

# les mécanismes de production de méthane par les Termites en forêt tropicale

par Corinne Rouland

Laboratoire d'Ecophysiologie des invertébrés, université de Paris-XII, 94010 Créteil cedex.

Les Termites sont généralement connus par les désastres qu'ils engendrent ; leur importance écologique est par contre souvent ignorée. Pourtant, par leur nombre et leur régime alimentaire, ils influent considérablement sur le recyclage de la matière organique (Matsumoto, 1978 ; Bachelier, 1978) et la constitution de l'humus (Mishra et Sen Sarma, 1980 ; Garnier-Sillam *et al.*, 1985, 1986). Les Termites, particulièrement abondants en forêt tropicale humide, consomment 6 à 7 tonnes de matière organique par an et par hectare, soit 50% de la matière végétale tombée au sol (Madalgie, 1964). Ce rôle important dans les processus de décomposition de la matière organique tient à la répartition des différentes espèces dans des biotopes variés (Bignell *et al.*, 1983), qu'elles ont pu coloniser grâce à des régimes alimentaires divers. On peut, en effet, distinguer trois types de Termites en fonction de leurs modes d'alimentation (Grasse, 1982) :

- les *xylophages*, qui consomment du bois à différents stades de décomposition ;
- les *humivores*, qui creusent des galeries souterraines et se nourrissent, comme les vers de terre (Lombriciens), à partir des particules organiques en décomposition présentes dans l'humus ;

- les *champignonnistes* (fig. 1 et 2) qui réalisent une symbiose digestive avec un champignon Basidiomycète du genre *Termitomyces* ; ce champignon se développe à l'intérieur de la termitière sur des structures végétales (meules) construites par les termites ouvriers à partir de fragments de végétaux (feuilles, racines, herbes, bois mort...). Le termite se nourrit de la partie inférieure de la meule prédégradée par le champignon.

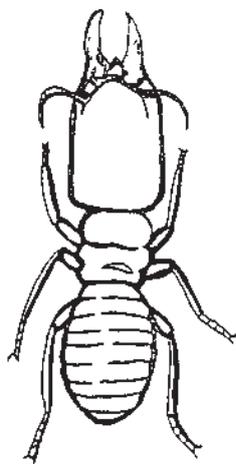


Figure 1. Grand soldat de *Macrotermes bellicosus*

La digestion du bois et de ses composants par les Termites est due à un métabolisme aérobie (production de gaz carbonique CO<sub>2</sub>) et/ou à un métabolisme anaérobie (sans l'intervention de l'oxygène de l'air) caractérisé par une émission de méthane, produit typique des processus de fermentation intestinale. L'émission de méthane par les Termites, d'abord suggérée par Cook (1932), a été largement confirmée depuis (Breznak, 1975 ; Zimmermann et Greenberg, 1982 ; Brauman *et al.*, 1987). Cette production est apparemment d'origine bactérienne, car elle est stoppée par l'emploi d'antibiotiques bactériens spécifiques ; des bactéries méthanogènes hydrogénophiles ont, de plus, été récemment isolées (Brauman *et al.*, 1989).

En raison de la vaste répartition des Termites, des extrapolations ont été faites pour évaluer la part de l'émission globale annuelle dont ils sont responsables. Ces extrapolations ont donné des résultats très variables : de 5

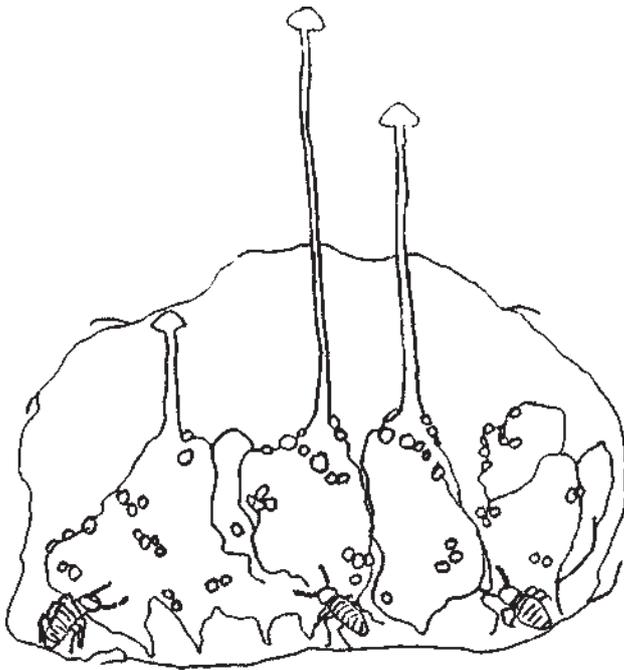


Figure 2. Meule de termites champignonnistes (d'après Renoux, 1993)

constitue leur alimentation Cette dégradation anaérobie s'effectue dans l'intestin postérieur du termite (fig. 3), plus particulièrement dans la Parise (IP3), dont le caractère anaérobie a été depuis longtemps démontré (Cleveland, 1924). Au niveau de cette Parise se trouve une microflore fermentaire abondante et diversifiée, dont des bactéries méthanogènes.

Les populations bactériennes fermentaires méthanogènes hydrogénophiles et acétoclastes (\*) ont été quantifiées chez 10 espèces représentatives des différents groupes alimentaires (tab. I). Selon leur régime alimentaire, les espèces montrent de nettes différences. Ainsi les termites humivores hébergent une microflore méthanogène - en particulier hydrogénophile - abondante. Cette flore est en revanche réduite - et principalement constituée de bactéries acétoclastes - chez les xylophages alors qu'elle est très variable chez les espèces champignonnistes : si la population de méthanogènes est relativement élevée chez *Macrotermes muelleri*, elle reste peu développée dans l'autre espèce, *Microtermes sp.*

(\*) Les bactéries hydrogénophiles produisent à partir du gaz carbonique et de l'hydrogène plus de méthane que les bactéries acétoclastes (qui fabriquent surtout de l'acétate).

Tableau I. Numération des bactéries fermentaires anaérobies strictes présentes dans le tractus digestif de plusieurs espèces de termites à régimes alimentaires différents

Bactéries fermentaires totales (BF), bactéries acétogènes (BHAc), bactéries méthanogènes hydrogénophiles (BMH2), bactéries méthanogènes acétoclastes (BMAc).  
Les populations bactériennes sont calculées par ml de tube digestif.

Espèces	BF 10 <sup>8</sup> /ml	BHAc 10 <sup>6</sup> /ml	BMH 10 <sup>6</sup> /ml	BMF 10 <sup>6</sup> /ml	BMA 10 <sup>6</sup> /ml
<b>Xylophages</b>					
<i>Microcerotermes parvus</i>	10,4	81,5	1,60	2	5,2
<i>Nasutitermes lujae</i>	14,2	115	1,50	7,4	2,7
<b>Champignonnistes</b>					
<i>Macrotermes muelleri</i>	1,5	0,05	16,60	0,05	0,06
<i>Microtermes sp.</i>	2,2	0	0,20	0	0,23
<b>Humivores</b>					
<i>Cranetermes albotarsalis</i>	1,6	0,045	12,30	23,5	7,8
<i>Cubitermes speciosus</i>	5,6	0,08	30,40	33,7	1,6
<i>Thoracotermes macrothorax</i>	1,9	0,04	23,60	1,2	7,7

à 40%. En effet, les auteurs (Zimmermann et Greenberg, 1982 ; Khalil et Rasmussen, 1983 ; Collins et Wood, 1984 ; Frazer *et al.*, 1986) n'ont pas, le plus souvent, tenu compte de la consommation du méthane *in situ* par les bactéries méthyliotrophes du sol (Seiler *et al.*, 1984), ni des diversités interspécifiques (régimes alimentaires) des populations de termites, pourtant les principaux facteurs de variabilité des résultats (Rouland *et al.*, 1993).

## Numération bactérienne

La production de méthane chez les Termites est due à la fermentation anaérobie des différents constituants de la matière végétale (cellulose, hémicelluloses, lignine...) qui

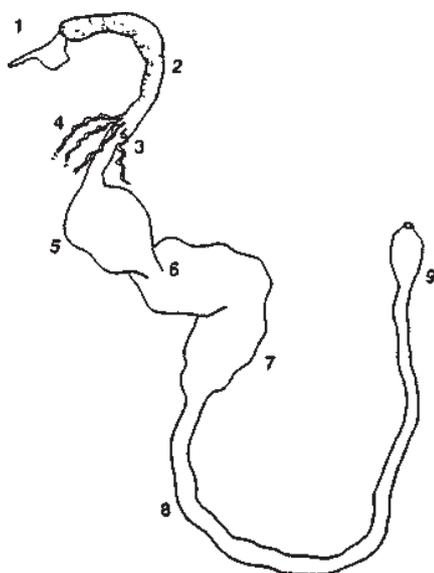


Figure 3. Schéma du tube digestif d'un termite humivore, *Thoracotermes macrothorax*  
 1 : proctodéum (intestin antérieur) ; 2 : mésentéron (intestin moyen) ; 3 : zone intermédiaire, début du proctodéum (intestin postérieur ou IP) ; 4 : tubes de Malpighi ; 5 : premier segment de l'intestin postérieur (IP1) ; 6 : valvule entérique (IP2) ; 7 : Parise (IP3) ; 8 : côlon (IP4) ; 9 : rectum (IP5).

fabrique surtout de l'acétate).

### Emission de méthane *in vitro* (tab. II)

La mesure *in vitro* des émissions de méthane montre que celles-ci sont très variables selon les régimes alimentaires. Ainsi, les espèces humivores sont toutes fortement productrices de méthane alors que les xylophages n'en émettent pratiquement pas. Chez les champignonnistes, comme nous l'avons noté pour la numération bactérienne, les émissions de méthane sont très différentes selon les espèces ; *P. militaris* est le plus producteur, avec des émissions voisines de ce qui est observé chez les humivores.

La population bactérienne méthanogène symbiotique et la production de méthane présentent des différences similaires en fonction du régime alimentaire des termites considérés (fig. 4) : les termites xylophages, essentiellement acétogènes, ne produisent que peu de méthane (de 0,13 à 0,21 micromoles par gramme de termite et par heure) alors que les termites champignonnistes et humivores hébergent peu de bactéries acétogènes et produisent des quantités significatives de méthane : de 0,35 à 0,88  $\mu\text{M/gtermite.h}$  pour les champignonnistes, de 0,64 à 1,09 pour les

Tableau II. Production de méthane *in vitro* par les grand ouvriers de plusieurs espèces de termites africains à régimes alimentaires différents

Les valeurs données sont les moyennes de 5 expérimentations. Elles sont exprimées en micromoles de méthane par gramme de termite et par heure.

Espèces	production de CH <sub>4</sub> u.M/g termite*h	valeurs moyennes
<b>Xylophages</b>		
<i>Microtermes parvus</i>	0,14 ±0,03	
<i>Nasutitermes lujae</i>	0,15±0,015	
<i>Nasutitermes</i>	0,13 ±0,022	0,16 ±0,03
<i>Trinervitermes rhodesiensis</i>	0,21 ±0,06	
<b>Champignonnistes</b>		
<i>Macrotermes muelleri</i>	0,35 ±0,09	
<i>Macrotermes bellicosus</i>	0,42 ±0,02	
<i>Pseudacanthotermes spiniger</i>	0,42 ±0,1	0,52 ±0,21
<i>Pseudacanthotermes militaris</i>	0,88 ±0,28	
<b>Humivores</b>		
<i>Noditermes sp.</i>	0,64 ± 0,07	
<i>Thoracotermes macrothorax</i>	1,09 ±0,12	
<i>Cubitermes speciosus</i>	0,89 ±0,15	0,88 ±0,20
<i>Crenetermes albotarsatis</i>	0,93 ±0,1	

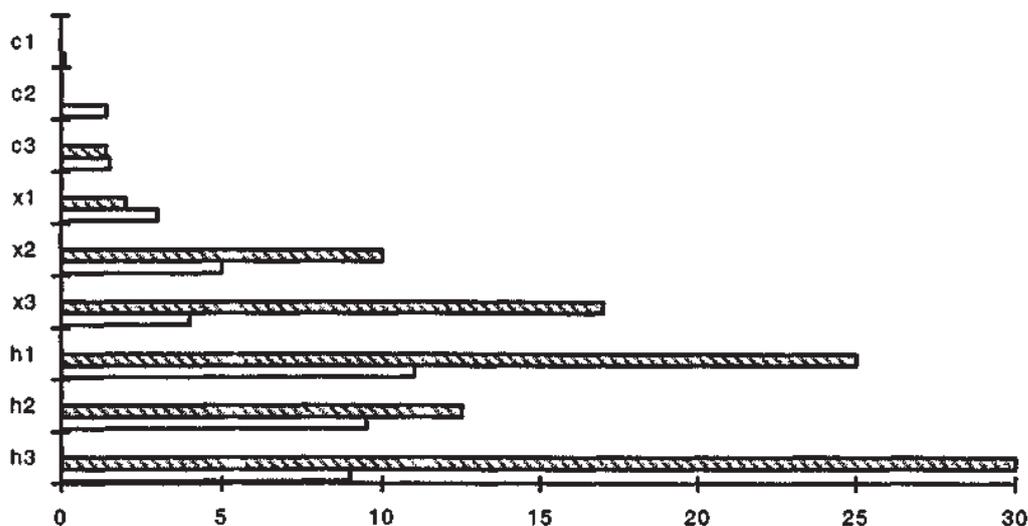


Figure 4. Emission de méthane et numération des bactéries méthanogènes chez plusieurs espèces de Termites

- Xylophages  
 en foncé : bactéries (en 10<sup>6</sup> individus par ml de tube digestif)  
 en clair : méthane (en micromoles par gramme et par 10 heures)  
 x1 : *Trinervitermes rhodesiensis* ; X2 : *Microcerotermes parvus* ; X3 : *Nasutitermes lujae*.  
 - Champignonnistes  
 c1 : *Macrotermes nobilis* ; C2 : *Pseudacanthotermes spiniger* ; C3 : *Macrotermes muelleri*.  
 - Humivores  
 h1 : *Thoracotermes macrothorax* ; H2 : *Crenotermes albotarsalis* ; H3 : *Cubitermes speciosus*.

humivores.

Il est donc indispensable, pour effectuer une estimation globale de la production de méthane par les termites, de tenir compte de la répartition des différents groupes alimentaires de termites dans les biotopes étudiés.

### Estimation des populations de Termites sur différents sites

Les études menées dans différents sites tropicaux (tab. III) montrent de grandes différences de répartition des 3 groupes alimentaires : ainsi si les termites humivores sont largement représentés en forêt tropicale, leur nombre diminue considérablement en savane ou en zones cultivées.

### Emission de méthane dans l'atmosphère

Certains auteurs ayant signalé que le méthane émis par les Termites pouvait être en partie réabsorbé par la microflore méthylootrophe présente dans les sols ou dans les constructions, le flux de méthane a été mesuré sur deux sites (la forêt du Mayombe et les champs de canne à sucre de la SARIS, République du Congo), de nuit c'est à dire pendant la période où les termites champignonnistes (*Macrotermes muelleri* dans la forêt du Mayombe, *Pseudacanthotermes spiniger* à la SARIS) récoltent à l'extérieur du nid, à l'air libre. Les résultats (fig. 5) montrent qu'il y a une nette augmentation du flux de méthane atmosphérique (de 1,7 à 2,3 ppm) la nuit, dans les zones où les termites se trouvent en récolte.

La mesure des flux de méthane au niveau des termitières épigées de termites champignonnistes (*M. muelleri*) et de termites humivores (*Thoracotermes macrothorax*) indique (fig. 6) que le méthane, produit dans les nids, est bien émis dans l'atmosphère. Bien que les valeurs obtenues *in vivo* soient inférieures à celles obtenues *in vitro*, le rapport CH<sub>4</sub>/CO<sub>2</sub>, constant dans les deux types d'expériences, indique qu'il n'y a pas de piégeage particulier du CH<sub>4</sub> au niveau des parois de la termitière. Les valeurs

plus faibles obtenues *in situ* seraient dues à une fuite des animaux hors du nid lors de l'expérimentation.

**En conclusion**, il apparaît que la production de méthane par les termites est en étroite corrélation avec leur régime alimentaire, les termites champignonnistes et humivores étant les plus producteurs. En s'appuyant sur ces observations, le potentiel global d'émission de méthane par les termites a été estimé à 27 Tg (27 millions de tonnes) par an (en utilisant les techniques de calcul de Frazer *et al*, 1986). Cette valeur est légèrement supérieure à celle indiquée par les auteurs cités précédemment, essentiellement parce que la production de méthane par les termites champignonnistes - qui représentent la biomasse la plus importante dans de nombreux biotopes - avait été sous-estimée par ces chercheurs. Cependant, cette estimation demeure encore incertaine, en raison d'une part, du peu de données existant sur les populations de termites en Amérique du Sud et, d'autre part, des difficultés à estimer la quantité de méthane réellement émise dans l'atmosphère par les nombreuses espèces de termites humivores qui, à l'instar des vers de terre, se déplacent uniquement dans des galeries hypogées •

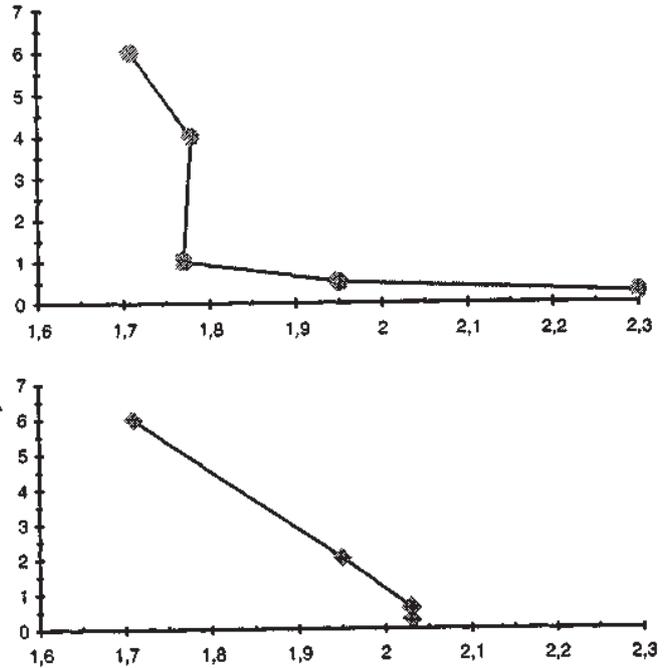
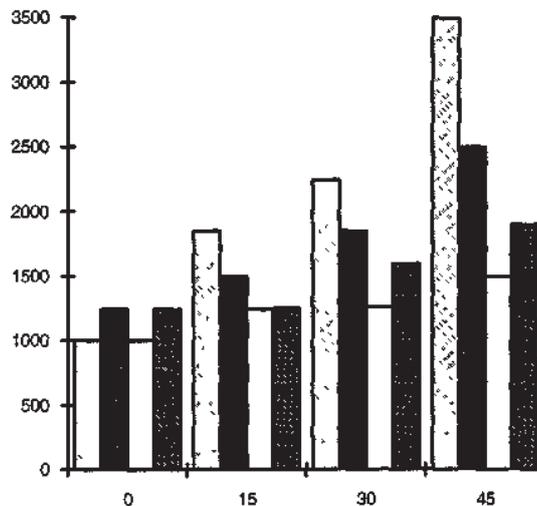


Figure 5. Flux de méthane mesurés de nuit à l'aplomb de colonnes de termites en récolte. En abscisse : méthane (ppm) ; en ordonnée : hauteur en m. Graphé du haut : *Pseudacanthotermes spiniger* ; graphé du bas : *Macrotermes muelleri*.

Figure 6. Emissions de méthane et de gaz carbonique par une termitière de *Macrotermes muelleri* (champignonniste) et une termitière de *Thoracotermes macrothorax* (humivore) en fonction du temps (en mn). En clair : CO<sub>2</sub> (ppm) ; en foncé : CH<sub>4</sub> (ppb). Hachuré : *M. muelleri* ; sans hachures : *T. macrothorax*.



**Tableau III. Répartition en fonction de leur régime alimentaire de la biomasse en Termites de différents sites africains**

	Mayombe g/m <sup>2</sup>	Mbalimayo g/m <sup>2</sup>	Sucp g/m <sup>2</sup>	Sonassut g/m <sup>2</sup>	Sogesca g/m <sup>2</sup>
Humivores	3,9	6,3	0,2	4,2	1,5
Champignonnistes	4,7	2,8	12,3	11,7	10,3
Xylophages	0,46	0,28	0	0	0
<b>Total</b>	<b>9,06</b>	<b>9,38</b>	<b>12,5</b>	<b>15,9</b>	<b>11,8</b>

## Références bibliographiques

- BACHELIER G., 1978. La faune des sols, son écologie et son action. *ORSTOM Bondy, documents techniques*, 38, 391 pp.
- BIGNEIX D.E., OSKARSSON H., ANDERSON J.M., JENSEN J.B., WOOD T.J., 1983. Structure, microbial associations and function of the so-called « mixed segment » of the gut in two soil-feeding termites, *Proculitermes aburiensis* and *Cubitermes severus*. *J. Zool. Lond.*, 201,445-150.
- BRAUMAN A., KANEM.D., LABAT.M., BREZNAK.J.A., 1989. Hydrogen metabolism by termites guts microbes. *FEMS Symp. Microbiol. Biochem. Strict anaerobes Involved in Interspecies Hydrogen Transfert*, Plénum Press, New York, 369-371.
- BREZNAK J.A., 1975. Symbiotic relationships between termites and their intestinal microbiota. « Symbiosis » (*Soc. Exp. Biol. Sym. Ser. n°29*). Cambridge Univ. Press. 559-580.
- CLEVELAND L.R., 1924. The physiological and symbiotic relationship between the intestinal protozoa of termites and their host with spécial référence to *Retkultitermes flavipes*. *Biol. Bull.*, 46, 178-227.
- COLLINS N.M., WOOD T.G., 1984. Termite and atmospheric gas production. *Science*, 224, 84-86.
- COOK S.F., 1932. The respiratory gas exchange in *Termopsis nevadensis*. *Biol. Bull. Mar., Woods hoir*, 63, 246-256.
- FRAZER P.J., RASMUSSEN R.A., CREFFIELD J.W., FRENCH R., KHALIL A., 1986. Termite and global méthane, another assessment. *J. Atmospheric chem.*, 4,295-317.
- GARNIER-SILLAM E., TOUTAINF., RENOUX J., 1988. Comparaison de l'influence de deux termitières (humivore et champignonniste) sur la stabilité structurale des sols forestiers tropicaux. *Pedobiologia*, 32, 89-97.
- GARNIER-SILLAM E., RENOUX J., TOUTAINF., 1986. Les composés humiques des termitières de *Thoracotermes macrothorax* et de *Macrotermes muelleri*. *Soil Biol. Biochem.*, 21,499-505.
- GRASSE P.P., 1982. Anatomie, physiologie, reproduction des termites. In *Termitologia*. Masson, Paris, 676 pp.
- KHALIL M.A.K., RASMUSSEN R.A., 1983. Sources sinks and seasonal cycles of atmospheric méthane. *J. Geophysical Research*, 88,5131-5144.
- MALDAGUE M., 1964. Importance des populations de termites dans les sols équatoriaux. *Trans. 8th inter.Cong. Soil Se.*, 3,743-751.
- MAN J.C. DE, 1975. The probability of most probable numbers. *Eur. J. appl. Microbiol.*, 1,76-78.
- MATSUMOTOT., 1978. The rôle of termites in the décomposition of leaf litter on the forest floor of Pesah Study Area. *Malayan Nat. J.*, 30, 405-413.
- MISHRAS.C, SEN-SHARMA P.K., 1980. Studies on the détérioration of wood by insects. VI. Dégradation and digestion of lignin in the digestive tract of termites. *Mater. Org.*, 15, 119-124.
- ROULAND C, BRAUMAN A., LABAT M., LEPAGE M., 1993. Nutritional factors affecting méthane émission from termites. *Chemosphere*, 26,617-622.
- SEILER W., CONRAD R., SCHARFFED., 1984. Field studies of méthane émission from termites nests into the atmosphère and measurements of méthane uptake by tropical soils. *J. atm. Chem.*, 1, 171-186
- ZIMMERMAN P.R., GREENBERG J.P., 1982. Termites a potentially large source of atmospheric méthane, carbone dioxide and molecular hydrogen. *Science*, 218, 563-565.

