

COMPTES RENDUS DU V^e 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

**ÉTUDE DE L'INFLUENCE DU POIDS DES INDIVIDUS,
ET DE L'HUMIDITÉ DU MILIEU
SUR LA CONSOMMATION D'OXYGÈNE D'OUVRIERS
DE *CUBITERMES EXIGUUS* MATHOT (ISOPTERA, TERMITINAE)**

F. HEBRANT,
Laboratoire d'Etude des Termites Africains.
Université de Léopoldville.

Le métabolisme respiratoire des termites inférieurs a été assez bien étudié, notamment aux États-Unis, où ils sont abondants. Mais la littérature révèle peu de choses concernant celui des termites humivores, principalement localisés en Afrique. Les difficultés de récolte et de conservation du matériel vivant, les difficultés d'élevages prospères rendent cette étude impossible pour les chercheurs dont les laboratoires sont situés en pays tempérés.

Nous avons entrepris d'étudier la consommation d'oxygène d'un termite dont les nids sont nombreux dans les environs immédiats de l'Université de Léopoldville, *Cubitermes exiguus* MATHOT. Le présent travail analyse d'une part l'influence du poids des individus, d'autre part celle de l'humidité du milieu dans lequel ils sont enfermés, sur la consommation d'oxygène des ouvriers.

INFLUENCE DU POIDS

La loi des surfaces, déjà formulés au siècle dernier, liait la production de chaleur des homéothermes à leur dimension linéaire et à leur surface : à température constante, les pertes de chaleurs, qui sont proportionnelles à la surface libre, sont égales aux productions de chaleur, celles-ci étant proportionnelles à la consommation d'oxygène, au rythme du pouls, à la fréquence respiratoire, etc... (EDWARDS, 1953).

La surface libre varie comme le carré des dimensions linéaires ou comme la puissance $2/3$ du volume ou du poids (celui-ci étant égal au produit du volume et de la densité). La relation entre la consommation d'oxygène et le poids d'un animal s'énonce de la façon suivante :

$$Ox = a.P^b$$

ou $\log Ox = \log a + b.\log P$ (ZEUTHEN, 1953).

Un coefficient « b » significativement différent de la valeur 0,67 indique un écart à cette loi; si la valeur trouvée est proche de l'unité, une relation linéaire existe entre la consommation d'oxygène et le poids.

Une extension de cette loi des surfaces au cas des insectes a fait l'objet de quelques recherches. EDWARDS (1953) en synthétise les résultats : chez les Holométaboles, « b » est proche de l'unité tandis que chez les Hémiométaboles, il varie entre 0,67 et 0,75, indiquant ainsi une généralisation possible de la loi des surfaces. Toutefois une telle généralisation n'est licite que si l'on travaille sur un grand « range » de poids et si l'on a affaire à des structures comparables (même stade de développement, par exemple). Mais WOLVEKAMP et WATERMAN (1960), à propos des Crustacés, considèrent comme valides des corrélations métabolisme-dimension sur un ensemble d'espèces si celles-ci ne sont pas trop éloignées du point de vue systématique. Appliquant cette conception, BERTHET (1964) trouve un « b » général de 0,70 pour un groupe d'espèces d'Oribatides (Acari) d'une hêtraie.

A partir des données d'un travail précédent (HEBRANT, 1964), nous avons voulu vérifier si la loi des surfaces s'appliquait également au cas des ouvriers de *C. exiguus*. Rassemblant les données d'une dizaine d'expériences comportant chacune quatre à cinq lots de 150 individus, nous avons transformé les moyennes des données en logarithmes.

Les poids frais furent mesurés à l'aide d'une balance Mettler au dixième de milligramme; le microspiromètre volumétrique de Schölander nous servit à la détermination de la consommation d'oxygène. Le poids est exprimé en mgr par individu, la consommation d'oxygène en « $\mu\text{l} \cdot 10^{-3}$ / individu \times 30 minutes ». Cette dernière donnée est en fait la variation de volume enregistrée à 30° C : nous n'avons pas ramené ces valeurs à 0° C et 760 mm Hg.

Le calcul de la droite de régression du log de la consommation d'oxygène par rapport au log du poids donne les résultats suivants :

nombre de données : 46

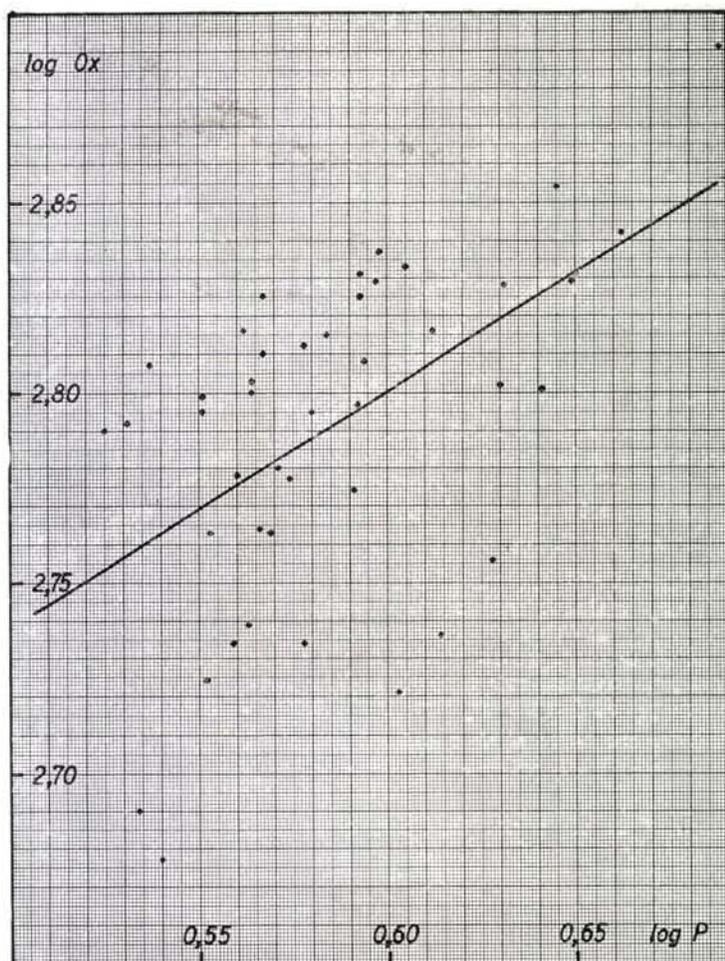
$$b = 0,623 \quad (s_b = 0,144; \quad r = 0,546 \quad \text{SS}).$$

L'équation de la droite de régression est :

$$\log O_x = 2,426 + 0,623 (\log P). \quad (\text{Graphique I}).$$

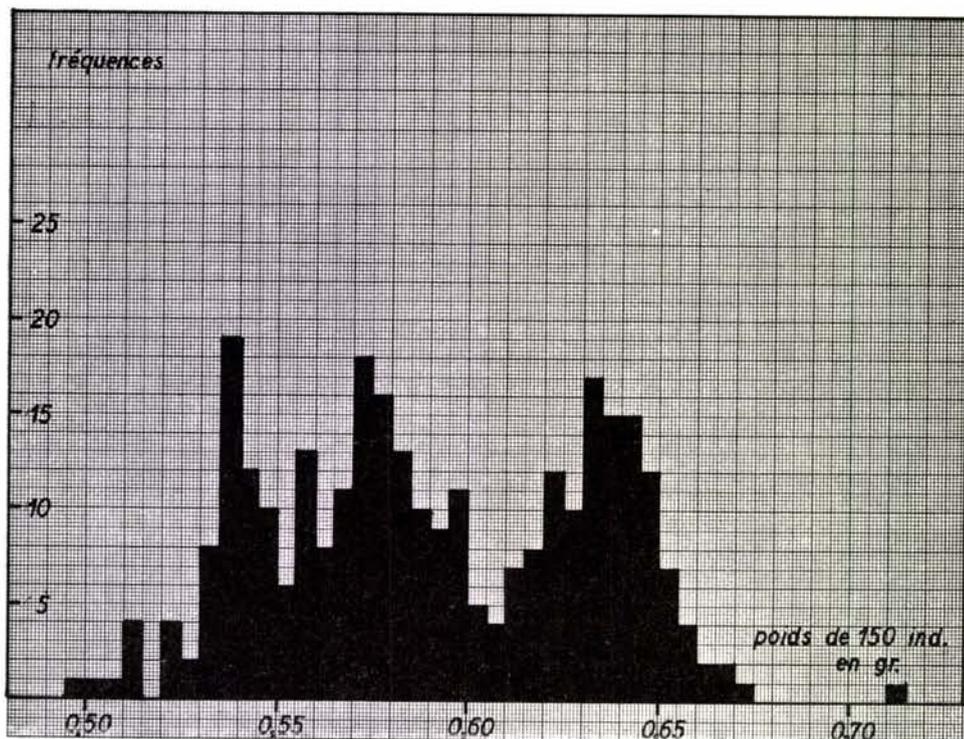
Cette valeur de 0,623 ne diffère pas fortement du 0,67 de la loi des surfaces, et l'on pourrait en conclure une application possible de cette loi au cas des ouvriers de *C. exiguus*.

Mais nous formulons certaines réserves. Tout d'abord la régression ci-dessus a été calculée à partir du poids frais des individus. Au cours d'une expérience de consommation d'oxygène, ces individus dans les manomètres subissent une perte de poids due principalement à l'évaporation. Ce point sera étudié plus en plus en détail dans la suite de cet article. Les log P utilisés dans le calcul de la régression devraient subir une correction. D'autre part, lors de mesures ultérieures de consommation d'oxygène, des lots de 150 ouvriers (environ dix chaque fois) provenant d'une trentaine de termitières furent pesés avant cha-



Graphique I.

que expérience. Les données de poids obtenues ont été portées en histogrammes de fréquences (graphique II). Au sein d'un même nid, les poids sont assez proches, mais l'examen de l'histogramme révèle l'existence de trois groupes de population rendant la courbe trimodale : les modes sont de 535, 570 et 630 mgr (pour 150 ouvriers). Les deux premières catégories se confondent quelque peu, mais elles se différencient nettement de la troisième. Ces trois classes correspondent-elles à trois étapes de la croissance d'une colonie? Dépendent-elles de varia-



Graphique II.

tions écologiques (les récoltes ayant été faites sur un terrain en pente)? Quoiqu'il en soit, il se pourrait que l'influence du poids sur la consommation d'oxygène varie d'après la classe de poids envisagée. Ce point est à vérifier par des mesures ultérieures.

Enfin, il faut tenir compte du fait que l'intestin de ce termite contient une certaine quantité de terre, de matières végétales en décomposition et de microorganismes (quelques flagellates et une énorme flore bactérienne). Ce matériel entre pour une bonne part dans le poids de l'ouvrier tout en représentant une valeur inconnue au point de vue des échanges respiratoires. Cette masse d'humus varie d'après l'état nutritionnel du termite et d'après les circonstances écologiques que celui-ci a rencontré avant que sa consommation d'oxygène et son poids aient été mesurés.

Cet ensemble de restriction réduit un peu la portée de la valeur trouvée pour le coefficient « b » et l'application immédiate de la loi des surfaces.

INFLUENCE DE L'HUMIDITÉ

Dans la littérature figurent plusieurs travaux ayant trait à l'influence de l'humidité sur diverses espèces de termites : citons, entre autres, COOK et SCOTT (1932), GRASSE et NOIROT (1948), STRICKLAND (1950), GEIGY et ERNST (1951), ERNST (1956, 1957). Ces auteurs avaient pour but de déterminer le taux et la durée de survie des animaux soumis à des atmosphères humides et sèches et de préciser l'influence du termite sur le climat du nid.

Nous avons abordé ce problème de la façon suivante chez *C. exiguus* : déterminer la réaction, au point de vue de la consommation d'oxygène et du poids, d'ouvriers placés dans des manomètres contenant des solutions d'hydroxyde de potassium à diverses concentrations, absorbant l'anhydride carbonique émis par les animaux placés en expérience. L'humidité de l'atmosphère close, en équilibre avec ces solutions, varie assez fortement d'après les concentrations et les températures utilisées : les ouvrages spécialisés (par ex. *Intern. Crit. Tables*, 1928) fournissent des tables de valeurs de la tension de vapeur d'eau au-dessus de solutions de KOH aux différentes concentrations et aux différentes températures.

Un premier essai avait pour but de vérifier une hypothèse émise dans un travail précédent (1964) : une baisse d'humidité (solution de KOH passant de 10 à 20 %) engendre une baisse sensible de la consommation d'oxygène. Au cours de six expériences, utilisant chacune la population d'un nid différent, nous plaçâmes des lots de 150 ouvriers dans dix manomètres dont trois contenaient comme absorbant de l'anhydride carbonique 0,4 cc de KOH à 20 %, trois 0,4 cc de KOH à 10 % et quatre 0,4 cc de KOH à 5 %. Cette solution était supportée par un disque de papier filtre de 5,5 cm de diamètre entourant une cellule de treillis où étaient placés les animaux. Ces expériences furent faites à 30° C.

Les résultats sont exprimés en mm³ d'oxygène par lot de 150 ouvriers et par demi-heure; ils ont été ramenés à 0° C et 760 mm Hg afin de permettre des comparaisons (il a été tenu compte de la tension de vapeur d'eau dans les manomètres au début de l'expérience). Voici les moyennes des consommations d'oxygène obtenues aux diverses concentrations de KOH avec chaque fois l'intervalle de confiance à 5 % :

5 % de KOH :	38,302 ± 1,274
10 % de KOH :	38,605 ± 2,207
20 % de KOH :	38,535 ± 1,697

L'analyse de variance sur cet ensemble d'expériences indique une variation non significative entre types de solutions de KOH tandis que la variation entre termitières est hautement significative. Ce résultat réduit fortement la portée de notre hypothèse de départ. Dans le travail précédent déjà mentionné, les différences entre expériences por-

taient non seulement sur les concentrations de l'absorbant d'anhydride carbonique, mais également sur le support du matériel vivant : la consommation d'oxygène était plus élevée chez des individus placés sur un papier-filtre légèrement humide que chez ceux contenus dans un tube de treillis de dimensions assez modestes. Ce dernier support, outre sa structure rappelant quelque peu celle des galeries du nid, favorise davantage le contact entre individus. Ce groupement des individus a-t-il eu comme conséquence un retour plus grand à une activité normale?

Poursuivant nos essais, nous avons travaillé à des concentrations plus élevées de KOH et cela, à des températures différentes. Sur onze expériences, cinq ont eu lieu à 25° C, trois à 30° C et trois à 35° C. Dans chacune, des lots de 150 ouvriers étaient enfermés dans dix manomètres classés par paire : l'intervalle entre les paires était chaque fois de 10 % de KOH et nous avons ainsi un « range » de solutions de 10 à 50 %.

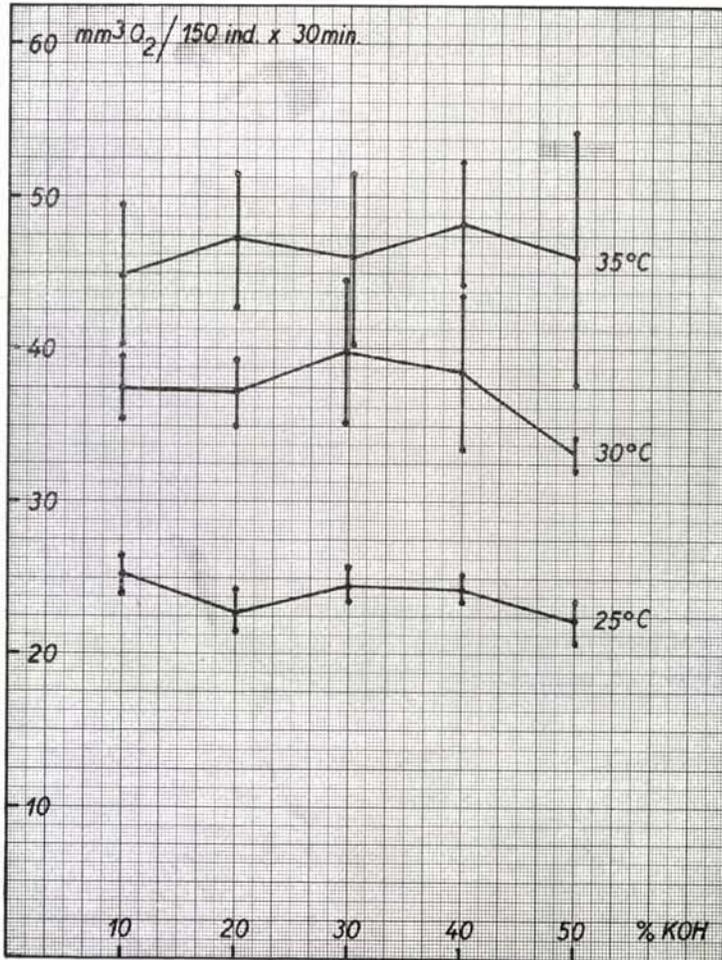
Les résultats ont été exprimés en mm³ d'oxygène par lot de 150 ouvriers et par demi-heure ramenés à 0° C et 760 mm Hg, compte tenu de la tension de vapeur d'eau au-dessus des solutions de KOH au début de l'expérience. Les moyennes des données avec leur intervalle de confiance sont indiquées au graphique III.

Une analyse de variance a été effectuée pour chacune des températures. A 25° C, la variation entre solutions de KOH est hautement significative tandis que celle entre termitières l'est entre 5 et 1 %; à 30° C, les deux variations sont hautement significatives, et à 35° C, seule la variation entre termitières est hautement significative.

L'effet de la décroissance d'humidité se marque surtout à 25 et 30° C; mais il faut de fortes concentrations de KOH pour que les individus mis en expérience montrent un métabolisme respiratoire en baisse : en effet il y a une chute manifeste de la consommation d'oxygène lorsque les ouvriers sont placés au-dessus d'une solution à 50 %, alors que les résultats pour les solutions moins fortes semblent stabilisés autour d'un même palier. A 35° C, la température a augmenté de façon notable la variation entre populations : les écarts de poids, par exemple, entraînent de grosses différences de respiration au point que l'influence de la dessiccation partielle est complètement masquée.

Par pesée des individus avant et après expérience, ainsi que par pesée des fèces déposées sur les supports, nous avons pu déterminer dans chaque cas le pourcentage approximatif d'eau perdue pendant la durée des mesures (cinq heures chaque fois). Ces valeurs moyennes (en % du poids initial) sont les suivantes :

% KOH	25° C	30° C	35° C
10	6,6	8,3	8,8
20	8,0	9,7	11,8
30	9,5	11,0	13,9
40	12,0	13,3	17,2
50	15,3	16,8	22,8



Graphique III.

Si les valeurs à 25 et 30° C sont assez parallèles, celles de 35° C ont une pente plus nette. Les pertes d'eau subies par les termites peuvent atteindre des valeurs élevées, et pourtant elles ne semblent pas avoir affecté de façon majeure le métabolisme respiratoire de ces insectes. Cette constatation rejoint celle d'EDWARDS (1953) lorsqu'il affirme qu'une variation d'humidité n'a pas d'influence directe sur les échanges gazeux des insectes, mais affecte indirectement le métabolisme par des changements de température, d'activité, de nutrition et par des modifications de la quantité d'eau métabolique. D'autre part, KEISTER et BUCK (1964) montrent qu'il n'y a pas de relation directe entre les

pertes d'eau subies par un insecte et la baisse du degré d'hydratation de ses tissus.

Quelle a été l'influence des ouvriers sur le déficit de saturation à l'intérieur des manomètres? Nous avons estimé de façon assez approximative ce déficit en tenant compte de la concentration de la solution de KOH, de la tension de vapeur qu'elle développe au-dessus d'elle, de l'eau évaporée par les termites et de la quantité de KOH transformée en bicarbonate en supposant un quotient respiratoire égal à l'unité (cette dernière valeur est faible, car la quantité d'anhydride carbonique émis est minime par rapport à la quantité de KOH disponible). Voici les valeurs moyennes calculées pour le début et la fin des expériences à chaque température (en mm Hg) :

% KOH	25° C		30° C		35° C	
10	1,9	1,8	2,5	2,3	3,4	2,8
20	5,0	4,0	6,5	5,2	8,9	6,7
30	9,5	7,8	12,3	10,0	16,4	12,6
40	15,1	11,9	20,0	15,3	26,6	18,7
50	20,2	15,8	26,8	20,8	35,7	24,8

Quoi qu'entachées d'une certaine erreur du fait de l'approximation grossière, ces valeurs montrent que les termites sont parvenus à réduire fortement le déficit de saturation du milieu dans lequel ils se trouvaient placés. Ceci souligne leur capacité régulatrice du climat de la termitière.

RÉSUMÉ

L'auteur établit d'abord la droite de régression entre le logarithme de la consommation d'oxygène d'ouvriers de *Cubitermes exiguus* et celui de leur poids; il trouve, pour l'exposant « b », une valeur de 0,623, assez proche du 0,67 de la loi des surfaces. Mais il apporte certaines réserves quant à l'application immédiate de cette loi : d'abord le poids des individus varie durant les expériences; ensuite l'examen du grand nombre de nids met en évidence l'existence de trois catégories de poids d'ouvriers; enfin il faut tenir compte de la quantité de matière inerte contenue dans leur tube digestif.

Analysant ensuite l'influence de différentes humidités sur la consommation d'oxygène d'ouvriers placés au-dessus de solutions de KOH à diverses concentrations, l'auteur constate qu'à 25 et 30° C, cette influence se marque, surtout pour la plus forte concentration, mais à 35° C, la variation entre populations est tellement élevée qu'elle masque les autres effets. Les pourcentages d'eau perdue par les individus mis en expérience sont assez élevés; cette eau leur a permis de réduire en bonne partie le déficit de saturation dans les manomètres.

SUMMARY

First the author establishes the regression line in log of oxygen consumption versus log of weight of *Cubitermes exiguus* (workers). The value, 0,623, found as an exponent « b » is not far from the value, 0,67, of the surface law. Yet the author is suspicious about the immediate adaptation of this law : at first the weight of individuals fluctuates during experiments; then the survey of many mounds shows the weights of workers ranged in three classes; at last it must be taken into account that the digestive tract of this termite contains some inert materials.

Then the author analyses the influences of different humidity levels on the oxygen consumption of workers located above diversely concentrated solutions in KOH. He shows that at 25° C and 30° C this influence is obvious mainly for the strongest concentration. However at 35° C the variation between populations is so large that the other effects are concealed by it. The percents of water lost by individuals in experiments are very high : this water allows an important decrease of the saturation deficit in the manometers.

RÉFÉRENCES

- BERTHET (P.), 1964 : L'activité des Oribatides (ACARI : *Oribatei*) d'une chênaie. *Inst. Roy. Sc. Nat. Belgique*, Bruxelles, Mém. n° 152.
- COOK (S. F.) et SCOOT (K. G.), 1932 : The relation between absorption and elimination of water by *Termopsis angusticollis*. *Biol. Bull.*, 63, pp. 505-512.
- EDWARDS (G. A.), 1953 : Respiratory metabolism. in ROEDER (K. G.) : *Insect Physiology*, pp. 96-146. Wiley, New York
- ERNST (E.), 1956 : Die reaktionen von vier Termitenarten in der Feuchtigkeitsorgel. *Ins. Soc.*, 3 (2), pp. 229-231.
- ERNST (E.), 1957 : Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf Lebensdauer unterVerhalten Verschiedener Termitenarten. *Acta Tropica*, 14 (2), p. 97-156.
- GEIGY (R.) et ERNST (E.), 1951 : Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer Verschiedener Termitenarten im Hungersversuch. *Rev. Suisse Zool.*, 58 (3), pp. 414-420.
- GRASSE (P. P.) et NOIROT (C.), 1948 : La « climatisation » de la termitière par ses habitants et le transport de l'eau. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 227, pp. 869-871.
- HEBRANT (F.), 1964 : Mesures de la consommation d'oxygène chez *Cubitermes exiguus* MATHOT (*Isoptera, Termitinae*). in BOUILLON (A.), édit. : *Études sur les termites africains*, pp. 153-173. Masson, Paris, 414 pp.
- KEISTER (M.) et BUCK (J.), 1964 : Respiration : some exogenous and endogenous effects on rate of respiration. in ROCKSTEIN (M.) : *The physiology of Insecta*, vol. III, pp. 617-658. *Academic Press*, New York et London.
- NAT. COUNC. RES. U.S.A., 1928 : *International Critical Tables of Numerical Data, Physics, Chemistry and Technology*. McGraw-Hill, New York
- STRICKLAND (M.), 1950 : Differences in toleration of drying between species of termites (*Reticulitermes*). *Ecology*, 31 (31), pp. 373-385.
- WOLVEKAMP (H. P.) et WATERMAN (T. H.), 1960 : Respiration. in WATERMAN (T. A.) : *The physiology of Crustacea*, Vol I, pp 35-100. *Academic Press*, New York et London.
- ZEUTHEN (E.), 1963 : Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Quart. Rev. Biology*, 28, pp. 1-12.