

**COMPTES RENDUS DU V<sup>e</sup> CONGRÈS**  
DE  
**L'UNION INTERNATIONALE**  
**POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX**

Toulouse 5 - 10 Juillet 1965



Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

**LABORATOIRE D'ENTOMOLOGIE DE LA FACULTÉ DES SCIENCES**

## LA TROPHALLAXIE PROCTODÉALE CHEZ *CALOTERMES FLAVICOLLIS*

Etude des rapports trophiques unissant roi, reine et larves,  
et de leurs modifications sous l'influence de divers facteurs.

par M<sup>me</sup> J. ALIBERT,  
Laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés,  
105, boulevard Raspail, Paris (6<sup>e</sup>).

L'existence de la Trophallaxie chez les Isoptères n'est plus à démontrer, et son importance dans la vie sociale de ces Insectes a été depuis longtemps établie par les nombreux travaux de GRASSÉ et NOÏROT [1].

La technique des radio-isotopes, permettant une évaluation relative de l'intensité et de la fréquence de ces échanges a rendu possible une étude dynamique de la trophallaxie. Appliquée pour la première fois en 1952 aux Insectes sociaux par NIXON et RIBBANDS, elle a permis l'éclosion de divers travaux sur les Fourmis, les Abeilles et les Guêpes. Fort peu d'auteurs se sont intéressés jusqu'à présent à la Trophallaxie chez les Isoptères. En 1958 nous avons entrepris l'étude des relations trophiques unissant les différents membres de sociétés de *Calotermes flavicollis*, en utilisant le Phosphore 32 comme marqueur [2]. En 1963, KLOFT [3] exposait très brièvement les résultats d'un travail sur la Période biologique de l'Iode 131 chez *Calotermes*, montrant que ce radio-élément persistait plus longtemps dans les groupes de cinq larves que chez l'individu isolé. A la même époque, MAC MAHAN [4] suivait les échanges entre grandes et petites nymphes de *Cryptotermes brevis*, contaminées simultanément par du Strontium 85 et du Cobalt 57.

Nous présenterons ici quelques groupes d'expériences faites avec Au 198, montrant l'importance de la trophallaxie proctodéale chez ces Insectes, les rapports entre sexués mâle et femelle, entre sexués et larves, puis l'influence de la mue et du nombre d'individus en présence sur ces échanges.

Nous avons étudié (Phosphore 32) la capacité et la rapidité d'ingestion de nourriture brute au cours du développement post-embryonnaire de *Calotermes*, puis le rôle des différents stades et des diverses castes dans la trophallaxie, mettant en évidence (couple royal mis à part) un parallélisme étroit entre ces deux aptitudes ainsi qu'une prédominance d'activité plus ou moins nette pour les larves âgées et les nymphes à très courts fourreaux alaires. Le P. 32, métabolisé par l'Insecte permet de mesurer au sein d'une colonie, l'intensité globale des échanges proctodéaux, régurgités et salivaires. En introduisant le Terme donneur dans le groupe récepteur plus ou moins longtemps

après la prise de nourriture radio-active, il est possible de déterminer la nature des aliments échangés. Mais, ainsi que nous l'a montré une analyse des différents milieux liquides de l'Insecte, lorsque le liquide salivaire commence à être contaminé, l'aliment proctodéal l'est encore ce qui rend une séparation absolue des catégories d'échanges difficile à réaliser.

Afin d'étudier les échanges proctodéaux seuls et d'établir une comparaison entre Trophallaxie globale et anale, nous avons cherché un radio-élément qui, sans être métabolisé par l'Insecte, resterait localisé dans le tube digestif, servant ainsi de marqueur de l'aliment proctodéal. L'expérience nous a prouvé que l'Or 198 en suspension colloïdale dans une solution de gélose, malgré sa période un peu courte, remplissait les conditions exigées par ce travail.

### I. — TRANSIT INTESTINAL DE AU 198

— L'or se trouve dans l'intestin moyen au bout de 30 minutes et atteint la panse rectale une heure après son ingestion. Quelques échantillons d'aliment proctodéal prélevés à l'anus du Terme commencent à être radio-actifs à ce moment.

— La radio-activité de la tête et des mandibules est toujours résorbée une heure après l'ingestion et au bout de deux heures celle de l'intestin antérieur est pratiquement nulle.

— Au 198 se concentre dans la panse rectale entre 2 et 140 heures (l'expérience n'a pas été poursuivie au delà) et les échantillons d'aliment proctodéal sont radio-actifs durant toute cette période.

— Ce n'est qu'après huit heures que la contamination de l'intestin postérieur est constante et toujours faible comparée à celle de la panse. De même les premiers excréments radio-actifs sont émis environ huit heures après l'ingestion.

— Les échantillons de pattes, d'hémolymphe, de glandes salivaires, de tubes de Malpighi ont toujours une radio-activité nulle.

Nous ne disposons donc que d'une heure pour mettre en évidence les échanges d'aliments régurgités seuls, et ce temps est un peu court si l'on tient compte du trouble provoqué par la manipulation initiale de l'Insecte. Par contre un Terme « donneur » sera bon pour l'étude des échanges proctodéaux dès la deuxième heure qui suit sa contamination. Cette persistance de l'Or colloïdal dans le liquide de la panse nous incite fortement à penser que les Flagellés qu'elle contient concentrent les particules radio-actives. Une hypothèse identique a été formulée par MAC-MAHAN [4] à propos du Cobalt chez *Cryptotermes*.

### II. — ECHANGES ENTRE ROI, REINE ET LARVES

Notons tout d'abord que dans toutes les expériences qui vont suivre les Termes donneurs sont contaminés, comme dans l'étude précédente, par ingestion directe d'une goutte de solution radio-active

déposée entre leurs mandibules. Après leur contamination, ces Termites sont toujours mis en présence de larves normales pendant dix minutes afin de leur permettre de se nettoyer, de se faire nettoyer ou de recracher l'excès de solution ingérée. Ils sont ensuite remis dans leur colonie d'origine. Qu'il s'agisse de donneurs ou de récepteurs, les larves ne sont jamais laissées plus d'une demi-heure hors de la présence d'un couple. Le sable et le bois sont changés à chaque mesure et entre les mesures lorsque celles-ci sont espacées de plus de sept heures.

Nous plaçons parfois les Insectes en expérience dans des conditions anormales (sexués âgés isolés par couples, ou bien entourés d'un nombre restreint de larves) et les phénomènes alors observés ne peuvent être généralisés. Simplement cette investigation des possibilités d'adaptation de chaque individu à une situation donnée, nous montre la persistance d'un comportement, sans doute naturel, difficile à mettre en évidence dans d'autres circonstances.

Quels sont les liens trophiques unissant les sexués entre eux et les sexués aux larves, et comment ces liens évoluent-ils avec l'âge de la société et le nombre de larves entourant le couple?

#### A) ECHANGES PROCTODÉAUX ENTRE SEXUÉS MALE ET FEMELLE.

Le tableau I nous montre l'existence d'échanges proctodéaux entre sexués de fondations naissantes et de sociétés plus anciennes. Les couples âgés de trois et de six ans sont séparés de leurs larves pendant le temps de l'expérience. Un des sexués est contaminé par ingestion directe d'Or 198, puis remis au contact de son conjoint. La radio-activité de chacun d'eux est mesurée à intervalles de temps réguliers; celle du récepteur seulement est notée ici, après une correction de décroissance, en pourcentage de l'activité initiale du donneur.

Mâle et femelle au moment de la fondation d'une colonie manifestent une grande attractivité l'un pour l'autre. Juste après la chute des ailes et lors de l'installation des conjoints dans la loge nuptiale, des échanges proctodéaux (ou régurgités) ont été mis en évidence.

Après la première ponte et l'éclosion d'une larve les échanges proctodéaux sont très importants, surtout du mâle vers la femelle, la moitié de la radio-activité initiale du donneur pouvant ainsi être transmise en huit heures. La radio-activité acquise par le récepteur pendant la première heure de contact est due, soit à une ingestion d'aliment régurgité, soit à un léchage intense des mandibules du donneur.

Entre conjoints âgés de trois et de six ans, nous n'observons ni régurgitations, ni transmission de radio-activité par léchage. Les échanges proctodéaux sont plus irréguliers mais encore importants dans ces conditions expérimentales. S'ils s'établissent parfois dès la quatrième heure, ils ne sont néanmoins jamais aussi intenses que dans les fondations naissantes.

TABLEAU I. — Echanges proctodéaux entre sexués ♂ et ♀, séparés provisoirement de leurs larves.

♂ Donneurs

♀ Donneuses

Act. R. ♀ % A.I.D.							Age des couples	Act. R. ♂ % A.I.D.						
	1 h.	4 h.	8 h.	12 h.	25 h.	45 h.			Act. ini. D. ♀	1 h.	4 h.	8 h.	12 h.	25 h.
8962	—	—	—	—	4,0	—	F-64 Ailés	14534	—	—	—	—	9,0	—
5984	—	—	—	—	5,0	—	F-64 av. p.	4894	—	—	—	—	17,1	—
15360	0,5	0,5	0,5	1,8	54,0	—	F-64 ap. p.	13566	0,3	1,0	0,8	1,2	11,5	—
7080	1,1	1,1	55,0	33,0	53,0	—		7261	1,0	2,2	9,6	23,0	30,0	—
5935	0	0	—	34,0	—	5,5	F-61	4398	0	0	—	0	—	14,0
4332	0	0,7	—	3,8	—	1,0	3 ans	3019	3,0	0	—	1,0	—	6,0
2697	0	0,9	—	4,7	—	1,8		11466	0	0	—	0	—	21,0
19410	0	0	9,5	4,5	30,5	—	F-58	14352	0	0	0	0,2	0,1	—
12795	0	0	0,2	0,2	—	—	6 ans	4170	0	0	0,4	0,4	19,3	—
4313	0	3,1	—	—	6,5	—	—	4500	0	0	—	—	21,0	—

L'activité initiale des donneurs (A.I.D.), est exprimée en coups par minute.

L'activité des récepteurs est exprimée à chaque mesure, après une correction de décroissance, en pourcentage de l'activité initiale du donneur.

Toujours dans des sociétés âgées de trois et de six ans, mais *en présence de dix larves* et d'un sexué donneur, la contamination du conjoint est généralement tardive (24 h.) et n'apparaît qu'après celle des larves, tout en restant faible et irrégulière; alors que ces échanges subsistent dans les toutes jeunes fondations même en présence de larves.

*Les échanges proctodéaux entre conjoints de jeunes fondations de colonie sont fréquents et correspondent à un comportement naturel du couple; lorsque les sociétés vieillissent, s'il est encore possible de les mettre en évidence en isolant les couples fondateurs, il semble qu'en présence de dix larves, mâle et femelle absorberaient plus volontiers l'aliment proctodéal des larves que celui de leur partenaire.*

#### B) ECHANGES PROCTODÉAUX DES SEXUÉS VERS LES LARVES. ROLE DU MÂLE ET DE LA FEMELLE.

Nous savions déjà que les jeunes larves de fondations naissantes acquièrent leurs Flagellés en suçant l'aliment proctodéal des sexués [6]. Au 198 nous a permis de suivre ces échanges dans des fondations âgées de six mois. La contamination des larves du 2<sup>e</sup> stade indique une ingestion de faibles quantités de nourriture; celle des larves du 3<sup>e</sup> stade prouve l'existence d'échanges rapides et réguliers.

Une autre série d'expériences a mis en évidence le rôle donneur du mâle et de la femelle dans la contamination proctodéale de larves de fondations plus anciennes.

Seize couples âgés de trois et de six ans sont mis en expérience avec dix de leurs larves et un soldat. Un seul des sexués est contaminé. *Les larves réceptrices sont remplacées par dix nouvelles larves à chaque mesure, c'est-à-dire 1 heure, 6 heures et 24 heures après la contamination du donneur.* La somme de radio-activité acquise par les récepteurs successifs est exprimée, après une correction de décroissance, en pourcentage de la radio-activité initiale du donneur.

Dans ces conditions expérimentales, les échanges des sexués mâle ou femelle sont encore très importants. Le roi aussi bien que la reine y participent, mais la quantité de substance transmise est plus faible quand le roi est le donneur (55 % dans le cas de la femelle, 37 % dans le cas du mâle). Il y a peu de différence entre les fondations de trois et de six ans (peut-être est-ce dû au nombre identique de larves, en présence des couples). La somme totale de radio-activité transmise est la même, mais les échanges s'établissent plus rapidement dans les fondations de trois ans.

*Les échanges proctodéaux des sexués, mâle aussi bien que femelle, vers les larves persistent donc au moins durant les six premières années des sociétés lorsque le nombre de larves entourant le couple est restreint.*

C) ALIMENTATION DU COUPLE PAR LES LARVES : LIQUIDE PROCTODÉAL, LIQUIDE SALIVAIRE.

Un autre type d'expériences portant sur des *sociétés toutes du même âge* montre l'importance du nombre de larves autour du couple dans la nutrition de ce dernier.

Des groupes de Termites sont formés quinze jours à l'avance et mis en élevage. Puis au moment de l'expérience, une larve donneuse est contaminée et mise au contact d'un couple fondateur âgé de quatre ans, et de une, de neuf ou de vingt-neuf larves réceptrices. *Les mêmes récepteurs restent au contact du couple et du donneur pendant toute*

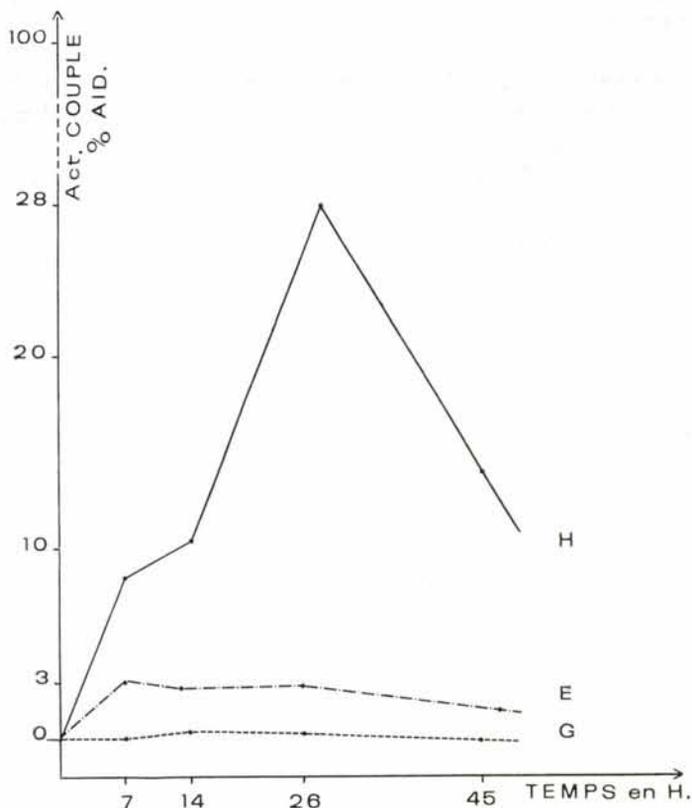


FIG. 1. — Variations de la contamination du couple par trophallaxie proctodéale, en fonction du nombre de larves qui l'entourent.

En ordonnée : la contamination du couple est exprimée en pourcentage de l'activité initiale du donneur.

Groupes H. = 1 larve donneuse + couple + 1 ou 2 l. réceptrices.

Groupes E. = 1 larve donneuse + couple + 9 l. réceptrices + 1 soldat.

Groupes G. = 1 larve donneuse + couple + 29 l. réceptrices + 1 soldat.

la durée de l'expérience. La radio-activité de chaque individu du groupe est mesurée après 7 h., 14 h., 26 et 45 heures de contact avec la larve contaminée au départ. Les courbes de la *figure 1* représentent la radio-activité du couple exprimée à chaque mesure en pourcentage de l'activité initiale du donneur (chaque courbe étant construite sur une moyenne de dix expériences).

— *Courbe H.* — Le couple, en présence d'une ou de deux larves est contaminé dès la première mesure par ingestion d'aliment proctodéal et sa radio-activité croît jusqu'à 28 % de la radio-activité initiale du donneur.

— *Courbe E.* — Le couple en présence de dix larves est contaminé d'une façon irrégulière; il ingère une faible quantité d'aliment proctodéal, et reçoit en plus du liquide salivaire.

— *Courbe G.* — Dans les groupes de 30 larves les contaminations du couple par l'aliment proctodéal des larves sont rares et toujours faibles : 0,4 % et 0,2 % de AiD. Sept expériences sur dix sont négatives, et pourtant la radio-activité acquise par les larves réceptrices est importante dès la première mesure. Les sexués sont nourris de liquide salivaire bien qu'ils reçoivent encore et d'une façon sporadique un peu d'aliment proctodéal ou régurgité secondaire.

Si nous parlons ici *d'aliment salivaire* c'est en nous reportant aux résultats d'une étude antérieure. Le Phosphore 32 nous a montré en effet que dans des fondations âgées d'un an et de dix-huit mois, même en présence de vingt larves, la contamination importante du couple dès la première mesure est due à une ingestion d'aliment proctodéal. Alors que dans des colonies âgées de quatre ans et en présence de trente, cinquante, soixante-dix larves, la contamination faible et tardive du couple mettait en évidence une prédominance de la nutrition salivaire sur la nutrition proctodéale.

*Cette évolution de l'alimentation proctodéale du couple vers une alimentation faite de salive est progressive et dépend non seulement de l'âge des sexués, mais aussi et cela revient généralement au même dans la nature, du nombre de larves qui les entourent. Elle s'est faite sans doute plus lentement dans nos fondations de colonie dont le développement est limité par la taille du tube d'élevage : des sociétés âgées de dix ans ne sont peuplées que de soixante-dix à cent-vingt individus, et leurs sexués conservent d'ailleurs encore leurs Flagellés symbiotiques.*

Notons que chez les Termites supérieurs, le couple âgé est nourri exclusivement d'aliment salivaire [7], lorsqu'il se trouve au milieu de la colonie complète.

### III. — MODIFICATION DU RYTHME DES ÉCHANGES PROCTODÉAUX

#### A) INFLUENCE DU NOMBRE DE LARVES CONSTITUANT LE GROUPE.

Nous venons de voir l'influence du nombre de larves sur la nutrition du couple. Cette série d'expériences illustre en même temps l'action de ce facteur sur la rapidité avec laquelle s'établissent les échanges proctodéaux entre individus d'une même société.

Une larve donneuse est contaminée puis mise au contact d'un couple fondateur âgé de quatre ans, et de une, de neuf et de vingt-neuf larves. *Les mêmes récepteurs sont suivis pendant toute la durée de l'expérience.*

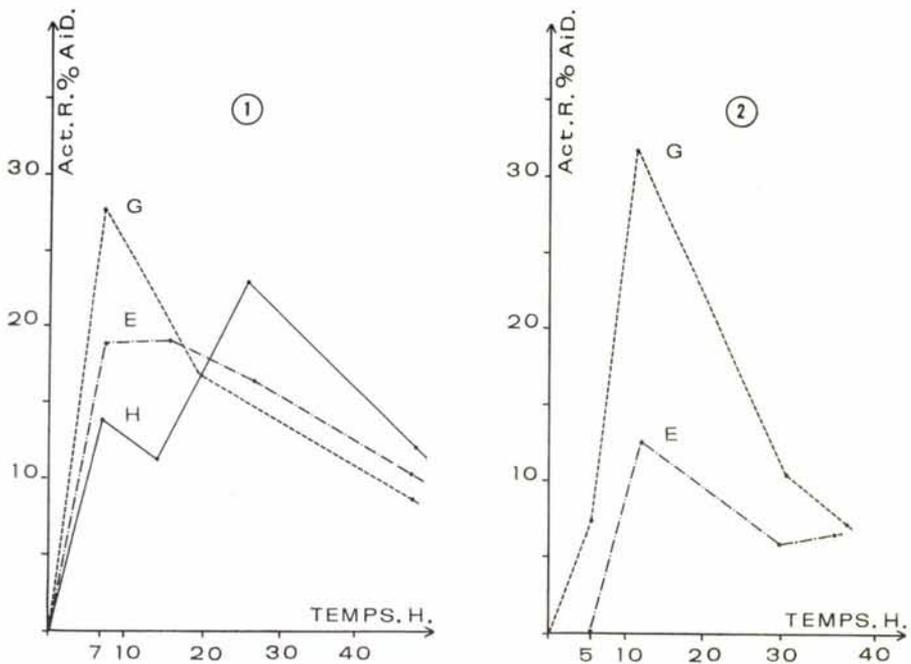


FIG. 2. — Variations de la contamination des groupes récepteurs, selon leur composition. En ordonnée : La contamination des groupes récepteurs est exprimée en pourcentage de l'activité initiale des donneurs. Seules les expériences où la larve donneuse est suffisamment éloignée de la mue, sont considérées ici.

Composition des groupes : H. = 1 larve donneuse + (couple + 1 ou 2 l. réceptrices).  
E. = 1 larve donneuse + (couple + 9 l. réceptrices + 1 soldat).  
G. = 1 larve donneuse + (couple + 29 l. réceptrices + 1 soldat).

Ce graphique (*fig. 2*) représente la somme de radio-activité acquise par les récepteurs (larves et sexués) en fonction du temps écoulé depuis la mise en contact avec le donneur.

— *Courbes 1.* — Les groupes sont ici formés quinze jours à l'avance. La radio-activité acquise par les récepteurs est plus importante pendant les seize premières heures d'expérience dans les groupes de trente larves que dans ceux de dix ou de deux larves. Les échanges proctodéaux s'établissent plus rapidement quand le nombre de larves en présence augmente. Les courbes E et G se confondent ensuite pour décroître selon la même pente. L'activité de construction est aussi plus importante dans les groupes G et la perte de radio-activité par colmatage des couvercles des boîtes d'expérience, changées à chaque mesure, est par là-même plus grande. Ceci explique en partie la chute rapide des courbes G, bien que les mêmes Termites ne participent pas à la fois à ces deux activités. La remontée de la courbe H est due à la contamination du couple qui est plus forte, nous l'avons vu, lorsqu'il est en présence de deux larves.

— *Courbes 2.* — Elles sont construites sur une autre série d'expériences, où les groupes sont formés deux jours à l'avance, et montrent le même phénomène dans son ensemble.

La première mesure est faite à 5 h. au lieu de 8 h. dans la série précédente et nous prouve que l'accroissement de radio-activité des groupes G n'est pas le résultat de contaminations par régurgitations primaires mais bien par échanges proctodéaux.

Les boîtes d'élevage, bien colmatées par les Termites avant le début de l'expérience, ont été utilisées durant toute sa durée, sable et bois seulement furent changés à chaque mesure. Dans ces conditions, la différence de radio-activité des récepteurs constituant les séries G et E se maintient pendant quarante heures.

*La trophallaxie proctodéale entre individus d'une même colonie est donc soumise à l'influence du nombre de Termites en présence; elle s'établit plus rapidement dans les groupes plus importants et semble être plus intense bien qu'elle entre à ce moment en compétition avec « l'activité de construction » qui varie dans le même sens : la quantité de radio-élément perdue alors par cette voie très différente de la trophallaxie proctodéale, fausse la comparaison entre les groupes de composition croissante.*

#### B) INFLUENCE DE L'ÉTAT PHYSIOLOGIQUE DE LA LARVE DONNEUSE.

Au 198 nous a permis d'étudier la *vidange intestinale* d'une larve se préparant à muer et de suivre au sein d'une colonie, le « devenir » de l'aliment proctodéal ainsi rejeté, avant que les premiers signes extérieurs de la mue ne soient visibles.

Une larve du 4<sup>e</sup> stade est contaminée puis remise au contact du couple fondateur, de dix larves et d'un soldat; *les larves réceptrices*

sont changées à chaque mesure et remplacées par dix autres provenant de la même colonie. La somme de radio-activité acquise par les récepteurs successifs est exprimée, après une correction de décroissance, en pourcentage de l'activité initiale du donneur (Tableau II). Les mesures sont poursuivies plus ou moins longtemps pour les quatre groupes de deux colonies (larve donneuse normale, larve donneuse en mue).

TABLEAU II. — Comparaison de la radio-activité acquise par des groupes de Termites récepteurs selon l'état physiologique des larves donneuses.

LARVE DONNEUSE NORMALE				LARVE DONNEUSE EN MUE			
Exp. n°	Durée de l'exp.	Act. Récepteurs en % de AID	Période biologique du Donneur	Exp. n°	Durée de l'exp.	Act. Récepteurs en % de AID	Période biologique du Donneur
F 61-105	48 h.	24,5 %	19 h 30	F 61-107	48 h.	68 %	13 h
F 58-105*	72 h.	51 %	18 h	F 58-106	72 h.	74 %	12 h
F 58-110	70 h.	22 %	19 h	F 58-108	72 h.	47 %	16 h
F 58-113	25 h.	20 %	18 h	F 58-114	25 h.	84 %	5 h

F 58-105. Cette société ne possède plus son couple fondateur, mais un couple de sexués néoténiques.

A.I.D. Activité initiale du donneur.

Dans chacun des groupes de deux expériences représentés ici, la colonie renfermant la larve donneuse en préparation de mue est aussi celle où le pourcentage de radio-activité transmis par l'aliment proctodéal du donneur aux récepteurs successifs est le plus fort.

L'aliment proctodéal d'une larve de *Calotermes* se préparant à muer est rejeté par l'Insecte au moment de sa vidange intestinale qui commence à être visible une dizaine de jours avant la mue proprement dite et se fait progressivement pendant plusieurs jours. Cet aliment proctodéal n'est pas perdu pour le reste de la société mais est repris à l'anus de l'Insecte par les autres larves et nymphes du groupe, et l'on assiste alors à un accroissement du nombre d'échanges proctodéaux et des quantités d'aliments transmis aux récepteurs.

Nous avons suivi la décroissance de radio-activité des donneurs normaux et des donneurs en mue qui dans ces quatre groupes ont commencé leur vidange intestinale pendant le temps de l'expérience. La période biologique de l'Or chez ces Insectes est plus courte pour les donneurs en mue que pour les donneurs pris au milieu de leur

stable (Tabl. II); et, nous venons de le voir, la somme de radio-activité acquise par les récepteurs, plus importante lors de la mue du donneur. Il nous a semblé intéressant d'étudier l'élimination de la substance radio-active par le groupe considéré dans son ensemble (donneur et récepteurs).

C) VARIATIONS DE LA PÉRIODE BIOLOGIQUE DE AU 198 A L'INTÉRIEUR D'UN GROUPE DE TERMITES, SOUS L'INFLUENCE DE CES DEUX FACTEURS.

Nous considérons ici la première période biologique de l'Au 198, c'est-à-dire le temps écoulé depuis le moment de la contamination par une seule prise de nourriture jusqu'au moment où la moitié de la radio-activité ingérée est éliminée par l'Insecte, ou par le groupe d'Insectes (D + R).

Le Tableau III montre les variations de la Période biologique en fonction de l'état physiologique du donneur et du nombre de larves en présence. De courbes expérimentales nous permettent de déterminer la période effective moyenne; nous calculons d'après ces données la valeur de la Période biologique qui est notée ici.

TABLEAU III. — Variations de la période biologique de groupes de Termites (D + R), selon le nombre de larves en présence et la situation des Donneurs par rapport à la mue.

Etat du Donneur	Composition des groupes		
	H. 1L* → Cple + 1L.	E. 1L* → Cple + 9L.	G. 1L* → Cple + 29L.
L. D. milieu du stade Valeur moyenne de la Tb. du groupe (D + R)	18 h.	21 h.	27 h.
L.D. proche de la Mue Valeur de la Tb. de chaque expérience.	H*.55 = 39 h. D.V. 5 jours après exp.	E.55 = 33 h. D.V. milieu de exp. E*.50 = 21 h. D.V. 16 jours après exp.	G.55 = 38 h. D.V. début de exp. G.50 = 31 h. D.V. 2 jours après exp.

D.V. = Début de l'éclaircissement de la panse rectale.

H\*.55 = L'augmentation très importante de la période biologique, s'explique par la forte contamination du couple dès la deuxième mesure.

E\*.50 = La vidange tardive n'affecte pas la valeur de la période pendant l'expérience.

1) La Période biologique du groupe est toujours plus longue dans les expériences où le donneur se prépare à muer. La substance radio-active introduite, circulant d'individus à individus se maintient dans le groupe essentiellement par le jeu des échanges proctodéaux (et régurgités secondaires). Notons encore simplement que cet accroisse-

ment de période est variable selon le moment où se situe le début de la vidange intestinale par rapport à la contamination du donneur.

2) Nous avons vu que les échanges s'établissent plus rapidement et que la contamination des récepteurs est plus importante dans les groupes de trente larves que dans ceux de dix ou de deux larves. L'étude de l'élimination de la substance par un ensemble de Termites nous montre que la période biologique de Au 198 est aussi plus longue lorsque trente larves sont réunies.

*Cette augmentation de la période biologique de Au 198 traduit donc une recrudescence des échanges proctodéaux à l'intérieur des groupes de Termites.*

### CONCLUSION

Nous avons passé en revue certaines séries d'expériences montrant l'importance et les variations de la trophallaxie proctodéale chez *Calotermes flavicollis*.

Les échanges proctodéaux très intenses entre sexués ♂ et ♀ pris au moment de la fondation d'une colonie, le retour à ces échanges lorsque des couples plus âgés sont isolés de leurs larves; la persistance de la trophallaxie proctodéale des sexués donneurs aussi bien ♂ que ♀ vers les larves en groupes restreints, bien après que celles-ci soient en âge de s'alimenter par elles-mêmes et de prendre soin du couvain; l'influence du nombre de larves autour du couple dans l'alimentation de ce dernier, aussi importante dans de certaines limites que l'âge des sexués; tout ceci prouve l'immense facilité d'adaptation de ces Insectes, et la *plasticité* des liens trophiques unissant les différents membres d'une société de *Calotermes*.

Plus encore que le nombre d'individus en présence, c'est la mue larvaire (et les phénomènes sont identiques quand il s'agit de mue néoténique) qui modifie le plus profondément le rythme de ces échanges. Son influence sur la trophallaxie proctodéale se fait sentir cinq ou six jours avant que ne soit visible le début de la vidange intestinale. Les mues sont fréquentes dans une colonie de *Calotermes*, et après chaque mue l'Insecte réacquiert ses Flagellés [1] en suçant l'aliment proctodéal de ses congénères, provoquant aussi durant cette période une recrudescence des échanges. On conçoit donc l'importance essentielle de la mue qui peut être considérée comme un des « *moteurs* » de la trophallaxie proctodéale chez les Termites inférieurs.

## BIBLIOGRAPHIE

- [1] 1942. GRASSÉ (P.-P.): *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 74, pp. 1-37.  
 1945. GRASSÉ (P.-P.) et NOÏROT (C.): *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 79, 4, pp. 1-20.
- [2] 1958. ALIBERT-BERTHO (J.): Laboratoire du Professeur Gösswald, Würzburg.  
 1959. ALIBERT (J.): *C. R. Acad. Sci.*, 248, pp. 1040-1042.
- [3] 1963. GÖSSWALD (K.) et KLOFT (W.): *Proc. Symp. Athens, I.A.E.A.*, pp. 25-39.
- [4] 1963. MC. MAHAN (E. A.): *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 56, pp. 74-82.
- [5] 1960. ALIBERT (J.): *C. R. Acad. Sci.*, 240, pp. 4205-4207.
- [6] 1963. ALIBERT (J.): *Insectes sociaux*, 10, 1, pp. 1-12.

## SUMMARY

Food transmission among individuals of the same colony of a dry-wood Termite, *Calotermes flavicollis*, has been investigated by means of radio-isotopes. P 32, which is metabolized by the Insect, permits a measurement of the global intensity of stomodeal, proctodeal and salivary exchanges, as well as a determination of the role of the different stages and castes in trophallaxis. Au 198, which remains localized in the digestive tract, enables an evaluation of the particular importance of proctodeal exchanges in the food relationship among members of a colony as a whole.

1) The trophic bonds uniting the sexuals among themselves, and those between the sexuals and the larvae as well as the evolution of these bonds with the age of the society, and the number of larvae surrounding the reproductive couple, have been investigated.

a) Proctodeal food-exchanges between the sexuals of a young colony after the first egg laying are frequent and are part of their natural behaviour. When the sexuals get older (3 to 6 years) it is possible to show evidence of food-exchanges by isolating the founder couples from the rest of the colony; but it seems that, when put back in the presence of 10 larvae, both male and female prefer to absorb proctodeal-fluid from the larvae than from each other.

b) In very young colonies, proctodeal exchanges between the sexuals (♂ as well as ♀) and their larvae are rapid and regular. Although they becoming less frequent as the sexuals get older, they however persists at least during the first six years of the colony.

c) The evolution of the proctodeal feeding of the reproductive couple into one involving saliva is progressive, and depends not only on the age of the sexuals, but also on the number of surrounding larvae.

2) The numerical composition of the society modifies the rythm of proctodeal trophallaxis among its members as well it regulates the feeding of the couple.

Larvae moulting has a direct influence on bucco-anal trophallaxis. The fluid contents of the rectal pouch, which is extruded when the digestive tract of an individual about to moult is emptied, is fact recuperated by the other members of the society, which leads to a recrudescence of proctodeal food-transmission whithin the group.

Then the elimination of radioactive substances introduced into a group of Termites by a contaminated donor is considered. The value of the biological half-life of Au 198, calculated for a group of Termites, depends both on the composition of the recipient group as well as on the physiological state of the donor larvae.

The prolongation of the biological half-life of Au 198 whithin a group of *Calotermes* means an intensification of proctodeal exchanges under the influence of these two fators.

#### Intervention de M. NOÏROT

Je souhaiterais souligner deux points importants mis en évidence par M<sup>me</sup> ALIBERT.

1° Les échanges proctodéaux, au sein des jeunes colonies, entre le roi et la reine, dont on ne soupçonnait pas l'existence, et le fait que si ce comportement disparaît quand la colonie vieillit, il réapparaît si les sexués âgés sont remis dans des conditions de population restreinte comme dans les colonies jeunes.

2° L'importance de la mue : reprise par les congénères des produits de la vidange intestinale, et stimulation de l'activité trophallactique qui en résulte.

---