

ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Édités par l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux
Section française

VOL. 4 – COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,

PAIMPONT 17-19 Sept. 1987



Charles Fernal
1899

RECHERCHES SUR LES PASSALIDES AFRICAINS

III - EVOLUTION DE LA TENEUR EN PHOSPHORE DU BOIS EN
 DECOMPOSITION SUITE A SON UTILISATION
 COMME SUBSTRAT ALIMENTAIRE PAR DES PASSALIDES

par

D.LARROCHE⁽¹⁾ & M.GRIMAUD⁽²⁾

(1) Centre de Biologie des Ecosystèmes d'Altitude; (2) Lab. de Physico-Chimie Moléculaire; C.U.R.S., Univ. de Pau, Avenue de l'Université, 64000 Pau

RESUME

L'intervention des Passalides dans la minéralisation du bois est confirmée par une approche de type pédologique : des analyses chimiques mettent en évidence la modification du substrat en phosphore soluble sans référence aux populations de micro-organismes symbiotiques qui peuvent en être responsables. Les résultats montrent que le bois ingéré itérativement par les insectes adultes peut avoir son taux de phosphore inorganique multiplié jusqu'à sept fois. La fragmentation du bois, son ingestion répétitive avec leurs excréments semblent indispensables pour obtenir cet effet. Les larves ne paraissent pas avoir le même pouvoir.

MOTS-CLES : Passalidae, décomposition bois, comportement alimentaire, phosphate, mesure minéralisation, Afrique.

SUMMARY

Research on African Passalid beetles

III - Change in the soluble inorganic phosphorus contents of decomposite wood used as nutritious substrate by Passalid beetles

Passalid beetles intervention in the mineralization of a woody material is proved by a pedological viewpoint : chemical analyses reveal the wood substrate change in soluble inorganic phosphorus without reference to the nature of the symbiotic micro-organisms which could be responsible for it. The results demonstrate that after many transits in adult digestive tracts wood can have its ratio of inorganic phosphorus increased up to seven times its initial value. Wood fragmentation, its iterative ingestion with their excrements seem absolutely necessary for this action to occur. The larvae don't seem to have the same capacity.

KEY WORDS : Passalidae, wood decomposition, feeding behaviour, phosphates, mineralization measuring, Africa.

INTRODUCTION

A partir de données recueillies dans la littérature scientifique, nous avons reconstitué (Fig. 1) un exemple d'enchaînements de populations présentes, coexistant ou se succédant dans un tronc d'arbre se transformant peu à peu en humus ou pour reprendre le terme de GRASSE (1951), utilisé pour un tel biotope par DAJOZ (1966), un exemple de "biocénose cyclique". Du fait de la séparation des populations en communautés au sens restreint, il est à noter qu'une telle représentation

ne montre que l'aspect séquentiel des phénophases pour chaque groupe taxonomique et fait abstraction des nombreux liens constituant un réseau enchevêtré de relations entre les populations des trois communautés citées. (Fig. 1).

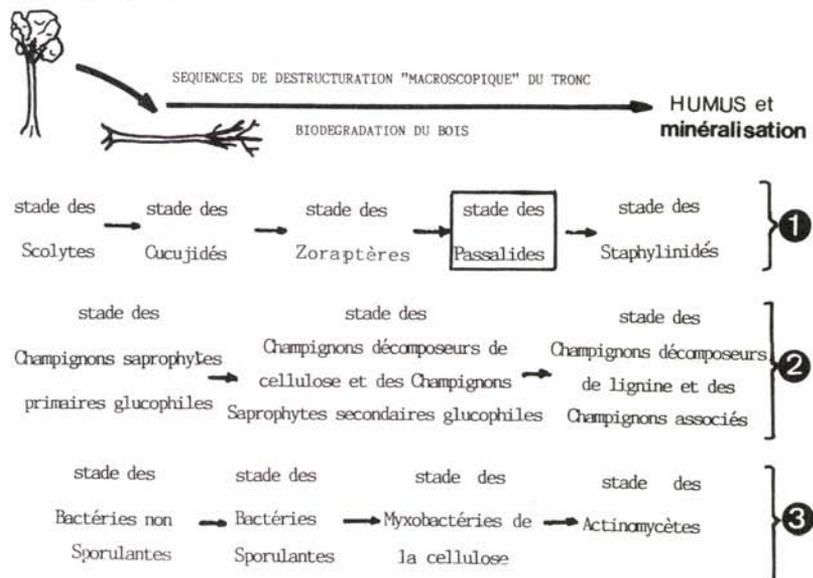


Fig. 1. - Schéma des modifications biocénétiques au cours de la biodégradation d'un tronc d'arbre. Succession (1) des Insectes en forêt de Nouvelle Guinée d'après WILSON (1959), (2) des Champignons d'après GARRET (1963) (3) des Bactéries d'après KONONOVA (in ODUM 1971).

Ainsi dans le cas des Passalides, insectes Coléoptères inféodés aux forêts tropicales humides, à comportement réputé sub-social, la configuration de leur appareil digestif (BAKER, 1968) et leur comportement trophique (MASON et ODUM, 1969) favorisent et/ou rendent obligatoires les relations avec des populations de micro-organismes. Dès 1851 LEIDY a signalé l'existence d'une flore intestinale chez une espèce nord-américaine. Son étude descriptive fut reprise et complétée en 1934 par R. et H. HEYMONS. Si LESEL et al. (1987) mettent en évidence quelques caractéristiques du métabolisme de la flore digestive de divers Passalides originaires d'Afrique et du Mexique, ils notent, comme l'ont observé divers auteurs (PEARSE et al., 1936; ODUM, 1971; REYES-CASTILLO et HALFFTER, 1983; VALENZUELA-GONZALEZ et CASTILLO, 1983), que la recherche des micro-organismes coagissant avec ces insectes ne doit pas être limitée aux symbiotes du tube digestif mais doit être élargie aux populations déjà présentes dans le bois et à celles qui se développent sur les fèces façonnées dans les galeries par les adultes.

Vu la difficulté d'une telle entreprise, c'est par une démarche qui fait abstraction de la nature de ces micro-organismes que nous

nous proposons de confirmer l'intervention des Passalides dans la minéralisation du bois. Nous avons utilisé une approche de type pédologique c'est à dire que la décomposition est considérée comme une modification de la composition chimique du substrat. Des analyses chimiques permettent de mettre en évidence ce changement.

La biodégradation d'un tronc d'arbre gisant, réserve de nutriments, va entraîner, par destruction des molécules organiques complexes, le rejet dans l'environnement d'un certain nombre d'éléments minéraux. Nous avons choisi de suivre la biodécomposition du bois en observant l'évolution de la teneur en phosphore du substrat étudié. Le phosphore n'est pas l'élément minéral le plus abondant dans le bois (SWIFFT, 1977) mais c'est un indicateur du niveau de minéralisation et il présente selon FINDLAY (1934) et MERRILL et COWLING (1966), la particularité d'être un des facteurs limitants de la décomposition du bois ; ce rôle du phosphore a été observé aussi (CHAUHAN et al., 1981) dans la décomposition de la matière organique du sol.

METHODE D'ETUDE

Tous les échantillons analysés sont plus ou moins liés aux élevages effectués au laboratoire où les Passalides sont maintenus, par groupes d'effectif variable mais toujours inférieur à six, dans des boîtes plastiques (17x11x7 cm), chacune occupée par une couche de 2 cm environ d'épaisseur de débris de bois et de fèces de ces insectes, recouverte par une portion d'écorce. Les conditions de température ont fluctué entre 20° et 28° C, celles d'hygrométrie étant proches de la saturation par réhumidification périodique du substrat. Les caractéristiques des élevages : espèce présente et son stade de développement, nature et origine de l'aliment, durée de l'expérience, sont les critères de différenciation des échantillons à analyser.

Le maintien des élevages en France, région tempérée ne correspondant pas à l'aire de distribution des Passalides, posait le problème du bois complément alimentaire à additionner à leurs excréments. Comme MAYNE (1962) avait noté que les Passalides africains se rencontrent sur des troncs abattus d'essences forestières très diverses, nous avons mis à la disposition de certains de nos insectes du bois local dont la dégradation avancée ne nous a pas permis de déterminer l'espèce. Ce type d'aliment non utilisé par les Passalides correspond aux échantillons 1 et 4 ; son ingestion aux échantillons 2 et 5. Les échantillons 1 et 2 sont constitués de bois prélevé dans une chênaie, déstructuré mécaniquement en fragments de petite taille et stérilisé par autoclavage ; dans le cas de l'échantillon 2, deux adultes de l'espèce *Didimus africanus* provenant de YAOUNDE (Cameroun) ont façonné le substrat et s'en sont nourri pendant six semaines. Pour l'échantillon 5, l'aliment complément, proposé pendant trois mois aux cinq *Pentalobus barbatus* adultes originaires également de YAOUNDE, se présentait sous forme de bois oeuvré dégradé par des Anobiidae et par un séjour à même le sol dans un lieu humide. Utilisé tel quel en remplacement de l'écorce comme partie supérieure du biotope reconstitué dans la boîte d'élevage, la totalité de la pièce n'a pas été déstructurée par les insectes et c'est la partie restante qui constitue l'échantillon 4.

Tous les autres échantillons correspondent à de la matière organique fragmentée et ingérée itérativement dans le biotope puis, après leur prélèvement, dans les boîtes d'élevage. Dans ce cas on est amené à reconnaître la difficulté d'estimer la durée d'action des Passalides vu l'incertitude sur la période écoulée en milieu naturel.

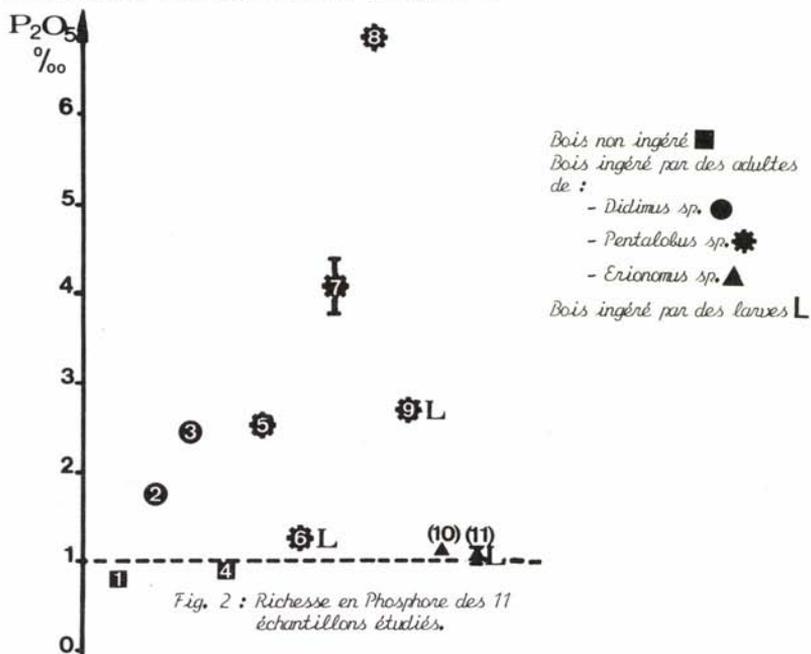
Les espèces utilisées sont au nombre de cinq. Aux deux déjà citées : *Didimus africanus* et *Pentalobus barbatus* (4.5.6) il faut ajouter *Didimus parastictus* (3) récoltée en forêt de THAY (Côte d'Ivoire), *Pentalobus palinii* (7.8.9) et *Ericnomus platypleura* (10.11) prélevées dans les environs de YAOUNDE.

Les débris de bois et les fèces, éléments constitutifs des échantillons à analyser, ont été séchés à 105° C jusqu'à masse constante, puis finement broyés au mortier. La méthode de dosage du phosphore retenue (DUCHAUFOR et BONNEAU, 1959) est

habituellement utilisée pour les sols forestiers. Elle a pour but d'extraire à l'aide de réactifs en milieu acide puis en milieu basique les phosphates solubles immédiatement assimilables par les plantes.

RESULTATS

Les résultats exprimés en part pour mille de P_2O_5 (anhydride phosphorique) sont reportés sur la figure 2.



La représentation des valeurs utilise quatre figurés différents : un pour les échantillons non ingérés par les insectes et un pour chaque genre avec pour certains d'entre eux une sous-différence indiquant que c'est le stade de développement larvaire qui a été le dernier utilisateur de la matière analysée. Chaque analyse a été réalisée en totalité deux fois et c'est la valeur moyenne des deux résultats qui a été retenue. Pour les échantillons 7 et 11 le nombre d'analyses plus important a permis de définir avec le test "t" l'intervalle de confiance de leur moyenne pour un risque de 5%.

DISCUSSION

La comparaison de nos résultats avec ceux cités dans la littérature est délicate car, comme l'indique BENNETON (1986) au sujet d'un cas similaire en milieu aquatique, on se heurte à plusieurs types de difficultés : importantes différences sur les conditions expérimentales, les méthodes d'analyse utilisées, l'imprécision sur la terminologie et les unités.

Pour les échantillons 1 et 4 les teneurs en P_2O_5 sont très

proches et légèrement inférieures à 1°/oo. On les considèrera comme les valeurs de référence d'un bois biodégradé dans la nature mais n'ayant été ni ingéré ni façonné par les Passalides. On sait toutefois que le bois à l'origine de l'échantillon 4 a été en contact avec les Passalides sans que cela entraîne de modification dans la minéralisation du phosphore, donc l'hypothèse d'un ensemencement en micro-organismes par ces insectes n'est pas à retenir pour un substrat compact et non déstructuré par leur activité de prise de nourriture ou de creusement. La fragmentation du même bois, son mélange aux excréments et son ingestion itérative a contribué à la formation de l'échantillon 5 dont le taux de phosphore se trouve être pratiquement triplé. Avec l'échantillon 2 qui ne diffère du 1 que par l'action des Passalides à laquelle il a été soumis, on constate également une augmentation significative de la teneur en phosphore inorganique plus faible cependant qu'entre 4 et 5, ceci pouvant s'expliquer par la durée plus courte de l'intervention des Passalides, par l'effectif plus faible des insectes ou la mise à disposition d'un bois appauvri, par autoclavage, en substances organiques aisément décomposables telles que les sucres et les vitamines, ce qui a pu constituer un handicap pour la flore bactérienne digestive des Passalides. Dans le cas des échantillons 11 et 12 constitués de fragments de bois d'origine tropicale, peu remanié par un bref séjour en boîte d'élevage, nous obtenons des résultats proches des valeurs prises comme références. Ceci montre que, quelle que soit l'origine géographique du bois biodégradé utilisé, la teneur en phosphore soluble est faible.

Ces résultats prouvent que les adultes de Passalides interviennent dans la minéralisation du phosphore organique. Ceux obtenus à partir des échantillons 3 et 8 dont le substrat provient uniquement du biotope, ne font que conforter cette constatation avec pour l'échantillon 8, une valeur très élevée - 7 fois la valeur de référence -. La différence de taille de *Pentalokus palinii* (34 mm de long et 11,5 mm de large) responsable de l'élaboration de cet échantillon par rapport à *Pentalokus barbatus* (22,7 mm de long et 7,6 mm de large - LARROCHE et LAUGA, 1978) espèce voisine utilisée dans notre étude (échantillon 5) pourrait expliquer ce taux. En effet à une taille plus grande correspond un métabolisme plus important et donc une activité de prise de nourriture supérieure c'est-à-dire, pour des insectes situés dans une boîte d'élevage non réapprovisionnée en bois, une réingestion répétitive et abondante des mêmes matériaux "saprocoprobiontiques". En fait on pourrait également penser que la teneur en phosphore moindre de l'échantillon 5 résulte des conditions particulières de l'obtention en laboratoire de la matière constitutive de cet échantillon, mais l'échantillon 3 produit par l'action, essentiellement en milieu naturel, de *Didymus parastictus*, espèce de taille très proche de celle de *Pentalokus barbatus*, donne un résultat d'analyse similaire.

Les teneurs en phosphore trouvées pour les échantillons 6 et 9, constitués d'un substrat façonné par les adultes dans le tronc d'arbre et proposé comme aliment unique à des larves en élevage, montrent une différence à la baisse très marquée par rapport aux valeurs des échantillons 5 et 8 composés initialement du même substrat (prélevé dans le même biotope à la même date) mais ensuite soumis en élevage à des formes adultes des mêmes espèces. Il semble donc que les larves qui ne réingèrent pas leurs excréta à forme sphérique caractéristique et ne les façonnent pas, ne génèrent pas de phosphore inorganique mais au contraire paraissent en assurer la diminution par prélèvement. L'échantillon 7 représente un cas intermédiaire tant par la teneur en

phosphore que par le stade de développement de *Pentalokus palinii* : la matière analysée a suivi dans un autre élevage le même cheminement que celle de l'échantillon 9, mais les imagos obtenus ont réexploité les débris et les excréta laissés par les larves ; cela pourrait expliquer la remontée du taux de phosphore.

CONCLUSION

Cette étude a permis de mettre en évidence l'intervention des Passalides dans la libération du phosphore inorganique à partir du substrat alimentaire composé de bois biodégradé et de leurs excréta, mais sans en expliquer le mécanisme. Toutefois nous pouvons formuler quelques hypothèses déduites du comportement du stade adulte de ces insectes. En poursuivant sur l'arbre mort la déstructuration commencée par les insectes xylophages sur l'arbre encore en sève, ils créent une porosité permettant l'aération de la matière organique initialement compacte. Cette activité peut être comparée à celle de la mésofaune du sol décrite par GRAS (1969).

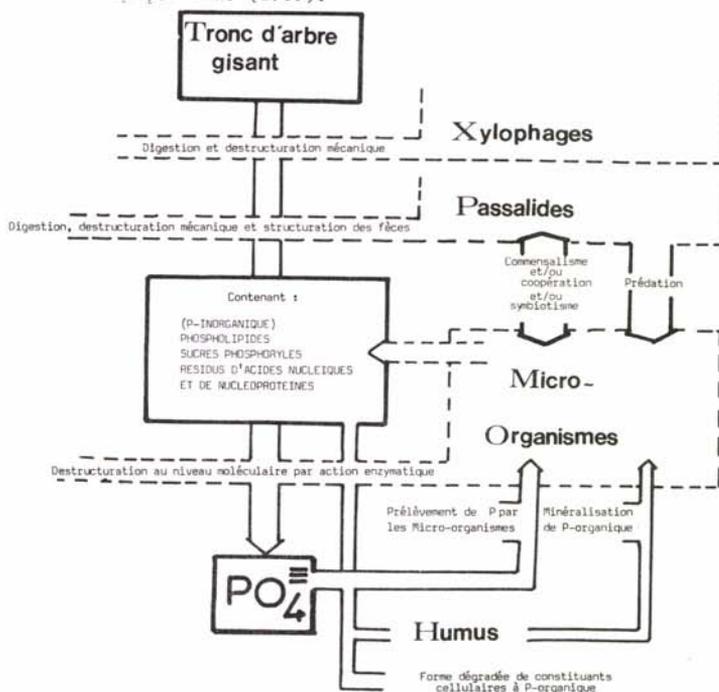


Fig. 3.- Les Passalides et la minéralisation des phosphates dans leur Biotope.
(imité d'un schéma simplifié de la circulation du phosphore dans l'écosystème terrestre de S.E. ALLEN et al. 1974)

La fragmentation du bois a également pour effet d'augmenter la surface d'attaque offerte aux micro-organismes. Quant aux conséquences de l'ingestion d'un aliment saprobiontique, sujet de nombreuses études réalisées sur des Protozoaires et des Invertébrés (SATCHELL, 1974), dans le cas des Passalides elles peuvent correspondre : à une sélection de certains micro-organismes dans la matière fécale façonnée et parmi ceux-ci les espèces responsables de la minéralisation du phosphore si elles ne sont pas les hôtes de l'intestin, à une élimination des substances à rôle myco- et bactériostatique présentes dans le substrat biodégradé, à un enrichissement en azote des excréta alimentaires réutilisés, à une prédation de la microflore saprophage. Comme le supposait déjà UVAROV (1928) et comme nous l'indiquons sur la figure 3, les Passalides possèdent deux types de relations à effet antagoniste avec les micro-organismes : ils favorisent leur croissance et leur activité et ils participent à leur élimination. Or, on remarque que dans la minéralisation du phosphore ces relations ont au contraire un effet synergique. D'après DOMMERGUES et MANGENOT (1970) un effectif plus important des micro-populations concernées correspondra à une intervention plus efficace sur la minéralisation lente du phosphore d'origine végétale et à une lyse plus abondante de cellules microbiennes dans le tube digestif des passalides, avec libération facile et rapide du phosphore qu'elles avaient immobilisé. Ceci a déjà été démontré expérimentalement avec comme prédateurs des Protozoaires, d'abord en milieu aquatique (JOHANNES, 1965) et plus récemment en milieu terrestre (COLE et al., 1978). Tous ces faits peuvent également expliquer l'action différente des larves vis-à-vis de la minéralisation du phosphore ; en effet elles ne façonnent pas comme les adultes leurs fèces et donc ne facilitent pas la régénération des micro-communautés saprophages. Si le comportement prédateur existe chez ces larves (il a été observé sur des cultures fongiques), il n'a pas le même effet que celui des adultes car le phosphore ainsi libéré va être absorbé et immobilisé en nucléoprotéines par l'anabolisme de croissance de ce stade de développement.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer toute notre gratitude à Monsieur le Professeur AMIET de l'Université de YAOUNDE et à nos collègues M. Y. CAMBEFORT du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris et M. J.J. LAZARE de l'Université de Bordeaux I qui ont bien voulu récolter et nous ramener des Passalides et leur substrat alimentaire. Sans leur aide amicale, la présente étude n'aurait pu être faite.

REFERENCES

- ALLEN S.E., GRIMSHAW H.M., PARKINSON J.A., QUARMBY C., 1974. - Chemical Analysis of Ecological Materials. Allen S.E. ed. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- BAKER W.V., 1968. - The gross structure and histology of the adult and larval gut of *Pentacolon barbatus* (Coleoptera Passalidae). Can. Ent., 100, 10, 1080-1090.
- BENNETON J.P., 1966. - Eutrophisation des plans d'eau. Inventaire des principales sources de substances nutritives azotées et phosphorées. Trib. Cebedeau, 506, 39, 15-26.
- CHALHAN B.S., STEWART J.W.B., PAUL E.A., 1981. - Effect of labile inorganic phosphate status and organic carbon additions on the microbial uptake of phosphorus in soils. Can. J. Soil Sci., 61, 373-385.
- COLE C.V., ELLIOT E.T., HUNT H.W., COLEMAN D.C., 1978. - Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. V. Phosphorus transformations. Microb. Ecol., 4, 381-387.

- DAJÓZ R., 1966.- Ecologie et biologie des Coléoptères de la forêt de La Massane. Thèse Doctorat Sc. Nat., Paris, 243 p.
- DOMMERGUES Y., MANGENOT F., 1970.- Ecologie Microbienne du sol. Masson éd., Paris, 796 p.
- DUCHAUFOUR P., BONNEAU M., 1959.- Une méthode de dosage du phosphore assimilable dans les sols forestiers. Bull. Assoc. Etud. Sol, 41, 193-198.
- FINDLAY W.P.K., 1934.- Studies in the physiology of wood-decay fungi. I. The effect of nitrogen content upon the rate of decay. Ann. Bot., 46, 109-117.
- GARRET S.D., 1963.- Soil Fungi and soil Fertility. Pergamon éd. Oxford.
- GRAS R., 1969.- Considérations sur la porosité et l'étude des milieux poreux, Sci. Sol, 2, 79-90.
- GRASSE P.P., 1951.- Biocoenotique et phénomène social. L'Année Biologique, 55, 153-160.
- HEYMONS R. et HEYMONS H., 1934.- *Passalus* und seine intestinale Flora. Biol. Zentr., 54, 40-51.
- JOHANNES R.E., 1965.- Influence of marine protozoa on nutrient regeneration. Limnol. Oceanogr., 10, 434-442.
- LARROCHE D., LAUGA J., 1978.- Recherches sur les Passalides africains. II. Analyse morphométrique des variants sexuels chez *Pentalobus barbatus* F.. Ann. Fac. Sciences Yaoundé, 25, 147-157.
- LEIDY J., 1851.- A Flora and Fauna within Living Animals. Smithsonian Contributions to Knowledge, 5, 2, 5-57.
- LESEL M., LESEL R., CHARARAS C., LARROCHE D., 1987.- Quelques caractéristiques du métabolisme de la flore bactérienne digestive de divers Passalidae xylophages. Bul. Sc. Tech. Dep. Hydr. I.N.R.A., 22, 94-101.
- MASON W.H., ODUM E.P., 1969.- The effect of coprophagy on retention and bioelimination of radionuclides by detritus-feeding animals. Proc. Second Nat. Symp. Radiocol. Michigan, 721-724.
- MAYNE R., 1962.- Hôtes entomologiques du bois. II Distribution au Congo, au Rwanda et au Burundi et observations éthologiques. Publi. I.N.E.A.C., 100, 13-16, 257-264.
- MERRILL W., COWLING E.B., 1966.- Role of nitrogen in wood deterioration IV. Relationship of natural variation in nitrogen content of wood to its susceptibility to decay. Phytopathology, 56, 1324-1325.
- ODUM E.P., 1971.- Fundamentals of Ecology. Third Ed., W.B. Saunders College Publishing, Philadelphia, XIV + 574 p.
- PEARSE A.S., PATTERSON M.T., RANKIN J.S., WHARTON G.W., 1936.- The ecology of *Passalus cornutus* Fab., a beetle which lives in rotting logs. Ecol. Monographs, 6, 455-490.
- REYES-CASTILLO P., HALFFTER G., 1983.- La structure sociale chez les Passalidae (Col.). Bull. Soc. ent. France, 88, 619-635.
- SATCHELL J.E., 1974.- Litter : Interface of Animate/Inanimate Matter. in Biology of Plant Litter Decomposition, vol. I, Dickinson C.H., Pugh G.J.F. ed., Academic Press, London, XIV-XLIV.
- SWIFT M.J., 1977.- The roles of fungi and animals in the immobilisation and release of nutrient elements from decomposing branch-wood. Ecol. Bull., 25, 193-202.
- UVAROV B.P., 1928.- Insect nutrition and metabolism. Trans. R. Ent. Soc. Lond., 76, 255-343.
- VALENZUELA-GONZALES J., CASTILLO M.L., 1983.- Contribution à l'étude du comportement chez les Passalidae (Col.). Bull. Soc. ent. France, 88, 607-618.
- WILSON E.O., 1959.- Some ecological characteristics of ants in New Guinea rain forests. Ecology, 40, 3, 437-447.