

## Vie et mort des termitières cathédrales

par Claude Girard et Michel Lepage

*Les termitières édifiées par le genre *Macrotermes*, en Afrique tropicale, sont parmi les constructions les plus importantes réalisées par des insectes. Elles constituent de véritables "mondes", dans lesquels un microclimat très particulier permet la vie de nombreux commensaux. Après la mort de la colonie, c'est tout un cortège d'espèces qui profitera de cet environnement très spécial.*

Les grandes termitières cathédrales sont un des éléments caractéristiques des savanes africaines. Le nid, d'abord hypogé\* durant les deux premières années de son développement, s'élève peu à peu au-dessus du sol au fur et à mesure de sa croissance en volume. A partir du couple fondateur de sexués essaimants, mâle et femelle, la population peut atteindre plusieurs millions d'individus dans le nid adulte.

Les ouvriers, la caste la plus nombreuse, exécutent toutes les tâches : récolte d'aliments (litière végétale d'origines diverses), construction et agrandissement du nid, nourrissage des larves, des soldats et du couple royal. Pour un nid adulte, qui reste encore en état de perpétuel remaniement le résultat final est un échafaudage de tourelles, clochetons et cheminées : l'ensemble peut atteindre jusqu'à 6 m de hauteur et représenter un volume de terre de plusieurs dizaines de m<sup>3</sup>.

### La croissance du nid : des possibilités insoupçonnées

Le potentiel de travail représenté par la population du nid dans sa phase exponentielle permet un accroissement relativement rapide du volume du nid, puisqu'en l'espace d'un an, il peut augmenter de plusieurs m<sup>3</sup>.

### La termitière de *Macrotermes bellicosus* constitue un environnement particulier

Une termitière adulte (hauteur d'un peu plus de 3 m, diamètre de base d'environ 2,5 à 3 m), possède une structure centrale (appelée "habitable") où réside l'essentiel



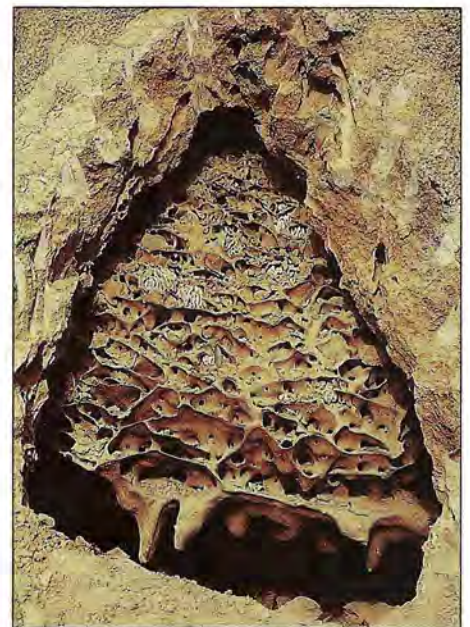
Nid de *Macrotermes bellicosus* dans le nord-ouest de la Côte d'Ivoire.

La croissance du nid épigé peut être très rapide : entre ces deux photos, 12 mois et 2,5 m<sup>3</sup> de terre remaniée. (Cliché Y. Tano).



de la population. C'est là que l'on rencontre le couvain et le couple royal. Cet habitacle, qui a la forme d'un ovoïde de 1 m de haut sur 1,2 m de diamètre, repose sur des piliers coniques en délimitant une "cave" qui joue un rôle dans l'aération du nid. Les chambres contenant les meules à champignons forment une couche de 30 à 40 cm d'épaisseur autour de l'habitable et délimitent une zone centrale où se situe le couvain. L'ensemble est protégé par une enveloppe, l'"idiotèque", lame d'argile d'environ 3 à 5 mm d'épaisseur. Un espace très net sépare l'habitable de la paroi du nid, qui constitue une muraille protectrice des aléas climatiques et des prédateurs.

Le nid occupé par les termites constitue ainsi un milieu clos, doté d'un microclimat particulier : température plus ou moins constante, humidité relative proche de la saturation, concentration en dioxyde de carbone plus élevée.



Coupe transversale dans un nid de *Macrotermes bellicosus* : on remarque l'habitable feuilleté qui repose sur ses piliers et qui est protégé par une épaisse muraille. (Cliché M. Lepage).

\* Hypogé : sous le sol.

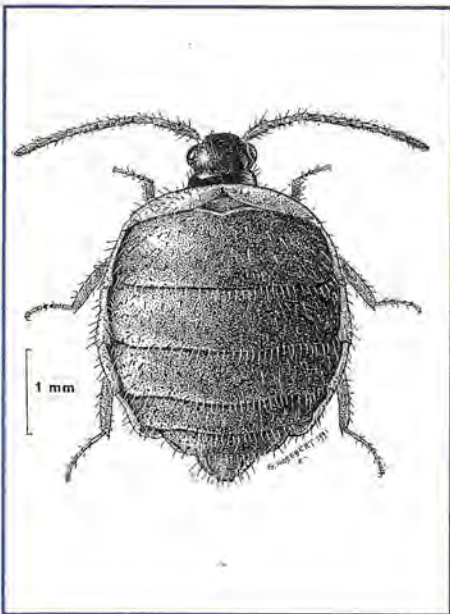


## La vie de la termitière est rythmée par les saisons

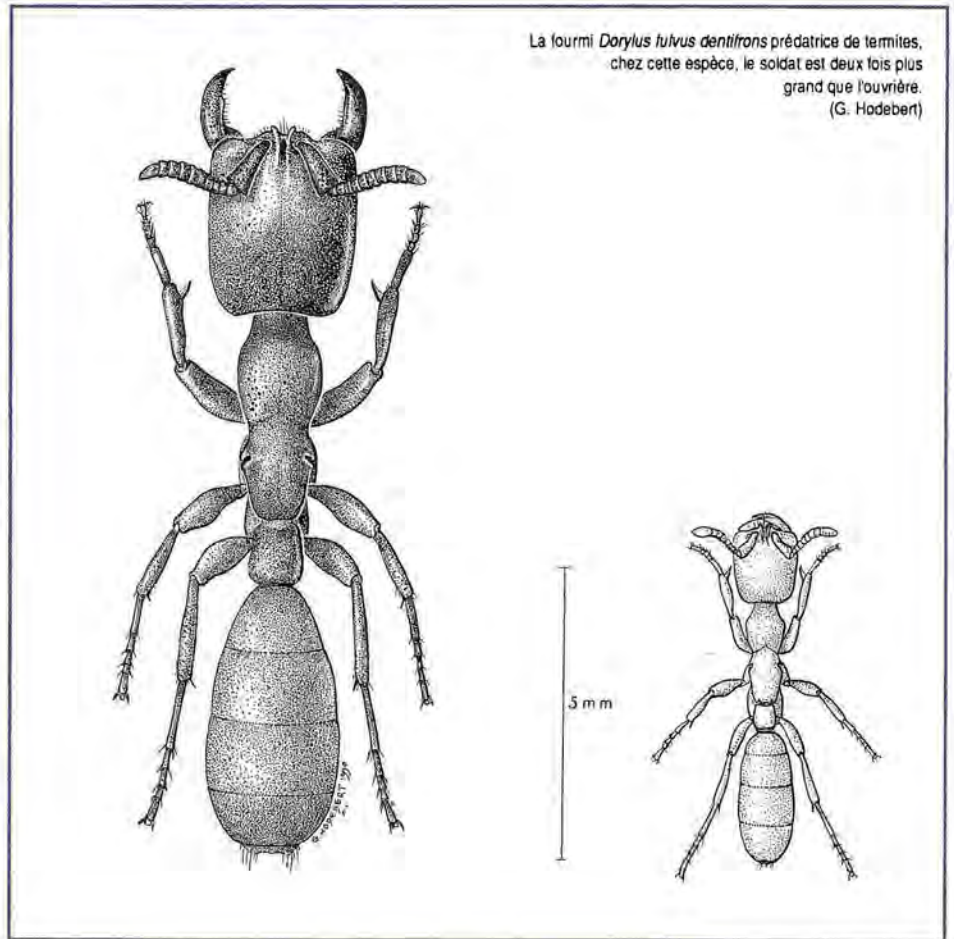
La colonie de termites en activité montre une variation saisonnière de sa récolte de nourriture, en rapport avec les pluies. L'événement majeur dans la vie de la colonie est l'essaimage du couvain de sexués, qui a lieu généralement au début de la saison des pluies. La croissance de la population est subordonnée à la puissance de la ponte de la reine, environ un œuf toutes les deux secondes pour une reine d'un nid adulte. Contrairement à ce qui s'observe chez les Hyménoptères, le mâle fondateur reste avec la femelle tout au long de leur vie commune, enfermé au sein d'une "cellule royale".

## Les espèces commensales : un foisonnement d'espèces et de formes

Il serait trop long d'énumérer les espèces commensales des grands édifices épigés\* de *Macrotermes*, il y a plus de 1500 espèces de termitophiles décrites et beaucoup sont encore inconnues. Ces espèces vivent, semble-t-il, en harmonie, ou sont pour le moins tolérées par les termites eux-mêmes. Ce sont surtout des insectes qui appartiennent aux ordres des Collemboles, des Thysanoures, des *Blattoidea*, des Diptères, des Lépidoptères, des Hémiptères, des Hyménoptères et des Coléoptères. Certains termitophiles sont uniques dans le monde



L'étrange Coléoptère *Staphilinidae Termitobia burgeoni* Cameron, hôte habituel des Termitières vivantes de *Macrotermes*, est représenté ici l'abdomen redressé et recouvrant le reste du corps ; c'est ainsi qu'il apparaît, courant avec rapidité dans les galeries et l'habitable de la termitière. (G. Hodebert).



La fourmi *Dorylus fulvus dentifrons* prédatrice de termites, chez cette espèce, le soldat est deux fois plus grand que l'ouvrière. (G. Hodebert)

vivant, par leurs morphologies très particulières.

Les Coléoptères termitophiles ont été les plus étudiés. La majorité des espèces connues appartient à la famille des *Staphilinidae* ; ils montrent une diversification parmi la plus importante du règne animal. Ces espèces possèdent des adaptations morphologiques et comportementales remarquables.

## La mort de la colonie

A part la prédation sur les castes ouvrières en activité de récolte ou sur les essaimageurs, une colonie adulte de la taille de celle de *Macrotermes* ne peut être détruite que par des prédateurs spécialisés. Ainsi, chez les Mammifères, l'Oryctérope, doté de puissantes griffes, creuse un énorme trou dans le nid pour le vider de ses habitants au moyen de sa langue préhensile. Toutefois, c'est incontestablement dans le groupe des fourmis Dorylines, qui forment les colonies les plus peuplées parmi les Insectes Sociaux, que l'on trouve "l'ennemi" le plus féroce de *Macrotermes*. Des espèces comme *Dorylus fulvus dentifrons* Wassman, dont le mode de vie est endogé\*, envahissent les termitières en passant sous

l'énorme carapace qui les protège et pénètrent ainsi directement sous l'habitable. Le nid est alors le siège de combats meurtriers qui durent plusieurs jours. Ces prédateurs redoutables anéantissent et dévorent les occupants d'une grosse termitière en moins de deux semaines.

## Une place vide et... des profiteurs

Dès que survient la mort de la termitière, le nid et notamment son habitacle constituent alors une véritable place vide et les meules, maintenant inutilisées par leurs légitimes propriétaires, vont tomber à la merci d'une multitude d'insectes spécialisés dans l'exploitation de ce milieu riche en ressources directement consommables. Tous ces profiteurs sont des espèces lucifuges adaptées à ce mode de vie "termitophile"... si l'on peut dire ! Leur diversité est accrue encore par le fait qu'une véritable biocénose s'installe avec non seulement des mycophages, des saprophages et autres détritivores, mais aussi leurs prédateurs. L'extraordinaire abondance de ces peuplements de profiteurs est, quant à elle, manifestement liée à la quantité et à la qualité de la nourriture offerte par ce milieu si singulier.

\* Epigé : au-dessus du sol

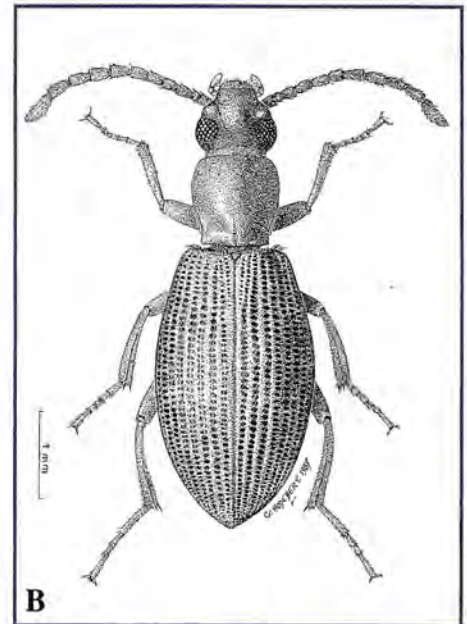
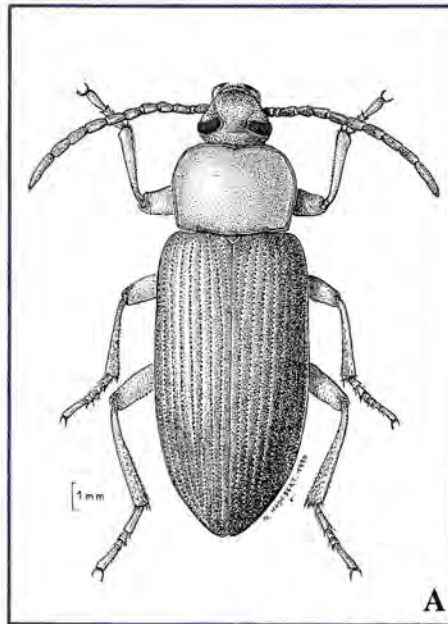
\* Endogé : dans le sol



## Une faune originale : les colonisateurs

Les premiers peuplements colonisateurs sont évidemment des insectes mycophages où s'observent principalement des Coléoptères mais aussi des Diptères, des Hétéroptères, des Dermaptères et même des Lépidoptères ! Ils sont bientôt suivis par une foule d'espèces, saprophages en majorité, appartenant à des ordres et des familles très diverses, qui exploitent toutes les ressources du milieu, chacune selon son mode de vie et ses habitudes alimentaires propres. Dans cet ensemble, les Coléoptères et notamment ceux appartenant à la famille des *Tenebrionidae* dominant largement, aussi bien par le nombre des espèces que par la densité de leurs populations. Des genres entiers semblent même inféodés à ce type de milieu. C'est le cas, par exemple, des genres *Achrostus* Fairmaire et *Mimocellus* Wassman, dont les effectifs constituent presque toujours la moitié, ou plus, du peuplement d'insectes d'une termitière morte depuis trois à quatre semaines.

Toujours parmi les Coléoptères, la famille des *Cetoniidae* offre, elle aussi, l'exemple d'un groupe d'espèces, les *Cremastochilinae*, qui affectionnent les termitières mortes. Les espèces pionnières sont déjà très abondantes dès le décès du nid, mais c'est environ six semaines après que leur peuplement atteint sa densité maximale. A ce moment, ce sont plusieurs dizaines de milliers d'individus, au stade larvaire ou imaginal, qui s'activent sur et dans les meules qu'elles dévorent et dégradent rapidement. Une telle quantité d'individus, face à une masse malgré tout limitée et non renouvelée de matière organique consommable, implique une compétition interspécifique très forte qui oblige les espèces, pour assu-



Deux Coléoptères *Tenebrionidae* particulièrement abondants dans les termitières mortes de *Macrotermes*  
A : *Achrostus girardi* Ardoïn, B : *Mimocellus decellei* Ardoïn.

rer leur pérennité, à effectuer leur cycle biologique en un temps très court.

## Les prédateurs

Les premiers profiteurs et la foule de ceux qui les accompagnent pour participer aussi à l'exploitation des meules sont très rapidement suivis d'insectes prédateurs. Ceux-ci trouvent là, que leur régime alimentaire soit éclectique ou exclusif, des proies variées et abondantes. Par leur nombre et leur richesse spécifique, ils contribuent à maintenir l'équilibre des populations de saprophages au sein de la biocénose. Ces prédateurs se recrutent principalement, là encore, parmi les Coléoptères. La famille des *Carabidae* est représentée par des espèces qui, à l'évidence, ont trouvé dans les termitières mortes un milieu très favorable. Toutes les espèces qui y ont été observées semblent

même y être spécialement attachées et celles qui étaient déjà connues, capturées le plus souvent au hasard des chasses à la lumière, ont toujours été réputées fort rares.

## Les modifications du milieu

La termitière morte est un milieu précaire qui héberge des peuplements différents selon l'état de son vieillissement. Ainsi, quatre à cinq mois après la mort du nid, lorsque l'habitable n'offre plus qu'une nourriture rare et de qualité différente, l'entomofaune pionnière s'appauvrit rapidement et les espèces quittent le milieu des meules devenu inhospitalier. La termitière elle-même, encore peu dégradée par les conditions climatiques de l'environnement, est alors rapidement colonisée par un autre peuplement. Elle reste donc pour les insectes, même lorsque la totalité de la matière

### La meule à champignons : un cas exceptionnel de symbiose entre le termite et un champignon

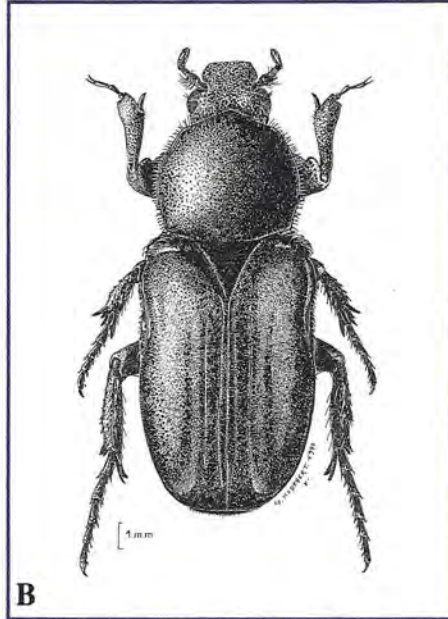
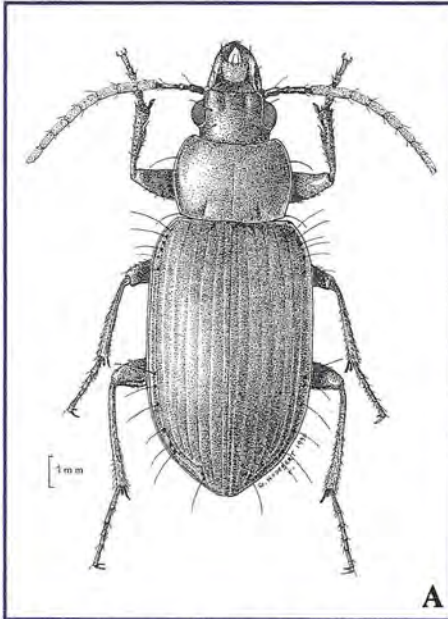
Après un passage rapide par le tube digestif des animaux, les énormes quantités de litière végétale prélevée par les ouvriers (plusieurs tonnes par ha et par an) sont déposées sous forme de boulettes fécales afin de constituer le matériel de la meule, sur lequel se développe le mycélium d'un champignon symbiotique, caractéristique de chaque espèce de termite "champignonniste", le *Termitomyces*. Le métabolisme du champignon, outre une dégradation des matériaux cellulosiques et des tannins, concentre l'azote dans les tissus.

Les quantités de réserves contenues dans les nids de *Macrotermes*, sous forme de meules à champignons, sont très importantes : jusqu'à une trentaine de kg (en poids sec) pour un seul nid de *Macrotermes bellicosus*.

### Un prédateur au sein du "logis"

La fourmi *Carebara vidua* (*Myrmicinae*), qui vit à l'intérieur des nids de termites en consommant sans doute ses habitants les moins valides ou les larves, possède une biologie extrêmement intéressante mais peu connue. Son polymorphisme est l'un des plus grands dans le monde des insectes, puisque la femelle fondatrice pèse de 3400 à 4600 fois plus que ses ouvrières. La femelle fécondée recherche les nids de *Macrotermes* pour s'y enterrer et fonder la nouvelle fourmilière. Sa multiplication y est alors très rapide, puisqu'après six semaines, sa descendance dépasse déjà 1000 individus.





A : Le Coléoptère *Carabidae Strigomerus freyi* Straneo prédateur des larves de Tenebrionides et de Cétonides. B : Les *Cetonidae* du groupe des *Cremastochilinae* sont des hôtes habituels des termitières cathédrales ; le *Caenochilus propygidialis* Moser, représenté ici exploite les meules des termitières mortes ; ses larves grouillent par centaines dans les nids morts depuis cinq à six semaines.

organique des meules a été consommée, un milieu privilégié, caractérisé par la constance de sa température et le maintien d'une hygrométrie élevée.

Cette nouvelle faune est peu diversifiée, mais originale et souvent remarquable par sa densité. Elle n'est cependant pas véritablement inféodée aux termitières et ressemble plutôt à celle qui vit dans les grottes et les abris sous roches. C'est alors que l'on rencontre, souvent en grand nombre, des Orthoptères *Gryllidae* étranges appartenant au genre *Phaeophilacris* Chopard et des Blattes. Ces insectes courent le long des parois ou fouissent avec vélocité la terre meuble du fond de l'habitable, à la recherche de déchets organiques laissés par les hôtes précédents. Accompagnés de prédateurs redoutables, ils sont les proies favorites des gros Arachnides du groupe des Amblypigés (Phrynes) et des grosses Araignées qui évoluent parmi eux avec rapidité.

### La fin...

Enfin, bien plus tard encore, fortement dégradée par les intempéries, percée de multitude de trous de diverses grosseurs, son sommet souvent mutilé, sa surface déjà envahie par les herbes, la termitière morte se fond lentement dans le milieu qui l'environne. Ses parois seront alors colonisées par diverses espèces de Fourmis et de Termites. Elles permettront aussi à de nombreux insectes de s'y réfugier afin de résister à la rigueur du climat de la saison sèche. C'est durant cette saison que la cavité, ou ce qu'il en reste, sert de refuge à une autre faune que celle des insectes et l'on y rencontre fréquemment des Rongeurs, des Amphibiens terricoles et divers Serpents. ■

## Les Termites en France par R. Coutin

Trois espèces de Termites vivent en France dans la moitié méridionale du pays :

- le **Termite lucifuge**, *Reticulitermes lucifugus* (Rossi), dans le sud-ouest, principalement dans les Landes et le département de la Gironde où il vit aux dépens des souches de Pin maritime et des bois ouvrés tendres.

- le **Termite de Saintonge**, *Reticulitermes santonensis*, endémique dans cette région atlantique jusqu'en Dordogne et qui se développe essentiellement en ville dans les bois de charpente et les parquets des maisons.

- le **Termite à cou jaune**, *Calotermes flavicollis* F., dont l'aire de répartition couvre le Roussillon, la Provence et une partie de l'Italie. Ses colonies sont peu populeuses, mille individus au plus ; il n'y a pas d'ouvriers ni de soldats, les besognes sont assurées par les larves et les nymphes. Les termitières sont ramassées ; elles colonisent les souches de vigne, les mococouliers, les vieux poiriers, le chêne-liège.

Au sein des termitières on trouve un seul couple qui occupe une chambre centrale. Le termite lucifuge est une espèce très nuisible qui s'est trouvée transportée involontairement par l'homme à plusieurs reprises. Les individus ne circulent à l'extérieur des parties et des matériaux non comestibles qu'abrités dans des galeries.

L'essaimage a lieu en général vers la fin du mois de mai.

### Pour en savoir plus

- Girard C. & Lamotte M., 1990. L'entomofaune des termitières mortes de *Macrotermes* : les traits généraux du peuplement. Bulletin de la Société Zoologique de France, n°115 (4), p. 355-366.
- Grasse P.-P., 1984. Termitologia, Tome II : Fondation des sociétés-construction. Masson, Paris, 613 p.
- Grasse P.-P., 1986. Termitologia, Tome III : Comportement - Socialité - Ecologie - Evolution - Systématique. Masson, Paris, 715 p.
- Grasse P.-P. & Noirot C., 1951. Nouvelles recherches sur la biologie de divers termites champignonnistes (*Macrotermitinae*). Annales de Sciences Naturelles, Zoologie, 13, p. 291-342.
- Lepage M., 1984. Distribution, density and evolution of *Macrotermes bellicosus* nests (*Isoptera : Macrotermitinae*) in the North-East of Ivory Coast. Journal of Animal Ecology, 53, p. 107-117.



Habitacle dégradé. (Cliché C. Girard).