de deux ouvriers. (25)

3.2. Les hydrocarbures cuticulaires, signature chimique des termites (9,25,26).

Au cours de cet échange, les soies olfactives des antennes recueillent les informations chimiques présente sur la cuticule. Ces informations sont constituées par un mélange d'hydrocarbures cuticulaires qui sont des alcanes, des alcanes méthylés et des alcènes. Contrairement aux phéromones de piste et sexuelles, les molécules sont multiples et variées. C'est un assortiment et des proportions d'hydrocarbures différentes qui permettent l'identification d'un individu.

Durant cet échange chimique effectué par tous les individus d'une colonie des milliers de fois par jour et qui dure moins d'une seconde, les termites identifient l'espèce, la colonie d'origine, la caste et le sexe de l'individu qu'ils rencontrent. Ces signatures chimiques conditionnent la réaction des individus et le comportement : ils peuvent devenir agressifs lorsque l'individu rencontré est d'une colonie ou d'une espèce différente, si deux ouvriers de la même colonie se rencontrent ils peuvent réaliser un échange trophallactique, si un ouvrier rencontre un reproducteur ou un soldat il peut le nourrir, etc.

4. Notion de structure sociale (22,28,29,30,72,79,100,101).

4.1. Définition.

Rappelons, que les termites possèdent deux modes d'expansion liés à deux types de reproduction : l'essaimage et le bouturage.

Dans une **famille**, il n'existe qu'un seul couple reproducteur (sexués ailés ou néoténiques), la colonie est fermée (voir bouturage III,B,2), et les descendants sont tous frères et sœurs. Ainsi lorsque la colonie est vieille, de nombreux néoténiques remplacent le couple reproducteur, il y a alors une forte consanguinité.

On parle de **population**, lorsqu'une nouvelle colonie est fondée par des colonies distinctes après essaimage ou après fusion de colonies dites ouvertes. Comme nous l'avons exposé ci-dessus, lorsque deux individus se croisent, ils s'identifient systématiquement. Ainsi la rencontre de deux individus de deux colonies ouvertes ne déclenche pas un comportement d'agressivité. Soit parce que les individus tolèrent une signature chimique différente, soit qu'ils auront des signatures chimiques proches. Dans tous les cas, lorsqu'il y a fusion, la composition des hydrocarbures cuticulaires s'homogénéise.

4.2. Structures sociales des *Reticulitermes* français.

Les études de polymorphisme enzymatique, des substances défensives des soldats, des hydrocarbures cuticulaires et de l'ADN mitochondrial des *Reticulitermes* en Europe ont permis de donner des informations importantes sur les structures génétiques des populations : famille, population, consanguinité, distance génétique des populations, structure du nid...

Espèces	Sociétés semblables à une famille (%)	Sociétés semblables à une population (%)	Taux de consanguinité (%)	Néoténiques	Distance génétique	Taux d'agression	Construction de tunnel	Structure du nid
<i>santonensis</i>	46	0	54	+++	0	0	+++	ouvert
<i>grassei nord</i>	20	60	20	+++	0	0	++	ouvert et/ou fermé
<i>lucifugus</i>	53	27	20	++	+	0	++	ouvert et/ou fermé
<i>grassei sud</i>	77	4	13	0	+++	+++	0	fermé
<i>banyulensis</i>	50	20	30	+	++	+++	0	Fermé

Tableau 1: Structures génétiques des colonies des différentes espèces de *Reticulitermes* en Europe. (9)

R. santonensis est une espèce qui produit beaucoup de néoténiques et ses colonies sont ouvertes toute l'année. Ainsi elle colonise les territoires de manière très dense avec des colonies qui sont très proches génétiquement bien qu'elles soient ouvertes.

R. grassei se comporte différemment en fonction selon qu'elle se trouve au nord de son aire de répartition (en France et au nord-ouest de l'Espagne) ou bien au sud (sud et est de la péninsule ibérique). *R. grassei nord* est ouvert en été et fermé en hiver jusqu'à la période d'essaimage. Les populations sont très proches génétiquement, on peut considérer que l'on a,

génétiqnement parlant, une unique colonie de Bordeaux à Saint Jacques de compostelle. *R. grassei sud* manifeste une intense agression intraspécifique et interspécifique, ainsi les sociétés sont fermées toute l'année. Il y a de forte distance génétique entre les colonies.

R. banyulensis se comporte comme *R. grassei sud* : forte agression, colonie fermée toute l'année et forte différence génétique. Ainsi dans les zones de sympatrie, l'hybridation n'existe pas.

Chez *R. lucifugus*, l'agression est faible en été et les colonies sont fermées en hiver comme chez *R. grassei nord*. Il a été démontré que l'agressivité n'était pas proportionnelle avec les distances géographiques entre colonie. On peut considérer, comme pour *R. grassei nord* qu'il y a une unique population du fait des faibles différences génétiques entre nids.

4.3. Facteurs d'ouverture des sociétés.

L'ouverture des sociétés est fonction de l'abondance de bois mort et du climat, mais elle peut être une mesure adaptative. Chez *Reticulitermes speratus*, les membres d'une colonie hôte tuent la colonie intruse si elle possède un ratio de nymphe (nombre de nymphes/nombre d'ouvriers) plus important et l'accepte s'il est moindre. L'acceptation d'une colonie qui possède beaucoup d'ouvriers serait avantageuse pour nourrir les nymphes de la colonie hôte.

Les termites sont toujours plus agressifs envers des colonies d'espèces différentes. D'autre part la taille de la capsule céphalique des ouvriers n'est pas corrélable avec l'agressivité des colonies.

D. LA DEFENSE DE LA COLONIE (9,30,35,80).

La termitière vit a proximité de nombreuses autres espèces animales. La caste attirée à la défense de la colonie, les soldats, peut être aidée des ouvriers lorsque cela le nécessite.

1. Les prédateurs de la termitière.

Les principaux prédateurs de termites sous nos latitudes sont les arthropodes s'en nourrissent.

1.1. Les animaux autres que fourmis.

Les myriapodes, tels les géophiles et lithobies apprécient particulièrement les termites. S'ils s'introduisent dans les galeries, ils peuvent décimer une colonie grâce à leurs puissants crochets à venin. Certains coléoptères tels les *Elateridae* sont également des prédateurs efficaces.

Quelques oiseaux comme les pics sont capables de consommer des termites lorsqu'ils percent le bois. Néanmoins, ils ne constituent qu'une source occasionnelle, d'autant plus que les ouvriers très mobiles échappent facilement aux pics. Les termites ne sont des aliments pour les oiseaux de nos climats que lors de l'essaimage.

1.2. Les fourmis, ennemis héréditaires.

La concurrence entre les termites et les fourmis existe probablement depuis très longtemps. Se disputant le même biotope, il n'est pas rare que dans une même souche, on trouve à la fois les deux espèces. On distingue deux catégories de fourmis prédatrices, selon que les termites constituent leur seule alimentation ou non.

a. Les prédateurs stricts.

- Les prédateurs stricts utilisant le mimétisme chimique.

Cette stratégie originale permet aux fourmis comme *Hypoponera eduardi* d'envahir une colonie de termites sans déclencher un comportement d'agressivité de la part des termites. Pour ce faire, ces fourmis synthétisent les mêmes hydrocarbures cuticulaires que ceux des ouvriers de la colonie infestée.

Lors d'une rencontre, la fourmi effectue un comportement de reconnaissance identique à celui décrit ci-dessus. Elle décide alors de passer son chemin ou bien de dévorer l'individu après lui avoir injecté du venin neurotoxique. Ces fourmis sont très sensibles au venin termite auquel elles échappent grâce à ce mimétisme.

Leurs larves sont aussi présentes dans la termitière. Pendues au plafond des galeries, elles se nourrissent également d'ouvriers qui passent à proximité. Ainsi ces fourmis vivent totalement aux dépens de la termitière, et sont de véritables parasites.

Le taux de reproduction de ces fourmis est faible, ce qui leur permet de ne pas épuiser la termitière qui est leur source d'alimentation.

- Les prédateurs stricts utilisant l'arme chimique.

D'autres comme les *Monomorium minutum* vivent à proximité de la termitière. Elles vont également éviter le corps à corps, bien qu'elles ne soient pas sensibles au venin des soldats (elles sont capables d'éliminer le venin à l'aide d'enzyme de détoxification). Elles vont déposer du venin, à l'aide de leur aiguillon en forme de cuillère, sur les termites passant à proximité. Ce venin neurotoxique très lipophile va traverser la cuticule puis atteindre le centre nerveux. Le termite vivant mais paralysé en quelques secondes sera ensuite transporté au nid.

La famille de molécules à laquelle appartient le venin de cette fourmi est un puissant insecticide. Elle a été brevetée par Clément et al. en 1984, puis des termiticides issus de cette famille ont été commercialisés à partir de 2000.

b. Les prédateurs non stricts.

- Les prédateurs non stricts utilisant la tactique du raid.

Certaines fourmis comme les *Pheidole pallidula* utilisent leur nombre comme arme. Elles investissent la termitière par milliers. Cette espèce très sensible au venin envoie des individus qui, au prix de leurs vies, vont occuper les soldats pendant que les ouvriers termites seront entraînés au nid dans leurs puissantes mandibules.

- Les autres.

Les autres espèces de fourmis, prédateurs occasionnels de termites, sont les plus

nombreuses. Il s'agit principalement de *Leptothorax lichtensteni*, *L. racovitzae*, *L. unifasciatus*, *L. nylanderi*, *Myrmica rugulosa* et *Aphaenogaster subterranea*. Ces espèces de fourmis plus ou moins sensibles au venin du soldat termite assurent une sélection naturelle des colonies de termites. Les soldats synthétisent une quantité des différents terpènes, en relation avec la résistance des fourmis prédatrices vivant dans chaque écosystème.

2. La défense.

2.1. Les armes des *Reticulitermes*.

Les soldats *Reticulitermes* possèdent deux armes, décrites dans la partie morphologie. La première est mécanique : leur forte tête chitinisée munie des puissantes mandibules. Ces pinces sont capables d'immobiliser et de broyer le corps d'une fourmi.

L'autre arme est chimique, complémentaire de la précédente : La glande céphalique des *Reticulitermes* synthétise un venin stocké dans un réservoir à l'intérieur de la tête. Lorsque l'opposant est immobilisé par les mandibules, le venin est déversé. Il sort du pore frontal puis chemine dans une gouttière jusqu'au labre qui étale le liquide toxique sur le tégument de l'ennemi.

2.2. Les sécrétions défensives (80).

Contrairement aux phéromones, les sécrétions défensives des termites sont d'une très grande diversité chimique. Elles représentent sans aucun doute la clé du succès écologique des termites dans les régions où ces insectes sont soumis à une forte prédation de la part des fourmis.

Les sécrétions sont très différentes d'une espèce à l'autre, et ne dépendent pas de l'essence de bois consommé.

Les composants (Tableau 2) retrouvés sont des monoterpènes (α -pinène, β -pinène, limonène), des sesquiterpènes (germacrène A, B et C, selinène β, Δ , et γ , γ -cardinène ...) pas tous caractérisés, des diterpènes alcool : Le géranyl linalool, le géranyl geraniol, le géranyl geranial) et un sesterterpène.

Le géranyl linalool est présent chez toutes les espèces de *Reticulitermes* européens ; il est la seule sécrétion défensive identifiée chez *R. banyulensis*, et chez *R. santonensis* il est présent en faible quantité en association avec un autre diterpène alcool. *R. santonensis* sécrète beaucoup de monoterpènes et peu de sesquiterpènes alors que les autres espèces françaises n'ont pas de monoterpènes et un mélange de sesquiterpènes

2.3. Le signal d'alarme (32,85,86,111).

Lorsqu'un intrus s'introduit dans la termitière, l'alerte est probablement donnée de plusieurs façons, dont certaines sont encore méconnues. Un premier signal connu est donné par les soldats. Quand ils sont perturbés, ils frappent le substrat avec la face ventrale de leur tête. Ce signal est transmis par les galeries aux autres membres de la colonie. Cette communication vibratoire déclenche la fuite des ouvriers. Une vibration en un point de la termitière (comme un effondrement) déclenche une diminution de l'activité des ouvriers et un retrait de la source vibratoire. Après l'arrêt de la vibration, les ouvriers retournent dans la zone où s'est déclenchée l'alarme. Plus l'intensité de la vibration est importante plus l'éloignement de la source est long.

Numéro	terpène	<i>Santo.</i>	<i>Urbis.</i>	<i>Balka.</i>	<i>Luci.</i>	<i>Corsi.</i>	<i>Banyu.</i>	<i>grassei</i>
1	Mono terpène α-pinène	+++						
2		+++						
3		+++						
4	S		++		+	++		
5			++	+++	++	+		
6						+	+++	
7			+					
8	Sesquiterpènes		+					
9		+						
10	Sesquiterpènes				+++			
11		+						
12						+++	+++	
13	S		+	++				
14								+++
15	γ-cadinène				+++	+++		
16	S							
17					++	+++		
18					+			
19	Géranyl- linalool	++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
20		+++						

Tableau 2: Sécrétions défensives identifiées chez les soldats des *Reticulitermes* européens. (30)

Il existe aussi des signaux chimiques donnés par les ouvriers et/ou les soldats qui permettent de donner l'alarme et de localiser la zone d'attaque. Chez l'ouvrier, les molécules isolés (une cétone, un alcool, un acide gras) fonctionnent principalement comme attractifs. Chez les soldats les molécules extraites de la glande frontale agissent à la fois comme attractifs mais aussi en donnant un signal d'alarme chez les ouvriers et chez les soldats.

L'efficacité de la défense de la société implique bien évidemment une bonne reconnaissance des congénères.

CONCLUSION

PREMIERE PARTIE

Avec certaines castes qui perdent leur capacité à s'alimenter (reine, roi, néoténiques et soldats), et d'autres qui se consacrent à leur fournir la nourriture (ouvriers), la fonction d'alimentation n'est plus assurée au niveau de l'individu mais à celui de la colonie. Cette dépendance fonctionnelle est également valable pour la fonction de défense que seuls les soldats ont en charge. La spécialisation des individus est encore plus exacerbée pour la fonction de reproduction puisque tous les œufs sont pondus par le couple royal. Ceci nous montre comment les sociétés évoluent vers des "super-organismes", un peu à l'image des cellules qui nous composent.

Cependant, la dépendance entre les castes ne s'instaure que lorsque les conditions sont stables, et le développement des individus est remarquablement modulable selon les besoins de la colonie à chaque instant. Les individus de stades avancés émettent des phéromones qui exercent comme un rétrocontrôle négatif sur les individus aux stades plus précoces de développement. Ces médiateurs chimiques ont ainsi un rôle que l'on pourrait rapprocher de celui des hormones qui régulent le développement et l'activité de nos tissus...

Enfin, l'extension préoccupante des termites peut également être mise en relation avec l'abondance du substrat qui leur sert à la fois d'habitat et de nourriture: le bois. Or, les enzymes qui en permettent la digestion, extrêmement peu répandues dans le règne animal, ne sont pas synthétisées par le termite lui-même, mais par les protozoaires qu'il héberge dans ses réservoirs digestifs. Les termites vivant en société sont ainsi non seulement dépendants de leurs congénères, mais aussi d'autres espèces unicellulaires avec lesquelles ils ont individuellement établi des symbioses. Ces espèces hébergent d'ailleurs également des bactéries dans leur cytoplasme. Tous ces êtres fonctionnent ainsi selon un très haut degré d'organisation. Ceci montre que des espèces et des individus qui ont su tirer parti les uns des autres jusqu'à développer des besoins réciproques, sont sans doute parmi les plus grandes réussites du monde vivant. En conséquence on est en droit de se demander si l'individualisme est l'avenir de l'homme...