

EXPERIENTIA

Vol. XV - Fasc. 10

Pag. 365-408

15. X. 1959

L'évolution de la symbiose chez les Isoptères

Par P.-P. GRASSÉ et CH. NOIROT*

La différenciation des ordres actuels au sein des Blattoptéroïdes est extrêmement ancienne; deux d'entre eux, les Dictyoptères (Blattes) et les Isoptères (Termites) ont dû s'isoler dès le Paléozoïque, peut-être même à la fin du Dévonien¹. Au cours d'une très longue période, la symbiose a subi une évolution remarquable, dont nous pensons pouvoir retracer quelques étapes.

Très tôt, la symbiose s'est établie entre les Blattoptéroïdes et des microorganismes. La plus ancienne, intracellulaire, n'est pas liée aux processus digestifs. La deuxième, de beaucoup la plus intéressante, est liée à la xylophagie, ou plus exactement à l'utilisation de la cellulose. Le remarquable dans cette deuxième sorte de symbiose, c'est qu'elle fait appel, selon les groupes considérés, à des Protistes différents et à des mécanismes distincts.

I. Symbiose non liée au régime alimentaire

Les bactériocytes du tissu adipeux. Les Blattes hébergent, dans leur tissu adipeux, des microorganismes symbiotiques, localisés dans des cellules particulières (*bactériocytes*) et transmis à la descendance par infestation directe des ovocytes encore contenus dans l'ovaire maternel^{2,3}. Il s'agit d'une véritable symbiose comme l'ont montré les expériences récentes de suppression des microorganismes⁴; les Blattes stérilisées sont fragiles, dépigmentées, et surtout leur fécondité est extrêmement faible; elles souffrent vraisemblablement de l'absence de quelque substance normalement synthétisée par leurs symbiotes. De tels symbiotes ont été observés dans de nombreuses espèces de Blattes; en fait, dans toutes celles où on les a cherchés, il est très probable que cette association est générale dans les espèces actuelles. Aussi est-il très significatif d'observer le même type d'association chez le Termite *Mastotermes darwiniensis*⁵ avec le même mode de transmission⁶. Ce Termite est le seul représentant actuel de la famille très primitive des Mastotermitidae; il est donc logique de penser que ce type de symbiose est antérieur à la sépa-

ration des deux lignées, et devait déjà exister chez l'ancêtre des Isoptères, vers la fin de l'Ere primaire.

II. Symbiose liée à la xylophagie

A. Les Flagellés. La symbiose avec des Protozoaires Flagellés, vivant dans une dilatation de l'intestin postérieur, est étroitement liée au régime xylophage. Les Flagellés, qui ont subi une évolution complexe, une diversification remarquable⁷, sont les véritables auteurs de la digestion de la cellulose, peut-être grâce à des Bactéries intracellulaires, si bien qu'on aurait une symbiose au 2^e degré, mais cette hypothèse, due à PIERANTONI⁸ ne repose que sur l'observation de microorganismes, dont certains sont constants (cas de *Joenia annexens*) au sein du cytoplasme de certains Flagellés. Privés de leurs symbiotes, les Termites ne peuvent survivre longtemps^{9,10} et HUNGATE¹¹ a minutieusement analysé les processus fermentaires anaérobies par lesquels les Flagellés dégradent la cellulose en CO₂, H₂ et acide acétique. Les Protozoaires sont généralement éliminés au cours de la mue, et sont réacquis par trophallaxie¹²; l'un de nous a donné une revue complète de ces problèmes¹³.

Chez les Termites, ces Flagellés sont présents de façon constante dans toutes les espèces primitives (familles des Mastotermitidae, Calotermitidae, Termitidae, Hodotermitidae, Rhinotermitidae) et sont au contraire absents chez les Termites supérieurs (famille des Termitidae), bien que beaucoup de ceux-ci aient conservé le régime xylophage. Il est très remarquable de constater que la même association existe aussi chez la Blatte *Cryptocercus punctulatus*, de la famille des Panesthiidae, xylophage, dont la faune de Flagellés, très variée, présente des affinités très étroites avec celle des Termites, deux genres (*Oxymonas* et *Trichonympha*) étant même communs¹⁴. *Cryptocercus* étant à coup sûr une Blatte très primitive, il est permis de penser que

* Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, Paris.
† A. V. MARTYNOV, Trav. Inst. Paleont. Acad. Sci. U.R.S.S. 7, 150 (1938).

² A. KOCH, Mikrokosmos 38, 6 (1949).

³ P. BUCHNER, *Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen* (Birkhäuser, Bâle 1953, 771 p.).

⁴ A. G. RICHARDSON et M. A. BROOKS, Ann. Rev. Entomol. 3, 37 (1958).

⁵ C. JUCCI, Arch. Zool. Ital. 16, 1422 (1932); Nature 169, 837 (1952).

⁶ A. KOCH, Zool. Anzeig. Suppl. 11, 81 (1938).

⁷ D. U. PIERANTONI, Boll. Soc. ital. Biol. sper. 10, 944 (1935).

⁸ B. GRASSÉ et A. FOA, R. C. Accad. Lincei 20, 725 (1911).

⁹ L. R. CLEVELAND, Proc. nat. Acad. Sci., Wash. 9, 424 (1923); Biol. Bull. 46, 203 (1924).

¹⁰ R. E. HUNGATE, Ecology 19, 1 (1938); Ecology 20, 230 (1939); Ann. ent. Soc. Amer. 36, 730 (1943).

¹¹ P.-P. GRASSÉ et CH. NOIROT, Bull. biol. Fr. Belg. 79, 273 (1945).

¹² P.-P. GRASSÉ, Tijdsch. Entomol. 95, 70 (1952).

¹³ L. R. CLEVELAND, S. R. HALL, E. P. SANDERS et J. COLLIER, Mem. Amer. Acad. Arts Sci. 17, 185 (1934).

l'association avec des Flagellés est très ancienne; l'ancêtre commun des Blattes et des Termes possédait sans doute déjà le régime xylophage, et devait présenter un *double symbiose*: avec des microorganismes intracellulaires d'une part, avec des Flagellés intestinaux d'autre part. Dans la faune actuelle, deux espèces ont conservé cette double symbiose ancestrale: *Mastotermes darwiniensis* chez les Termes, *Cryptocercus punctulatus* chez les Blattes.

Les Flagellés symbiotiques manquent chez les autres Blattes étudiées jusqu'ici; la présence de Flagellés complexes, à fouets nombreux n'est cependant pas obligatoirement liée, chez les Blattoidea, à la xylophagie. Les *Lophomonas* de *Blatta*, *Blatella*, *Periplaneta*, toutes Blattes cosmopolites et omnivores, en fournissent la preuve. Mais le rôle de ces Flagellés dans la digestion de la cellulose n'est pas connu et les *Lophomonas* manquent très souvent dans l'intestin postérieur des Blattes; en outre, ces Flagellés se transmettent d'un individu à un autre par des kystes, la contamination d'un nouvel hôte est tout à fait aléatoire¹⁵; il ne s'agit sûrement pas d'une symbiose. L'intérêt des *Lophomonas* est de montrer que le saprophytisme simple peut avoir sur des Entozoaires une action morphogénétique (indirecte bien sûr) extrêmement puissante. Inversement, le régime xylophage a persisté malgré la perte des Flagellés cellulolytiques; chez les *Panesthia*, la digestion du bois s'effectue grâce à des Bactéries situées dans l'intestin antérieur¹⁴ et peut-être des Amibes (voir p. 282). Chez les Termes supérieurs, qui forment la grande famille des Termitidae, la symbiose paraît revêtir des aspects variés et complexes.

B. — *La symbiose dans la famille des Termitidae.* Chez les Termitidae, plusieurs sortes de symbiose ont apparu. D'une part, une flore bactérienne spécialisée prospère dans le tube digestif, probablement chez tous les Termitidae, et nous pressentons l'existence de plusieurs types de telles associations; d'autre part, le phylum des Macrotermitinae a acquis en outre un type de symbiose tout à fait différent, avec un Champignon qui végète sur les amas de bois mâché, ou meules, que les ouvriers construisent dans leur nid; enfin, on observe chez certaines espèces des Protistes intestinaux (Amibes, Ciliés) localisés dans un segment donné du tube digestif et dont la présence paraît constante, mais le caractère symbiotique de telles associations est encore purement hypothétique. Examinons ces divers cas.

1^o *Les Bactéries intestinales.* Le tube digestif présente chez tous les Termes un développement considérable; son anatomie est très uniforme dans les familles inférieures, mais il a subi, chez les Termitidae, une évolution complexe dont nous avons commencé l'étude¹⁶⁻¹⁸. Notons seulement ici les deux points les plus impor-

tants. Tout d'abord, le cloisonnement de l'intestin postérieur: chez les Termites inférieurs, ce segment présente une seule dilatation, ou *panse*, dont l'entrée est commandée par la *valvule entérique*, située au début de l'intestin postérieur. Parmi les Termitidae, cette disposition est conservée chez les Macrotermitinae et beaucoup de Nasutitermitinae. Dans les autres cas, l'intestin postérieur est plus complexe, et présente plusieurs dilatations successives plus ou moins bien individualisées; le plus souvent, la valvule entérique est déplacée vers l'arrière et sépare les deux premières «panses» (Termitinae, la plupart des Amitermitinae), mais parfois aussi cette valvule garde sa position antérieure (Apicotermithinae, Nasutitermitinae). Dans tous les cas, elle débouche dans une vaste «panse». En second lieu, la jonction de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur se présente souvent de façon inhabituelle, si bien qu'il existe un *segment mixte* (*S. M.*,

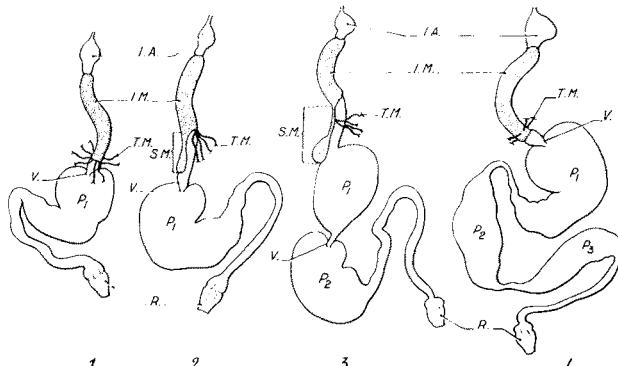


Fig. 1 à 4. Tube digestif de quelques Termes. 1 forme primitive (*Calotermes flavicollis*); 2, 3, 4, quelques exemples de Termitidae: 2 *Trinervitermes* (Nasutitermitinae); 3 *Amitermes* (Amitermitinae); 4 *Jugositermes* (Apicotermithinae). I. A. intestin antérieur; I. M. intestin moyen; P₁, P₂, P₃, dilatations («panses») de l'intestin postérieur; R. rectum; S. M. segment mixte; T. M. tubes de Malpighi; V. valvule entérique.

Fig. 2 et 3) en arrière du mésentéron proprement dit, où le tube digestif est limité sur une de ses faces par une paroi d'intestin moyen, sur l'autre par l'épithélium proctodéal avec son intima chitineuse (Termitinae, la plupart des Amitermitinae et des Nasutitermitinae).

Les Figures 1 à 4 représentent quelques exemples de cette différenciation du tube digestif chez les Termitidae, par comparaison avec une forme primitive (*Calotermes*).

L'intérêt de l'étude anatomique réside dans le fait que la flore intestinale, pour une espèce de Termes donnée, varie considérablement suivant le segment considéré, et que, à l'examen microscopique, la composition et la densité de cette flore paraissent sensiblement constantes d'un individu à un autre pour un segment déterminé.

Il n'est ni dans nos intentions ni de notre compétence d'entreprendre une étude détaillée de ces flores bactériennes; nous voulons simplement attirer l'attention sur quelques aspects de ces associations, sur leur localisation, leur complexité, d'après l'étude histologique d'un grand nombre d'espèces.

¹⁵ P.-P. GRASSÉ, Arch. Zool. expér. génér. 65, 6 (1926).

¹⁶ P.-P. GRASSÉ ET CH. NOIROT, Ann. Sci. nat. Zool. 16, 345 (1954).

¹⁷ CH. NOIROT ET J. KOVOOR, Insectes Soc. 5, 439 (1958).

¹⁸ J. KOVOOR, Bull. Soc. zool. Fr., sous presse.

L'intestin antérieur, quoique parfois très volumineux (notamment chez les mangeurs d'humus), paraît dépourvu de microorganismes, il en est généralement de même de l'intestin moyen, sauf dans les cas exceptionnels mentionnés plus loin. Dans les régions suivantes, on observe au contraire, dans toutes les espèces de Termites, des associations bactériennes d'apparence très variée, dont nous pouvons distinguer 3 types d'après leurs rapports topographiques avec la masse alimentaire: microorganismes libres, extérieurs au bol alimentaire; microorganismes fixés aux parois, mais en contact avec les aliments (flore «pariétale»); microorganismes libres mélangés au contenu intestinal.

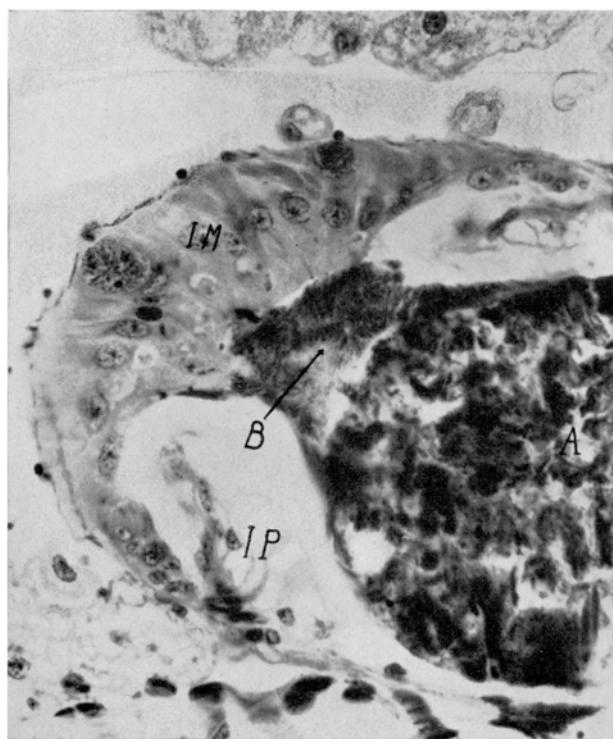


Fig. 5. *Termes hospes*: Coupe du tube digestif au niveau du segment mixte. On voit l'amas de Bactéries (B) localisé entre le bol alimentaire (A) et la paroi, uniquement sur la face où celle-ci est formée par l'intestin moyen (I. M.), alors que les bactéries sont absentes en regard de l'épithélium proctodéal (I. P.). ($\times 400$)

a) Dans les espèces où le tube digestif présente un *segment mixte*, on observe au niveau de celui-ci des Bactéries particulières, dont la localisation est bien précise (Fig. 5). Le plus souvent, les microorganismes sont situés entre le bol alimentaire et la paroi, mais uniquement du côté du mésentéron (*Termes*, *Pericapritermes*, *Nasutitermes*, *Microcerotermes*, *Globitermes*, *Amitermes*, *Eremotermes*). Les Bactéries dont la densité est très grande (Fig. 5) présentent l'aspect d'une culture pure; suivant les espèces de Termites, leur forme est très variée (depuis de courts bâtonnets jusqu'à de longs filaments flexueux), mais pour un Termite donné on ne trouve généralement à ce niveau qu'une seule forme bactérienne, parfois deux (*Microcerotermes*¹⁸);

l'amas bactérien ne se mélange pas au contenu intestinal; celui-ci d'ailleurs est souvent encore entouré de la membrane péritrophique, et en outre, les replis de l'épithélium proctodéal, qui bordent la jonction des deux tissus et font saillie dans la cavité, tendent parfois à subdiviser celle-ci, si bien que la partie endodermique du segment mixte forme une poche à l'écart du transit intestinal; ce cas, fréquent chez les Amitermitinae (*Microcerotermes*, *Eremotermes*), est celui où la localisation des Bactéries du segment mixte est la plus stricte. Dans les autres, où la cavité n'est pas ou presque pas subdivisée, les Bactéries pénètrent, en arrière, dans l'intestin postérieur proprement dit, mais toujours sur une très faible longueur. Dans d'autres cas, les Bactéries du segment mixte se placent *tout autour* du bol alimentaire, et non plus seulement vers le mésentéron (*Thoracotermes*, *Noditermes*, *Cubitermes*, *Trinervitermes*), mais ne se mélangent en aucune manière aux aliments. Enfin, dans les genres tels que *Syntermes*, *Cornitermes*, *Promirotermes*, où le segment mixte est très dilaté, les Bactéries se localisent bien du côté mésentérique, mais leur séparation d'avec le bol alimentaire est moins absolue.

De telles flores bactériennes paraissent très générales chez les Termitidae pourvus d'un segment mixte; la seule exception que nous ayons rencontrée est *Cephaliotermes rectangularis*, où le segment mixte, bien différencié, ne nous a montré aucun microorganisme, aussi bien dans des spécimens provenant de Côte d'Ivoire, que dans d'autres récoltés au Moyen-Congo.

Chez les Termites où il n'existe pas de segment mixte (jonction mésentéron-proctodéum normale), on ne peut évidemment pas observer des faits strictement identiques. Pourtant, dans quelques cas, on observe, au voisinage de cette jonction, une flore bactérienne comparable aux précédentes puisqu'elle se tient entre la paroi intestinale et le bol alimentaire (le plus souvent encore enfermé dans la péritrophique); ces Bactéries peuvent être observées dans la partie tout à fait postérieure de l'intestin moyen (*Coxotermes*, *Heimitermes*), ou bien dans la partie tout à fait antérieure du proctodéum (*Ceratotermes*, *Eutermellus*).

En revanche, on n'observe rien d'analogique à ce niveau du tube digestif chez les Macrotermitinae, chez la plupart des Apicotermiteinae, chez *Mimeutermes*.

Sur la signification physiologique de telles associations microbiennes nous ne pouvons que faire des hypothèses; le caractère symbiotique de telles associations nous paraît très probable, étant donné leur généralité, leur constance, leur localisation bien précise, mais seules des expériences permettront d'être affirmatifs. Il est peu vraisemblable que ces Bactéries interviennent dans la *digestion* des aliments; d'une part, elles restent extérieures à la masse alimentaire, d'autre part elles sont situées dans une région où le transit intestinal est rapide. En revanche, il importe de souligner leurs rapports avec les tubes de Malpighi; tout d'abord, cette

flore bactérienne pullule dans la région où les tubes de Malpighi débouchent dans l'intestin; ensuite, les tubes de Malpighi s'appliquent contre la partie mésentérique du segment mixte et y forment extérieurement un peloton serré, suggérant l'existence à ce niveau d'échanges d'un type particulier^{17,18}; et c'est précisément à ce niveau (mais intérieurement) que prolifèrent les Bactéries. Chez les Termites où il n'y a pas de segment mixte, on constate des faits analogues; chez *Coxotermes* et *Heimitermes* (Apicotermitinae), on observe des Bactéries dans la partie postérieure de l'intestin moyen, or dans cette sous-famille les tubes de Malpighi débouchent dans le mésentéron¹⁶. Chez *Ceratotermes*, les Bactéries se voient au début de l'intestin postérieur, là où l'épithélium est très mince et où les tubes de Malpighi l'entourent d'un lacis serré¹⁷.

b) En règle générale on n'observe aucun développement bactérien dans la partie antérieure du proctodeum, plus précisément dans la portion située en avant de la valvule entérique. Chez les Nasutitermitinae, les Apicotermitinae, les Macrotermitinae, cette première partie est très courte, mais chez les Amitermitinae et les Termitinae, elle est beaucoup plus développée, le plus souvent dilatée en une «panse» volumineuse. Quoiqu'il en soit, le bol alimentaire montre dans cette région le même aspect microscopique que dans l'intestin moyen, on n'y voit pratiquement aucun microorganisme ou du moins ne forment-ils jamais d'amas visibles; quand on observe des populations bactériennes à ce niveau, il s'agit soit d'une extension vers l'arrière des Bactéries du segment mixte (et jamais elles ne s'éloignent beaucoup de la limite postérieure de ce segment), soit de cas analogues précédemment décrits (*Ceratotermes*), c'est-à-dire de Bactéries nettement séparées du bol alimentaire. Ainsi, avant la valvule entérique, on ne constate aucune prolifération bactérienne au sein du bol alimentaire; parfois cependant, on observe quelques amas bactériens près de la paroi, ou même fixés à elle (*Termes*, *Cubitermes*, *Cornitermes*), mais ces amas sont de peu d'importance tant par leur nombre que par leurs dimensions. *Amitermes* fait exception à cette règle; le segment mixte communique très largement avec la première dilatation de l'intestin postérieur, et cette dilatation héberge, surtout dans sa partie antérieure, une grande quantité de microorganismes qui se mélangent aux débris alimentaires. Dans tous les autres cas, ou bien on n'observe pratiquement aucun développement microbien avant la valvule entérique (Macrotermitinae, la plupart des Apicotermitinae), ou bien il s'agit de microorganismes qui pullulent à l'extérieur de la masse alimentaire, sans y pénétrer (Bactéries le segment mixte ou cas analogues), et en restent séparées par la membrane péritrophique.

Le tableau change complètement dès que l'on franchit la valvule entérique. Dans tous les cas, cette valvule s'ouvre dans une vaste dilatation de l'intestin postérieur, où elle forme un entonnoir d'invagination; au-

tour de l'ouverture de la valvule, il y a une pullulation extraordinaire de microorganismes, généralement de plusieurs types. Dans bien des cas la densité bactérienne est telle que les microbes forment la majeure partie du contenu intestinal à ce niveau, et le contraste est frappant avec la lumière de la valvule elle-même, dont le contenu paraît à peu près abiotique (Fig. 6); dans d'autres genres (*Rostrotermes*, *Allognathotermes*, *Mimeutermes*), la densité de la flore est moins grande, mais on observe malgré tout une augmentation considérable des Bactéries. Cette densité microbienne diminue quand on s'éloigne de l'ouverture de la valvule entérique, mais elle reste notable, de très nombreux microorganismes, de type varié, se mêlent aux débris alimentaires.

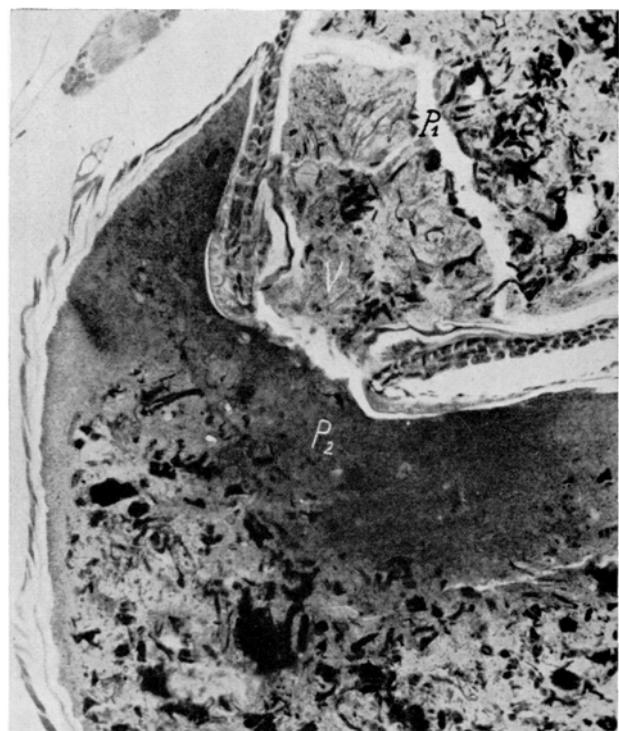


Fig. 6. *Pericapritermes chiasognathus*: coupe au niveau de la valvule entérique (V) qui sépare la première (P_1) et la deuxième (P_2) dilatation de l'intestin postérieur. Noter le changement brusque dans l'aspect du contenu intestinal à l'orifice de la valvule; dans la partie antérieure de la deuxième «panse» P_2 , les microorganismes forment l'essentiel du contenu intestinal, et lui donnent, sur la photographie, un aspect très dense et une texture très fine. ($\times 175$)

Outre cette flore abondante et variée, mêlée aux aliments, on observe par endroits une densité bactérienne considérable au contact de la paroi intestinale (Fig. 7); là encore, il y a une grande variété de microorganismes; les formes bacillaires et filamentueuses sont le plus souvent orientées perpendiculairement à la paroi et y paraissent même fixées. Mais le foisonnement microbien est en contact direct avec les débris alimentaires et s'y mélange intimement. Cette flore, que nous appellerons *flore pariétale*, n'est jamais répartie de façon uniforme. En général, elle est très développée

au voisinage de la valvule entérique, diminue vite et beaucoup vers l'arrière et présente un nouveau développement, encore plus considérable, dans la région postérieure de la panse. Mais dans le détail, cette flore pariétale varie passablement.



Fig. 7. *Termes hospes*: partie postérieure de la chambre à fermentation, coupe montrant la flore pariétale fixée à la paroi mais en contact direct avec les aliments. ($\times 1000$)

Après cette dilatation qui existe chez tous les Termites (la «panse rectale» des Termites inférieurs en est l'homologue), le reste de l'intestin postérieur a un développement extrêmement variable; assez court et simple chez les xylophages stricts, il est beaucoup plus long et plus complexe chez les mangeurs d'humus. D'un genre à l'autre, la microflore varie également beaucoup, avec en général un développement notable de la flore «pariétale», les bactéries dispersées au sein des débris alimentaires étant toujours nombreuses, mais sans former de rassemblements particulier.

Quel peut être le rôle des associations bactériennes que nous venons de décrire? Sont-elles véritablement symbiotiques, ou ne s'agit-il que de commensaux, voire de parasites? Depuis longtemps, on pense que les Termitidae digèrent la cellulose grâce à des bactéries symbiotiques, et quelques expériences viennent appuyer cette hypothèse: HUNGATE¹⁹ a isolé un *Actinomyces cellulolytique* d'*Ami termes minimus*; tout récemment, POCHON, DE BARJAC et ROCHE²⁰ ont mis en

évidence, chez *Sphaerotermes sphaerothorax*, une flore bactérienne étonnamment comparable à celle de la panse des Mammifères ruminants; d'autre part, MISRA et RANGANATHAN²¹ montrent que la cellulase, chez *Odontotermes obesus*, n'est pas sécrétée par les Termites, mais est probablement d'origine bactérienne.

L'examen histologique nous indique que cette cellulolyse doit se produire surtout dans le dilatation qui suit la valvule entérique, et qui mérite le nom de *chambre à fermentation*. Cet examen nous suggère en outre que les processus fermentaires sont complexes, et font intervenir plusieurs espèces bactériennes (ce qui est en accord avec les recherches de POCHON, DE BARJAC et ROCHE²⁰). Il pourrait y avoir une chaîne, une cascade de réactions, car le contenu de la chambre à fermentation paraît «hétérogène», chaque région ayant un aspect particulier non seulement par sa microflore, mais aussi, dans bien des cas, par un certain tri des débris alimentaires; les fragments les plus gros se trouvent au centre, la périphérique est occupée seulement par de très fins débris. Il semble que les aliments stagnent longtemps dans cette chambre à fermentation, dont le péristaltisme est peu intense (la musculature est très peu développée eu égard au volume du tube digestif à ce niveau), que le brassage est très lent, qu'ainsi plusieurs types de fermentation peuvent s'exercer successivement sur le matériel ingéré. Il est vraisemblable que les fermentations se poursuivent dans les segments suivants de l'intestin postérieur, au moins chez les mangeurs d'humus.

2° Les Protozoaires. a) Outre des Schizophytes variés, l'intestin des Termitidae héberge souvent des Protozoaires, dont certains sont sûrement des parasites (Grégaries de l'intestin moyen), d'autres des commensaux tolérés mais inutiles. Dans cette dernière catégorie, il faut ranger les petits Flagellés (Trichomonadides) signalés par KIRBY²² chez *Ami termes* et *Termes*, par HENDERSON²³ chez *Cubitermes*; les Infusoires du genre *Nyctotherus* sont sans doute également de ce type; ils ont été trouvés²² chez *Ami termes* sp. pl. Nous avons nous-même observé des Ciliés appartenant au même genre chez la plupart des Apicotermitinac (*Jugositermes*, *Rostrotermes*, *Hoplognathotermes*, *Allognathotermes*, *Heim termes*, *Coxotermes*), mais aussi chez *Eutermellus bipartitus* et chez *Bellicositermes bellicosus*. Ces Ciliés ne sont jamais très abondants, et se localisent à des niveaux variés de l'intestin postérieur.

b) Les Amibes participent sans doute à des associations plus intéressantes, peut-être véritablement symbiotiques. KIRBY²² a décrit plusieurs espèces appartenant aux genres *Endamoeba* et *Endolimax* qu'il a trouvées chez des Termites des genres *Ami termes* et

¹⁹ R. E. HUNGATE, J. Bact. 51, 51 (1946).

²⁰ J. POCHON, H. DE BARJAC et A. ROCHE, Ann. Inst. Pasteur 96, 352 (1959).

²¹ J. N. MISRA et V. RANGANATHAN, Proc. Indian Acad. Sci. [B] 39, 100 (1951).

²² H. KIRBY, Quart. J. micr. Sci. 71, 189 (1927); Parasitology 24, 289 (1932).

Termes (*Mirotermes*); HENDERSON²³ trouve 4 espèces d'Amibes (des genres *Endamoeba* et *Endolimax*) chez un *Cubitermes* du Kenya; KIRBY²⁴ signale encore la présence de ces Amibes chez *Capritermes capricornis* de Madagascar et chez plusieurs espèces d'*Amitermes* d'Afrique du Sud et de l'Est; enfin, DE MELLO²⁵ observe des Amibes dans le genre *Cornitermes*.

Toutes ces Amibes ne jouent sans doute pas le même rôle à l'égard du Termite qui les héberge. Les unes en effet sont essentiellement bactériophages, les autres phagocytent en très grande quantité des éléments du bol alimentaire de l'Insecte. *Endamoeba beaumonti* trouvée par KIRBY²² dans cinq espèces d'*Amitermes* appartient au premier type, ainsi que *E. pellucida* et *Endolimax suggrandis* de *Cubitermes sp.*²³; il est doux que de tels Protistes aient un rôle symbiotique. En revanche, les Amibes qui absorbent en abondance les fragments des végétaux ingérés par le Termite jouent peut-être un rôle dans la digestion de ces éléments. Les Amibes de ce type paraissent extrêmement fréquentes dans la sous-famille des Termitinae, comme KIRBY²⁴ l'a déjà noté; cet auteur signale des *Endamoeba* de ce type chez plusieurs espèces de *Termes* et chez *Capritermes capricornis*; HENDERSON²³ en décrit deux espèces chez *Cubitermes sp.* du Kenya; nous en avons nous-même observé chez *Termes hospes*, *Thoracotermes brevinotus*, *Apilitermes longiceps*, *Crenetermes albotarsalis*, *Noditermes curvatus*, *Cubitermes severus* (Fig. 8), *Megagnathotermes notandus*, *Ophiotermes grandilabius*, tous de la sous-famille des Termitinae, et chez *Mimeutermes giffardi* (Nasutitermitinae). De tous ces Termites, seul le genre *Termes* est xylophage, mais se nourrit de bois très altéré; les autres sont tous des mangeurs d'*humus*. Les Amibes se localisent essentiellement dans la dilatation qui suit la valvule entérique (chambre à fermentation) et y sont très abondantes. Ni la nature des substances que les Termites digèrent dans l'*humus*, ni les diastases qui interviennent ne sont connues. Il n'est pas interdit de penser que les Amibes jouent un rôle utile dans cette nutrition, à côté de la riche flore microbienne. Notons enfin que l'*Endamoeba javanica* intervient peut-être dans la digestion du bois chez la Blatte xylophage *Panesthia javanica*²⁶.

c) Les Infusoires Péritriches du genre *Termitophrya*²⁷ posent aussi un problème à la fois phylogénétique et physiologique. Nous les avons trouvés d'une part dans trois genres d'Apicotermitinae étroitement apparentés (*Jugositermes*, *Rostrotermes*, *Trichotermes*) et d'autre part chez *Pericapritermes* (s. f. des Termitinae). Dans les trois premiers genres, ils se trouvent dans une dilatation de l'intestin postérieur située avant le rectum

(P₃, Fig. 4) où ils sont très abondants; chez *Pericapritermes* ils se localisent dans le *rectum* où ils n'abondent jamais et où leur quantité varie fortement d'un individu à un autre.

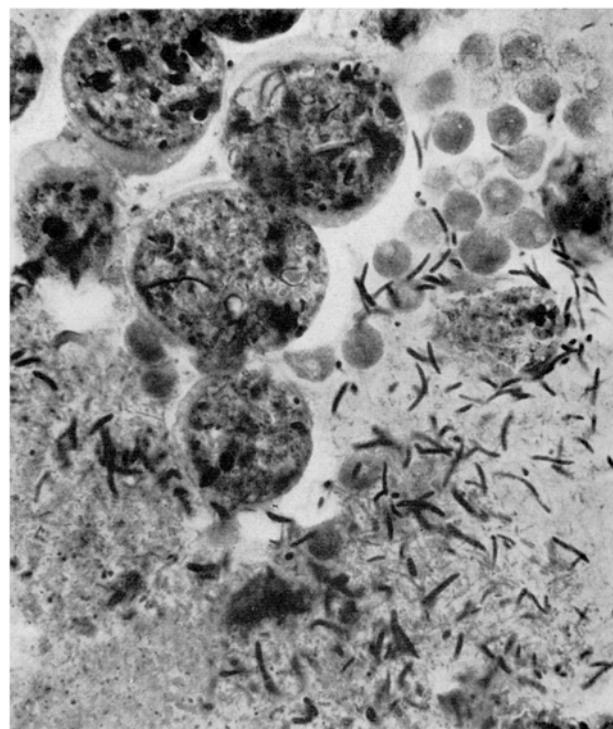


Fig. 8. *Cubitermes severus*. Aspect du contenu intestinal dans la chambre à fermentation, non loin du débouché de la valvule entérique. Outre de nombreuses Bactéries de taille et de forme variées, on observe deux types d'Amibes, les unes petites, à cytoplasme dépourvu d'ingesta, les autres, de grande taille, à membrane nucléaire épaisse (genre *Endamoeba*) bourrées d'enclaves alimentaires. (× 400)

Ces Infusoires sont des mangeurs d'*humus*, qu'ils ingèrent par leur oesophage spiralé, et dont leur endoplasme est littéralement bourré. Il serait prématué de leur attribuer un rôle symbiotique, mais chez *Jugositermes*, *Trichotermes* et *Rostrotermes*, leur constance et leur extraordinaire abondance dans un segment bien déterminé de l'intestin postérieur, ne laissent pas d'être impressionnantes, et traduisent au moins une adaptation très marquée de ces Ciliés aux hôtes qui les hébergent. L'adaptation est-elle univoque ou réciproque (c'est-à-dire symbiotique)? L'expérience nous l'apprendra.

30 *Les Meules à champignons des Macrotermitinae*. La sous-famille des Macrotermitinae, qui constitue un phylum bien individualisé, a acquis un type de symbiose tout à fait nouveau. Un trait de comportement caractérise cette sous-famille: l'édification dans le nid d'amas de matière végétale broyée et imbibée de salive, sur lesquels végétent des Champignons du genre *Termitomyces*. (Dans la meule, on trouve aussi du mycélium de *Xylaria* qui, dans les conditions normales, ne se développe que fort peu et ne *fructifie pas*.) L'association Termite-Champignon est le fait d'une étroite spécialisation mutuelle, car l'architecture de la meule

²³ J. C. HENDERSON, Univ. Calif. Publ. Zool. 43, 357 (1941).

²⁴ H. KIRBY, Univ. Calif. Publ. Zool. 41, 189 (1937).

²⁵ F. DE MELLO, S. Paulo Dept. Zool. Papéis Avulsos 11, 345 (1954).

²⁶ G. W. KIDDER, Parasitology 29, 163 (1937).

²⁷ CH. NOIROT et C. NOIROT-TIMOTHÉE, C. R. Acad. Sci. sous presse (1959).

est caractéristique de l'espèce de Termite et les *Termitomyces* s'observent uniquement dans ce milieu bien particulier; les espèces de *Termitomyces* diffèrent d'ailleurs d'un genre de Macrotermitinae à un autre. La physiologie de cette association a donné lieu à bien des controverses, mais nous avons montré²⁸ que la meule à champignons est en perpétuelle transformation: les ouvriers apportent sans cesse de nouveaux matériaux et rongent sans cesse les parties anciennes; ils consomment ainsi la matière même de la meule après que celle-ci ait subi l'action des champignons; il y aurait une sorte de pré-digestion, dont nous cherchons actuellement à préciser la nature. Il y a sûrement attaque de la lignine, et de ce fait démasquage des matériaux utilisables (cellulose, hémicelluloses); mais ces derniers eux-mêmes subissent des modifications. Il est possible, en outre, que le champignon lui-même apporte aux Termites des facteurs de croissance²⁹⁻³¹.

III. Symbiose et phylogénie

Les associations symbiotiques et parasitaires présentent un intérêt majeur pour le Biologiste, car leur évolution implique un accord entre les modifications des deux partenaires. Cet accord est particulièrement évident dans le cas de la symbiose, où il y a adaptation

réciproque des espèces associées; ici la corrélation est à double sens, alors qu'elle est à sens unique dans le cas du parasitisme. Nous avons tenté de suivre, chez les Blattoptéroïdes et spécialement chez les Isoptères, cette phylogénie parallèle des Insectes et des Symbiontes, et nous résumons cette tentative dans la Figure 9. Il est à peine besoin de souligner la grande part d'hypothèse qu'implique l'établissement d'un tel arbre généalogique; il ne s'agit pas dans notre esprit de proposer des conclusions définitives, mais plus simplement de présenter des hypothèses de travail, points de départ de recherches futures. La récente monographie de SEEVERS³² nous montre à propos des Staphylinidae termitophiles l'intérêt de telles tentatives.

L'ancêtre Blattoptéroïde paléozoïque possédait, sans doute, une double symbiose: d'une part avec des Flagellés intestinaux, d'autre part avec des micro-organismes vivant dans certaines cellules (bactériocytes); nous supposons en outre qu'il avait un régime *xylophage*. Les Mantodea ont bientôt perdu leurs symbiotes peut-être en liaison avec l'adoption d'un régime *carnivore*; les Blattodea ont abandonné en majorité la xylophagie, et corrélativement ont perdu leurs Flagellés; les Panesthiidae font exception, mais alors que *Cryptocercus* a gardé une riche faune de Flagellés, *Panesthia* a remplacé ceux-ci par des Bactéries cellulolytiques qui semblent jouer le même rôle physiologique, aidées peut-être par des Amibes. Les microorganismes des bactériocytes sont conservés chez toutes les Blattes,

²⁸ P.-P. GRASSÉ et CH. NOIROT, C. R. Acad. Sci., Paris 244, 1845 (1957); Ann. Sci. nat. Zool. 20, 113 (1958).

²⁹ P.-P. GRASSÉ, Ann. Sci. nat. Zool. 6, 97 (1944); 7, 115 (1945).

³⁰ CH. NOIROT, Ann. Sci. nat. Zool. 14, 405 (1952).

³¹ W. A. SANDS, Insectes Soc. 3, 531 (1956).

³² C. H. SEEVERS, Fieldiana, Zool. 40, 334 (1957).

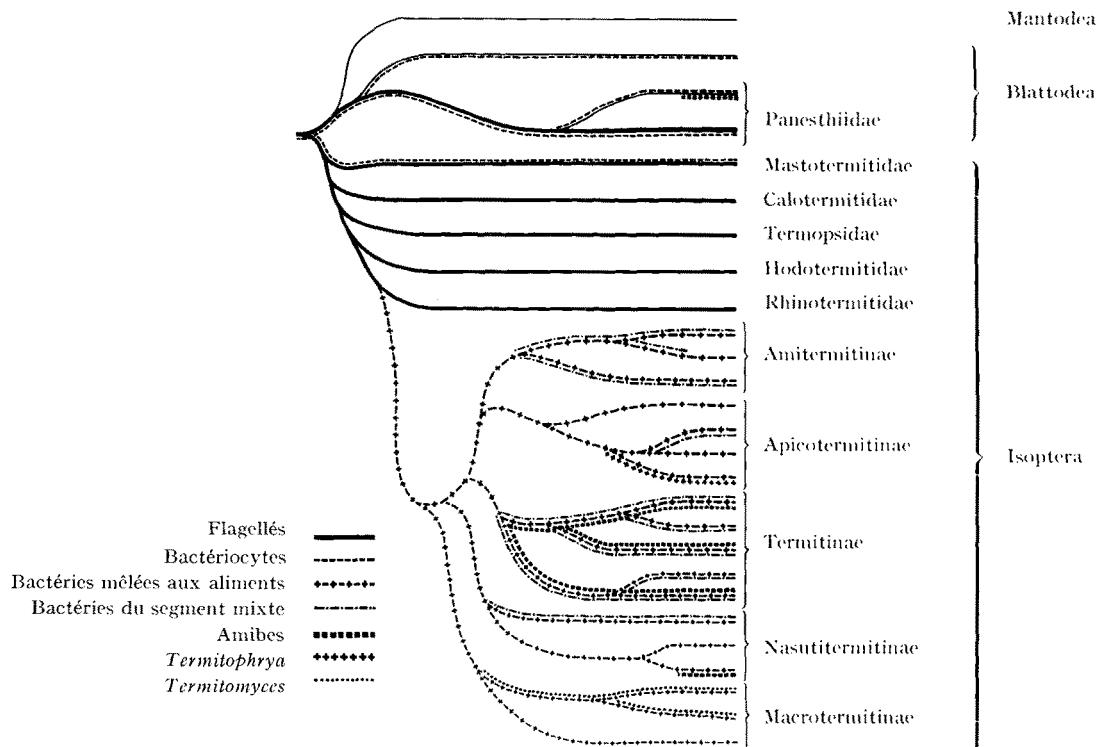


Fig. 9. Arbre généalogique des Blattoptéroïdes montrant l'évolution de la symbiose. (Explications dans le texte.)

mais n'ont persisté chez les Termes que dans d'archaïque *Mastotermes*, dont l'anatomie nous indique qu'il s'est isolé très tôt du tronc originel des Isoptères. Après la perte des bactériocytes, l'Evolution des Termes s'est poursuivie pendant longtemps sans modification notable des rapports symbiotiques, car les représentants des Calotermitidae, Termopsidae, Hodotermitidae, Rhinotermitidae sont des xylophages qui digèrent le bois grâce à leurs Flagellés. La diversification tant de ces Termes que de leurs Flagellés est fort ancienne; il est difficile de préciser les rapports exacts de ces quatre familles et leurs symbiontes ne nous renseignent guère à ce sujet car les grands groupes de Flagellés étaient sûrement différenciés avant la séparation des Blattes et des Termes.

L'immense famille des Termitidae naquit probablement vers le milieu des temps secondaires, sans doute à partir de quelques Rhinotermitidae, et a subi une évolution très complexe; tout en gardant le régime xyloophage, les Termitidae ont perdu très tôt leurs Flagellés symbiotiques, mais ont dû acquérir pour digérer la cellulose une flore bactérienne complexe et variée. Si une microflore très riche s'observe dans l'intestin postérieur de tous les Termitidae il serait hasardeux d'affirmer qu'il s'agit toujours du même type d'association; des recherches de physiologie comparée s'imposent.

Outre ce type d'association très générale, les divers phylums des Termitidae en ont acquis d'autres. Le cas le plus clair est celui des Termes champignonnistes; la sous-famille des Macrotermitinae s'est séparée assez tôt des autres Termitidae, mais il n'est pas sûr que l'association avec les champignons ait été acquise d'emblée. En effet, dans la faune actuelle, *Sphaerothermes sphaerothorax* construit des meules où ne végète aucun champignon³³; nous tenons ce Terme pour une forme primitive de Macrotermitinae, et nous admettrions volontiers qu'il s'est différencié avant l'acquisition des champignons symbiotiques, mais après l'acquisition du comportement constructeur des meules. Au contraire, EMERSON³⁴ pense plutôt que *Sphaerothermes* aurait perdu son associé par une évolution régressive.

Les Bactéries du segment intestinal mixte et les quelques cas analogues constituent aussi une association bien caractérisée, quoique nous ne soyons nullement certains de son caractère symbiotique. Tous les cas observés ont-ils une origine commune? Nous n'osons pas l'affirmer, car le segment mixte pourrait bien s'être différencié parallèlement dans les diverses

lignées qui le possèdent aujourd'hui; l'hypothèse d'une convergence ne peut pas être écartée.

Les phénomènes de convergence sont certains dans le cas des Amibes. Si nous ne considérons que les Amibes xylophages ou humivores, on les rencontre en effet chez beaucoup de Termitinae, quelques Nasutitermitinae et enfin chez les Blattes du genre *Panesthia*! Nul doute qu'il ne s'agisse de commensaux ou de symbiontes d'acquisition relativement récente et indépendante.

Enfin, les *Termitophrya* paraissent s'être différenciés dans une lignée bien précise d'Apicotermatinae; les trois genres *Jugositermes*, *Rostrotermes*, *Trichotermes* sont en effet étroitement apparentés, comme en témoigne la structure du tube digestif et singulièrement la valvule entérique¹⁶, mais bien distincts des autres Apicotermatinae. La présence de ces Ciliés étranges chez *Pericapritermes* paraît au contraire être secondaire, car ce genre appartient à une autre sous-famille (Termitidae) et les Protistes s'y localisent dans le rectum et non dans une dilatation spéciale du proctodéum. Il s'agit sans aucun doute d'un passage secondaire (désertion à partir de l'hôte original) dans un nouvel hôte.

L'extrême uniformité morphologique des Isoptères masque en fait une évolution complexe, des adaptations très poussées, non seulement dans le comportement social mais aussi dans la physiologie individuelle.

Les associations symbiotiques montrent bien l'importance de cette évolution physiologique et en jalonnent les principales étapes. Les grandes lignes de ces phénomènes commencent à nous apparaître; il faut maintenant les analyser et en préciser les caractères adaptatifs.

Summary

An attempt is made to retrace the evolution of symbiotic associations in Blattopteroidea, with particular reference to Isoptera. It seems probable that double symbiosis occurred in the common ancestor of Blattids and Termites: intracellular microorganisms of bacteriocytes, xylophagous intestinal Flagellates. Where as actual Blattids, excepting *Cryptocercus*, have only retained the former, the primitive Termites, excepting *Mastotermes*, have only kept the latter. Evolved Termites (fam. Termitidae) have in turn lost the symbiotic Flagellates, but have acquired a rich and complex bacterial flora. – Some of these microorganisms, mixed with their aliments, certainly aid digestion (breakdown of cellulose), whilst others, localised at a particular level of the alimentary canal and not found in the alimentary mass, presumably play a different rôle. Furthermore, Protozoa are constantly associated with certain Termites (xylophagous Amoebae, humus-feeder Ciliates of the genus *Termitophrya*) and may play some rôle in the process of digestion. Finally, an association occurs between fungus-growing Termites (subfam. Macrotermitinae) and mushrooms (*Termitomyces*).

³³ P.-P. GRASSÉ et CH. NOIROT, Ann. Sci. nat. Zool. 10, 149 (1948).

³⁴ A. E. EMERSON, Amer. Mus. Novit., No. 1771, p. 81 (1956).