

LES TERMITES, INSECTES CONQUÉRANTS

Une nouvelle espèce de termites, découverte en Europe, a permis de préciser la classification de ces insectes. Comprenant mieux les différences entre espèces, on espère lutter plus efficacement contre cet envahisseur redoutable.

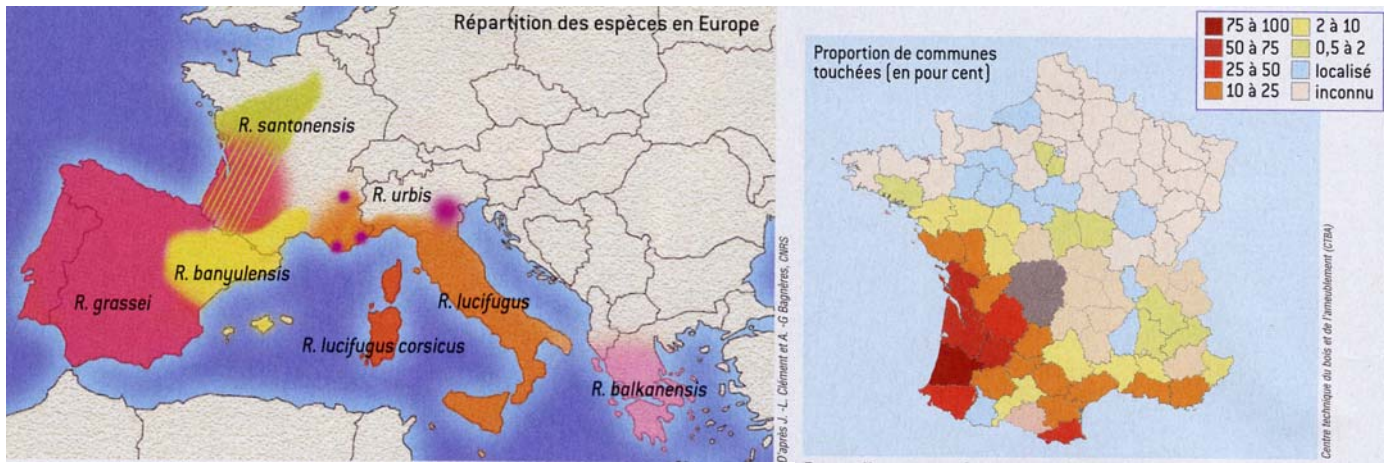
A.G. BAGNIERES – M. KUTNIK – S. DRONNET – S. DUPONT



Jour et nuit, leurs mandibules broient le bois des poutres ou des armoires et font des ravages que l'on découvre parfois trop tard. Depuis quelques dizaines d'années, leurs colonies s'échappent de leur milieu naturel, la forêt, pour envahir les villes. Paris, Bordeaux et Marseille sont particulièrement touchées, avec une augmentation de plus de 30% du nombre d'immeubles « contaminés » en dix ans: en juillet 2002, à Paris, on dénombrait 1568 immeubles envahis dans 15 arrondissements. Aujourd'hui, en France, 54 départements sont touchés (voir la figure 2). Qui sont ces « envahisseurs » ? Les termites. Afin de lutter contre cette invasion - et pour étudier les us et coutumes de ces insectes sociaux -, on doit d'abord répertorier les différentes espèces, dont la caractérisation n'est pas achevée. Grâce à l'étude de la morphologie, des médiateurs chimiques (les phéromones) et du patrimoine génétique des différentes espèces européennes, nous avons reconstitué une partie de l'histoire de leur évolution, et nous avons découvert une nouvelle espèce.

Les termites sont les seuls représentants de l'ordre des Isoptères, qui compte 281 genres et environ 2600 espèces. Seuls deux genres sont présents en Europe: *Kaloterмес* (Kalotermitidae), des termites de bois sec, et *Reticulitermes* (Rhinotermitidae), des termites souterrains. Les termites du genre *Kaloterмес* sont endémiques du pourtour méditerranéen et sont représentés par une unique espèce, *Kaloterмес flavicolis*, qui vit en petites colonies et provoque peu de dégâts. Les *Reticulitermes* sont les termites les plus abondants. Leurs populations souterraines comptent plusieurs milliers d'individus et s'étendent parfois sur des dizaines de mètres, à quelques pieds sous terre. Ils se nourrissent de cellulose sous toutes ses formes (bois, papier, carton), qu'ils dégradent grâce à des micro-organismes présents dans leur tube digestif, et régurgitent pour nourrir la colonie.

Ces termites colonisent naturellement les forêts des zones tempérées, où ils jouent un rôle essentiel dans le cycle du carbone en contribuant à la dégradation et au recyclage du bois mort. En général, les colonies sont initiées par des adultes ailés (imagos), qui forment le couple de reproducteurs primaires de la colonie. Ils produisent des individus mâles et femelles dans toutes les castes: les larves indifférenciées se transforment en soldats, en ouvriers ou en nymphes (voir la figure .3). Avec le temps, la colonie se développe. Les termites ont une durée de vie assez longue, de plusieurs années probablement. Lorsqu'un des reproducteurs ou les deux meurent, ils peuvent être remplacés par des reproducteurs dits secondaires, nommés néoténiques, des individus, issus des nymphes ou des ouvriers, qui ont acquis la capacité à se reproduire. Ainsi, les termites se caractérisent par une reproduction de deux types: par essaimage (envol annuel des reproducteurs ailés) ou par bouturage des néoténiques, qui peuvent s'isoler de la colonie-mère et engendrer une nouvelle colonie. La reproduction primaire (par essaimage) assure un brassage génétique, car des imagos de colonies différentes se rencontrent; dans le cas de la reproduction secondaire, les individus appartiennent en général à la même colonie.



2. Six espèces de termites *Reticulitermes* sont présentes en France et en Europe. L'espèce *Reticulitermes santonensis* est celle qui s'étend le plus en milieu urbain. La nouvelle espèce *Reticulitermes urbis* a été découverte dans le Nord de l'Italie et dans le Sud-Est de la France. Une sous-espèce de *Reticulitermes lucifugus* est présente en Corse et en Sardaigne : *Reticulitermes lucifugus corsicus*. *Reticulitermes banyulensis* est plutôt catalane et *Reticulitermes grassei* est l'espèce la plus répandue du Nord de la Gironde à l'Andalousie.

Toutefois, ni l'un ni l'autre de ces modes de reproduction ne permettent aux termites de se propager à grande distance. En effet, les reproducteurs ailés volent mal: ils se laissent porter par le vent sur quelques dizaines de mètres. Quand ils rencontrent un partenaire sexuel, ils perdent aussitôt leurs ailes et fondent une nouvelle colonie. La propagation souterraine par bouturage est limitée à quelques mètres. Par conséquent, les termites progressent assez lentement en milieu naturel et ne sont présents que dans les forêts côtières de l'Europe du Sud. En revanche, leur extension en milieu urbain est rapide en France et en Europe. Elle résulte de l'activité humaine et du transport du bois de chauffage et de construction. Les villes offrent des conditions idéales pour ces insectes qui recherchent de la chaleur, de l'humidité et de la cellulose: les habitations sont chauffées en hiver, elles regorgent de bois et l'humidité du sol est constante. Les termites peuvent s'y reproduire toute l'année, contrairement aux colonies des forêts dont l'activité est réduite en hiver.

L'insatiable appétit des termites crée de nombreux dégâts dans les maisons: charpentes fragilisées, escaliers en bois détruits... Environ 12 000 à 15 000 habitations sont traitées contre les termites chaque année en France. Différentes techniques de lutte ont été développées. Par exemple, on place une « barrière chimique » autour des édifices ou des pièces à protéger, c'est-à-dire que l'on injecte, à titre curatif ou préventif, un insecticide sur toutes les voies d'entrée des termites. Une autre méthode consiste à installer une barrière physique ou physico-chimique, tel un film imprégné d'insecticide, sur les fondations, dès la construction des bâtiments. Enfin, avec la technique des pièges appâts, on attire les termites avec du bois ou de la cellulose. Une fois la connexion établie entre ce piège et la colonie, on remplace le leurre par de la cellulose imbibée d'une toxine à effet lent, un inhibiteur de synthèse de chitine, qui empêche l'insecte de muer et entraîne sa mort. Comme les termites échangent leur nourriture, le biocide est progressivement transmis aux autres individus de la colonie, qui, à terme, dépérit.

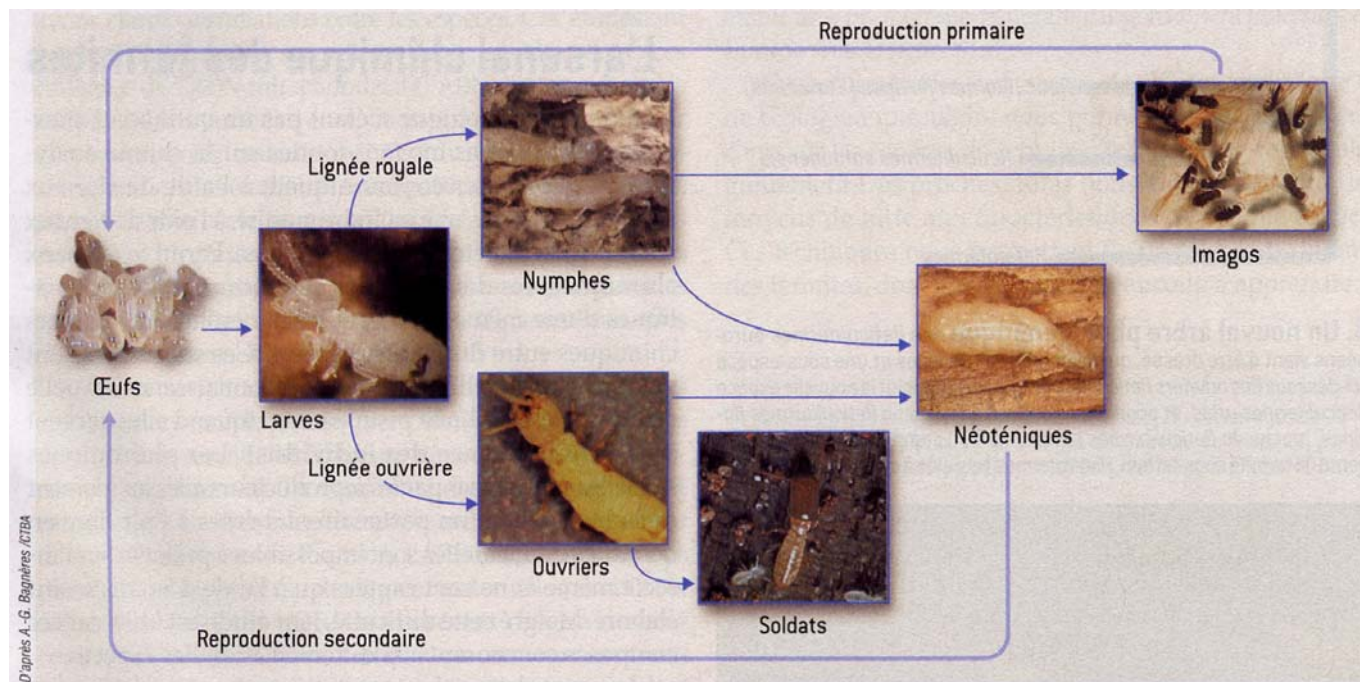
Malgré tout, ce petit ennemi reste difficile à combattre. L'efficacité des techniques n'est pas en cause, mais les termites jouent les pièges. Bien que morphologiquement semblables est impossible de les différencier à l'œil nu) (voir la aire 5), ils ne réagissent pas de la même façon à un traitement: leur sensibilité aux insecticides et leur comportement crient (ils ont des stratégies d'invasion et des structures coloniales différentes, ils sont plus ou moins « méfiants », etc.). Il t donc important d'identifier l'ennemi à combattre, pour Loisir l'arme la mieux adaptée. Parfois, deux espèces cohabitent à dix mètres de distance, mais ne se comportent pas ' la même façon. De ce point de vue, les études menées ces dernières années nous ont réservé plusieurs surprises.

Commencée au XVIII siècle, la caractérisation des espèces européennes se poursuit. Le premier *Reticulitermes* a été écrit par l'entomologiste italien Rossi, en 1792, et dénommé *reticulitermes lucifugus*. Il a longtemps été considéré comme seule espèce présente en Europe. En 1924, De Feytaud a identifié une deuxième espèce, *Reticulitermes santonensis* (aujourd'hui nommée termite de Saintonge) dans les forêts de Charente-Maritime. Depuis les années 1980, nous avons, avec Jean-Luc Clément, étayé nos

connaissances sur la taxinomie et le comportement des termites souterrains. En 2001, nous avons finalement identifié et caractérisé les termites souterrains de nos contrées.

Nous avons établi l'existence de six espèces et d'une sous-espèce en Europe (voir la figure 2). La plupart sont des espèces autochtones, mais une ou deux d'entre elles semblent avoir été introduites. *Reticulitermes grassei* se trouve Portugal, en Espagne et dans le Sud-Ouest de la France. *Reticulitermes banyulensis* vit en Catalogne et dans le Languedoc-Roussillon. *Reticulitermes lucifugus* a colonisé toute l'Italie, ainsi que le Sud-Est de la France, et compte une sous-espèce en Corse et en Sardaigne, *Reticulitermes lucifugus corsicus*, en cours de description. Dans les Balkans, on trouve une quatrième espèce naturelle *Reticulitermes balkanensis*. *Reticulitermes santonensis* n'est présente que dans quelques forêts de la côte Atlantique, mais cette espèce est la plus représentée en ville. Du point de vue génétique, elle est proche de *Reticulitermes flavipes*, espèce répandue sur la côte Est des États-Unis, d'où elle aurait été accidentellement importée, il y a trois ou quatre siècles. Enfin, nous venons de découvrir *Reticulitermes urbis* dans le Nord de l'Italie et dans le Sud-Est de la France, où elle ravage des zones urbaines. D'après les premières études, elle semble proche des espèces orientales. Nous continuons à rechercher l'histoire des différentes espèces européennes, notamment de *Reticulitermes santonensis* et *Reticulitermes urbis*. La phylogénèse de *Reticulitermes grassei* et *Reticulitermes branyupensais* est en cours d'élucidation. Les espèces sont décrites d'après des critères morphologiques, chimiques et moléculaires. Chacun d'eux est informatif, mais l'utilisation conjointe des trois permet de dresser une carte d'identité sûre de chaque insecte.

En effet, tous les individus d'une société de termites présentent des particularités morphologiques qui servent d'outils taxinomiques. La colonie est constituée de plus de 90 pour cent d'ouvriers, spécialisés dans la construction des galeries et dans la dégradation du bois. Ils sont assez faciles à capturer et à observer dans leur milieu naturel. Les soldats et les sexués ont aussi des caractéristiques intéressantes. Toutefois, les caractéristiques morphologiques des différentes espèces sont proches et leur utilisation reste délicate. Ils sont surtout utiles pour distinguer *Reticulitermes santonensis* des autres termites souterrains, par exemple dans des régions où il côtoie *Reticulitermes grassei*, notamment dans le Sud-Ouest de la France.



3. Les termites ont deux systèmes de reproduction, qui favorisent leur propagation: une colonie est dotée de reproducteurs primaires (les imagos), issus de nymphes, mais aussi secondaires, nommés néoténiques, issus de nymphes ou d'ouvriers. Quand les reproducteurs primaires meurent, les néoténiques pondent et la reproduction se poursuit. Dans les colonies de *Reticulitermes santonensis*, l'espèce la plus répandue en ville, les deux modes de reproduction coexistent. Ainsi, la colonie s'accroît rapidement.

• *L'arsenal chimique des termites*

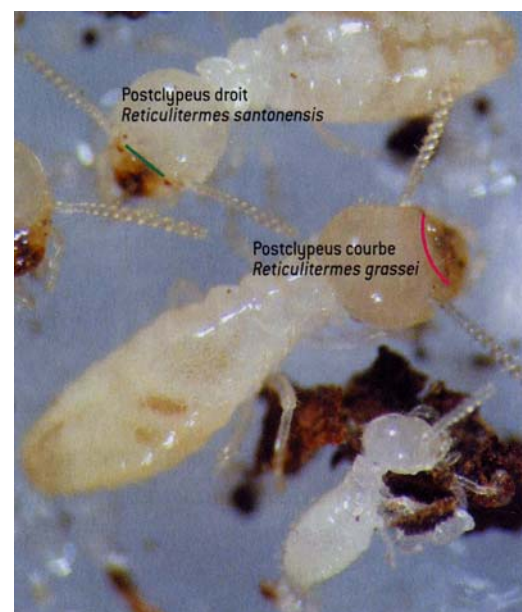
L'étude morphologique n'étant pas un outil assez puissant, on utilise des moyens fondés sur la chimie analytique. Les termites communiquent à l'aide de signaux chimiques, et, dans une moindre mesure, à l'aide de signaux acoustiques (ils détectent les vibrations). Parmi ces signaux chimiques, on distingue les phéromones, caractéristiques d'une même espèce, et les allomones, médiateurs chimiques entre différentes espèces. Ces substances sont volatiles (quand elles servent à la reconnaissance ou au marquage d'une piste) ou non (quand elle à la reconnaissance des individus). Les phéromones sexuelles sont émises par les reproducteurs ailés au moment de la recherche d'un partenaire. Libérées à l'air libre en quantités infimes, elles sont impossibles à prélever sur l'insecte même et ne sont captées qu'à l'aide d'un dispositif élaboré. Malgré cette difficulté, leur étude est utile, car ces composés concourent à la différenciation des espèces.

Le corps de tous les termites (comme celui de tous les arthropodes: scorpions, araignées...) est recouvert d'une cuticule, sorte de carapace qui les protège des chocs et de la chaleur et évite la perte d'eau. Cet exosquelette est surtout constitué de chitine, mais il contient également en surface des hydrocarbures à longues chaînes, dont la quantité et la composition varient selon l'espèce. Ces hydrocarbures cuticulaires sont des médiateurs chimiques de contact, qui permettent aux termites de se reconnaître. En 1998, nous avons montré que les antennes analysent instantanément le bouquet d'hydrocarbures des individus rencontrés et le comparent à celui de l'individu lui-même. D'un seul toucher d'antenne, un ouvrier mis en présence d'un autre individu perçoit si ce dernier appartient ou non à sa colonie ou à la même espèce que lui.

Quand un termite rencontre un individu d'une autre espèce, il devient agressif. Les soldats de *Reticulitermes* disposent d'une arme toxique sur l'avant de leur tête, une glande volumineuse, dite glande frontale ou défensive, dont ils usent lorsqu'ils se sentent menacés. Elle contient des toxines qui ont parfois un effet insecticide. Ces composés sont essentiellement des terpènes, dont la composition et les proportions relatives sont également spécifiques d'une espèce.

Les hydrocarbures cuticulaires des ouvriers et les substances défensives des soldats constituent la signature chimique des insectes, et sont d'excellents outils pour distinguer les espèces. Ces composés sont facilement extraits et analysés par chromatographie en phase gazeuse. De même, l'analyse des agents chimiques fournit des informations pour distinguer, au sein d'une même espèce, les individus appartenant à différentes castes (les soldats, les ouvriers, etc.) ou à différentes colonies ; dans ces cas, la composition chimique des hydrocarbures est identique entre les individus (puisque'ils sont de la même espèce) mais la proportion relative des composés varie

5. *Les différences morphologiques entre les espèces sont par fois ténues. Le postclypeus, une pièce squelettique de la tête observée à la loupe, permet de distinguer *Reticulitermes santonensis* des autres espèces: l'ouvrier *Reticulitermes santonensis* a un postclypeus droit et aplati, tandis qu'il est incurvé et bombé chez les ouvriers des autres espèces.*

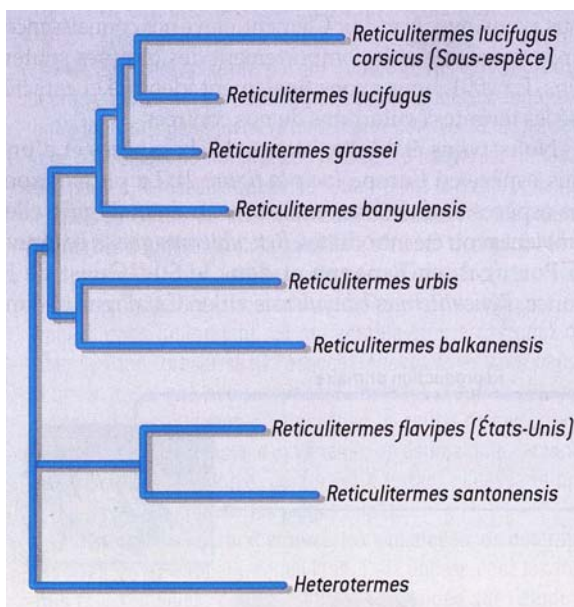


• *Phylogénie moléculaire*

Depuis une dizaine d'années, l'avènement de la biologie moléculaire a fait notablement progresser la phylogénie. Grâce aux études génétiques menées sur les termites européens, nous avons clarifié les relations entre les espèces. Ces études ont successivement porté sur des protéines, sur des séquences codantes de l'ADN mitochondrial (l'ADN contenu dans les mitochondries, centrales énergétiques des cellules), puis sur des séquences non codantes de l'ADN du noyau. Dans ces dernières, nous avons étudié des zones particulièrement variables, nommées microsatellites (voir l'encadré en dernière page) et d'autres nommées ITS (Internal transcribed spacers). Les séquences codantes sont généralement plus conservées et sont donc utiles en phylogénie. Toutefois, l'étude de ces séquences codantes reste à faire chez nos termites.

L'ADN mitochondrial a un taux de mutation élevé, mais ces mutations sont le plus souvent silencieuses (la séquence des protéines essentielles à la respiration cellulaire reste généralement conservée). La variabilité des séquences d'ADN est utilisée pour distinguer les espèces, même proches, comme dans le cas des termites. Toutefois, l'ADN mitochondrial nous renseigne uniquement sur les lignées maternelles, seul l'ADN mitochondrial de la mère étant présent chez sa descendance. Le génome mitochondrial a un contenu assez uniforme: la majorité des espèces de termites a deux gènes codant l'ARN ribosomal (l'ARN^r du ribosome, l'organite intracellulaire qui produit des protéines à partir des ARN messagers), 22 gènes codant des ARN de transfert et 13 gènes codant des protéines impliquées dans la production d'énergie. L'ordre des gènes est globalement conservé au sein des vertébrés et des insectes. Les gènes mitochondriaux les plus étudiés chez les termites correspondent à ceux codant les cytochromes oxydases I et II et la NADH déshydrogénase I (des enzymes participant à la production d'énergie) et codant des ARN ribosomiaux, dits 12S, 16S et 18S. Grâce à une séquence d'ADN mitochondrial, comportant un fragment du gène codant l'ARN 16S, le gène codant l'ARN de transfert de l'acide aminé leucine et un fragment de gène codant la NADH I, nous avons établi une phylogénie générale du genre *Reticulitermes* en Europe (voir la figure 4).

Seules les études combinées de chimie analytique et de biologie moléculaire nous permettent de distinguer à coup sûr les espèces de termites *Reticulitermes*, morphologiquement très proches. Elles nous aident à adapter les moyens de lutte aux caractéristiques de chaque espèce. Ces techniques nous permettent de préciser la taxinomie des termites, dont il reste encore beaucoup à apprendre.



4 Un nouvel arbre phylogénétique des *reticulitermes* européens vient d'être dressé, qui rassemble six espèces et une sous-espèce (ouvriers *reticulitermes grassei*). Il inclut la nouvelle espèce *reticulitermes urbis*, et positionne l'espèce américaine *reticulitermes flavipes*, proche de *reticulitermes santonensis* ; il comprend aussi un autre genre de termite sous-terrain, *heterotermes* (qui aide à construire cet arbre).

A la recherche des liens de parenté, entre les colonies de termites

Les colonies des termites souterrains *Reticulitermes* sont particulièrement complexes. Outre la reproduction primaire assurée par un couple royal, des reproducteurs secondaires, les néoténiques, se reproduisent sous terre, entre individus généralement de la même colonie. Ainsi, les colonies produisent un nombre considérable d'individus. À mesure des pontes, le réseau de galeries souterraines et de cordons (des tunnels construits en terre et en salive hors de terre), qui connectent le nid à différents sites satellites, s'étend. Quand ce réseau se fragmente, de nouvelles colonies se créent et les néoténiques en assurent la reproduction. Parfois, des colonies non apparentées fusionnent, ce qui semble être le cas chez des colonies non agressives de l'espèce *Reticulitermes santonensis*. Il arrive aussi que des reproducteurs, issus d'autres colonies, intègrent des sociétés déjà établies. À cause de cette dynamique coloniale complexe et variable, on estime difficilement la superficie d'une colonie, ce qui est pourtant nécessaire pour que l'on puisse adapter les pièges appâts.

Désormais, à partir d'empreintes génétiques, on détermine les liens de parenté entre individus. Déjà utilisée chez les fourmis et les abeilles, cette technique est fondée sur l'étude de séquences dites microsattellites, des régions particulièrement variables (polymorphes) et fréquentes dans le génome. D'un individu à l'autre, le nombre de répétitions du motif d'ADN varie, de sorte qu'en analysant la taille de plusieurs régions microsattellites (fonction du nombre de répétitions), on détermine les différences entre les individus: on établit leur «carte d'identité», sans avoir à séquencer le génome entier.

En collaboration avec la mairie de Paris, nous appliquons cette méthode pour estimer le nombre de colonies de *Reticulitermes santonensis*, issus de bâtiments infestés, qui s'attaquent aux arbres d'alignement situés à proximité. Nous avons identifié 12 régions microsattellites chez cette espèce. Après avoir capturé des individus sur un arbre, nous recherchons leurs liens de parenté. Les termites ont, comme les humains, des chromosomes venant du père et de la mère. En analysant plusieurs régions microsattellites, nous déduisons la structure de reproduction (primaire, secondaire ou les deux) dans la colonie qui occupe l'arbre. De proche en proche, en comparant les génotypes des individus capturés sur différents arbres, nous estimons le nombre de reproducteurs et le nombre de générations de néoténiques, et nous déterminons si les populations sont isolées ou non. Au final, l'étendue des colonies et leurs connexions dans les arrondissements les plus touchés (81, 131, 17e...) sont établies. Ces études génétiques apportent des informations précieuses pour améliorer la lutte antitermites, et pour élucider le système de reproduction de ces termites.

À Paris, des termites *Reticulitermes santonensis* ont formé des cordons (des galeries superficielles) sur l'écorce de ce peuplier blanc (légende photo peuplier)



Bibliographie

Anne-Geneviève BAGNÈRES est directeur de recherche CNRS à l'Institut de recherche sur la biologie de l'insecte de Tours, où travaillent également Magdalena KÚTNIK, Stéphanie DRONNET et Simon DUPONT.

P. UVA et al., *Origin of a new Reticulitermes termite inferred from mitochondrial DNA data*, in *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 30, pp. 344-353, 2004.

C. BORDEREAU, J. - L. CLÉMENT, M. JEQUEL et F. VIEAU, *Termites. Biologie, lutte, réglementation. Europe, départements et territoires d'outre-mer français*, CTBA, CNRS, Univ. de Bourgogne, Univ. de Nantes, 2002.

J. - L. CLÉMENT et al., *Biosystematics of Reticulitermes termites in Europe: morphological, chemical and molecular data*, in *Insectes Sociaux*, vol. 48, pp. 202-215, 2001.