

**Termitière de *Macrotermes bellicosus*,
dite termitière cathédrale,
dans la savane de Côte d'Ivoire.**

© CNRS Photothèque / A. R. Devez.

Image non disponible.
Se reporter à la version papier du n° 354
de la revue *Découverte*

LA TERMITIÈRE, poumon de la société des termites

Les termitières, caractéristiques du paysage de la savane africaine, hébergent parfois plusieurs millions d'individus. Leur partie visible est une construction de trois à quatre mètres de haut, voire neuf pour certaines espèces. Les plus étonnantes structures sont certainement les « termitières cathédrales » nommées ainsi pour leur architecture interne complexe et leur solidité. Mais l'imposante construction cuirassée n'est que la partie visible de l'iceberg. Les termites logent au sous-sol de l'ouvrage et la forteresse extérieure, tel un véritable organe physiologique, joue en réalité le rôle de poumon de la société.

PAR **KAMIL FADEL**, RESPONSABLE DU DÉPARTEMENT DE PHYSIQUE DU PALAIS DE LA DÉCOUVERTE

La littérature consacrée aux termites n'est pas aussi riche que celle dédiée aux abeilles ou aux fourmis. Cela tient en partie au fait que les termites sont des insectes beaucoup moins faciles à étudier.

Premières études

L'un des premiers à s'être penché sur l'étude de ces insectes est le botaniste suisse Johann Gerhard König (1728-1785), élève du célèbre nomenclateur Carl von Linné (1707-1778). L'entomologiste allemand Hermann August Hagen (1817-1893), auteur d'une monographie complète sur les termites en 1885, est souvent considéré comme le père

de la termitologie. On connaît aujourd'hui près de 2 800 espèces de termites, groupées en près de 300 genres.

L'HABITATION DES TERMITES

Certains termites creusent leur domicile dans des poutres ou des troncs d'arbre qu'ils sillonnent de galeries en tous sens se prolongeant jusque dans les racines. D'autres vivent dans un nid souterrain plus ou moins sphérique surmonté à l'extérieur d'un édifice de taille variable selon les espèces et les régions. En Australie par exemple, on trouve les édifices des « termites boussoles » que l'on désigne aussi par « termites méridiens » ou « termites magnétiques ». Ils doivent leur

2800

espèces de termites
connues aujourd'hui.



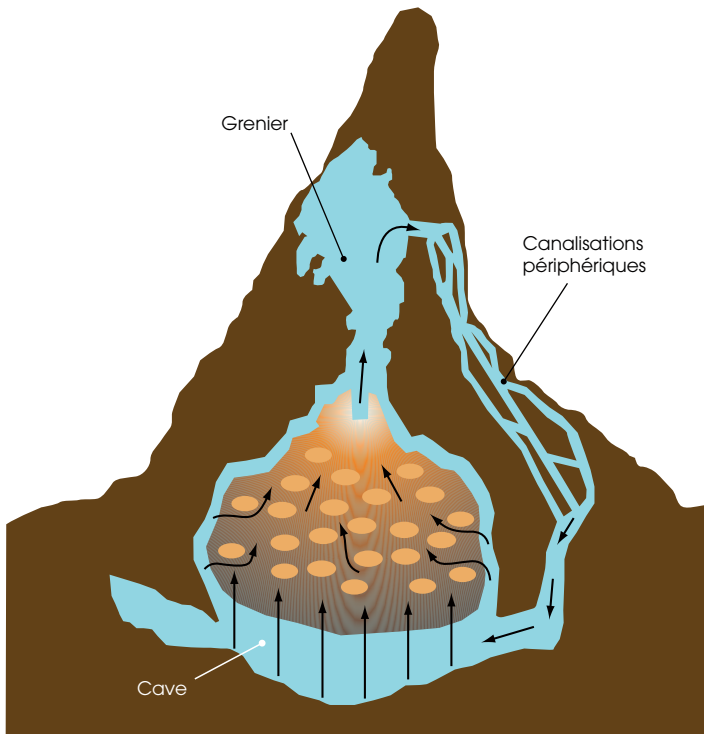


Figure 1
Présentation schématique du modèle de Lüscher.

Le nid, situé entre la cave et le grenier, est muni d'une cheminée qui permet à l'air chaud, peu dense, de monter au grenier avant de redescendre vers la cave. C'est lors de cette descente que l'air se rafraîchit et s'oxygène à travers les pores des canalisations périphériques. Arrivé dans la cave, cet air frais remonte par un effet de siphon et ventile le nid.

→ → → nom au fait que leurs constructions ont une forme aplatie et présentent leurs deux faces plates vers l'est et l'ouest, le plan de la structure se trouvant donc dans le méridien, dans la direction nord-sud. L'un des édifices les plus extraordinaires est sans doute celui que construisent les termites du genre *Macrotermes* et dont la hauteur peut atteindre neuf mètres !

Le rôle et l'utilité de ces constructions colossales, surtout à l'échelle des termites, ont souvent fait l'objet de questionnements de la part des entomologistes. Quelle est leur utilité ?

LE SIPHON DE LÜSCHER

L'entomologiste suisse Martin Lüscher (1917-1979) – connu pour avoir forgé le terme « phéromone » en 1959 avec le biochimiste

allemand Peter Karlson – a avancé en 1961 une hypothèse relative à la fonction des forteresses des *Macrotermes*, une hypothèse qui a fortement retenu l'attention de la communauté, mais qui est actuellement contestée par certains entomologistes.

Afin de suivre l'hypothèse de Lüscher, invitons le lecteur à se reporter à la figure 1 où l'on a représenté en coupe une section verticale d'une termitière de *Macrotermes bellicosus* vivant en Afrique du Sud. Très schématiquement, la termitière se compose de deux salles : une située en bas sous le niveau du sol, l'autre presque au sommet de l'édifice. Ces deux salles sont en communication grâce à une cheminée centrale de gros diamètre, et aussi via des canalisations périphériques de faibles diamètres. La salle basse, une structure vaguement sphérique de 1,5 à 2 mètres de diamètre, est le nid proprement dit : elle abrite l'essentiel de la société, mais aussi des « jardins à champignons » que « cultivent » les termites. Dans sa partie inférieure, cette salle abrite une vaste cavité à air, la « cave ». La salle supérieure, ou « grenier », est également une cavité à air. Chez *M. bellicosus* (fig. 2), elle ne s'ouvre pas à l'extérieur.

CONVECTION NATURELLE

Selon Lüscher, l'activité métabolique des termites et la fermentation fongique dans la salle inférieure dégagent de la chaleur qui élève la température de l'air de la salle et réduit en conséquence sa densité.

Cet air chaud et humide, pauvre en oxygène et riche en gaz carbonique, monte par convection grâce à la poussée d'Archimède par la cheminée centrale. Une fois au grenier, l'air est contraint de descendre vers la cave en empruntant les canalisations périphériques. Ces dernières étant poreuses, en communication avec l'atmosphère extérieure, l'air se rafraîchit lors de sa descente, s'appauvrit en CO₂ et en vapeur d'eau, et

Image non disponible.

Se reporter à la version
papier du n° 354
de la revue *Découverte*

Figure 2

Reine *Macrotermes bellicosus* (Côte d'Ivoire).

Une reine termitte pond plusieurs millions d'œufs par an et vit quelques années. On voit sur cette photographie l'immense abdomen disproportionné de l'insecte : 12 cm de long ici. La tête et le thorax sont à peine visibles.

© C. Bordereau / CNRS-UB.

s'enrichit en O_2 . Arrivé dans la cave, il remonte dans la cheminée par un effet de siphon : traversant le nid, il le rafraîchit et l'approvisionne en oxygène. Le cycle recommence... En somme, pour Lüscher, l'air et ses échanges d'oxygène dans la termitière suivent un cycle analogue à celui du sang dans notre organisme, à cela près que dans ce dernier cas le moteur de la circulation est le cœur, alors que dans le cas de l'air de la termitière le moteur est la poussée d'Archimède, soit finalement la chaleur dégagée par le métabolisme.

En effet, dans un cas, le sang oxygéné dans les poumons est envoyé grâce au cœur vers les organes où il libère l'oxygène puis retourne (toujours grâce au cœur) aux poumons. Dans l'autre cas, l'air oxygéné et rafraîchi – donc plus dense – dans les conduits périphériques descend grâce à la pesanteur vers le nid où l'oxygène est consommé, puis remonte par la cheminée (toujours grâce à la poussée d'Archimède) pour retourner dans les conduits périphériques.

Ce modèle de « convection naturelle induite par le métabolisme » de Lüscher a été contesté par l'Américain Scott Turner, professeur à l'université de l'État de New York. En effet, des mesures de températures, de pressions, de compositions de l'air effectuées en de nombreux points à l'intérieur et à l'extérieur de la termitière ont montré que le moteur de la circulation de l'air dans la termitière ne pouvait être

la convection naturelle. Par ailleurs, ces mesures ont montré que l'air ne circule pas selon le schéma imaginé par Lüscher, à savoir une montée par la cheminée centrale, suivie d'une descente par les conduits latéraux.

Études récentes

Au cours des années 1990, Turner a mesuré la densité de l'air dans le nid et la cheminée à différentes périodes de la journée et de l'année.

Sa conclusion est la suivante : la poussée d'Archimède qui résulte de la différence entre ces deux densités est trop faible pour mettre convenablement l'air en circulation dans les conduits d'une termitière (encadré *Nombre de Grashof*) tel que l'exige la théorie de Lüscher. C'est l'une des raisons pour lesquelles Turner réfute le modèle du Suisse. Mais l'Américain avance d'autres arguments. En particulier, selon lui, le soleil chauffe parfois si fort les parois des termitières que l'air dans les canalisations périphériques devrait lui aussi monter, ce qui contredit également le modèle de Lüscher. Enfin, Turner porte le coup de grâce au modèle à l'aide des expériences d'injections de gaz traceurs à divers endroits de la termitière pour étudier les mouvements de l'air dans les conduits, et surtout leur sens de circulation. Il arrive à la conclusion que dans les conduits périphériques par exemple, les → → →

Nombre de Grashof. Afin que la force d'Archimède parvienne à créer la convection, il est nécessaire qu'elle soit supérieure aux forces visqueuses de frottement qui freinent le mouvement. Le nombre de Grashof, du nom de l'ingénieur allemand Franz Grashof (1826-1893), est le rapport de la force d'Archimède à la force de viscosité. C'est donc un nombre sans dimension dont l'intensité donne une idée de l'efficacité de la convection. Selon Turner, le nombre de Grashof appliqué au cas de l'air dans une termitière est trop petit pour engendrer la circulation de l'air comme le conçoit Lüscher.

Image non
disponible.

Se reporter à la version
papier du n° 354
de la revue *Découverte*

Image non
disponible.

Se reporter à la version
papier du n° 354
de la revue *Découverte*

Figure 3

Interaction du vent avec la construction des termités.

Grossièrement, les différences de pression qu'engendre le vent font pénétrer l'air dans l'ouvrage essentiellement par les zones face au vent situées en hauteur (forte pression) et le font quitter par les parties latérales et opposées situées également surtout en hauteur (faible pression). Entre ces deux zones, les voies qu'emprunte l'air pour circuler sont mal connues.

© Reproduit avec la permission de J.S. Turner. Tous droits réservés.

Figure 4

Échanges gazeux.

C'est grâce aux conduits de surface que s'effectuent les échanges gazeux entre l'intérieur et l'extérieur de la termitière.

© Reproduit avec la permission de J.S. Turner. Tous droits réservés.



mouvements s'effectuent très souvent de bas en haut... À partir de l'ensemble des études que le chercheur américain a menées pendant plusieurs années sur les termitières de l'espèce *Macrotermes michaelsoni*, une espèce très proche des *bellicosus*, il a pu établir une nouvelle hypothèse, cette fois très différente de celle de Lüscher.

LE VENT DE TURNER

Les études de Turner l'ont convaincu que la termitière et la société qu'elle renferme sont beaucoup moins isolées de l'extérieur que ne le pensait Lüscher. En effet, selon Turner, le principal moteur ou source d'énergie de la circulation de l'air dans la termitière n'est pas la poussée d'Archimède, mais le vent extérieur qui souffle sur la forteresse. En effet, des mesures effectuées à l'aide de microcapteurs ont montré que l'interaction du vent avec la structure engendre autour d'elle une distribution de pression très différente de celle qui règne en l'absence de vent. Premièrement, la pression extérieure au niveau des zones de la forteresse qui font face au vent est supérieure à celle qui règne à l'intérieur. Inversement, dans les parties latérales et opposées, la pression extérieure y est inférieure. En second lieu, en raison de l'accroissement de la vitesse du vent avec la hauteur, les différences de pression entre intérieur et extérieur sont plus grandes en

hauteur que dans les parties basses de l'ouvrage. Elles peuvent être assez importantes, atteignant le millième de la pression atmosphérique (fig. 3).

L'HYPOTHÈSE DE TURNER

Selon Turner, on peut définir trois zones de mouvements d'air dans la termitière : la première, constituée des conduits de surface en hauteur et de la partie haute de la cheminée ; la deuxième, du nid et de la partie basse de la cheminée ; enfin la troisième constituée d'une zone d'interface qui permet le mélange entre les deux premières.

Les conduits de surface (fig. 4) en hauteur sont soumis à de grandes variations de pression qui résultent des changements de vitesses et de directions du vent à l'extérieur. Les mouvements d'air sont importants dans ces conduits. Leurs vitesses et sens varient de manière considérable en raison de l'écoulement turbulent du vent au voisinage de la structure. Aussi, ces conduits sont-ils le siège d'un fort taux de renouvellement de l'air. Dans le nid et la partie basse de la cheminée, au contraire, les mouvements d'air sont très faibles dans la mesure où leur moteur est la poussée d'Archimède qui trouve son origine dans la chaleur dégagée par le métabolisme de la colonie. Pris en sandwich entre les zones hautes et basses dont les limites sont mal définies, on trouve la

zone de brassage où l'air oxygéné, frais et sec en provenance des conduits de surface, se mélange à l'air désoxygéné, chaud et humide en provenance du nid.

L'air dans ces conduits de surface entre et sort dans un va-et-vient incessant entre l'intérieur et l'extérieur de l'ouvrage, en fonction des surpressions et dépressions que le vent et ses turbulences engendrent. Ce processus n'est pas sans rappeler la respiration et l'oxygénation de l'air dans les alvéoles pulmonaires des mammifères, à cela près que les va-et-vient de l'air dans la termitière sont sous la dépendance du vent, alors que chez les mammifères, ils sont sous contrôle des muscles de la cage thoracique.

TURNER VS LÜSCHER

Dans le système de Lüscher, la ventilation ne dépend que d'une seule source d'énergie – le métabolisme de la colonie – et elle est autorégulée, puisqu'elle dépend directement de ce métabolisme : si ce dernier croît, la température de l'air grimpe, sa densité diminue, la poussée d'Archimède augmente, améliorant la ventilation. De son côté, le mécanisme que propose Turner s'appuie sur deux sources, le vent et le métabolisme, et il n'est pas autorégulé. Il faut noter que ces deux sources

ont des actions antagonistes : tandis qu'une augmentation du métabolisme tend à humidifier l'air, à l'appauvrir en oxygène et à l'échauffer, le vent a un effet contraire. La composition gazeuse de l'air dans le nid est ainsi déterminée par l'importance relative de ces deux effets antagonistes. L'homéostasie exige bien sûr leur compensation. Tout écart par rapport à l'atmosphère idéale dans le nid, préférée des termites, peut être réduit en agissant sur les conduits de surface de l'ouvrage. Si, par exemple, le taux d'oxygène est trop faible en raison d'un métabolisme élevé, les termites vont ouvrir de nouveaux conduits. Ainsi, dans le modèle de Turner, la termitière est un système adaptatif (encadré *Croissance de la termitière*). D'ailleurs, l'une des critiques que Turner formule à l'encontre du modèle de Lüscher est que ce dernier ne permet pas d'expliquer les modifications structurales que les termites apportent à leur ouvrage.

En effet, dans le modèle autorégulé de Lüscher, une augmentation du métabolisme devrait automatiquement entraîner une plus forte ventilation... et non la modification structurale que l'on observe. Cela dit, en défense du modèle de Lüscher, on pourrait rétorquer que l'augmentation de ventilation qu'engendre un métabolisme



Croissance de la termitière

Au cours du temps, la population de la colonie croît, ce qui entraîne une nette augmentation de la consommation d'oxygène. Entre une jeune colonie et une bien mature, le métabolisme est multiplié

par un million. Cependant, le taux d'oxygène et des autres gaz dans le nid ne varie presque pas. Cela implique une bien meilleure ventilation de la termitière. Les termites assurent cette meilleure ventilation en

augmentant la hauteur de l'ouvrage. En effet, loin du sol, la vitesse du vent est plus élevée et les différences de pression entre l'intérieur et l'extérieur de la termitière sont plus importantes.

Pour en savoir plus

Champignons et termites, la symbiose

Image non disponible.
Se reporter à la version papier
du n° 354 de la revue *Découverte*

Figure 1
La symbiose est la clef du succès de la cohabitation des termites et des champignons : chacun profite de la présence de l'autre.

© C. Bordereau / CNRS-UB.

Pas plus que nous ou les vaches, les termites ne possèdent les enzymes nécessaires à la digestion de la cellulose.

Comme les ruminants, ces insectes possèdent dans leur appareil digestif des micro-organismes capables de découper la macromolécule de cellulose en molécules plus simples assimilables. Cependant, les Macrotermes n'hébergent pas ce genre de micro-organismes... Comment font-ils alors ? Ils mâchent et avalent la cellulose puis l'expulsent assez vite par l'anus. Ces pseudofèces sont ensuite tassées en petites formations spongieuses de la taille d'une petite tomate que l'on appelle « meules à champignons » : c'est sur elles que va croître le mycélium d'un champignon du genre *Termitomyces* (fig. 1). Ce champignon dégrade progressivement la cellulose en molécules plus simples et produit un compost fongique assimilable par les termites. Ces derniers mangent ensuite la meule.

Dans une termitière mature de *Macrotermes*, il y a environ 40 kg de meules ! En résumé, les *Macrotermes* confient aux *Termitomyces* la préparation de leur repas qu'ils mangent en y incluant le champignon ! Ce repas enrichi en

champignons et vitamines permet aux *Macrotermes* de mobiliser leur énergie d'une manière bien plus rapide que ne peuvent le faire les autres termites hébergeurs de micro-organismes. Signalons que les *Termitomyces* ne sont pas les seuls champignons capables de dégrader la cellulose : d'autres le font également, notamment les *Xylaria*.

Cependant, la présence d'un tel champignon ne serait souhaitable ni pour les *Macrotermes*, ni pour les *Termitomyces*. En effet, après avoir dégradé la cellulose en sucres plus simples, les champignons consomment rapidement ces sucres. Aussi, si un tel champignon venait à s'installer dans le nid, le couple *Macrotermes-Termitomyces* n'aurait très vite plus rien à manger...

Les *Termitomyces* consomment eux aussi les sucres simples issus de la digestion de la cellulose, mais le font de manière très lente. Clairement, les *Macrotermes* tirent un très gros avantage des *Termitomyces*. Ces derniers tirent également un avantage de leur vie avec les *Macrotermes*... même s'ils finissent par se faire manger par eux. Chez les *Macrotermes*, les *Termitomyces* sont protégés des autres champignons concurrents, tous plus voraces, car ces derniers ne parviennent pas à pousser sous le toit des *Macrotermes*, malgré la présence dans le nid de spores de nombreuses espèces. Cela, surtout en raison – semble-t-il – du taux élevé de CO₂. En effet, dans le nid des *Macrotermes*, ce taux qui convient parfaitement aux *Termitomyces* est trop élevé pour les autres champignons... Il s'agit là d'un bel exemple de symbiose. Remarquons tout de même que les termites font beaucoup d'efforts pour l'oxygénation de leur nid et que la majeure partie de cet oxygène est consommée par les champignons...

Finalement, les termites sont-ils les « cultivateurs » ou les « esclaves » des champignons ?



plus important est insuffisante : d'où la nécessité d'une modification structurale. Toutefois, le modèle du Suisse ne résiste pas à l'assaut, car comme indiqué précédemment, dans le contexte de la termitière, la poussée d'Archimède se révèle un piètre moteur, très insuffisant pour une ventilation efficace.

Le concept d'organisme étendu

Dans le modèle de Turner, la termitière est un système très réactif qui répond et s'adapte à divers changements (croissance de la colonie, changements climatiques, alternance jour-nuit...) pour maintenir l'homéostasie. L'homéostasie évoque un équilibre, une régulation. Il s'agit d'un équilibre dynamique entre des flux entrants et sortants de matière et d'énergie gouvernés d'une part passivement, spontanément, par la thermodynamique, d'autre part activement par une... régulation physiologique.

De ce point de vue, la termitière tout entière se comporte comme un être vivant. C'est à ce titre que certains biologistes, dont Turner fait partie, étendent la notion de physiologie au-delà de ses limites conventionnelles, hors du corps, et la généralisent à celle des constructions animales, ici, à la termitière. Cela aboutit à la notion de « physiologie externe ». Dans cette vision des choses, la termitière est un organe et l'ensemble constitué par la termitière et son contenu (termites, champignons, micro-organismes...) est un être vivant. Turner parle ainsi d'organisme étendu, car en tant que physiologiste, sa perception et sa compréhension de la vie sont très fortement attachées à la physio-

logie et donc à l'homéostasie, une notion centrale chez tout organisme. Comme nous l'avons vu, la termitière maintient son équilibre homéostatique. C'est à ce titre que l'on peut dire que la termitière est vivante, et qu'il s'agit d'un organisme étendu. Le maintien de cet équilibre n'est pas chose aisée, car une société de deux millions de termites consomme environ 2 litres d'oxygène par heure et libère de la chaleur à raison de 8 joules par seconde, soit 8 watts. Et les champignons dans la termitière consomment six fois plus. Au total, la termitière consomme 14 litres d'oxygène par heure et dégage 55 watts de puissance thermique, soit autant qu'un mammifère d'une quarantaine de kilogrammes. C'est dans ces conditions que la termitière doit maintenir son équilibre homéostatique !

Le concept d'organisme étendu prend alors tout son sens. À ce propos, compte tenu des chiffres que nous venons de mentionner, on peut se demander quel est le thème central du présent article : une termitière ou... une champignonnière ? Ou bien ni l'une, ni l'autre ? Laquelle héberge l'autre (encadré *Champignons et termites, la symbiose*) ? Remarquons également que dans ce contexte, un écosystème est également un être vivant. C'est d'ailleurs à la suite de ce type de réflexions que James Lovelock (né en 1919) et la biologiste Lynn Margulis (née en 1938) ont élaboré dans les années 1990 l'hypothèse Gaïa, hypothèse selon laquelle la Terre est un organisme, ou plutôt un superorganisme⁽¹⁾. On s'en doute, tout cela est très controversé... K. F.

Kamil Fadel

Après une formation en biologie de l'évolution, Kamil Fadel a poursuivi ses études en physico-chimie, puis en histoire des sciences. Entré au Palais de la découverte en 1989, il est actuellement responsable du département de physique. Par ailleurs, il est président d'Objectif Science, une association qui sélectionne et prépare des jeunes de 15 à 20 ans à des concours scientifiques internationaux. www.objectif-science.org

(1) La notion de superorganisme a été introduite en biologie par le myrmécologue américain William Morton Wheeler (1865-1937) qui a également popularisé le terme « éthologie ».