

Microflore intestinale symbiotique des insectes xylophages : mythe ou réalité ?

Corinne Rouland, Fabienne Lenoir-Labé

Les insectes xylophages présentent la particularité de consommer et d'assimiler les molécules complexes du bois telles que la cellulose, les hémicelluloses, la lignine et les tanins, qui sont difficilement dégradables et n'ont de valeur alimentaire que pour les organismes pourvus d'un assortiment complexe d'enzymes extrêmement performantes. Ces complexes enzymatiques, mis en évidence de longue date chez les bactéries et les champignons, semblent rares chez les animaux. Le tube digestif de la plupart des insectes xylophages contenant une microflore bactérienne abondante et diversifiée, il a été supposé que ces micro-organismes étaient indispensables à l'utilisation de la matière ligneuse comme substrat nutritif. Des travaux récents ont montré que les insectes xylophages sont capables d'utiliser des substrats ligneux sans le concours de leur microflore symbiotique. L'article dresse un bilan des connaissances actuelles en ce domaine et en étudie les implications.

Insectes xylophages

Sont considérés comme xylophages les insectes qui se nourrissent des consti-

tuants pariétaux des cellules végétales, c'est-à-dire qui sont capables de dégrader les polysaccharides tels que cellulose et hémicelluloses (xylane, arabane, mannane) et les composés aromatiques complexes tels que les tanins ou la lignine. De nombreux autres insectes se nourrissent de matière végétale, soit prédégradée par des micro-organismes du sol, soit en

n'en assimilant que les sucres simples, sans être de vrais xylophages.

Selon ces critères on a déterminé des familles xylophages dans les différents ordres d'insectes (*encadré*) [1, 2]. Chaque année plusieurs centaines de nouvelles espèces d'insectes sont décrites, de sorte que cette liste s'accroît régulièrement. Parmi les insectes xylophages, les ter-

Encadré

Principales familles d'insectes contenant des espèces xylophages

Ordres	Familles
Isoptera	Mastotermitidae Termopsidae Hodotermitidae Kalotermitidae Rhinotermitidae Serritermitidae Termitidae
Thysanura	Lepismatidae
Orthoptera	Cryptocercidae Blattidae
Coleoptera	Buprestidae Anobiidae Scarabaeidae Cerambycidae
Hymenoptera	Siricidae

Insect families with some xylophageous species

C. Rouland, F. Lenoir-Labé : Laboratoire EBENA, Université Paris XII, Val-de-Marne, 94010 Créteil cedex, France.

Tirés à part : C. Rouland

mites (isoptères) sont certainement les plus performants. En raison de leur intérêt économique (ce sont les ravageurs les plus importants des bois ouvrés et des cultures à l'échelon mondial) ils ont fait l'objet des études les plus nombreuses et les plus approfondies. C'est pourquoi nous les avons utilisés comme modèle.

Flore bactérienne des isoptères xylophages

Les termites sont souvent cités pour leur potentiel destructeur. Cependant, en zones tropicales, ils sont aussi d'importants décomposeurs de la matière organique et influencent considérablement le recyclage de celle-ci [3]. De plus, ils participent activement à la constitution de l'humus [4]. Leur régime alimentaire très diversifié leur a permis de coloniser de nombreuses niches écologiques et de partager aisément un même biotope. Selon la nature de la nourriture récoltée, on distingue trois grands types de régimes alimentaires :

- les humivores qui s'alimentent à partir de particules organiques en décomposition situées dans la fraction humique des sols et sont même parfois géophages [5] ;
- les champignonnistes, ou Macrotermittinae, qui présentent une symbiose originale avec un champignon supérieur (Basidiomycète) du genre *Termitomyces*. Les ouvriers consomment du bois, des feuilles ou de l'herbe. Ramenés au nid, ces aliments sont ingérés par un termite ouvrier et subissent un transit intestinal court. Le termite dépose ensuite les boulettes fécales sur ce qui, peu à peu, devient la meule sur laquelle se développe le champignon. Cette meule, constituée de matière végétale prédégradée et de mycélium fongique, sert alors d'aliment à la colonie ;
- les xylophages qui mangent du bois à différents niveaux de décomposition et sont capables d'assimiler une très forte proportion de ses constituants (tableau 1).

Tube digestif

Bien que la structure du tube digestif des isoptères soit relativement classique pour un insecte (figure 1), elle présente quelques particularités qui méritent

Tableau 1

Assimilation des constituants du bois par des espèces de termites xylophages (d'après Rouland [53])

Espèces	Cellulose (%)	Lignine (%)
<i>Kalotermes flavicollis</i>	74-91	2-26
<i>Reticulitermes santonensis</i>	96-99	70-83
<i>Nasutitermes ephratae</i>	91-97	42-52

Wood assimilation capacity of several xylophagous termite species

d'être signalées. Le tractus digestif de l'ouvrier de termites se divise globalement en trois parties principales : l'intestin antérieur, l'intestin moyen, l'intestin postérieur.

L'intestin antérieur, d'origine ectodermique, dérive du stomodéum de l'embryon. Il débute par le pharynx situé au niveau de la tête, se poursuit par l'œsophage qui fait la jonction topographique entre la tête et le thorax. Cet organe tubulaire s'agrandit pour former une petite outre, le jabot, qui en s'individualisant donne le gésier, organe broyeur des aliments caractérisé par une forte

musculature et un épithélium complexe. À l'arrière de ce gésier commence l'intestin moyen après passage de la valvule œsophagienne.

L'intestin moyen ou mésentéron, d'origine endodermique, présente une structure tubulaire, caractérisée par des cellules à bordure en brosse qui assurent la sécrétion d'enzymes intervenant dans la digestion. À la jonction de la valvule œsophagienne et de l'épithélium mésentérique, certaines cellules sécrètent une structure qui forme un cylindre hyalin et délicat s'enfonçant dans le mésentéron et le premier segment de l'intestin postérieur où

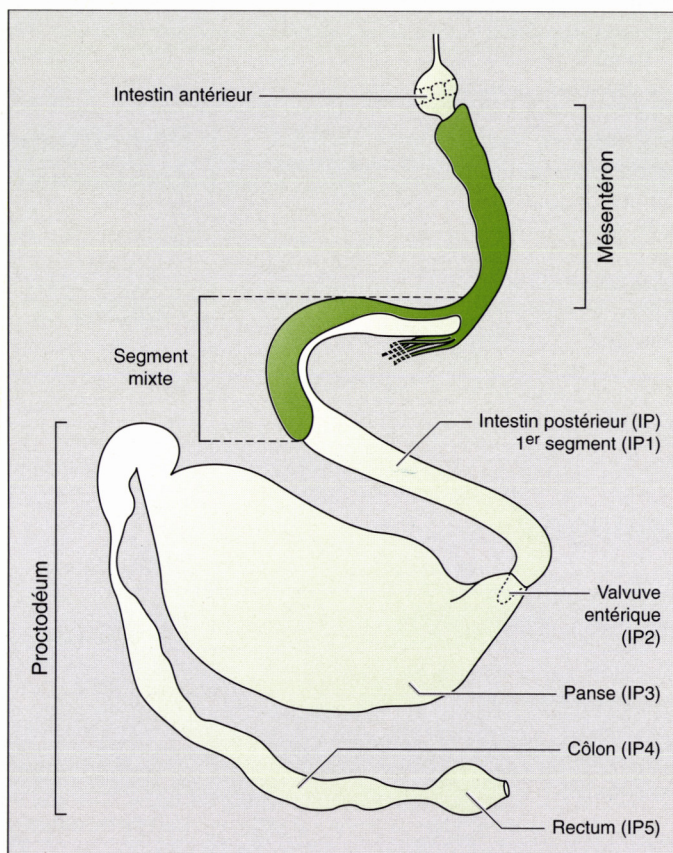


Figure 1. Schéma du tube digestif d'un ouvrier de *Nasutitermes arborum*.

Figure 1. Digestive tract of a *Nasutitermes arborum* worker.

il se dissout. Cette structure (nommée membrane pérित्रophique) existe également chez les dermaptères et les diptères. La membrane pérित्रophique des isoptères se compose de chitine et de mucoprotéines qui entourent le contenu intestinal qui, alors, n'est plus au contact direct de l'épithélium mésentérique. Cette membrane fonctionne à la manière d'un filtre en se laissant traverser par les enzymes sécrétées et en permettant à certaines substances issues de la digestion de passer dans l'espace pérित्रophique situé entre la membrane et l'épithélium mésentérique auquel on attribue un rôle absorbant.

L'intestin postérieur dérive du proctodéum ectodermique embryonnaire. Sa limite avec l'intestin moyen est marquée par les tubes de Malpighi, organes excréteurs dont le nombre et la disposition varient selon les familles. Chez les termites inférieurs, les intestins moyen et postérieur s'abouchent simplement alors que, chez les termites supérieurs, ils forment, en s'intriquant plus ou moins, une structure particulière appelée segment mixte. L'intestin postérieur est divisé en cinq segments. Le premier segment, appelé côlon, est un tube plus ou moins long, parfois dilaté qui débouche sur la

valvule entérique. Cette dernière, considérée comme le second segment, contrôle l'entrée dans la panse, segment très dilaté, au niveau de laquelle est localisée la majeure partie de la microflore symbiotique. Le tractus redevient tubulaire sur le quatrième segment qui se termine par l'ampoule rectale contenant les excréments. D'origine ectodermique, l'intestin postérieur présente une paroi chitineuse présentant de nombreux replis, épines ou autres ornements facilitant l'installation de la microflore symbiotique [6].

L'importance de ces trois parties diffère en fonction des régimes alimentaires (tableau 2). Ainsi, le tube digestif est proportionnellement plus long chez les humivores ; l'intestin moyen est plus développé chez les xylophages et les champignonnistes, alors que l'intestin postérieur est la partie la plus développée chez les humivores (près de 80 % de la longueur totale).

Le temps de rétention du bol alimentaire varie en fonction du régime alimentaire. Il est de l'ordre de 48 heures chez les humivores [7] et seulement de 24 heures pour les xylophages [8]. Le déplacement du bol alimentaire se fait, au niveau de l'intestin moyen, grâce à des mouve-

ments péristaltiques qui sont remplacés, au niveau du proctodéum, par des mouvements de compression [9]. Cette agitation constante du bol alimentaire faciliterait la croissance et l'activité bactériennes.

Les valeurs de pH des différents compartiments du tube digestif (tableau 3) ont fait l'objet d'études assez récentes [10-12]. Selon les espèces, l'intestin moyen présente un pH compris entre 6,0 et 7,5. Au niveau du segment mixte, on cite une valeur de 8,3 chez *Nasutitermes nigriceps* [11]. Le premier segment de l'intestin postérieur montre une forte alcalinisation avec, selon les groupes de termites [10], des augmentations de 1 à 4,5 unités par rapport au mésentéron. Ainsi, le pH de la première partie de l'intestin postérieur (IP1) se situe entre 8,5 et 10 chez les Apicotermittinae, il est de l'ordre de 9, chez les Nasutitermittinae légèrement supérieur (10) chez les Termitinae xylophages, et atteint 10,5 chez les Termitinae humivores. Après la valvule entérique, le pH diminue rapidement et peut perdre 3 unités en 0,5 millimètre [12] pour devenir proche de la neutralité dans les deux derniers segments du tube digestif. Les conditions alcalines de l'IP1 et de la panse seraient

Tableau 2

Analyse comparative (test t) de la taille des différentes parties du tube digestif chez des espèces de termites à régimes alimentaires différents (d'après Rouland [53], Lenoir-Labé [35])

	LT/LI	LIM/LT	LSM/LT	LIP/LT	LIM/LT	LSM/LIP
Xylophages						
<i>Nasutitermes arborum</i>	2,7 ± 0,3 a	0,12 ± 0,01 a	0,14 ± 0,03 a	0,7 ± 0,03 a	0,19 ± 0,02 a	0,28 ± 0,03 a
<i>Nasutitermes lujae</i>	2,5 ± 0,2 a, b	0,12 ± 0,01 a, b	0,13 ± 0,03 a, b	0,68 ± 0,03 a, b	0,18 ± 0,01 a, b	0,28 ± 0,04 a, b
<i>Trinervitermes geminatus</i>	2,7 ± 0,4 a, b, c	0,26 ± 0,01 c	0,15 ± 0,01 a, b, c	0,55 ± 0,03 c	0,48 ± 0,03 c	0,27 ± 0,02 a, b, c
<i>Trinervitermes rhodesiensis</i>	2,8 ± 0,3 a, b, c, d	0,28 ± 0,02 c	0,12 ± 0,01 a, b, d	0,52 ± 0,04 c	0,56 ± 0,04 c	0,25 ± 0,02 a, b, c
Xylophage-détritivore						
<i>Amitermes evuncifer</i>	3,1 ± 0,2 a, c, d, e	0,13 ± 0,02 a, b, e	0,11 ± 0,01 a, b, d	0,72 ± 0,02 a, b, e	0,20 ± 0,05 a, b, e	0,16 ± 0,03
Humivores						
<i>Cubitermes speciosus</i>	3,5 ± 0,4 a, c, d, e, f	0,18 ± 0,01	0,06 ± 0,01	0,72 ± 0,02 a, b, e	0,26 ± 0,02 e, f	0,09 ± 0,01
<i>Thoracotermes macrotorax</i>	3,6 ± 0,3 c, d, e, f	0,13 ± 0,02 a, b, e	0,02 ± 0,01	0,82 ± 0,03	0,26 ± 0,01 e, f	0,025 ± 0,005

LT : longueur totale ; LI : longueur de l'intestin ; LIM : longueur de l'intestin moyen ; LIP : longueur de l'intestin postérieur ; LSM : longueur du segment mixte. Les comparaisons statistiques (test t) indiquent que les différences sont non significatives lorsque les chiffres portent la même lettre.

Comparative study on the length of different digestive parts in the digestive tracts of several termite species

Tableau 3

pH des différentes parties du tube digestif d'ouvriers de termites (d'après Bignell [6] et Brüne *et al.* [11, 12])

Espèces	Mésentéron	P1	P3	P5
Xylophages				
<i>Fullitermes tenebricus</i>	6,0	8,0	8,5	6,5
<i>Nasutitermes costalis</i>	6,4	8,5	6,5	7,0
<i>Nasutitermes nigriceps</i>	6,7	10,6	8,8	7,2
<i>Microcerotermes fuscotibialis</i>	6,5	9,0	8,5	7,5
<i>Microcerotermes parvulus</i>	6,5	10,0	8,5	7,5
<i>Amitermes sp.</i>	6,0	10,5	8,5	7,5
Humivores				
<i>Pericapritermes urgens</i>	7,0	10,5	9,0	7,0
<i>Megagnathotermes notandus</i>	7,0	10,5	9,5	7,0
<i>Procutitermes aburiensis</i>	6,9	10,5	9,5	7,5
<i>Cubitermes severus</i>	7,0	10,5	10,0	7,5
<i>Noditermes indoensis</i>	7,20 ± 0,20	12,28 ± 0,21	10,71 ± 0,53	5,99 ± 0,47
<i>Crenetermes albotarsalis</i>	6,43 ± 0,34	11,15 ± 0,45	9,82 ± 0,33	5,63 ± 0,29
<i>Thoracotermes macrothorax</i>	7,48 ± 0,42	11,91 ± 0,11	10,32 ± 0,15	5,29 ± 0,25
<i>Cubitermes speciosus</i>	7,11 ± 0,26	11,85 ± 0,31	10,42 ± 0,06	4,83 ± 0,04

pH levels in different parts of the digestive tracts of termite workers

dues à l'augmentation de la concentration en ions potassium sécrétés par la partie mésentérique du segment mixte [7].

L'état aérobie du segment a été étudié par mesure d'une différence de potentiel (donnant le potentiel rédox [6], reflet de l'état d'oxydation d'un milieu) ou par mesure de la concentration en oxygène grâce à des micro-électrodes [11]. Le segment mixte apparaît comme une zone aérobie, avec un léger gradient décroissant de la périphérie vers le centre, demeurant toutefois toujours au-dessus de zéro. En revanche, chez *Nasutitermes lujae*, le mésentéron et le segment mixte sont aérobie, puis la concentration en oxygène diminue dans l'IP1, pouvant même descendre jusqu'à zéro dans sa partie postérieure, qui semble initier l'état anaérobie de la panse. La panse des termites, considérée par de nombreux auteurs comme totalement anoxique, présente, en fait, un gradient d'oxygène, avec à la périphérie un anneau aérobie et au centre une zone anoxique [11].

Microflore intestinale

Chez les isoptères, on peut différencier deux groupes principaux : les termites inférieurs, dont le tube digestif contient des protozoaires flagellés et des bactéries symbiotiques et les termites supérieurs qui ne présentent dans leur tube digestif

que des bactéries symbiotiques. Bien que ne constituant pas un élément de la microflore intestinale, les protozoaires symbiotiques seront souvent évoqués au cours de cette étude.

Plusieurs auteurs ont signalé la présence de mycélium fongique dans la panse de termites inférieurs [13] ou supérieurs [14], mais aucun rôle dans la physiologie digestive des termites ne leur a encore été attribué.

Pendant longtemps la flore bactérienne du tube digestif des termites, bien qu'étant abondante et diversifiée, a été délaissée. Ainsi, cette flore peut atteindre une concentration de 10⁸ à 10¹⁰ bactéries/ml [15-18]. La majorité de la flore se situe dans le tube digestif postérieur au niveau de la panse. Une étude anatomique révèle que la flore intestinale varie considérablement, quantitativement et qualitativement, selon le segment considéré, mais que sa composition et sa densité paraissent constantes d'un individu à un autre. Breznak [17] estime ainsi que les bactéries constituent la majeure partie du contenu de la panse (60 %).

Cette microflore comporte, outre les formes bactériennes classiques, une grande quantité d'actinomycètes et de spirochètes (photos 1 et 2).

Les bactéries ont été isolées du tractus digestif des termites, le plus souvent en anaérobiose, afin d'éliminer la flore de passage. Historiquement, les recherches se sont surtout intéressées à l'étude des

processus métaboliques, les auteurs s'attachant à estimer l'importance d'un groupe bactérien intervenant dans, par exemple, la cellulolyse, la ligninolyse, la fixation d'azote ou la production de méthane. C'est pourquoi relativement peu de souches bactériennes ont été décrites : une souche cellulolytique *Clostridium termitidis* [19] chez le termite supérieur *Nasutitermes lujae*, plusieurs souches de bactéries acétogènes *C. mayombi* [20], *Sporomusa termitida* [21] et *Acetonema longum* [22], des bactéries méthanogènes des genres *Methanobrevibacter* [23] ou *Methanosarcina* [24], des bactéries sulfatoréductrices du genre



Photo 1. Photographie au MEB de l'intérieur de la panse du termite *Nasutitermes arborum* [18].

Photo 1. Intestinal paunch of the termite *Nasutitermes arborum*.

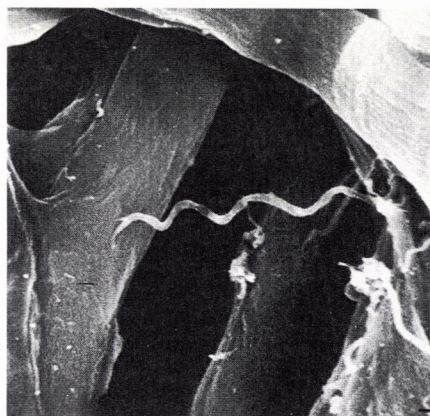


Photo 2. Panse du termite *Nasutitermes arborum* : un spirochète [18].

Photo 2. Intestinal paunch of the termite *Nasutitermes arborum* : a spirochete.

Desulfuivibrio chez le termite humivore *Cubitermes sankurensis* [24], ainsi que des bactéries fixatrices d'azote comme *Citrobacter freundii* [25] et *Enterobacter agglomerans* [26] ou uréolytiques comme *Bacteroides termitidis*. La plupart des souches isolées se sont révélées être de nouvelles espèces.

Les spirochètes (groupe de bactéries définies morphologiquement comme présentant un aspect ondulé et torsadé avec à leurs extrémités des flagelles axiaux, évoluant par des mouvements de spirillation) sont rencontrés chez les insectes et semblent particulièrement abondants dans le tube digestif des termites [27-30]. Cependant, peu de choses sont connues sur ces micro-organismes qui ne semblent pas pouvoir être isolés et cultivés en culture pure.

Les actinomycètes ont été peu étudiés. Hungate a isolé un actinomycète cellulolytique anaérobie du tube digestif d'*Amitermes minimus* [31] ; il s'agit d'une nouvelle espèce qu'il nomme *Micromonospora propionici*. L'observation en microscopie électronique montre chez deux termites humivores (*Cubitermes severus* et *Procupitermes arburienensis*) une flore typique d'actinomycètes située dans la partie postérieure du proctodéum et notamment sur les épines cuticulaires de l'IP4 [32]. L'étude de la distribution des actinomycètes le long du tube digestif de *Procupitermes arburienensis* [33] révèle que, quantitativement, les actinomycètes contribuent de manière significative à la flore microbienne et sont surtout représentés dans l'intestin moyen, le segment mixte et le côlon. Des travaux récents réalisés chez sept espèces de termites

supérieurs (tableau 4) permettent de préciser l'importance de cette population actinomycétale ; chez toutes les espèces étudiées les actinomycètes sont rencontrés dans les trois parties du tube digestif, même dans le proctodéum semi-anoxique cette flore a une densité supérieure à 10^6 /ml de tube digestif (soit environ 10^9 /g de tube digestif) et peut donc jouer un rôle significatif dans la physiologie du termite [34] ; enfin, ces populations actinomycétales diffèrent quantitativement et qualitativement de celles du sol et des constructions du nid [35]. Les actinomycètes formeraient donc un groupe à part entière dans la microflore symbiotique du termite.

Rôle des micro-organismes

• Rôle des micro-organismes dans la digestion des glucides par les termites

Bien que les termites soient capables de dégrader la plupart des polysaccharides végétaux (cellulose, hémicellulose, amidon, pectine), la majeure partie des travaux a concerné le rôle des micro-organismes dans la cellulolyse, constituant principal de la matière végétale et substrat particulièrement difficile à dégrader. Chez les termites inférieurs, Cleveland [36, 37] met très tôt en évidence l'importance de la présence des zooflagellés dans la physiologie digestive du termite ; Trager [38] découvre une cellulase dans l'intestin de *Zootermopsis angusticollis* et suppose qu'elle est produite par les zooflagellés symbiotiques de la poche rectale du termite. Les premières expériences de culture de certains de ces zoo-

flagellés sur milieu artificiel [39] montrent que les zooflagellés symbiotiques des termites jouent un rôle important dans la cellulolyse. Des cultures axéniques sur cellulose des flagellés symbiotiques *Trichomitopsis termopsidis* [40-43] et *Trichonympha sphaerica* [44] montrent que les zooflagellés sont bien responsables de la digestion du bois. *Reticulitermes speratus* possède également une cellulase produite dans la panse rectale par ses protozoaires symbiotes [45] ; la défaunation des ouvriers de *Coptotermes lacteus* entraîne une disparition totale en 48 heures des activités cellulolytique et cellobiasique détectées dans la panse [46]. Chez *K. flavicollis*, la digestion de la cellulose s'opère essentiellement dans l'intestin postérieur. Ainsi, des termites privés de leurs flagellés symbiotiques par oxygénation et élevés sur bois ou sur cellulose pure meurent en 16 semaines alors que des insectes non défaunés survivent largement plus de 24 semaines dans les mêmes conditions [47].

Il semble que, dans certain cas, à l'activité cellulolytique des protozoaires pourrait s'ajouter une certaine cellulolyse bactérienne : deux souches bactériennes cellulolytiques ont été isolées à partir de la panse rectale de *Reticulitermes hesperus* [48]. French et Bland [49] montrent que des bactéries isolées à partir de la panse rectale de *Coptotermes lacteus* ne digèrent pas certains sucres simples, mais produisent une cellulase et plusieurs autres enzymes ; la durée de vie de ce termite est considérablement diminuée par l'ingestion d'antibiotiques qui détruisent la microflore bactérienne intestinale [14]. Les travaux de Yamin [41-42] ont permis de préciser les modalités de cette symbiose chez *Reticulitermes flavipes*. Les polysaccharides du bois seraient absorbés par les protozoaires qui les hydrolyseraient puis fermenteraient les unités glucose en acétate, H₂ et CO₂. L'H₂ et le CO₂ produits par le protozoaire seraient simultanément consommés par des bactéries acétogènes hydrogénéophiles qui formeraient de l'acétate supplémentaire. Une partie de l'H₂ et du CO₂ pourrait également être convertie en méthane par les archéobactéries méthanigènes. L'acétate, dans ce groupe, constituerait la plus importante source de carbone et d'énergie.

Chez les termites supérieurs, des dissections, séparant les différentes parties du tractus digestif du termite ouvrier, ont permis de préciser l'origine de certaines enzymes présentes dans l'intestin. La par-

Tableau 4

Concentration des actinomycètes (10^6 /ml de tube digestif Eq) dans les différentes parties du tube digestif des termites (d'après Lenoir-Labé [35])

Espèces	Mésentéron	Segment mixte	Proctodéum
Xylophages			
<i>Nasutitermes arborum</i>	14,0 ± 1,4	5,6 ± 0,4	1,7 ± 0,2
<i>Nasutitermes lujae</i>	16,8 ± 1,7	6,8 ± 0,6	1,8 ± 0,2
<i>Trinervitermes geminatus</i>	3,3 ± 0,2	7,6 ± 0,6	3,3 ± 0,2
<i>Trinervitermes rhodesiensis</i>	4,0 ± 0,4	6,5 ± 0,6	2,3 ± 0,3
Humivores			
<i>Thoracotermes macrothorax</i>	1,9 ± 0,2	3,7 ± 0,3	3,0 ± 0,3
<i>Cubitermes speciosus</i>	2,9 ± 0,3	3,2 ± 0,3	2,9 ± 0,3
<i>Amitermes evuncifer</i>	0,3.10 ⁻³	0,8.10 ⁻³	1,2.10 ⁻³

Actinomycetes concentration in different parts of the digestive tracts of several termite species

tie moyenne de l'intestin ne comportant pas de micro-organismes symbiotiques et la remontée du bol alimentaire de l'intestin postérieur vers l'intestin moyen étant impossible [8, 50], les activités enzymatiques détectées au niveau du mésentéron ne peuvent être dues à l'activité de la microflore symbiotique. La plupart des espèces de termites xylophages testées [51-53] présentent plus de 50 % de leur activité cellulolytique dans l'intestin moyen (tableau 5) tandis que l'utilisation d'antibiotiques chez *N. walkeri* et *N. exitiosus* n'entraîne aucun effet délétère sur l'activité cellulosique [54]. Sur cette base, Slaytor *et al.* [55] ont conclu à l'inutilité de la microflore symbiotique anaérobie dans la cellulolyse chez les termites. Cependant, plusieurs données s'opposent à cette vue : la présence d'une très importante communauté bactérienne dans l'intestin postérieur des termites xylophages [24, 30, 56] avec une population de $1,5 \cdot 10^4$ cellulolytiques [24], ainsi que l'isolement de bactéries cellulolytiques anaérobies à partir du tube digestif de plusieurs espèces [24, 57-59]. De plus, le proctodéum n'est que partiellement anaérobie [11], de sorte qu'il convient de s'interroger sur le rôle des nombreux actinomycètes présents à ce niveau et dans le segment mixte. Plus de 500 souches d'actinomycètes cellulolytiques (photo 3) ont été isolées à partir du tractus digestif de termites [24, 60-62], mais leur origine endogène ou exogène n'a pas été démontrée, ni leur

implication éventuelle dans la dégradation des composés végétaux. On a bien isolé, chez *N. lujae*, une souche xylanolytique spécifique du segment mixte, mais son implication dans la xylanolyse chez ce termite n'a pas pu être montrée [24]. La dégradation de la cellulose, si elle se réalise dans la partie antérieure ou la partie moyenne du tube digestif des insectes (donc en présence d'oxygène), entraîne la production de sucres simples selon des processus enzymatiques bien connus. En revanche, la panse des termites étant un milieu totalement ou partiellement anaérobie, la dégradation qui s'effectue à ce niveau fait intervenir le plus souvent des procédés originaux de fermentation et entraîne la formation d'acides gras [63, 64]. L'acétate représente le métabolite principal produit par les termites xylophages [65, 66] alors que, chez les termites champignonnistes, on observe une forte production de propionate et de butyrate [67]. La dégradation anaérobie de la cellulose par les termites se caractérise également par une émission de méthane, produit typique des fermentations intestinales. L'émission de méthane par les termites, d'abord suggérée par Cook [68], a été largement confirmée depuis [24, 69-71]. Cette production, importante chez les termites champignonnistes et humivores, faible ou inexistante chez les xylophages (tableau 6) [66, 71, 72], est apparemment d'origine bactérienne, car elle est stoppée par l'emploi d'antibiotiques bac-



Photo 3. Actinomycète cellulolytique isolé à partir du tube digestif de *Nasutitermes lujae* [62].

Photo 3. Cellulolytic actinomycete purified from the digestive tract of *Nasutitermes lujae*.

tériens spécifiques. Plusieurs souches de bactéries méthanogènes hydrogénophiles ont d'ailleurs pu être isolées à partir de la panse de termites supérieurs [73]. En conclusion, si, chez les termites xylophages, le rôle de la microflore symbiotique dans la cellulolyse reste encore ambigu son implication dans le métabolisme fermentaire est, au contraire, clairement montrée.

• Dégradation des composés aromatiques

La dégradation de la lignocellulose par

Tableau 5

Distribution des activités cellulolytiques (%) le long du tube digestif de plusieurs espèces de termites et de blattes (d'après Slaytor [55] et Rouland *et al.* [53])

Espèces	Cellulase		Endoglucanase		β-glucosidase	
	Mésentéron	Proctodéum	Mésentéron	Proctodéum	Mésentéron	Proctodéum
Termites						
<i>Nasutitermes exitiosus</i>	nd	nd	92	8	100	8
<i>Nasutitermes walkeri</i>	9	1	99	1	98	2
<i>Nasutitermes arborum</i>	26	67	54	46	70	30
<i>Macrotermes michaelsoni</i>	99	1	97	3	99	1
<i>Macrotermes muelleri</i>	66	33	72	28	81	19
Blattes						
<i>Panesthia cribata</i>			99	1	98	2
<i>Geoscaphes dilatatus</i>	100	0	99,3	0,7	99,4	0,6
<i>Calolampra elegans</i>	98	2	99,5	0,5	99	1

nd : non déterminé.

Distribution of cellulolytic activities (%) in the digestive tracts of several termite and cockroach species

Tableau 6

Production de méthane par différentes espèces de termites supérieurs (d'après Brauman *et al.* [66] et Rouland *et al.* [71])

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

Methane production by several termite species

différentes espèces de termites xylophages a été montrée sans ambiguïté par plusieurs auteurs qui ont utilisé des lignines marquées au carbone 14 [74-77], mais l'origine des activités ligninolytiques, endogènes ou exogènes, n'a pas encore été déterminée. Plusieurs souches bactériennes susceptibles de dégrader en anaérobiose des composés monoaromatiques issus de la lignine ont été isolées à partir du tractus digestif de plusieurs espèces de termites. Ainsi, Brauman [24], chez le termite humivore *C. speciosus*, a isolé une nouvelle bactérie du genre *Clostridium* qui dégrade le 3-hydroxybenzoate (produit de dégradation de la lignine) en acétate et butyrate en empruntant une nouvelle voie métabolique. Des souches bactériennes isolées à partir d'un broyat de tubes digestifs du termite champignonniste *Pseudacanthotermes spiniger* se sont également révélées capables de dégrader en anaérobiose des composés aromatiques, en particulier l'acide tannique [78]. Grech-Mora *et al.* [79] ont isolé chez *Nasutitermes lujae* une nouvelle espèce de bactérie anaérobie stricte capable de dégrader les monomères aromatiques de type syringyle ou gaïacyle, mais sa faible proportion (0,02 %) ne permet pas de conclure quant à son rôle dans la dégradation des composés de la lignine par ce termite. En utilisant des composés aro-

matiques marqués sur le cycle, on n'observe aucune dégradation de ces composés en anaérobiose chez *N. lujae* et *Reticulitermes flavipes*. En revanche, on constate de 35 à 45 % d'hydrolyse du benzoate en présence d'oxygène [80]. Comme pour la cellulolyse, la dégradation pourrait être le fait de la population actinomycétale aérobie. En effet, de nombreux actinomycètes isolés à partir du tube digestif de termites se sont révélés fortement ligninolytiques [60-62] mais, comme pour la flore cellulolytique, en absence de quantification, leur rôle dans la ligninolyse chez le termite n'est pas montré.

• **Rôle dans le métabolisme de l'azote**

Les animaux xylophages ont une alimentation particulièrement pauvre en azote puisqu'elle ne contient que le 1/100 de l'azote présent dans les tissus de l'insecte [81]. C'est pourquoi des bactéries jouant un rôle dans le cycle de l'azote ont été recherchées dans leur tube digestif, bactéries pouvant agir soit en fixant de l'azote extérieur, soit en conservant l'azote produit au cours du métabolisme. L'acquisition d'azote se fait grâce à des bactéries fixatrices d'azote symbiontes du tube digestif [26, 81, 82]. Cette fixation d'azote peut couvrir jusqu'à 50 % des besoins en azote de l'insecte [83]. En ce qui concerne la conservation, l'acide

urique serait une forme de réserve d'azote qui, excrété au niveau des tubes de Malpighi, serait ensuite dégradé par la microflore du tube digestif en une forme réutilisable par le termite [84]. Cette hypothèse a été largement confirmée [83] en isolant des bactéries uréolytiques dans le tube digestif de *Reticulitermes flavipes* et une souche d'actinomycète uréolytique dans le segment mixte de *Nasutitermes lujae* [35] (photo 4). Ces souches uréolytiques peuvent totalement fermenter l'acide urique en acétate, CO₂ et NH₃ [85]. C'est sous cette forme (NH₃) que l'azote serait récupéré dans les tissus de l'insecte qui, possédant une glutamine synthétase, pourrait l'utiliser pour la biosynthèse [85].

Microflore des insectes xylophages autres que les isoptères

Blattes

Bien que la plupart des blattes soient omnivores, certaines d'entre elles comme *Cryptocercus punctulatus* ou *Panesthia scribata* peuvent être considérées comme des xylophages stricts. Leur tube digestif postérieur, comme celui des termites inférieurs, contient des bactéries anaérobies et des protozoaires. Aucune donnée

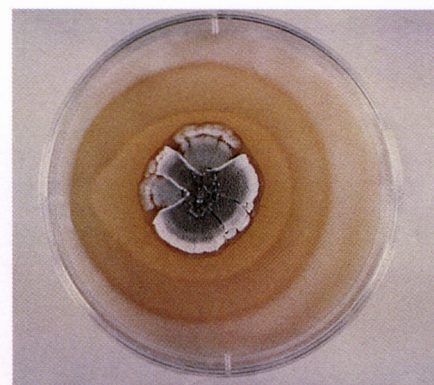


Photo 4. Souche d'actinomycète uréolytique isolée à partir du tube digestif de *Nasutitermes lujae* [35].

Photo 4. Ureolytic actinomycete strain purified from the digestive tract of *Nasutitermes lujae*.

Summary

Digestive microflora of xylophagous insects

C. Rouland, F. Lenoir-Labe

Xylophagous insects have a considerable impact on vegetation through their digestive specificities (Figure 1, Table 2). They can degrade different complex compounds of plants (cellulose, hemicelluloses, lignin, tannin). All of these substrates are hydrolyzed by specific enzymes to produce the simple sugars necessary for their energy metabolism. Woody plant matter therefore only has food value for organisms that have access to a complex range of enzymes. However, very few insects are able to autonomously digest complex components of plant material, and most of them can only consume these substrates after they have been broken down through microorganism activity. Accordingly, the digestive tract of xylophagous insects contains an abundance of diversified microflora, and the roles of these microorganisms in the degradation of plant constituents has been a research focus.

The actual significance of this intestinal microflora is not yet clear. However, the results discussed in this review (Tables 5 and 6) show that it can have an essential role in the fermentative metabolism (acetogenesis, methane and hydrogen production), the nitrogen cycle, and aromatic compound degradation. It seems to have a less marked impact on cellulolysis. There is presently very little information available on the role of aerobic microflora, such as actinomycetes.

Cahiers Agricultures 1998 ; 7 : 37-47.

n'existe actuellement sur le nombre et/ou la nature des bactéries présentes dans le tube digestif des blattes xylophages ; en revanche plusieurs espèces bactériennes et des protozoaires ciliés ont été décrits chez les blattes omnivores, *Periplaneta americana* et *Eublaberus posticus* [22, 86]. Chez la blatte xylophage *C. punctulatus*, le rôle de la microflore symbiotique dans la digestion serait similaire à celui décrit pour celle des termites inférieurs : l'utilisation de la cellulose par *C. punctulatus* est étroitement dépendante de la présence de sa microflore intestinale [87-89]. La localisation des activités cellulolytiques chez trois espèces xylophages australiennes, *Panestia scribata*, *Geoscapheus dilatatus* et *Caloambra elegans* qui contiennent également une abondante microflore bactérienne et des protozoaires dans leur proctodéum, montre que la cellulolyse est plus importante dans les intestins antérieur et moyen que dans l'intestin postérieur qui contient la microflore ; celle-ci ne jouerait donc aucun rôle dans la digestion de la cellulose (tableau 5) [55]. Ce résultat est confirmé par des élevages sur cellulose de *P. scribata* dont on a détruit la microflore et les protozoaires symbiotiques : leur survie est équivalente à celle d'animaux témoins [90]. La présence de bactéries

méthanogènes a été observée chez *Periplaneta americana* ; ces bactéries sont en relation avec les protozoaires ciliés symbiotiques [91]. Le type de régime alimentaire influe sur la population de protozoaires et également sur la production de méthane [22].

Autres insectes xylophages

D'autres insectes sont susceptibles d'utiliser la matière végétale, en particulier la cellulose, comme aliment. Quatre mécanismes peuvent être utilisés par ces insectes pour dégrader la cellulose [92] : acquisition d'enzymes fongiques, acquisition d'enzymes fongiques libérées dans l'aliment, sécrétion par l'insecte d'un système cellulolytique complet, exploitation des capacités cellulolytiques des protozoaires symbiontes de leur intestin postérieur, exploitation des capacités cellulolytiques des bactéries symbiontes de leur intestin postérieur.

Si les trois premiers mécanismes sont fréquemment rencontrés [1, 92, 93], il semble que le quatrième (utilisation de bactéries cellulolytiques) est le moins fréquent, n'ayant été mis en évidence que chez le scarabée *Oryctes nasicornis* [94] et chez les larves de la tipule, *Tipula abdominalis* [95].

Pourtant, la plupart des insectes xylophages possèdent une microflore intestinale abondante et diversifiée. Chez les Scolytidae, il est fréquent d'observer des bactéries dans la lumière du tube digestif, sur toute la longueur, sans localisation précise [96]. À partir du tube digestif d'*Ips sexdentatus*, plusieurs souches bactériennes ont été isolées dont l'une présente une activité laccase et une activité β -glucosidase [97]. Le tube digestif des Cucurliionidae présente des poches intersegmentaires différenciées dont la partie distale renflée contient des bactéries indispensables à la digestion du bois par ces insectes [98]. Chez *Phoracanta semipunctata* (Cerambycidae), six espèces de levures ont été identifiées et leurs activités osidasiques caractérisées [99]. Chez le grillon, *Acheta domesticus*, la présence d'une microflore symbiotique augmente les capacités d'assimilation des polysaccharides végétaux lorsqu'il est soumis à un régime pauvre en sucres simples [100]. En revanche, son rôle dans la digestion n'est prouvé ni chez la sauterelle *Melanoplus sanguinipes* ni chez le criquet *Schistocerca gregaria* [101].

Certains insectes xylophages possèdent leurs propre complexe enzymatique, comme cela a été montré chez le cérambycide *Ergates faber* qui possède trois cellulases tissulaires [93].

Conclusion

Malgré la diversité des symbioses rencontrées chez les insectes xylophages, leur capacité à dégrader, par eux-mêmes, les constituants de la matière végétale est certainement plus grande qu'on ne l'a longtemps supposé. Ceci ne diminue cependant pas l'importance de la fermentation microbienne dans la nutrition de l'insecte : il est clair que les insectes qui consomment de la lignocellulose tirent bénéfice de l'activité fermentative de leur microflore associée, mais le degré de cette dépendance est difficile à déterminer.

Tous les jours de nouvelles voies d'utilisation par l'insecte des caractéristiques biochimiques des micro-organismes sont découvertes ; ces études non seulement contribuent à une meilleure compréhension de l'écologie nutritionnelle des insectes, mais encore peuvent permettre d'éclairer les processus biochimiques qui contrôlent les relations entre les arthropodes et les micro-organismes ■

Références

1. Martin MM. Cellulose digestion in Insects. *Comp Biochem Physiol* 1983 ; 75A : 313-24.
2. Kane MD. Microbial fermentation in Insects guts. In : Mackie RI, White BA, eds. *Ecology and physiology of Gastrointestinal microbes*, Vol. 1 : *Gastrointestinal Fermentation and Ecosystems*. Washington : Chapman & Hall, 1995 : 2-41.
3. Bachelier G. *La faune des sols, son écologie et son action*. Bondy : ORSTOM Initiatives Documentations techniques 1978 ; 38 ; 391 p.
4. Mishra SC, Sen-Sarma PK. Humic acids in faecal matter, nests material and fungus comb of termites. *Bull Ent* 1980 ; 21 : 122-5.
5. Grassé PP. *Termitologie. Tome I : Anatomie. Physiologie. Reproduction des termites*. Paris : Masson Ed., 1982 ; 676 p.
6. Bignell DE. The arthropod gut as an environment for microorganisms. In : Anderson JM, Rayner ADM, Walton DWH, eds. *Invertebral-microbial interactions*. Cambridge : Cambridge University Press, 1984 : 205-28.
7. Bignell DE, Oskarsson H, Anderson JM, Ineson P, Wood TG. Structure, microbial associations and function of the so-called « mixed segment » of the gut in two soil-feeding termites, *Procupitermes aburiensis* and *Cubitermes severus* (Termitidae, Termitinae). *J Zool Lond* 1983 ; 201 : 445-80.
8. Kovoor J. Étude radiographique du transit intestinal chez un termite supérieur. *Experientia* 1967 ; 23 : 820.
9. Cook BJ, Reinecke JP. Visceral muscles and myogenic activity in the hindgut of the cockroach *Leucophaea maderae*. *J Comp Physiol* 1973 ; 84 : 95-118.
10. Bignell DE. Soil feeding and gut morphology in higher termites. In : Hunt JH, Nalepa CA, eds. *Nourishment and evolution in insect societies*. Boulder : Westview Press, 1994 : 131-58.
11. Brune A, Emerson D, Breznak JA. The termite gut microflora as an oxygen sink : microelectrode determination of oxygen and pH gradients in guts of lower and higher termites. *Appl Environ Microbiol* 1995 ; 61 : 2681-7.
12. Brune A, Kuhl M. pH profiles of the extremely alkaline hindguts of soil-feeding termites (Isoptera : Termitidae) determined with microelectrodes. *J Insect Physiol* 1996 ; 42 : 1121-7.
13. Hungate RE. Studies on nutrition of *Zootermopsis*. II - The relative importance of the termite and the protozoa in wood digestion. *Ecology* 1938 ; 19 : 1-25.
14. Eutick ML, Veivers P, O'Brien RW, Slaytor M. Dependence of the higher termite *Nasutitermes exitiosus* and the lower termite *Coptotermes lacteus* on their gut flora. *J Insect Physiol* 1978 ; 24 : 363-8.
15. Krasil'nikov NA, Satdykov SI. Estimation of the total bacteria in the intestines of termites. *Microbiologia* 1969 ; 38 : 81-7.
16. Schultz JE, Breznak JA. Heterotrophic bacteria present in hindguts of wood-eating termites *Reticulitermes flavipes*. *Appl Environ Microbiol* 1978 ; 35 : 930-6.
17. Breznak JA. Intestinal microbiota of termites and other xylophagous insects. *Ann Rev Microbiol* 1982 ; 36 : 323-43.
18. Brauman A. *Étude de la microflore hétérotrophe d'un termite supérieur* *Nasutitermes arborum*. DEA UTC Compiègne, 1983 ; 110 p.
19. Hethener P, Brauman A, Garcia JL. *Clostridium termitidis* sp. nov., a cellulolytic species from the gut of the wood-feeding termite, *Nasutitermes lujae*. *Syst Appl Microbiol* 1992 ; 15 : 52-8.
20. Kane MD, Brauman A, Breznak JA. *Clostridium mayombi* sp. nov., an H₂/CO₂ acetogenic bacteria from the gut of the African soil-feeding termite *Cubitermes speciosus*. *Arch Microbiol* 1991 ; 156 : 99-104.
21. Breznak JA, Switzer JM, Seitz HJ. *Sporomusa termitida* sp. nov., an H₂/CO₂-utilizing acetogen isolated from termites. *Arch Microbiol* 1988 ; 52 : 623-30.
22. Kane M, Breznak JA. Effect of host diet on the production of organic acids and methane by the cockroach gut bacteria. *Appl Environ Microbiol* 1991 ; 57 : 2628-34.
23. Leadbetter JR, Breznak JA. Isolation, characterization and *in situ* localization of termites gut methanogens. In : van Dijken JP, Scheffers WA, eds. *Microbial physiology and gene regulation : emerging principles and applications*. Delft : Delft University Press, 1996 : 86-7.
24. Brauman A. *Étude du métabolisme bactérien de termites supérieurs à régime alimentaire différencié*. Thèse de l'Université de Marseille I, 1989 ; 190 p.
25. French JRJ, Turner GL, Bradbury JF. Nitrogen fixation by bacteria from the hindgut of termites. *J Gen Microbiol* 1976 ; 95 : 202-6.
26. Potrikus CJ, Breznak JA. Nitrogen-fixing *Enterobacter agglomerans* isolated from the guts of wood-eating termites. *Appl Environ Microbiol* 1977 ; 33 : 392-9.
27. Breznak JA, Pankratz HS. *In situ* morphology of the gut microbiota of wood-eating termites *Reticulitermes flavipes* and *Coptotermes lacteus formosanus*. *Appl Environ Microbiol* 1977 ; 33 : 406-26.
28. To L, Marulis L, Cheung ATW. Pillotinas and hollandinas : distribution and behavior of large spirochaetes symbiotic in termites. *Microbiol* 1978 ; 22 : 103-33.
29. Breznak JA. Biochemical aspects of symbiosis between termites and their intestinal microbiota. In : Anderson JM, Rayner ADM, Walton DWH, eds. *Invertebral-microbial interactions*. Cambridge : Cambridge University Press, 1984 : 173-203.
30. Czoliz R, Slaytor M, O'Brien RW. Bacterial flora of the mixed segment of the higher termite *Nasutitermes exitiosus*. *Appl Environ Microbiol* 1985 ; 1226-36.
31. Hungate RE. The symbiotic utilisation of cellulose. *J Elisha Mitchell Sc Soc* 1946 ; 62 : 9-24.
32. Bignell DE, Oskarsson H, Anderson JM. Association of actinomycete-like bacteria with soil-feeding termites. *Appl Environ Microbiol* 1979 ; 37 : 339-42.
33. Bignell DE, Oskarsson H, Anderson JM. Distribution and abundance of bacteria in the gut of a soil-feeding termite, *Procupitermes aburiensis* (Termitidae, Termitinae). *J Gen Microbiol* 1980 ; 117 : 393-403.
34. Ducluzeau R, Raibaud P. *Écologie microbienne du tube digestif. Ces microbes qui nous protègent*. Paris : Masson Ed., 1979 ; 95 p.
35. Lenoir-Labé F. *Recherche d'une microflore actinomycétale spécifique du segment mixte de plusieurs espèces de termites supérieurs : Caractérisation et rôles*. Thèse de l'Université de Paris XII, 1996 ; 135 p.
36. Cleveland LR. Symbiosis between termites and their intestinal protozoa. *Proc Natl Acad Sci USA* 1923 ; 9 : 424-8.
37. Cleveland LR. The physiological and symbiotic relationship between the intestinal protozoa of termites and their host with special reference to *Reticulitermes flavipes*. *Biol Bull* 1924 ; 46 : 178-227.
38. Trager W. A cellulase from the symbiotic intestinal flagellates of termites and of the roach, *Cryptocercus punctulatus*. *Biochem J* 1932 ; 26 : 1762-71.
39. Trager W. The cultivation of cellulose digesting flagellate, *Trichomonas termopsidis* and of certain other termite protozoa. *Biol Bull Mar Biol Lab* 1934 ; 66 : 182-90.
40. Yamin MA, Tragger W. Cellulolytic activity of an axenically-cultivated termite flagellate, *Trichomitopsis termopsidis*. *J gen Microbiol* 1979 ; 113 : 417-20.
41. Yamin MA. Cellulose metabolism by the termite flagellate *Trichomitopsis termopsidis*. *Appl Environ Microbiol* 1980 ; 39 : 859-63.
42. Yamin MA. Cellulose metabolism by axenically cultivated termite flagellates. *J Protozoology* 1980 ; 27 : 32-5.
43. Odelson DA, Breznak JA. Cellulase and other polymer-hydrolysing activities of *Trichomitopsis termopsidis*, a symbiotic protozoan from termite. *Appl Environ Microbiol* 1985 ; 49 : 622-6.
44. Yamin MA. Cellulose metabolism by the flagellate *Trichonympha* from a termite is independent of endosymbiotic bacteria. *Science* 1981 ; 211 : 58-9.
45. Yamaoka I, Nagatani Y. Cellulose digestion system in the termite *Reticulitermes speratus*. I - Producing sites and physiological significance of two kinds of cellulase in the worker. *Zool Mag* 1975 ; 84 : 23-9.
46. Mac Ewen SE, Slaytor M, O'Brien RW. Cellulase activity in three species of Australian termites. *Insect Biochem* 1980 ; 10 : 563-7.
47. Lebrun D, Rouland C, Chararas C. Influence de la défaunation sur la survie de *Kalotermes flavicollis*. *Material und Organismen* 1990 ; 25 : 11-4.
48. Thayer DW. Carboxymethylcellulase produced by facultative bacteria from the hindgut of the termite *Reticulitermes flavipes*. *J Gen Microbiol* 1978 ; 106 : 13-8.

49. French JRJ, Bland DE. Lignin degradation in the termites *Coptotermes lacteus* and *Nasutitermes exitiosus*. *Material und Organismen* 1975 ; 10 : 281-6.
50. Noirot C, Noirot-Timothee C. The digestive system. In : Krisna K, Weesner M, eds. *Biology of termites*. New York, London : Academic Press, 1969 : 49-81.
51. O'Brien RW, Veivers PC, Mac Ewen SE, Slaytor M, O'Brien RW. The origin and distribution of cellulase in the termites, *Nasutitermes exitiosus* and *Coptotermes lacteus*. *Insect Biochem* 1979 ; 9 : 619-25.
52. Rouland C, Chararas C, Renoux J. Étude comparée des osidases de trois espèces de termites africains à régime alimentaire différent. *C R Acad Sci Paris* 1986 ; 9 : 341-5.
53. Rouland C, Chararas C, Renoux J. Étude des osidases digestives de plusieurs espèces de termites africains intervenant dans la dégradation de la matière organique. In : UNESCO, éd. *Facteurs et conditions du maintien de la fertilité du milieu tropicale humide*. Paris, 1988 : 113-21.
54. Hogan M, Veivers PC, Slaytor M, Czolij RT. The site of cellulose breakdown in higher termites (*Nasutitermes exitiosus* and *Nasutitermes walkeri*). *J Insect Physiol* 1988 ; 34 : 891-9.
55. Slaytor M. Cellulose digestion in termites and cockroaches : what role do symbionts play ? *Comp Biochem Physiol* 1992 ; 103B : 775-84.
56. Brauman A, Labat M, Methener P, Rouland C, Garcia JL. Étude de la microflore hétérotrophe de termites supérieurs en fonction de leur régime alimentaire. In : Actes du colloque de la Société Française de microbiologie. *Diversité microbienne : effets des interactions et des pressions de selection*. Marseille, 1987 : 38-42.
57. Mannesmann R. Vergleichende untersuchungen neber den einfluss der temperature auf die Darm-symbioten von termiten und neber die regulatorischen mechanisamen ben der Symbiose. *Zeits Angew Zool* 1969 ; 56 : 385-440.
58. Lenoir-Labé F, Rouland C. Purification et propriétés de deux osidases produites par des bactéries isolées du tractus digestif de *Cephalotermes rectangularis*. *Act Coll IUSSI* 1994 ; 8 : 71-8.
59. Breznak JA, Brune A. Role of microorganisms in the digestion of lignocellulose by termites. *Ann Rev Entomol* 1994 ; 39 : 453-87.
60. Pasti MB, Belli ML. Cellulolytic activity of actinomycetes isolated from termites guts. *FEMS Microbiol letter* 1985 ; 26 : 107-12.
61. Pasti MB, Pometto AL, Nuti MP, Crawford DL. Lignin-solubilizing ability of actinomycetes isolated from termites (Termitidae) gut. *Appl Environ Microbiol* 1990 ; 56 : 2213-8.
62. Azariz D. *Sélection de souches d'actinomycètes cellulolytiques à partir du tube digestif de termites supérieurs en vue d'application en biotechnologie*. Thèse de l'Université de Paris XII 1996 ; 163 p.
63. Mauldin JK. Lipid synthesis from 14C-acetate by two subterranean termites, *Reticulitermes flavipes* and *Coptotermes formosanus*. *Insect Biochem* 1982 ; 12 : 193-9.
64. Mauldin JK, Nely MR, Cook DW. Aminoacid synthesis from C-acetate by normally and abnormally faunated termites *Coptotermes formosanus*. *Insect Biochem* 1978 ; 8 : 105-9.
65. Odelson DA, Breznak JA. Volatile fatty acid production by the hindgut microbiota of xylophagous termites. *Appl Environ Microbiol* 1983 ; 45 : 1602-13.
66. Brauman A, Kane MD, Labat M, Breznak JA. Genesis of acetate and methane by gut bacteria of nutritionally diverse termites. *Science* 1992 ; 257 : 1384-7.
67. Batjama R. *Étude du métabolisme digestif de plusieurs espèces de termites supérieurs à régimes alimentaires différents*. Diplôme universitaire d'ingénieur. Université Paris XII, 1990 ; 54 p.
68. Cook SF. The respiratory gaz exchange in *Termopsis nevadensis*. *Biol Bull Mar Woods Holl* 1932 ; 63 : 246-56.
69. Breznak JA. Symbiotic relationship between termites and their intestinal microbiota. In : Jennings DH, Lee DL, eds *Symbiosis*. Cambridge Cambridge University Press, 1975 : 559-80.
70. Zimmerman PR, Greenberg JP. Termites a potentially large source of atmospheric methane, carbone dioxyde and molecular hydrogen. *Science* 1982 ; 218 : 563-5.
71. Rouland C, Brauman A, Labat M, Lepage M. Nutritional factors affecting methane emissions from termites. *Chemosphere* 1993 ; 26 : 617-22.
72. Judd AG, Charlier RH, Lacroix A, Lambert G, Rouland C. Minor sources of methane. In : Khalil, ed. *Methane : sources and sinks*. 1994 ; 13 : 432-56.
73. Brauman A, Koenig JF, Dutreix J, Garcia JL. Characterization of two sulfate-reducing bacteria from the gut of the soil-feeding termite, *Cubitermes* sp. *Anton Leeuwenhoek* 1990 ; 58 : 271-5.
74. Butler JHA, Buckerfield JC. Digestion of lignin by termites. *Soil Biol Biochem* 1979 ; 11 : 507-13.
75. Cookson LJ. 14C-lignin degradation by three Australian termite species. *Wood Sci Technol* 1987 ; 21 : 11-25.
76. Cookson LJ. The site and mechanism of 14C-lignin degradation by *Nasutitermes exitiosus*. *J Insect Physiol* 1988 ; 34 : 409-14.
77. Cookson LJ. Studies of lignin degradation in mookson material of the termite *Nasutitermes exitiosus*. *Aust J Soil Res* 1992 ; 30 : 189-93.
78. Brauman A, Niambi E. Could monoaromatic compounds be a source of energy for symbiotic gut microflora of higher termite with different feeding guild ? *Act Coll IUSSI*, 1994 : 82.
79. Grech-Mora I, Fardeau ML, Patel KC, et al. Isolation and characterization of *Sporobacter termitidis* gen. nov. sp. nov., from the digestive tract of the wood-feeding termite *Nasutitermes lujae*. *Int J Syst Bact* 1996 ; 46 : 512-8.
80. Brune A, Miambi E, Breznak JA. Roles of Oxygen in the intestinal microflora in the metabolism of lignin-derived phenylpropanoids and other monoaromatic compounds by termites. *Appl Environ Microbiol* 1995 ; 61 : 2688-95.
81. Breznak J.A. Hindgut spirochetes of termites and *Cryptocercus punctulatus*. In : Krieg NR, ed. *Bergey's manual of systematic bacteriology*. Baltimore : Williams and Wilkins, 1984 : 68-70.
82. Breznak JA, Brill WJ, Mertins JW, Coppel HC. Nitrogen fixation in termites. *Nature* 1973 ; 244 : 577-80.
83. Potrikus CJ, Breznak JA. Uric acid in wood-eating termites. *Insect Biochem* 1980 ; 10 : 19-27.
84. Leach JG, Granovsky AA. Nitrogen in the nutrition of termites. *Science* 1938 ; 87 : 66-7.
85. Potrikus CJ, Breznak JA. Gut bacteria recycle uric acid nitrogen : a strategy for nutrient conservation. *Proc Natl Acad Sci USA* 1981 ; 78 : 4601-5.
86. Cruden DL, Markovetz AJ. Microbial ecology of the cockroach gut. *Ann Rev Microbiol* 1987 ; 41 : 617-43.
87. Cleveland LR, Hall SR, Sanders EP, Collier J. The wood-feeding roach *Cryptocercus*, its protozoa, and the symbiosis between protozoa and roach. *Mem Am Acad Sci USA* 1934 ; 17 : 184-342.
88. Nalepa CA. Colony oviposition, protozoan transfer and some life history characteristics of the woodroach *Cryptocercus punctulatus*. *Behav Ecol SocioBiol* 1984 ; 14 : 273-9.
89. Nalepa CA. Early development of nymphs and establishment of the hindgut symbiosis in *Cryptocercus punctulatus*. *Ann Entom Soc Am* 1990 ; 81 : 637-41.
90. Scrivener AM, Slaytor M, Rose HA. Symbiont-independent digestion of cellulose and starch in *Panestia cribata*, an Australian wood-eating roach. *J Insect Biochem* 1989 ; 35 : 935-41.
91. Gijzen HJ, Broers CAM, Barugahare M, Stumm CK. Methanogenic bacteria as endosymbionts of the ciliate *Nyctotherus ovalis* in the cockroach, *Periplaneta americana*. *Appl Environ Microbiol* 1991 ; 58 : 2565-70.
92. Martin MM. The evolution of cellulose digestion in insects. *Phil Trans R Soc Lond* 1991 ; 333 : 281-8.
93. Chararas C, Eberhard R, Courtois JE, Petek F. Purification of three cellulases from the xylophagous larvae of *Ergates faber* (Coleoptera, Cerambycidae). *Insect Biochem* 1983 ; 13 : 213-8.
94. Bayon C. Modifications ultrastructurales des parois végétales dans le tube digestif d'une larve xylophage *Oryctes nasicornis* (Coleoptera : Scarabeidae) : rôle des bactéries. *Can J Zool* 1981 ; 59 : 220-9.
95. Sinsabaugh RL, Linkins AE, Benfield EF. Cellulose digestion and assimilation by three leaf-shredding aquatic insects. *Ecology* 1985 ; 66 : 1464-71.
96. Courtois JE, Chararas C, Debris MM. Étude de l'attaque enzymatique des glucides par un coléoptère xylophage *Ips typographus*. *CRAS Paris* 1961 ; 1 : 1-2.
97. Le Fay A, Courtois JE, Thuillier A, Chararas C, Lambin S. Étude de l'équipement osidasique d'un coléoptère xylophage *Ips sexdentatus*. *Ann Instit Pasteur* 1970 ; 119 : 483-7.

98. Chararas C. *Écophysiologie des insectes parasites des forêts*. Paris : Chevalier Éd., 1980 ; 556 p.

99. Chararas C, Pignal E, Vodjani G, Bourgeois-Causse M. Glycosidases and B vitamins produced by six yeast species from the digestive tract of *Phoracantha semipunctata*. *Mycopathologia* 1983 ; 24 : 526-32.

100. Kaufman MG, Klug MJ. The contribution of hindgut bacteria to dietary carbohydrate utilization by crickets (Orthoptera : Gryllidae). *Comp Biochem Physiol* 1991 ; 98 : 117-23.

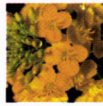
101. Kaufman MG, Klug MJ, Merrit RW. Growth and food utilization parameters of germ-free house crickets, *Acheta domesticus*. *J Insect Physiol* 1989 ; 35 : 957-67.

Résumé

Les insectes xylophages présentent la particularité de consommer et d'assimiler des molécules complexes du bois difficilement dégradables, telles que la cellulose, les hémicelluloses, la lignine et les tanins. Les animaux capables de digérer de façon autonome les constituants de la matière ligneuse sont relativement peu nombreux, la plupart ne pouvant utiliser ces substrats qu'en présence de micro-organismes. Le tube digestif des insectes xylophages contenant une microflore abondante et diversifiée, il a été supposé que les micro-organismes étaient indispensables à l'utilisation par ces insectes de la matière ligneuse comme substrat nutritif. Le rôle de cette microflore, indispensable à la survie des insectes concernés, n'est pas encore totalement élucidé. Les résultats discutés dans cet article montrent qu'elle joue un rôle essentiel dans le métabolisme fermentatif (formation d'acétate, de méthane et d'hydrogène), ainsi que dans celui de l'azote et de la lignine, son impact paraissant moindre dans le métabolisme de la cellulose. L'effet sur le métabolisme digestif des principales microflores aérobies, en particulier les actinomycètes, reste discuté.

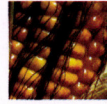
AU CŒUR DE L'ACTUALITÉ POUR TOUT SAVOIR SUR LES MÉTHODES DU GÉNIE GÉNÉTIQUE

Les plantes transgéniques en agriculture



Dix ans d'expériences de la Commission du Génie Biomoléculaire

Sous la direction d'Axel Kahn



Un livre entièrement rédigé en français, résumés en anglais
1996. Un volume broché, 160 pages,
ISBN : 2-7420-0149-2

110 FF

Dix ans d'expérience de la Commission du Génie Biomoléculaire

Depuis quelques années, la biotechnologie végétale, et en particulier le génie génétique, ont permis à l'homme d'intervenir dans le cycle de la production des plantes : résistance aux herbicides ou aux insectes, amélioration du rendement ou de la qualité, adaptation à un environnement défavorable, création d'espèces nouvelles...

En France, c'est la Commission du Génie Biomoléculaire (CGB) qui a la charge de remettre des avis sur les essais et la commercialisation des produits ainsi transformés par génie génétique. Depuis 10 ans, 450 autorisations ont été délivrées, donnant à la France une expérience unique en Europe.

Cet ouvrage accessible à tous, fait le point de l'expérience et des réflexions menées par la CGB :

- Quels sont les risques potentiels associés à ces plantes dites transgéniques ?
- Existe-t-il des phénomènes indétectables ?
- Comment produire à un niveau de sécurité accrue ?

Bon de commande

Ce bulletin doit être retourné aux **Éditions John Libbey Eurotext**
127, avenue de la République 92120 Montrouge - FRANCE
Tél : 01 46 73 06 60 - Fax : 01 40 84 09 99 - e-mail : marketing@jle.com

NOM : Prénom :

Adresse :

CP : Ville :

Pays :

Merci de me faire parvenir :

Les plantes transgéniques en agriculture 110 FF

Frais de port + 30 FF

Total : 140 FF

Je joins mon règlement d'un montant de : FF

Par chèque, à l'ordre des **Éditions John Libbey Eurotext**

Par carte bancaire : Visa Eurocard/Mastercard American Express

Carte N°

Date d'expiration :

Signature :