

Les collections de nids de termites (Isoptera) du Musée royal de l'Afrique centrale

Jean DELIGNE^{1,2} & Eliane DE CONINCK²

¹ Professeur honoraire de l'Université libre de Bruxelles (e-mail : jdeligne@skynet.be).

² Entomology, Royal Museum for Central Africa, Leuvensesteenweg 13, 3080 Tervuren (e-mail: eliane.de.coninck@africamuseum.be).

Abstract

The entomology section of the Royal Museum for Central Africa has an interesting collection of termites' nests in its research unit. In December 2009, the authors organized an exhibition for the members of the Royal Belgian Entomological Society, based on a selection of these nests and relevant scientific documentation. The presentation of this material is the subject of this article. It highlights the large diversity of nests within the Order Isoptera (in such matters as spatial position in the environment, selection of building material, external shape and internal structure), certain features of their functional morphology and importance in taxonomic research.

Keywords: termites, Isoptera, nest, defence, functional morphology.

Résumé

Le Musée royal de l'Afrique centrale conserve dans ses locaux de recherche en entomologie une intéressante collection de nids de termites. En décembre 2009 les auteurs ont réalisé une exposition de certains de ces nids et de documents scientifiques les concernant à l'intention des membres de la Société royale belge d'Entomologie. La présentation de ce matériel, reprise dans le présent article, met l'accent sur la grande diversité des nids au sein de l'ordre des Isoptères (localisation dans l'espace, matériaux utilisés, forme externe et structure interne), sur certains aspects de leur morphologie fonctionnelle ainsi que sur leur intérêt taxonomique.

Samenvatting

Het Koninklijk Museum voor Midden-Afrika herbergt in de onderzoekseenheid van de Afdeling Entomologie een interessante verzameling termietenkasten. In december 2009 organiseerden de auteurs voor de leden van de Koninklijke Belgische Vereniging voor Entomologie een tentoonstelling rond een selectie van deze termietenkasten, aangevuld met relevante wetenschappelijke documentatie. De presentatie van dit materiaal, besproken in dit artikel, legt het accent op de grote diversiteit van nesten in de orde Isoptera (betreffende de lokalisatie in het milieu, de gebruikte bouwmaterialen, de uitwendige vorm en de interne structuur), sommige kenmerken van hun functionele morfologie en het belang ervan in taxonomisch onderzoek.

Introduction

En décembre 2009, à l'initiative de M. Dall'Asta, la Société royale belge d'Entomologie a tenu une réunion de travail dans les locaux de recherche du Musée royal de l'Afrique centrale. À cette occasion diverses collections entomologiques remarquables du Musée ont été présentées, et parmi elles une collection de nids de termites. Le texte qui suit décrit sommairement cette exposition de nids et reprend les commentaires scientifiques qui ont accompagné sa présentation.

A. Intérêt de l'étude des nids

D'un point de vue scientifique, l'étude des nids de termites n'est ni marginale ni anecdotique parce que les nids sont au cœur même de la biologie des termites. Tous les termites ont un nid dans lequel ils séjournent en permanence ou qu'ils regagnent régulièrement (sauf dans le cas particulier de l'essaimage). L'importance du nid s'explique notamment par le fait que la plupart des termites sont des insectes mous, peu pigmentés, fragiles et donc vulnérables auxquels le nid apporte une



Fig. 1. Savane arbustive à *Cubitermes* (Sud-Shaba).
Photo G.F. de Witte.

protection (contre des facteurs – notamment température et taux d'humidité – défavorables du milieu) et une *défense* (contre leurs nombreux prédateurs, notamment les fourmis). En outre c'est dans le nid que sont pondus et soignés les œufs, nourris et soignés les jeunes ainsi que les reproducteurs. Dans certaines espèces c'est aussi le lieu où sont conservées des provisions alimentaires ou cultivés des champignons.

Avec un peu d'ironie on peut ajouter que les nids sont non seulement utiles aux termites mais qu'ils peuvent aussi apporter une aide précieuse aux entomologistes qui les étudient, et en particulier à trois catégories d'entre eux.

- 1) Les écologistes : une étape de l'écologie quantitative est de faire une estimation de l'effectif et de la biomasse des populations ; en ce qui concerne les termites, la présence de nids épigés (fig.1) facilite cette estimation, puisqu'elle permet de compter les nids présents sur une aire donnée et de dénombrer les habitants d'une partie de ces nids.

- 2) Les récolteurs : les termites sont des insectes généralement très discrets, souvent cachés dans le sol ou logés à l'intérieur de pièces de bois ; les nids épigés, lorsqu'ils existent, ont le grand intérêt de signaler la présence d'une colonie et permettent de faire les prélèvements souhaités.

- 3) Les taxonomistes : certaines particularités des nids peuvent compléter utilement la diagnose d'une espèce (ou d'un taxon supra-spécifique), au même titre ou même parfois mieux qu'une caractéristique morphologique des individus.

II. Caractéristiques et catégories de nids

Il existe une grande diversité de nids, qui peuvent différer notamment par leur position dans le milieu, leur matériau de construction, leur taille, leur morphologie externe et leur structure interne. Au-delà de la simple description de ces caractéristiques, il est intéressant d'envisager l'aspect fonctionnel des nids, c'est-à-dire d'examiner comment les caractéristiques observées peuvent améliorer la survie des espèces dans leur environnement particulier.

Pour la présentation des nids africains de cette exposition nous avons pris comme fil conducteur les différents matériaux dont ils sont constitués, ce qui nous amène à considérer quatre grandes catégories (points C à F ci-dessous).

C. Nids creusés

Certains nids ne contiennent pas – au sens strict – de matériau de *construction*, parce qu'ils ne sont pas *construits* mais bien *creusés* dans un matériau préexistant. C'est notamment le cas des nids que des termites creusent dans une pièce de bois où ils trouvent à la fois le gîte et le couvert. La fig.2, obtenue en tomographie computerisée permet de bien illustrer ce type de nid. Elle montre un secteur d'un tronc de *Pinus* miné par une colonie du

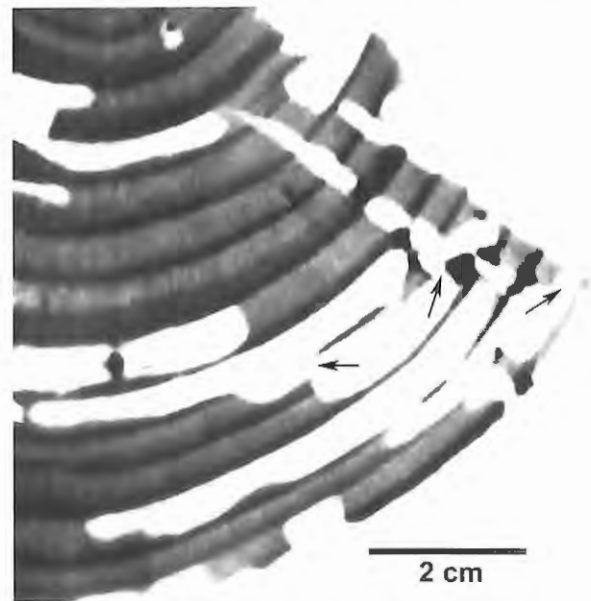


Fig. 2. Coupe transversale en tomographie computerisée d'un tronc de pin mort miné par *Reticulitermes santonensis*. Galeries concentriques et passages étroits (flèches).

termite de Saintonge *Reticulitermes santonensis*. Dans ce tronc, les termites ont rongé le bois de printemps (plus tendre) mais ont laissé en place le bois d'automne (plus dur), délimitant ainsi un réseau de galeries concentriques relativement étroites. En outre les différents secteurs du nid ne communiquent entre eux que par d'étroits passages. Ces galeries et ces passages exigus contribuent à la défense de la colonie en limitant la taille des prédateurs potentiels et en freinant ou même en empêchant leur progression dans le nid.

Chez certaines espèces dites à nid d'une seule pièce, la vie entière de la colonie se déroule dans une même pièce de bois, qui n'est ouverte vers l'extérieur qu'au moment de l'essaimage (Kalotermitidae, Termopsidae, quelques Rhinotermitidae dont *Prorethitermes*). Dans d'autres espèces, dites à nid intermédiaire (Mastotermitidae et la plupart des Rhinotermitidae) une colonie dont la population s'accroît peut construire un réseau de galeries par lesquelles des individus quittent la pièce de bois initiale pour envahir de nouvelles.

Des termites mineurs de bois d'œuvre (poutres, meubles, poteaux...), ou d'arbres (cacaoyer, caféier...) et d'autres végétaux cultivés (canne à sucre, théiers...) peuvent comme on sait occasionner des dégâts économiques dans les régions tropicales et tempérées chaudes. Il faut cependant souligner que parmi les quelque 2.650 espèces de termites décrites moins de 10% sont responsables de tels dégâts. De façon générale les termites jouent des rôles écologiques importants et globalement favorables en recyclant la matière organique ou en modifiant les propriétés et la structure des sols (HOLT & LEPAGE, 2000).

Aux nids simplement creusés dans le bois – ou parfois dans le sol – on peut opposer des nids dits « séparés » qui comportent des chambres dont les parois sont construites ou consolidées par les termites eux-mêmes, et que les termites doivent quitter pour se procurer leur nourriture. Comme dans le cas des nids creusés, ces nids séparés sont des systèmes fortement fermés, qui ne communiquent avec l'extérieur que par un nombre limité de passages.

Il existe de nombreuses sortes de nids séparés, qui diffèrent tant par les matériaux de construction utilisés que par leur architecture.

D. Nids en carton stercoral

Le mot de carton évoque d'abord le matériau fabriqué et utilisé par l'homme. C'est une variété

de papier épais (>224 g/m²), constitué à partir de fibres végétales, principalement de cellulose. Ces fibres sont réduites mécaniquement et mises en suspension dans l'eau de façon à former une pâte qui est étalée en couche puis séchée. L'homme fabrique papier et carton depuis bientôt 2000 ans (précisément depuis 105 après J-C.).

Les termites fabriquent du carton de bois depuis sans doute plus de 100 millions d'années puisqu'ils sont attestés et déjà bien diversifiés au Crétacé (144 à 65 10⁶ ans). Cette fabrication est associée à leur alimentation. Les termites xylophages ont en effet des mandibules bien adaptées pour ronger finement le bois grâce à une dent pré-molaire qui fonctionne comme un rabot (DELIGNE, 1999) et à une *mola* conformée en râpe. Le bois émincé et râpé est ingéré puis digéré dans le tube digestif mais les fèces contiennent encore une proportion importante de fibres non (ou incomplètement) digérées. Ces fèces correspondent donc à une pâte de bois. Cette pâte stercorale est étalée et façonnée à l'aide des pièces buccales par certains termites pour construire la paroi et les cloisons d'un nid séparé. À ce matériau ils peuvent ajouter de la salive ainsi que des matériaux (par exemple des éléments minéraux) prélevés directement dans le milieu et qui n'ont pas transité par le tube digestif.

En voici quelques exemples.

1° *Microcerotermes parvus*

Le nid (fig. 3) a une forme générale de toupie, pointue vers le bas et largement arrondie vers le haut. Cette forme du nid ne lui permet évidemment pas de se maintenir en équilibre sur le sol. Il faut comprendre que le nid de cette espèce est en grande partie enterré dans le sol où il bénéficie de conditions plus stables de température et d'humidité. Il dépasse cependant au-dessus du niveau du sol par son 1/5^{ème} supérieur environ. Le fait d'être ainsi partiellement épigé présente un intérêt physiologique. En effet le nid abrite des milliers d'individus qui doivent respirer, donc se procurer de l'oxygène et éliminer du CO₂ par des échanges avec l'air du milieu. Comme le sol est relativement pauvre en air, il est très utile que la partie supérieure du nid soit en contact direct avec l'air atmosphérique. Cette partie supérieure ne comporte pas d'orifices visibles à l'œil nu mais les échanges gazeux se font par diffusion à travers sa paroi (microporosités).

Une coupe transversale dans la pointe du nid (fig. 4) présente un contour circulaire et montre bien les cloisons de carton disposées de façon

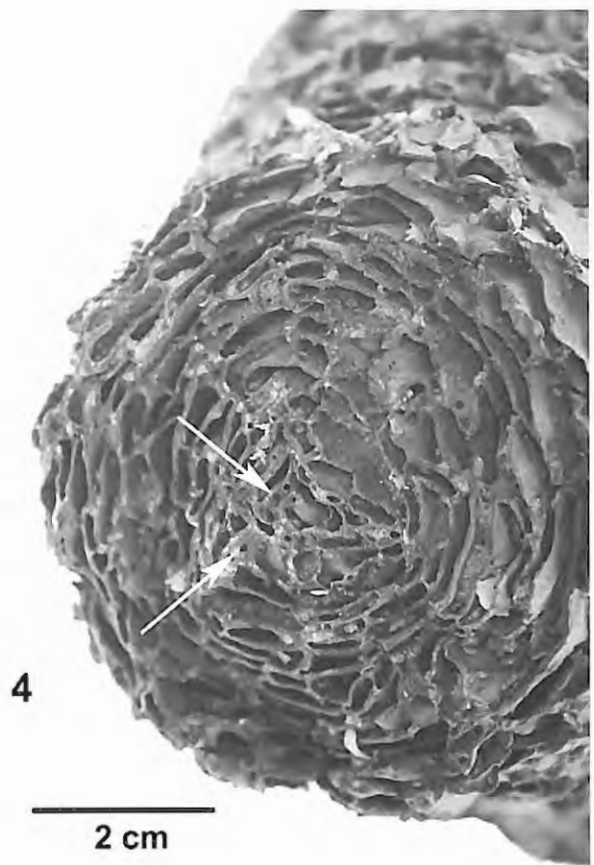
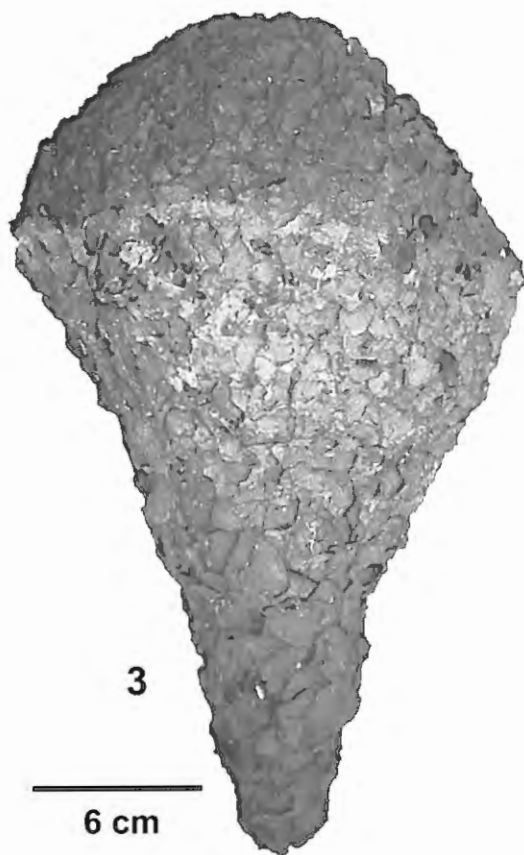


Fig. 3. Nid de *Microcerotermes parvus*.

Fig. 4. Coupe transversale dans la pointe d'un nid de *M. parvus*, montrant les chambres aplaties concentriques et les passages étroits de communication (flèches).

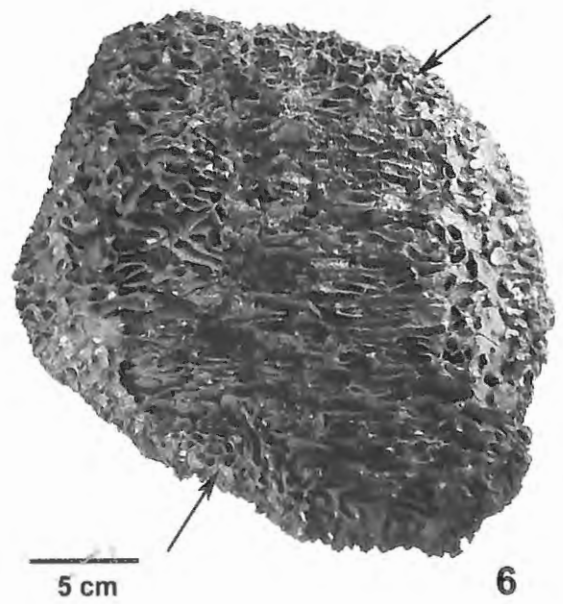
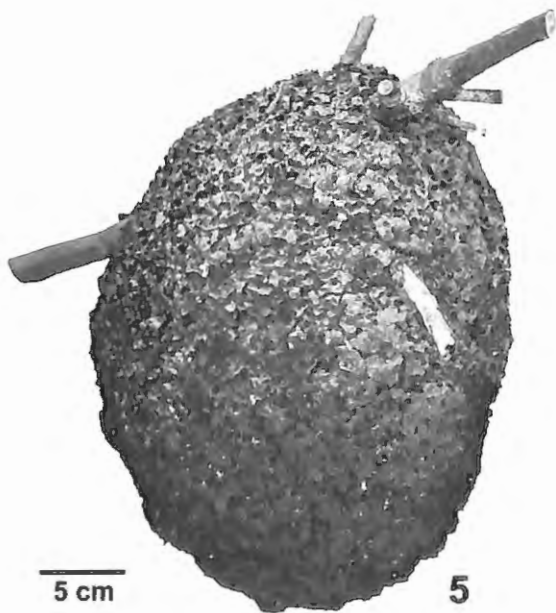


Fig. 5. Nid arboricole de *Nasutitermes arborum*.

Fig. 6. Coupe verticale axiale dans un nid de *N. arborum*. Zone externe alvéolaire (flèche) entourant l'habitable à chambres aplaties.

concentrique, délimitant entre elles un réseau de chambres très aplaties, qui communiquent par de petits orifices. On est frappé par la ressemblance morphologique entre cette structure construite par *Microcerotermes* et celle qui est simplement creusée dans un tronc par *Reticulitermes* (fig. 2) !

2°) *Nasutitermes arborum*

Cette espèce mérite bien son nom puisque son nid (fig. 5) est arboricole, suspendu à des branches d'arbre à plusieurs mètres de haut. Cette position, qui place le nid en plein air, est évidemment favorable aux échanges gazeux nécessaires à la respiration de la colonie. Elle le défend aussi contre certains prédateurs qui ne peuvent pas l'atteindre à cette hauteur. En outre, dans les régions inondables, elle le met à l'abri de la montée des eaux. En revanche elle impose aux termites de dépenser de l'énergie pour construire tout le long du tronc de l'arbre des galeries d'autant plus longues que le nid est élevé, et pour les parcourir dans un incessant va-et-vient entre le nid et le sol où ils trouvent les morceaux de bois mort dont ils se nourrissent. Chaque situation

représente donc un compromis entre des avantages et des inconvénients d'ordres divers.

L'architecture du nid est complexe (fig. 6). On peut y distinguer deux zones concentriques principales: une zone externe à structure alvéolaire très serrée et une zone centrale où des feuilletts plus ou moins horizontaux séparent l'une de l'autre des cellules très aplaties. Grâce aux nombreux planchers très rapprochés les milliers d'habitants de la termitière peuvent disposer d'une surface suffisante pour circuler et se maintenir dans un volume réduit.

E. Nids en terre (notamment stercorale) sans meule à champignon

Contrairement à une opinion répandue les termites ne se nourrissent pas uniquement de bois. Leur nutriment énergétique principal est toujours la cellulose et ses dérivés mais, selon les espèces, ces substances peuvent être obtenues à partir d'aliments différents. Il s'agit non seulement de bois (sec, humide et plus ou moins dégradé), mais aussi des tiges de plantes herbacées, notamment

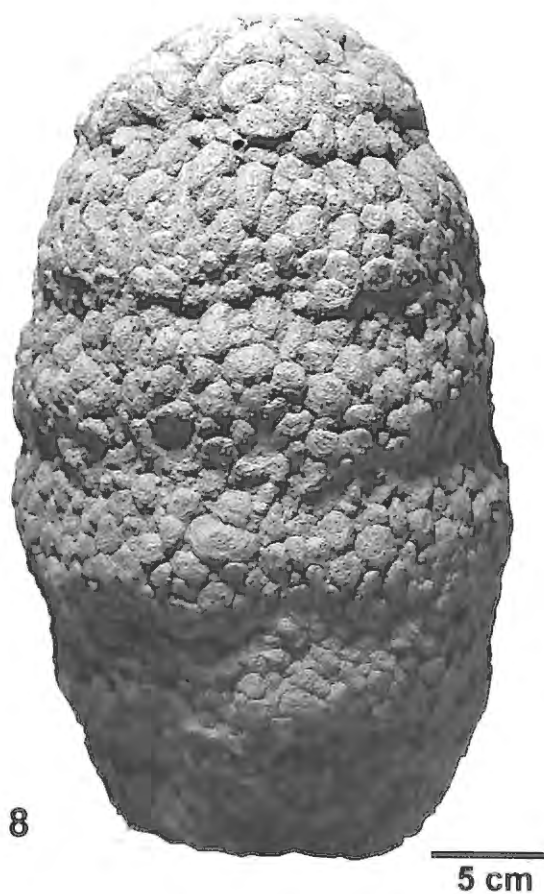
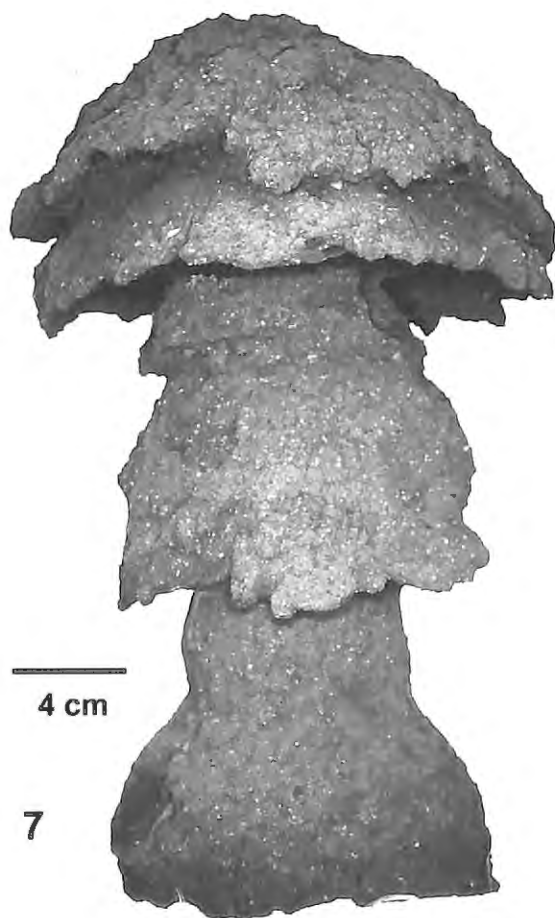


Fig. 7. Nid de *Cubitermes fungifaber* à trois chapeaux.
Fig. 8. Nid de *Thoracotermes macrothorax*.

les chaumes de graminées, de feuilles vertes ou mortes, d'excréments d'herbivores, et même de papier, de carton ou de tissus... En outre environ la moitié des espèces connues de termites sont « humivores » : ils se nourrissent d'humus, ou plus précisément de terre prélevée dans les horizons superficiels du sol et contenant des matières végétales en décomposition. Avec leurs fèces, de consistance pâteuse, ils rejettent les éléments minéraux ingérés ainsi qu'une fraction non digérée des matières organiques.

Pour construire les cloisons et les parois de leur nid, les termites humivores utilisent leurs fèces et, dans une proportion variable, parfois très importante, de la terre prélevée directement dans le milieu et imprégnée de salive. Ils ne construisent jamais de meule à champignon.

Dans certaines espèces humivores, le nid est entièrement souterrain et simplement formé d'un ensemble diffus de galeries et de chambres à paroi maçonnée. Dans d'autres espèces le nid, souterrain ou partiellement épigé, est plus compact et présente une architecture plus précise.

Voici quelques exemples de nids compacts.

1°) *Cubitermes fungifaber*

Cette espèce et d'autres espèces du même genre sont souvent très abondantes dans les savanes africaines (fig. 1). Leurs nids très caractéristiques dits « en champignon » (fig. 7) comportent une partie souterraine et une colonne épigée surmontée d'un ou plusieurs chapeaux dont la position et la forme suggèrent qu'ils protègent le nid de la pluie. La pluie parfois très violente des régions tropicales peut en effet provoquer des dégâts par érosion, dégâts qu'un ou plusieurs chapeaux peuvent limiter. Les chapeaux peuvent aussi faciliter la respiration des habitants! En effet, par temps sec, la diffusion de l'O₂ et du CO₂ peut se faire en suffisance à travers les microporosités remplies d'air de la paroi. En revanche, par temps de pluie, la situation est plus critique. Un film d'eau recouvre alors le nid et toute la paroi peut s'imprégner d'eau. Or la diffusion des gaz respiratoires est 300.000 fois plus lente dans l'eau que dans l'air et les échanges respiratoires du nid risquent d'être fortement affectés. Un chapeau peut donc diminuer ce risque en maintenant plus sèches certaines parties du nid (la face inférieure des chapeaux et la portion de la colonne située en dessous des chapeaux).

2°) *Thoracotermes macrothorax*

Les nids de cette espèce (fig. 8) comportent une partie souterraine et une colonne cylindrique

épigée massive, fermée vers le haut par un dôme arrondi. Toute la paroi est mamelonnée d'une façon tout à fait caractéristique de l'espèce et de quelques espèces voisines du même genre (chaque mamelon correspond à la position d'une cellule à l'intérieur du nid). Le nid figuré montre quatre légers étranglements annulaires qui marquent des étapes successives de la construction.

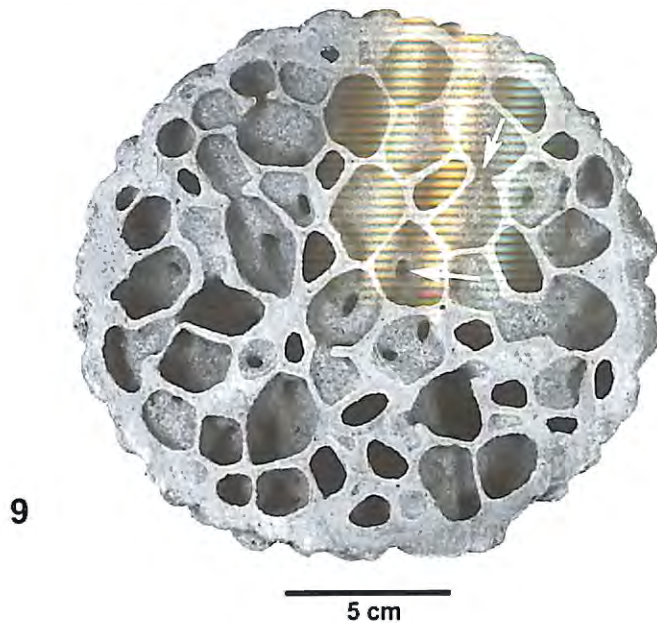
Si l'on découpe une tranche horizontale dans un nid (fig. 9) on constate que l'intérieur du nid est constitué par un ensemble de cellules de taille comparable qui ne communiquent entre elles que par un nombre limité d'orifices étroits. Le nid est donc très cloisonné. Une étude biométrique montre que les orifices sont calibrés de telle sorte qu'un soldat de l'espèce constructrice peut y loger exactement sa tête. Campé dans un orifice et armé de ses puissantes mandibules prêtes à mordre, le soldat peut ainsi s'opposer efficacement au passage de prédateurs, par exemple de fourmis. En cas de brèche accidentelle dans le nid, le nombre relativement réduit d'orifices de communication entre les cellules permet à une vingtaine de soldats d'empêcher les prédateurs de passer d'un niveau à l'autre du nid ce qui peut limiter la gravité d'une invasion.

La structure du nid de *Thoracotermes* est donc adaptée à un mode de défense qui consiste à bloquer un nombre réduit de passages étroits. C'est une stratégie de position, dont on trouve l'équivalent dans un château-fort.

Notons que chez les termites la structure du nid peut être adaptée à des stratégies de défense différentes (DELIGNE & PASTEELS, 1982). La fig. 10 en montre un exemple. Dans cette tranche épaisse d'un nid de *Nasutitermes princeps* les chambres sont grandes et communiquent largement entre elles. Les soldats sont relativement nombreux, très mobiles et dotés d'armes chimiques particulièrement efficaces (glu toxique projetée sur l'adversaire). En cas d'attaque, les soldats peuvent circuler rapidement dans le nid et intervenir en nombre pour s'opposer à l'ennemi. C'est une stratégie de mouvement.

3°) *Noditermes lamanianus*

Les nids de cette espèce (fig. 11) illustrent bien le phénomène de plasticité du comportement constructeur des termites. Ils sont toujours formés d'un même élément architectural (un module en forme de gourde ovoïde ou piriforme), mais le nombre et la disposition relative de ces modules varie d'un nid à l'autre. Ils peuvent être disposés côte à côte ou superposés, en nombre et selon des combinaisons variables.



9

5 cm



10

5 cm

Fig. 9. Tranche transversale épaisse (2 cm) dans un nid de *T. macrothorax*, montrant le cloisonnement cellulaire et les orifices calibrés de communication (flèches).

Fig. 10. Tranche épaisse (2 cm) dans un nid de *Nasutitermes princeps*, montrant les cloisons très contournées et les larges passages.

La fig. 12 illustre un phénomène instructif. Elle montre un nid qui est tombé accidentellement à plat sur le sol et que les termites ont remanié de façon à reconstruire sur sa base une nouvelle colonne verticale. On peut en déduire que le nid n'a pas une structure figée ; il peut être modifié et partiellement refait en fonction des circonstances. On peut comparer cette *régénération* morphologique du nid sous l'action des termites à la régénération d'un os fracturé, grâce à l'action des ostéoblastes.

Notons qu'il n'est pas très étonnant que le premier nid soit tombé : il était long, mince et à base étroite, donc peu stable. Cette morphologie illustre un autre type de compromis : un tel nid, long et mince, présente un rapport surface/volume

plus grand qu'un nid plus massif, ce qui facilite ses échanges gazeux avec l'extérieur ; en revanche il est moins stable.

4°) *Procubitermes* sp.

Contrairement à l'exemple précédent, certains nids peuvent être hauts et plats tout en restant stables. C'est le cas de certains nids construits le long d'un tronc d'arbre auquel ils sont étroitement accolés et qui leur sert de support. À la manière d'un épiphyte ils bénéficient ainsi de la résistance mécanique de l'arbre. Évidemment, si l'arbre tombe, ils sont entraînés dans sa chute...

5°) Genre *Apicotermes*

Les nids d'*Apicotermes*, exclusivement africains, sont sans doute les nids les plus



11

6 cm



12

6 cm

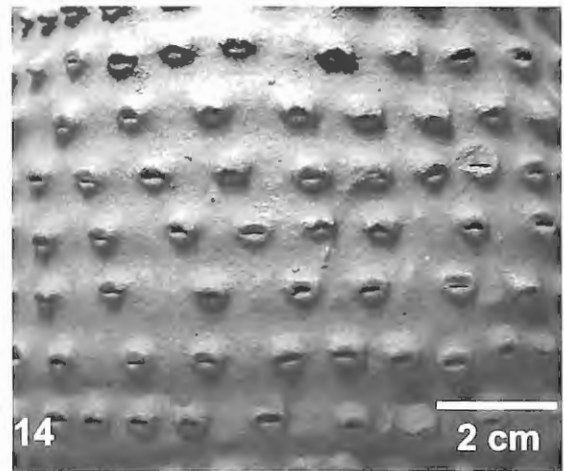
Fig. 11. Nid de *Noditermes lamanianus* formé d'un ensemble de modules juxtaposés et superposés.

Fig. 12. Nid de *N. lamanianus* tombé au sol et reconstruit à la verticale.



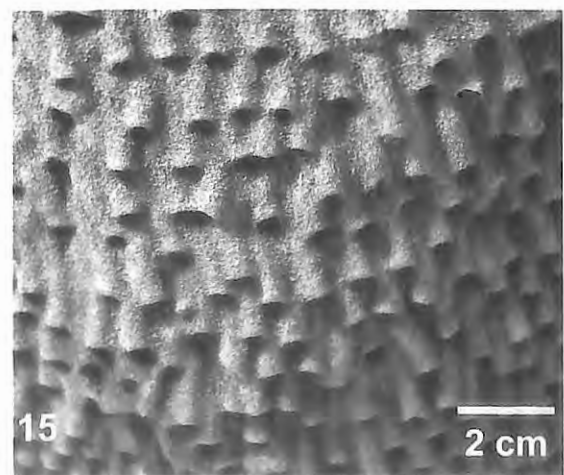
5 cm

13



14

2 cm



15

2 cm

complexes construits par un insecte et même par un animal.

Les nids sont entièrement souterrains (ou *hypogés*), situés à une profondeur de 10 à 80 cm en dessous de la surface du sol, et donc assez difficiles à découvrir. Le Dr Jules Desneux (de Bruxelles), ancien membre de notre société entomologique, est un pionnier de l'étude de ces nids. En étroite collaboration avec le Musée royal de l'Afrique centrale (à l'époque « Musée du Congo ») il les a fait connaître (DESNEUX, 1918) et leur a consacré de remarquables travaux (DESNEUX, 1948 ; DESNEUX, 1952 ; etc.).

Le nid est construit dans une cavité que les termites ont creusée dans le sol. Une fois achevé, le nid, n'occupe pas la totalité de cette cavité et il reste donc séparé du sol environnant par un espace (la *paraécie*) rempli d'air. Cette couche d'air facilite les échanges gazeux entre le nid et le milieu. Dans certaines espèces la paraécie est remplie d'un sable grossier, perméable à l'air.

Dans la plupart des espèces les nids ont une forme générale ovoïde, présentent une paroi à structure complexe et sont divisés à l'intérieur en larges étages superposés. En dehors de ces traits communs les nids des différentes espèces présentent des différences parfois très marquées. Ces différences se manifestent déjà dans l'aspect extérieur de leur paroi.

Chez *Apicotermes angustatus* (fig. 13) la paroi montre plusieurs dizaines de bourrelets horizontaux circulaires qui sont percés à intervalles réguliers par de petits orifices. Chez *Apicotermes gurgulifex* (fig. 14) ces orifices ont la forme de fentes horizontales qui s'ouvrent à l'extrémité de tubes courts que DESNEUX a comparés à des gargouilles. Ces tubes sont formés par une lèvre supérieure arquée et inclinée vers le bas, et par une lèvre inférieure plus courte et moins inclinée. Ces gargouilles empêchent vraisemblablement l'eau de ruissellement de pénétrer dans le nid par les orifices extérieurs. Chez *Apicotermes lamani* (fig. 15) chaque orifice est recouvert - et donc caché à la vue - par une sorte d'auvent tubulaire soudé à la paroi du nid sur toute sa longueur et ouvert vers le bas.

Qu'ils soient bien visibles de l'extérieur ou plus ou moins masqués, les orifices externes

correspondent certainement à des orifices d'aération du nid mais le circuit d'aération qui traverse la paroi peut être plus ou moins complexe. A titre d'exemple, chez *Apicotermes arquieri* les orifices extérieurs sont recouverts d'un enduit sableux perméable à l'air et ils communiquent par de fins canalicules avec une galerie creusée dans l'épaisseur de la paroi. La fig. 16 montre un nid de cette espèce en coupe verticale et axiale. On y voit clairement l'enduit sableux (A) et les galeries de la paroi situées au niveau de chaque étage de l'habitable. Un fil souple (B) introduit dans une extrémité d'une galerie en ressort par l'autre extrémité, indiquant bien que la galerie est continue tout autour du nid. Entre chaque galerie et l'étage correspondant de l'habitable les termites ont aménagé une fente courbe (C) extrêmement fine (de l'ordre du dixième de millimètre) par où l'air peut diffuser. Il faut noter que ce système ne permet pas aux termites d'entrer et de sortir de leur nid parce que les orifices externes et les fentes internes sont nettement trop étroits pour leur livrer passage. D'une espèce à l'autre d'*Apicotermes* la paroi du nid peut différer par sa structure interne : présence ou absence de galerie circulaire, disposition, dimension et forme des conduits d'aération...

L'habitable du nid est divisé en une dizaine à plusieurs dizaines d'étages, séparés par des planchers horizontaux. Pour passer d'un étage à l'autre les termites montent - ou descendent - le long de piliers généralement obliques construits entre deux planchers successifs et insérés à proximité d'orifices percés dans ces planchers. Dans les cas les plus complexes, notamment chez *Apicotermes arquieri* (fig. 16), les termites ont aménagé de véritables rampes hélicoïdales qui se poursuivent à travers plusieurs étages. Leur disposition évoque celle des rampes d'accès construites entre les étages d'un parking pour la circulation des voitures. Dans le nid de la fig. 16 un cordon blanc (D) matérialise le trajet hélicoïdal d'une rampe qui franchit sept étages.

À part quelques observations ponctuelles le mode de construction de ces nids n'a jamais pu être suivi et pose de nombreux problèmes. On peut se demander comment les ouvriers, aveugles, et plongés d'ailleurs dans l'obscurité la plus totale,

Fig. 13. Nid d'*Apicotermes angustatus*, montrant les bourrelets externes horizontaux perforés par des petits orifices d'aération régulièrement espacés.

Fig. 14. Détail d'un nid d'*Apicotermes gurgulifex* avec ses « gargouilles ».

Fig. 15. Détail d'un nid d'*Apicotermes lamani* avec ses auvents tubulaires.

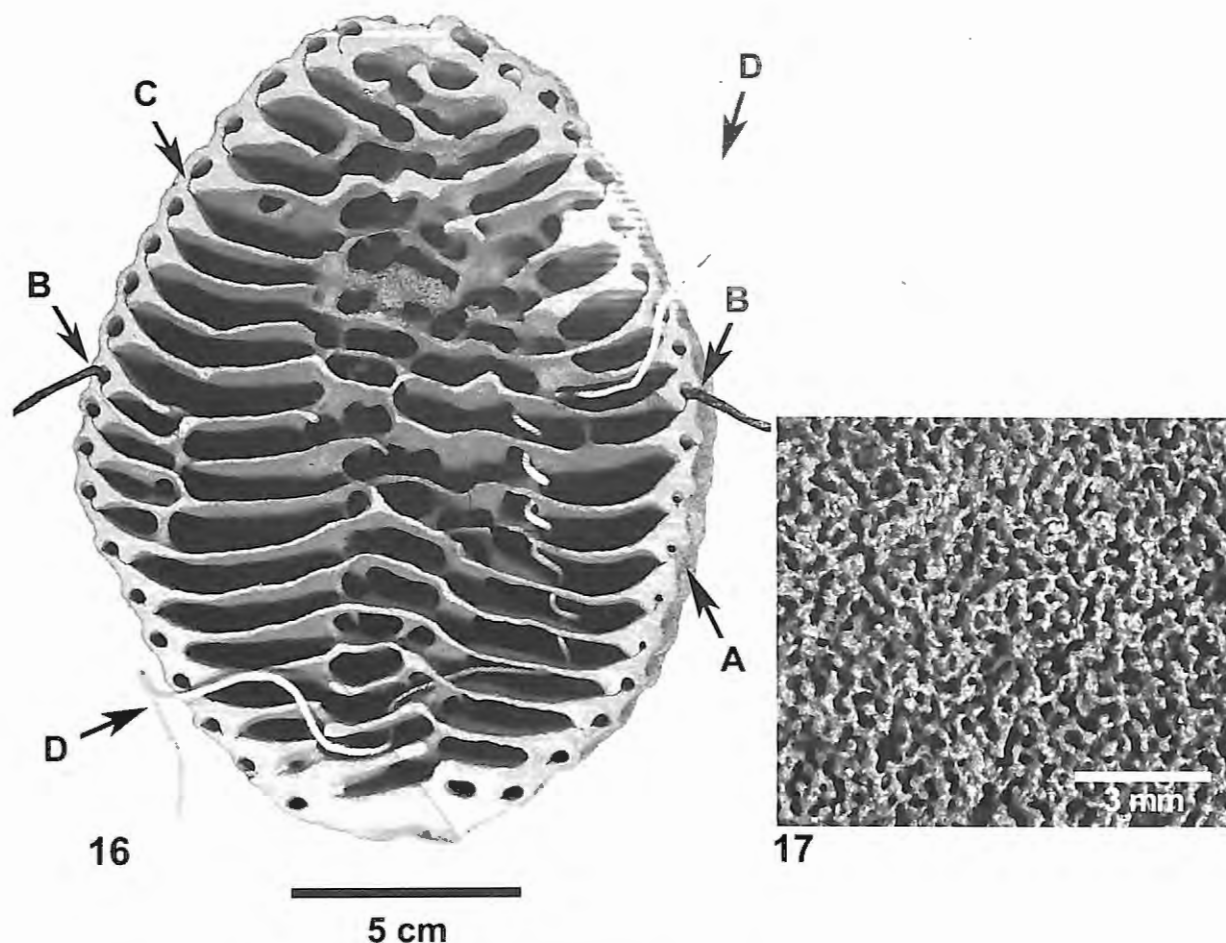


Fig. 16. Coupe verticale axiale dans un nid d'*Apicotermes arquieri* de 18 étages, montrant l'enduit externe sableux (A), un fil souple (flèches B) passé dans une galerie de la paroi, et les fentes internes d'aération (C). Un cordon blanc (D) matérialise un trajet entre étages le long d'une rampe hélicoïdale.

Fig. 17. Crépi chagriné d'un nid d'*Apicotermes arquieri*.

parviennent à construire un ensemble aussi complexe. Un point est particulièrement intrigant : comment s'y prennent-ils pour réaliser certains orifices, galeries ou fentes de la paroi du nid qui sont nettement plus étroits qu'eux-mêmes et dans lesquels ils ne peuvent donc pas circuler. Il faut supposer qu'ils construisent et maçonnet ces passages étroits à reculons en les amenuisant progressivement au fur et à mesure qu'ils reculent.

Les planchers et les parois intérieures du nid ne sont pas lisses mais rugueux, recouverts de petites aspérités et de vermiculures caractéristiques qui forment ce qu'on appelle un « crépi chagriné » (par allusion au « chagrin », cuir grenu, utilisée autrefois pour poncer ou polir). Ce « crépi chagriné » (fig. 17) se retrouve dans tous les nids *Apicotermes* et des genres apparentés. C'est un élément morphologique du nid qui caractérise la sous-famille des *Apicotermitinae*.

F. Nids en terre (non stercorale) et meules à champignons

Dans la sous-famille des *Macrotermitinae*, les termites construisent leur nid uniquement en prélevant des boulettes de terre (plus ou moins argileuse) dans le milieu, en les imprégnant de salive et en les appliquant fortement les unes contre les autres. Ils n'y ajoutent pas d'excréments. En outre, dans certaines chambres du nid ils construisent toujours des « meules à champignons », ce qui leur vaut le nom de termites champignonnistes.

Certains *Macrotermitinae*, notamment les *Macrotermes*, méritent bien leur nom (du grec « *macro-* », grand) car ce sont des termites de grande taille (les soldats peuvent dépasser 2 cm de long). C'est également dans cette sous-famille que l'on rencontre les plus grands nids. Ils ont des

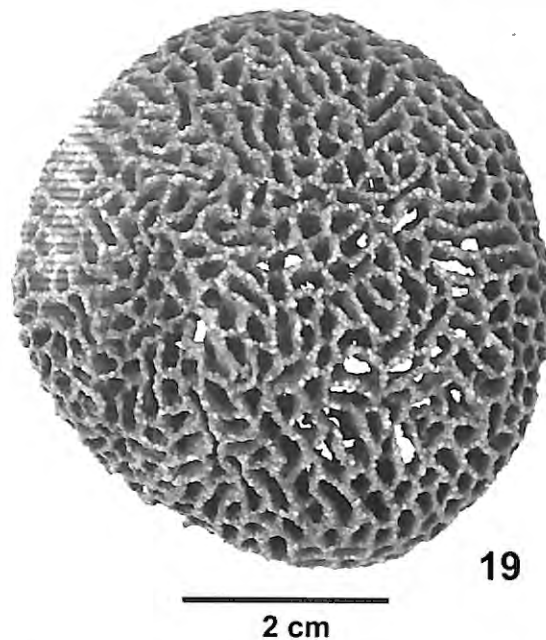
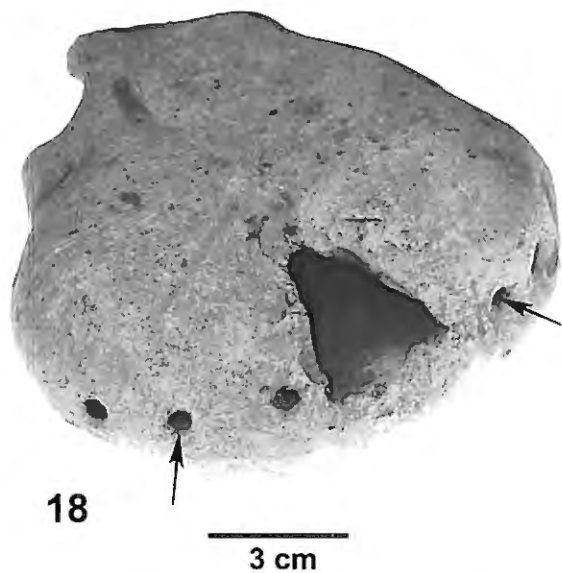


Fig. 18. Cellule royale d'un nid de *Macrotermes* sp. avec ses orifices de communication. Une ouverture accidentelle (triangulaire) montre l'intérieur de la cellule.

Fig. 19. Meule à champignon d'un nid de *Protermes prorepens*.

formes diverses (nids dits en cathédrale, nids en haute tourelle...). Certains sont de véritables collines ayant jusqu'à 5 m de haut et 30 m de diamètre. Ces termites peuvent être considérés comme des « ingénieurs de la biosphère », qui modifient non seulement les paysages mais également la composition des sols, en remontant en surface des éléments prélevés en profondeur. La végétation qui pousse sur ces termitières diffère souvent de la végétation avoisinante.

Le Musée n'a pas de nid géant en collection... mais bien deux types de constructions très caractéristiques présentes à l'intérieur des nids : la cellule royale et les meules à champignons.

1°) Cellule royale

Cette cellule est une chambre aplatie de grande taille et à paroi épaisse où la reine et le roi sont définitivement cloîtrés (fig. 18). Chez certains Macrotermitinae l'abdomen de la femelle reproductrice, la « reine », peut devenir énorme, atteignant plus d'un cm de diamètre et cinq cm de long. Une telle reine, dite « physogastre » est devenue une vraie machine à pondre (jusqu'à un œuf toutes les quelques secondes). Les orifices d'accès à la cellule royale sont trop petits pour que les reproducteurs (reine et roi) puissent y passer mais ils permettent aux ouvriers d'y entrer pour les nourrir (avec des aliments liquides régurgités) et d'en sortir pour emporter les œufs pondus.

Tous les Macrotermitinae construisent une

cellule royale. D'autres termites le font également mais c'est loin d'être le cas général : dans beaucoup d'espèces la reine est moins physogastre et le couple royal peut circuler sans entrave dans le nid.

2°) Meules à champignons

Ces structures, toujours présentes dans les nids des Macrotermitinae, possèdent une architecture bien définie caractéristique de l'espèce constructrice, bien que les meules des espèces d'un même genre montrent souvent de nombreux points communs. Elles peuvent donc servir utilement pour distinguer certains genres l'un de l'autre et parfois pour identifier les espèces. Elles présentent généralement un grand développement de surface, favorable à leur fonction, grâce à des formes très diverses, constituées de travées, de lamelles, de digitations contournées etc. qui laissent entre elles une part importante d'espaces vides. A titre d'exemple la fig. 19 montre le dôme finement fenêtré d'une meule à champignon de *Protermes prorepens*.

Les meules ne sont pas construites avec de la terre comme les cloisons et les parois du nid mais avec une matière d'origine végétale. Les ouvriers de Macrotermitinae récoltent en effet du bois ou des feuilles qu'ils mâchent et ingèrent. Ces matières transitent dans le tube digestif et peuvent être rejetées par l'anus sous deux formes de fèces : d'une part de vrais excréments liquides et d'autre

part des petites sphères compactes (les *mylosphères*) composées d'un amas de fibres végétales très peu digérées. Ce sont ces mylosphères que les termites utilisent pour confectionner leurs meules.

Il est intéressant de rappeler que les termites ne sont pas les seuls animaux à rejeter deux types de fèces. On sait que la plupart des mammifères rongeurs et lagomorphes, notamment les lapins, produisent non seulement des crottes ordinaires mais aussi des « caecotrophes » qu'ils doivent ingérer à nouveau pour pouvoir en assimiler tous les nutriments, notamment protéines et vitamines.

Les meules des termites sontensemencées par des spores de champignons. Les spores germent et donnent naissance à un mycélium qui se développe à la surface des meules en formant un ensemble enchevêtré de filaments et, de place en place, des élargissements globuleux (les *mycotêtes*). Le champignon se nourrit en digérant progressivement la substance des meules grâce aux enzymes digestives (cellulases, xylanases, amylases...) qu'il sécrète. Les termites compensent la dégradation progressive de la meule par l'apport de nouvelles mylosphères fraîches.

Cette culture de champignons joue un rôle essentiel dans l'alimentation des termites « champignonnistes », selon trois modalités dont l'importance relative peut varier d'une espèce à l'autre.

- Les termites consomment les parties des meules déjà dégradées par les attaques enzymatiques du champignon : *le champignon prédigère ainsi un aliment que les termites n'auraient pas pu exploiter seuls aussi efficacement.*

- Les termites consomment directement une partie du mycélium du champignon, en particulier les mycotêtes : *le champignon sert alors lui-même d'aliment.*

- En mangeant les parties de la meule imprégnées d'enzymes du champignon ou le champignon lui-même, les termites ingèrent des enzymes qui passent dans leur tube digestif et y améliorent la digestion des aliments (ROULAND-LEFÈVRE, 2000) : *le champignon sert alors de fournisseur d'enzymes.*

La visite s'achève par un aperçu des autres nids de termites conservés par le Musée ainsi que par la

présentation des principaux ouvrages qui synthétisent nos connaissances actuelles sur la biologie de ces constructions (NOIROT, 1970 ; GRASSÉ, 1984 ; SANDS, 1998 ; NOIROT & DARLINGTON, 2000).

Références

- DELIGNE J., 1999. - Functional morphology and evolution of a carpenter's plane-like tool in the mandibles of termite workers (Insecta Isoptera). *Belgian Journal of Zoology*, 129 (1): 201-218.
- DELIGNE J. & PASTEELS J.M., 1982. - Nest structure and soldier defence: an integrated strategy in termites. In: *The Biology of social Insects* (M.D. Breed, C.D. Michener and H.E. Evans, Eds): 288-289. Westview Press, Boulder.
- DESNEUX J., 1918. - Un nouveau type de nids de termites. *Revue zoologique africaine*, 5 (3) : 298-312.
- DESNEUX J., 1948. - Les nidifications souterraines des Apicotermes, termites de l'Afrique tropicale. *Revue de zoologie et de botanique africaine*, 41 (1) : 1-54 et planches 1-40.
- DESNEUX J., 1952. - Les constructions hypogées des Apicotermes, termites de l'Afrique tropicale. *Etude descriptive et essai de phylogénie. Annales du Musée royal du Congo belge, Tervuren (Belgique)*, série in 8°, Sciences zoologiques, 17 : 1-98 et planches 1-50.
- GRASSÉ P.-P., 1984. - *Termitologia*, Tome 1. Masson, 676 pp.
- HOLT J.A. & LEPAGE M., 2000. - Termites and Soil Properties. In: *Termites: Evolution, Sociality, Symbiosis, Ecology* (T. Abe, D.E. Bignell and M. Higashi, Eds), chap. 18: 389-407. Kluwer Academic Publishers.
- NOIROT CH., 1970. - The Nests of Termites. In: *Biology of Termites*, (K. Krishna and F.M. Weesner, Eds), vol., 2 : 73-125. Academic Press, New York.
- NOIROT CH. & DARLINGTON J.P.E.C., 2000. - Termites Nests: Architecture, Regulation and Defence. In: *Termites: Evolution, Sociality, Symbiosis, Ecology*, (T. Abe, D.E. Bignell and M. Higashi, Eds), chap. 6: 121-139. Kluwer Academic Publishers.
- ROULAND-LEFÈVRE C., 2000. - Symbiosis with Fungi. In: *Termites: Evolution, Sociality, Symbiosis, Ecology*, (T. Abe, D.E. Bignell and M. Higashi, Eds), chap. 14: 289-306. Kluwer Academic Publishers.
- SANDS W.A., 1998. - *The Identification of Worker Castes of Termite Genera from Soils of Africa and the Middle East*. CAB International, 500 pp.