

Tome I. N° 3

Juin 1953

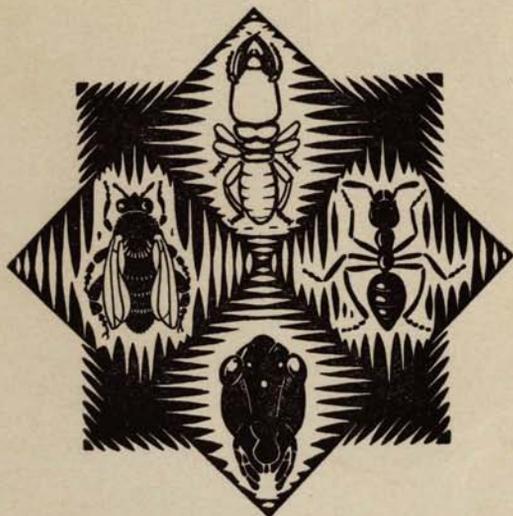
BULLETIN

édité par

LA SECTION FRANÇAISE

de

L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



105, B^d RASPAIL

PARIS - 6^e

NOTES ET COMMUNICATIONS

UN EFFET PARADOXAL DU PARASITISME CHEZ LES TERMITES DEVELOPPEMENT des GONADES chez des OUVRIERS PARASITES

par Ch. NOIROT

Les parasites des Termites ont été jusqu'ici peu étudiés. Ils donnent lieu pourtant, dans bien des cas, à des modifications très curieuses des individus infestés. C'est ainsi que des *intercastes* soldats-ouvriers, parasités par des larves de Diptères, ont été étudiés par KEMNER (1925 *a* et *b*) chez *Macrotermes malaccensis*, par SILVESTRI (1926) et par SCHMITZ et KALSHOVEN (1938) chez *Macrotermes gilvus*; une microsporidie provoque également la formation d'*intercastes* soldats-ouvriers chez *Syntermes grandis* (SILVESTRI 1945). En revanche, la microsporidie *Duboscqia legeri* décrite par KUDO (1942) chez *Reticulitermes flavipes* et que nous avons retrouvée chez *Reticulitermes lucifugus* ne paraît pas causer d'anomalies du développement; il en va de même de la curieuse larve de *Rhynchoestrus weissi*, parasite externe d'*Anacanthotermes ochraceus* (HOLLANDE, CACHON et VAILLANT, 1951).

Nous avons trouvé, chez *Noditermes curvatus* Silv. (1), des ouvriers parasités par une larve de Diptère. Des élevages nous ont permis d'obtenir la Mouche adulte, que Monsieur E. SEGUY a eu l'obligeance d'étudier et qu'il décrit plus loin sous le nom de *Noditermitomyia arabops*, n. gen., n. sp.

Les termitières de *Noditermes curvatus* Silv. sont fréquentes dans la forêt de Basse Côte d'Ivoire; nous les avons étudiées près d'Abidjan, à l'Institut Intercolonial de Recherches d'Adiopodoumé. Les nids sont d'aspect assez variable, mais formés en général de

(1) Les exemplaires de Côte d'Ivoire diffèrent un peu du type décrit par SILVESTRI (1914): les soldats sont plus petits (largeur de tête: 1 mm. 16; longueur: 1 mm. 50 - 1 mm. 65), à tête un peu allongée; le processus gulaire est un peu plus accusé, le labre plus échancré. Les imagos ont les bords postérieurs des méso et métanotum plus aigus. Ces différences nous paraissent insuffisantes pour isoler nos échantillons dans une espèce ou même une sous-espèce nouvelle.

l'accolement de plusieurs tourelles cylindro-coniques, rappelant un obus, construites en humus stercoral solidement aggloméré. Le nombre des tourelles varie suivant l'importance du nid ; nous en avons trouvé jusqu'à cinq. La hauteur totale atteint au maximum 50 cm. Une telle termitière ressemble à celle de *Noditermes lamanianus* figurée par EMERSON (1928), mais dans notre espèce les tourelles reposent toutes sur le sol, tandis que chez *Noditermes lamanianus* elles sont plus ou moins superposées (1).

L'édifice repose sur un socle souterrain, solidement maçonné, atteignant 10 à 20 cm. de profondeur. Outre le nid proprement dit, les ouvriers creusent dans l'humus forestier un réseau dense de galeries superficielles (*périécie*), qui s'étendent à quelques mètres autour du nid. Les ouvriers se nourrissent d'ailleurs exclusivement d'humus, et semblent incapables d'attaquer le bois, même très altéré.

On trouve parfois dans le nid (surtout dans sa partie souterraine) des ouvriers d'un aspect très particulier : alors que l'abdomen des ouvriers normaux est globuleux et noirâtre (couleur due au contenu intestinal vu par transparence), ces individus ont un abdomen beaucoup plus allongé, blanc opaque ; une étude morphologique attentive montre pourtant qu'il s'agit bien d'ouvriers : rien, dans les dimensions ou la structure de la tête, des antennes ou des pattes, ni des derniers segments abdominaux, ne permet de les différencier des ouvriers habituels.

La dissection révèle la présence d'une larve de Diptère, parasite interne, fixée par son extrémité postérieure à la membrane réunissant la tête et le thorax : au-dessus du coxa antérieur (droit ou gauche) viennent déboucher à l'extérieur les deux stigmates du parasite.

La mise en élevage de quelques ouvriers parasités avec des ouvriers normaux nous a permis d'obtenir le Diptère à l'état adulte ; la vie larvaire dure plus d'un mois. Arrivée au terme de sa croissance (environ 4 mm. de longueur), la larve sort de l'ouvrier en faisant éclater l'abdomen ; elle se dirige vers la partie superficielle du bocal d'élevage et ne tarde pas à s'empuper. Du reste, dans les termitières naturelles, nous avons à plusieurs reprises

(1) SILVESTRI a trouvé *N. curvatus* dans des nids en terre ne dépassant pas la surface du sol. Ou bien il s'agissait de nids dont la superstructure était ruinée (comme le cas est assez fréquent en Côte d'Ivoire), ou bien en Guinée la biologie de cette espèce est un peu différente, et ceci pourrait légitimer la création d'une sous-espèce nouvelle.

découvert des pupes vides, apparemment identiques, dans des loges situées vers le haut des termitières, tout contre la paroi extérieure. La Mouche adulte éclôt une quinzaine de jours après la pupaison ; mais nous ne savons pas comment, dans la nature, elle peut arriver à l'air libre. Nous ignorons aussi comment se fait l'infestation : sans doute les ouvriers sont-ils contaminés pendant qu'ils circulent dans les galeries superficielles de la péricie.

EFFETS DU PARASITISME CHEZ LES OUVRIERS.

La physiologie et le comportement sont complètement bouleversés.

a — *Alimentation et nutrition :*

Le fait le plus visible est le *développement du tissu adipeux*, responsable de la distension de l'abdomen et de sa coloration blanche.

La dilatation de l'abdomen n'est pas due au volume du parasite, car elle est déjà très marquée dans les stades les plus jeunes que nous avons observés (larve de 1 mm. de longueur, contenue tout entière dans les deux premiers segments thoraciques). Il faut souligner également *l'augmentation de volume de l'hémolymphe* ; le sang est d'ailleurs extrêmement riche en substances en suspension ; après fixation au Bouin alcoolique, il coagule en une masse laiteuse, et apparaît sur les coupes très chargé en granules éosinophiles.

Les ouvriers normaux ne possèdent qu'un tissu adipeux extrêmement réduit, limité à quelques bandes de cellules coincées entre le tube digestif et la paroi du corps (1) ; le tube digestif, et surtout l'intestin postérieur, occupe la quasi-totalité de l'abdomen et se montre bourré d'humus.

Le tube digestif des ouvriers parasités ne contient au contraire aucun aliment solide ; quelquefois, on trouve quelques traces d'humus, un ou deux grains de sable, mais *l'alimentation paraît être essentiellement liquide* : les individus parasités doivent être nourris par leurs congénères, comme les larves, avec de la salive.

b — *Glandes génitales :*

Les gonades des ouvriers normaux sont extrêmement réduites.

(1) Les ouvriers qui se préparent à muer pour donner des soldats-blancs (Cf. NOIROT 1951, 1952) accumulent aussi d'importantes réserves : le corps gras se développe et donne à leur abdomen une coloration blanc-laiteux ; mais l'abdomen ne subit pas de dilatation notable, et on peut, ainsi distinguer ces individus des animaux parasités.

Les ovaires sont formés d'un cordon cellulaire allongé, qui dans les 7^{me} et 6^{me} segments abdominaux se dirige dorsalement et vers l'avant ; on n'observe aucune organisation de gaines ovariennes et les cellules restent de très petite taille (diamètre de 3 μ . environ).

Les testicules ne comptent qu'un tout petit nombre de cellules, également très petites, situées latéralement dans le 8^{me} segment (Fig. 1) leur longueur est de 50 μ . environ, leur largeur maximum de 20 μ .

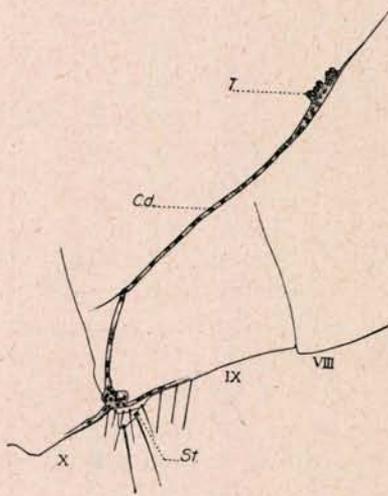


Figure 1. — Testicule d'un ouvrier normal.
C.d., canal déférent ; St, style ; T, testicule ($\times 200$).

Oviducte et canal déférent sont réduits à des filaments extrêmement minces, d'un diamètre de 2 à 3 μ .

Les gonopores mâle et femelle ne sont naturellement pas ouverts et leur emplacement est seulement marqué par un épaississement de l'hypoderme à la jonction des oviductes (à la base du 7^{me} sternite) ou des canaux déférents (à la base du 9^{me} sternite, entre les styles).

Aucun caractère morphologique ne permet de distinguer le mâle de la femelle (NOIROT, 1951) ; il en va de même pour les ouvriers parasités.

Chez les ouvriers infestés par la larve de *Noditermitomyia*, les gonades subissent un développement considérable, qui ne va pas toutefois jusqu'à les rendre fonctionnelles.

Sur un total de 15 ouvriers parasités examinés, nous n'avons

trouvé qu'une seule femelle, porteuse d'une larve de 1,5 mm. de longueur environ : cet Insecte, malheureusement assez mal conservé, montrait un ovaire beaucoup plus important que la normale : la partie antérieure de l'organe avait conservé sa structure habituelle, mais s'étendait vers l'avant, jusqu'au 5^me segment abdominal. La partie postérieure montrait un début d'organisation des gaines ovariennes, et surtout une nette hypertrophie des ovocytes, dont le plus gros mesurait 27 μ . de longueur. L'oviducte, lui aussi très développé, avait un diamètre minimum de 22 μ .

Chez les mâles, le développement des testicules est déjà très marqué dans les stades les plus précoces que nous avons iden-

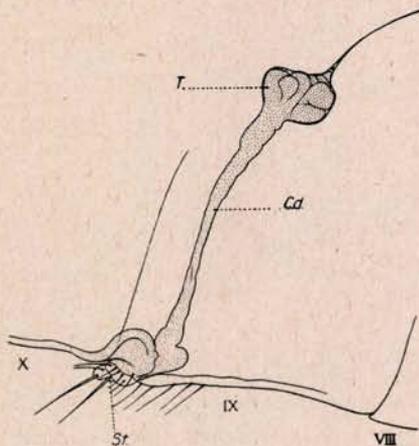


Figure 2. — Testicule d'un ouvrier parasité ; stade précoce (longueur de la larve de *Notiditermitomyia* : 1,2 mm.)
C.d., canal déférent ; St, style ; T, testicule (\times 200).

tifiés (fig. 2). Les cellules s'organisent en cystes, l'organe devient une masse très compacte, comme il est de règle chez les *Termitidae* (BONNEVILLE 1936) ; dans tous les cas, nous avons observé de nombreuses mitoses, mais l'évolution se borne à une intense multiplication des spermatogonies, sans que se produise de spermiogénèse. Au moment où la larve de *Noditermitomyia* a achevé son évolution, le volume du testicule a au moins centuplé ; dans le cas représenté fig. 3, il mesurait 225 μ . de hauteur et 160 μ . de largeur.

L'ébauche du canal déférent subit aussi un grand accroissement de diamètre (fig. 2 et 3), mais diminue de longueur si bien que le testicule en se développant se déplace un peu vers l'arrière et vers le bas, et vient se placer dans le 9^me segment abdominal. A

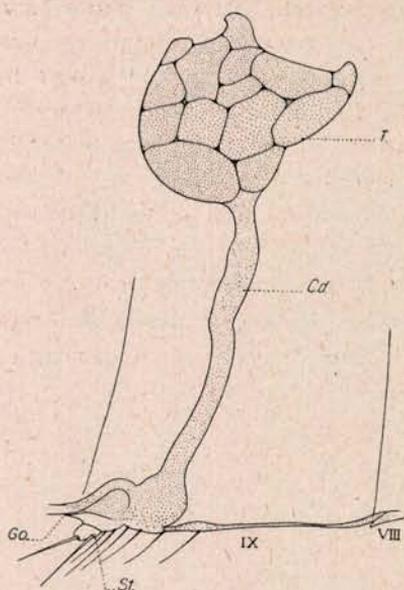


Figure 3. — Testicule d'un ouvrier parasité, stade ultime (longueur de la larve : 3,5 mm.)
C.d., canal déférent ; Go, ébauche du gonopore δ ; St., style ; T, testicule ($\times 200$).

son développement maximum, le canal déférent atteint, dans sa partie la plus étroite, un diamètre de 23 μ , mais reste formé d'un cordon cellulaire plein. L'ébauche du gonopore mâle s'hypertrophie également, et se creuse d'un très fin canal qui s'ouvre à l'extérieur entre les 9^{me} et 10^{me} sternites.

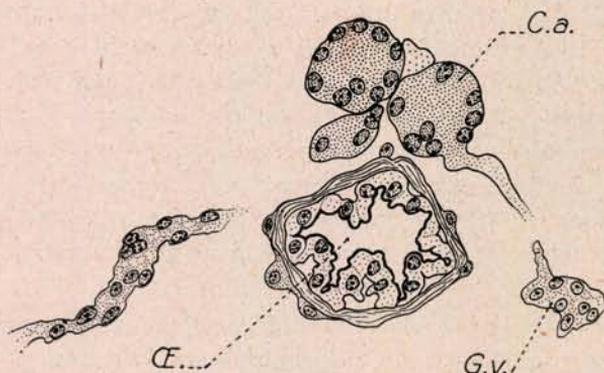


Figure 4. — Ouvrier normal ; coupe transversale au niveau des corpora allata.
Ca, corpora allata ; Gv, glandes ventrales ; Oe, œsophage ($\times 275$).

c — Le complexe endocrine rétro-cérébral :

Cet ensemble (*corpus cardiacum*, *corpora allata*, *glandes ventrales*) affecte la même disposition que celle décrite par PFLUGFELDER (1947) chez *Microcerotermes amboinensis*.

Les ouvriers parasités montrent un net accroissement des *corpora allata* : chez les ouvriers normaux, leur diamètre est de 29 à 33 μ , il atteint plus de 60 μ chez les animaux infestés (fig. 4 et 5) ; mais l'aspect histologique de l'organe ne semble pas varier, les noyaux cellulaires gardent la même taille.

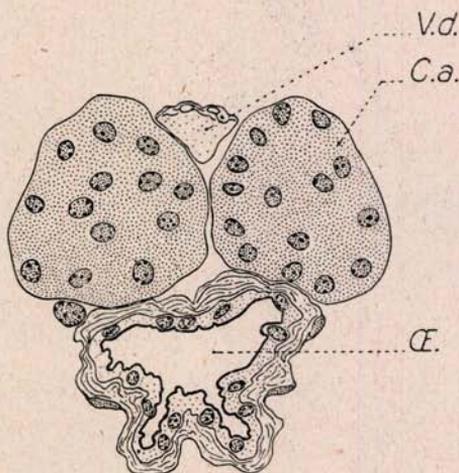


Figure 5. — Ouvrier parasité ; coupe transversale au niveau des *corpora allata*. C.a, *corpora allata* ; Oe, *œsophage* ; V.d, *vaisseau dorsal* ($\times 275$).

Le *corpus cardiacum* ne paraît guère modifié (fig. 6 et 7).

Les *glandes ventrales* se développent notablement, et acquièrent un aspect plus nettement glandulaire, alors que chez l'ouvrier normal leurs cellules ressemblent beaucoup aux cellules hypodermiques dont elles dérivent (fig. 6 et 7).

Ces modifications du complexe endocrine sont en rapport avec les profonds changements de la physiologie des individus parasités, mais il serait prématuré d'en donner une interprétation précise.

d — Le comportement et les rapports sociaux :

C'est là sans doute l'aspect le plus singulier du phénomène, et qui permet de comprendre les particularités de ce cas de parasitisme.

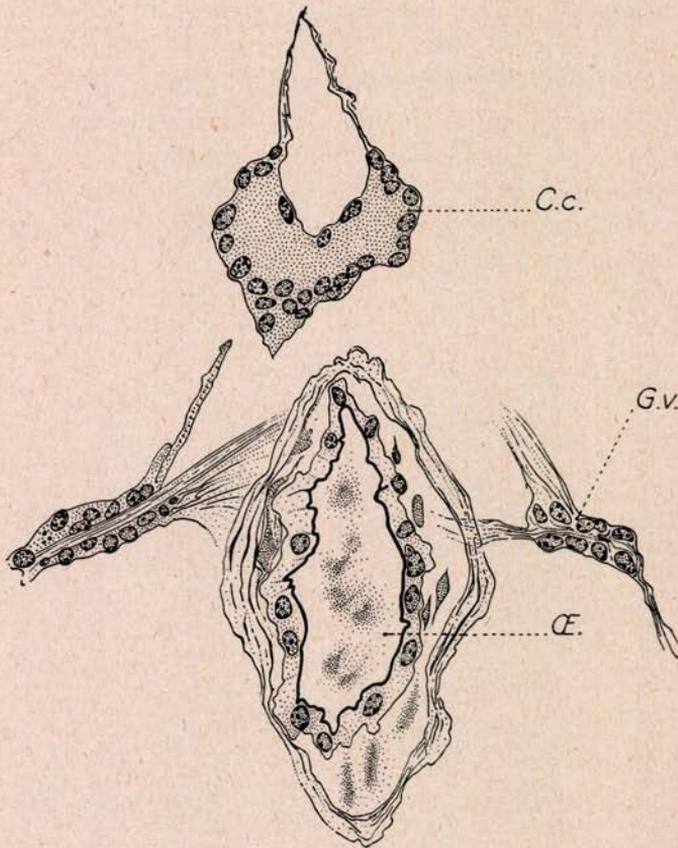


Figure 6. — Ouvrier normal, coupe transversale au niveau du *corpus cardiacum*.
C.c., *corpus cardiacum* ; G.v., glandes ventrales ; OE, *oesophage* ($\times 275$).

Les ouvriers parasités perdent le comportement d'ouvriers ; ils restent confinés, comme les larves, dans le nid proprement dit, et nous les avons toujours trouvés vers le centre de celui-ci. Bien plus, quoique l'observation directe soit difficile, nous pensons qu'ils cessent tout travail : en effet, leurs mandibules montrent toujours un tranchant bien net, des dents aux arêtes vives, une usure très faible (datant sans doute d'avant l'infection) ; notons en passant que ceci conduit à penser que les ouvriers qui se contaminent sont des individus jeunes, encore peu éloignés de la dernière mue.

Corrélativement, ils sont gavés par les autres ouvriers, et reçoivent une alimentation de choix, exclusivement liquide (salive), et cette nourriture doit être très riche comme en témoigne le développement du corps gras et la surcharge du sang en colloïdes, et ceci malgré le développement du parasite. Peut-être faut-il rapprocher cette alimentation de celle qui est donnée à la reine. Mais pour l'instant, il ne s'agit que d'une hypothèse.

Ce n'est pas seulement le comportement des ouvriers parasités qui est modifié, mais également l'attitude à leur égard de leurs congénères, puisque les ouvriers normaux de la colonie nourrissent les individus contaminés.

C'est certainement le jeu de ces interactions sociales qui est à l'origine des particularités du phénomène ; mais nous connaissons trop mal la physiologie de la termitière pour pouvoir en dire plus.

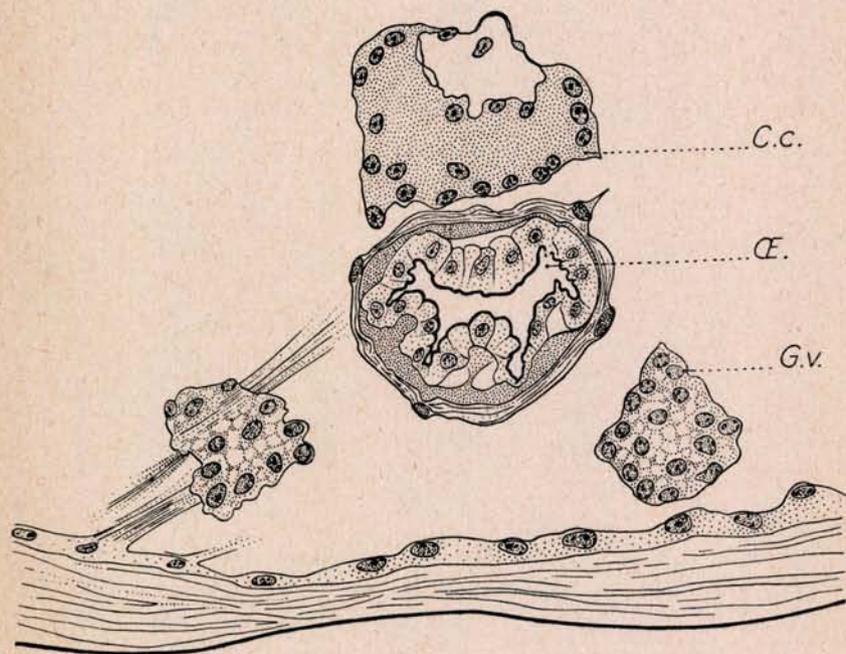


Figure 7. — Ouvrier parasité ; coupe transversale au niveau du *corpus cardiacum*.
C.c., *corpus cardiacum* ; G.v., glandes ventrales ; O.E., oesophage ($\times 275$).

BIBLIOGRAPHIE

1936. - BONNEVILLE (P.). - Recherches sur l'anatomie microscopique des Termites.
Thèse, Clermont-Ferrand.
1928. - EMERSON (A.E.). - Termites of the Belgian Congo and the Cameroun.
Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. N. Y., LVII, 401-574.
1946. - GRASSÉ (P.P.) et NOIROT (Ch.). - La production des sexués néoténiques chez le Terme à cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.) : inhibition germinale et inhibition somatique.
C. R. Ac. Sc. 223, 869-871.
1951. - HOLLANDE (A.), CACHAN (J.), VAILLANT (F.). - Recherches sur quelques larves d'Insectes termitophiles (*Muscidae*, *Calliphoridae*, *Cestridae*, *Tineidae*, *Melandryidae*).
Ann. Sc. Nat. Zool., (11), 13, 365-396.
1925. - KEMNER (N.A.). - *Larva termitovorax*, eine merkwürdige parasitische Fliegenlarve, die im Kopfe von Termitensoldaten lebt, und durch die desselben Veranlassung zur Aufstellung eines besonderen Termitengenus mit zwei Arten gegeben hat.
Arkiv. f. Zoologi, 17 A, n° 29.
1942. - KUDO (R.R.). - On the microsporidian, *Duboscqia legeri* Perez 1908, parasitic in *Reticulitermes flavipes*.
Journ. Morph. 71 (2), 307-329.
1951. - NOIROT (Ch.). - Le développement des neutres chez les Termites supérieurs (*Termitidae*). IV. Le sexe des diverses catégories de neutres.
C. R. Ac. Sci. 233, 447-449.
1952. - NOIROT (Ch.). - Le polymorphisme social chez les Termites et son déterminisme.
Colloque intern. sur la Structure et la Physiologie des Sociétés animales, Paris, p. 103-116.
1947. - PFLUGFELDER (O.). - Über die Ventraldrüsen und einige andere inkretorische Organe des Insektenkopfes.
Biol. Zentralbl., 66, 211-235.
1953. - SEGUY (E.). - Diptères Calliphorides inféodés au *Noditermes curvatus* en Côte d'Ivoire.
Bull. sect. française Union intern. Etude Insectes sociaux, I, N° 3, p. 00-00.
1938. - SCHMITZ (H.) et KALSHOVEN (L.G.E.). - *Misotermes exenterans* n. g. n. sp., eine parasitische Fliege aus der Familie der Phoridaen, welche die Entstehung myiagener Soldaten bei *Macrotermes gilvus* Hag. in Java verursacht.
Treubia, 16, 369-397.
1914. - SILVESTRI (E.). - Contribuzione alla conoscenza dei Termitidi e Termitofili dell'Africa occidentale. I. Termitidi.
Boll. Lab. Zool. gen. agr. R. Scuol. Agr. Portici, 9, 1-146.
1926. - SILVESTRI (F.). - Descrizione di particolari individui (*Myiagenii*) di *Macrotermes gilvus*.
Boll. Lab. Zool. gen. agr. R. Scuol. Agr. Portici, 19.
1945. - SILVESTRI (F.). - Descrizione di intercaste di *Syntermes grandis* (Rambur) causate da un Protozoo microsporidico.
Acta Pontif. Acad. Sci., 9, 77-90.
1930. - WEYER (F.). - Zur Kenntnis der Keimdrüsen bei Termitenarbeiten und Soldaten.
Zool. Anz., 90, 177-190.