

Université Catholique de Louvain.

Laboratoire d'écologie animale

ETUDE DU FLUX ENERGETIQUE CHEZ DEUX ESPECES DU GENRE
Cubitermes **WASMANN** (ISOPTERA, TERMITINAE),
TERMITES HUMIVORES DES SAVANES TROPICALES DE LA
REGION ETHIOPIENNE.

Francis Hebrant

Lic. Sc.



Bibliothèque des
Sciences Exactes

*Mémoire présenté en vue
de l'obtention du grade de
Docteur en Sciences.*

1970

AVANT - PROPOS.

Ce travail n'aurait pu être mené à bien sans l'aide généreuse de nombreuses personnes.

Toute notre gratitude va au Professeur P. BERTHET qui a accepté d'être notre promoteur et a soumis ce travail au feu d'une critique sévère, et au Professeur A. BOUILLON qui nous a accueilli dans son laboratoire et n'a cessé de nous prodiguer conseils et encouragements. Elle va aussi au Professeur H. DEBAUCHE qui nous initia aux principes et aux méthodes de la recherche scientifique.

A l'Université Lovanium, les Professeurs A. DE BONT et C. EVRARD et Messieurs P. BOIS d'ENGHIEN, H. BREYNE, J. GHESQUIERE et P. MULKAY nous ont rendu de précieux services par des renseignements dans le domaine de leur spécialité ou par le prêt de matériels et d'instrumentation. Messieurs BERRUX et PINI, de l'Institut Météorologique du Congo, et les RR. PP. Jésuites de Kimwenza nous ont transmis des relevés climatologiques. Le Dr. J. PHILLIPSON, du "Animal Ecology Research Group" à Oxford, et le Dr. N. WEBB, du "Nature Conservancy" à Wareham, nous ont reçu avec amabilité et nous ont fait profiter de leur expérience en matière de mesures de flux énergétiques. Nous tenons à leur exprimer à tous notre profonde reconnaissance.

Nous remercions également nos collègues G. MATHOT et J. RUELLE pour leur aide amicale, et Monsieur L. BONNET qui nous fit profiter de sa haute compétence technique.

Enfin ce travail doit énormément au dévouement inlassable de Messieurs M. NZAU et C. NKAKALA, préparateurs au laboratoire du Professeur A. BOUILLON.

SOMMAIRE.

AVANT-PROPOS	1
SOMMAIRE	2
INTRODUCTION	
1. But du travail et espèces étudiées.	5
2. Problèmes de productivité et leurs implications particulières dans l'étude des Isoptères.	14
3. Plan du travail et méthodes.	19
PREMIERE PARTIE : ETUDE DE POPULATIONS.	
1. Introduction.	21
2. Densité et distribution spatiale des termitières sur le terrain.	22
3. Fluctuations dans la composition des sociétés.	36
DEUXIEME PARTIE : BILAN METABOLIQUE DE LA SOCIETE A PARTIR DE MESURES INDIVIDUELLES.	
Introduction.	45
Chapitre 1 : ETUDE DES OUVRIERS.	
1. Introduction.	50
2. Importance de la consommation d'oxygène.	51
3. Variations :	
a. En fonction des dispositifs expérimentaux.	54
b. En fonction du poids des individus.	59
c. En fonction de la température.	71
d. En fonction de l'humidité.	80
e. En fonction de la composition gazeuse de l'atmosphère et en fonction des cycles journalier et saisonnier.	91
4. Le quotient respiratoire	95
5. Conclusions.	98
Chapitre 2 : ETUDE DES AUTRES CASTES ET STADES.	
1. Introduction.	101
2. Les oeufs et les larves 1.	102
3. La caste neutre :	
a. Les larves 2.	103
b. Les ouvriers blancs.	104
c. Les soldats.	105

APPENDICE : APPAREILS UTILISES POUR LA MESURE DES ECHANGES GAZEUX.

1. Respiromètre microvolumétrique de Scholander.	205
2. Ultramicrorespiromètre de Warburg.	206
3. Macrorespiromètre à électrolyse.	207
4. Analyseur de gaz de Scholander.	210
5. Divers.	210

BIBLIOGRAPHIE.	211
----------------	-----

INTRODUCTION

1. But du travail et espèces étudiées.

Ce travail a pour but une tentative d'évaluation du flux énergétique chez des termites humivores de savane tropicale de la région éthiopienne. Son intérêt tient au fait que ces animaux constituent une part importante de la faune du sol dans ces régions et y exercent une activité apparemment intense. Il se justifie aussi par la carence d'informations de ce type concernant les termites supérieurs.

Nous avons étudié deux espèces du genre *Cubitermes* WASMANN 1911; dans la systématique des Isoptères, ce genre fait partie de la famille des Termitidae, sous-famille des Termitinae. Il est présent dans presque toute la région éthiopienne, excepté dans ses parties arides du nord et du sud. Il comprend actuellement 65 espèces, toutes humivores (EMERSON, 1928; SNYDER, 1949; WILLIAMS, 1966; BOUILLON & MATHOT, 1965, 1966).

Cubitermes exiguus fut décrit en 1964 (MATHOT, 1964; BOUILLON & MATHOT, 1964). Son aire de répartition est assez restreinte: l'espèce a été rencontrée dans les environs immédiats de l'Université Lovanium et à environ 30 kms du centre de Kinshasa le long de la route Kinshasa-Matadi. *Cubitermes sankurensis* fut décrit en 1911 par WASMANN en même temps qu'il décrivait le genre; les exemplaires utilisés avaient été récoltés par LUJA en 1905 près du Sankuru.

L'espèce se rencontre dans tout le Bas-Congo, jusqu'à la frontière de l'Angola, le long de l'axe du Kasai et dans l'Est Africain (Figure 1).

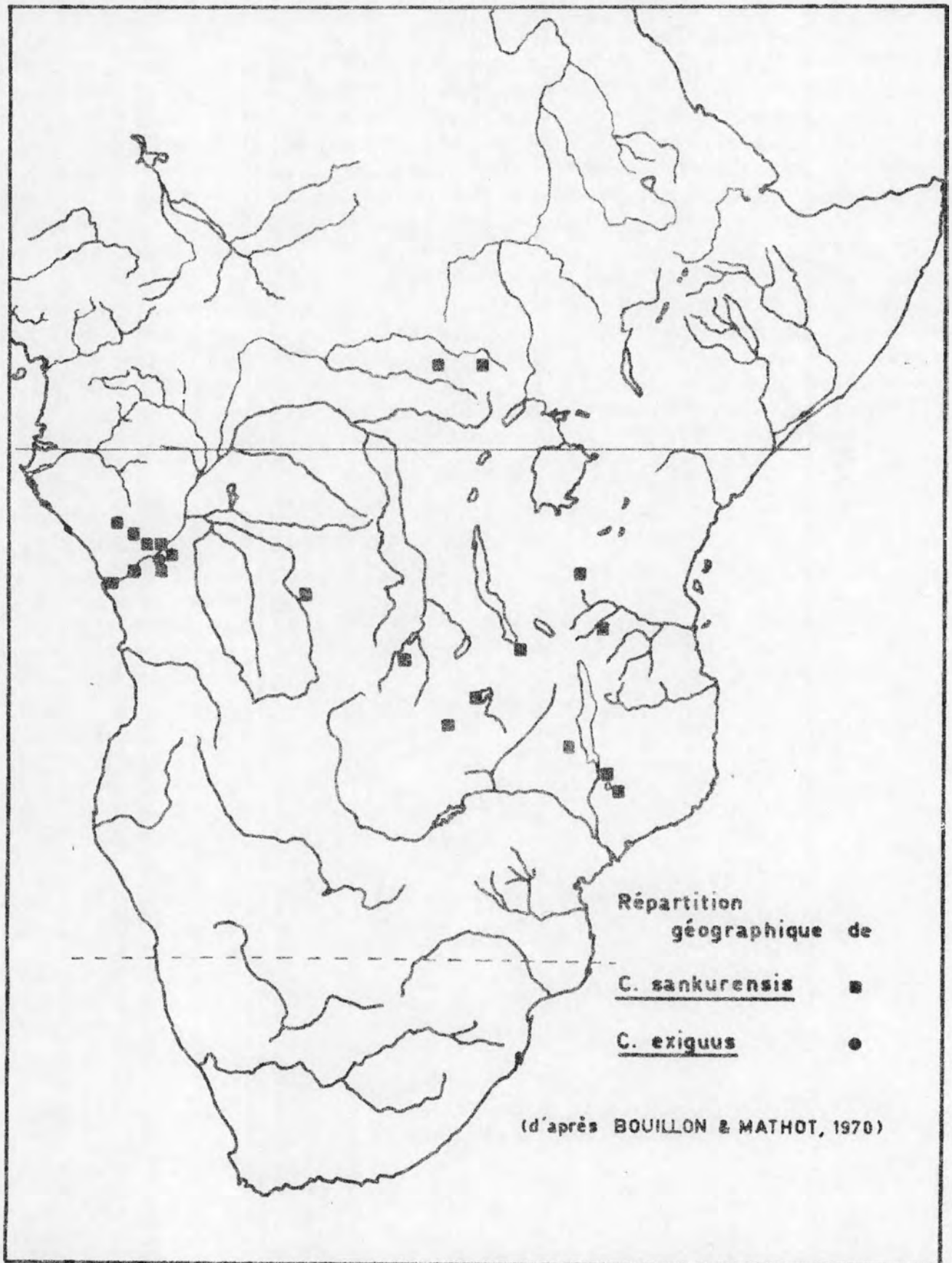


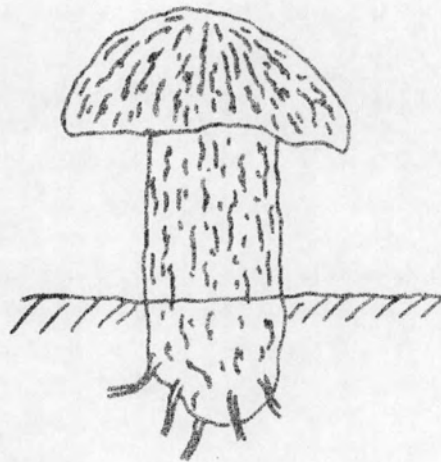
Figure 1

Une société de *Cubitermes* est fondée par deux imagos ailés qui quittent leur société mère et le sol à l'essaimage, s'apparient en vol ou sur le sol après chute de leurs ailes et s'enfouissent dans le sol superficiel. Là, dans une cellule creusée par eux, ils se reproduisent et prennent soin de leur progéniture composée exclusivement d'abord de formes asexuées constituant la caste des neutres; les premiers ouvriers prendront leur relève dans les travaux domestiques dès qu'ils seront formés.

La société de neutres croît pendant des mois, des années peut-être. Les ouvriers construisent un nid et l'agrandissent au fur et à mesure que croît en nombre la société. C'est un nid cellulaire, globuleux et affleurant à la surface du sol chez *C. exiguus*, ou s'élevant au-dessus du sol en une superstructure en forme de "champignon" chez *C. sankurensis* (Figure 2). Ce nid constitue un milieu physique et éthologique particulier et qui paraît indispensable à la survie et à l'évolution de la société. Une fois atteintes les dimensions adultes tant de la société que du nid, la seconde caste, celle des imagos sexués, ailés et promis à l'essaimage, se forme en un contingent annuel saisonnier. Et cela pendant quelques années jusqu'à la fin brutale de la société.

A l'âge adulte une société est finalement composée d'un roi et d'une reine physogastrique s'accouplant périodiquement, d'oeufs, de larves des stades 1 et 2, d'ouvriers, de soldats blancs et de soldats dérivant des ouvriers jeunes. Elle comporte, en outre, pendant la saison des pluies, cinq stades nymphaux successifs menant aux imagos qui essaieront au début de la saison des pluies suivante. Les proportions numériques des deux castes et des différents stades sont assez caractéristiques de l'espèce, dans les limites des fortes variations de société à société au sein de chaque espèce (Figure 3).

A partir de la base du nid s'étend un système de galeries permanentes et bien construites, menant à des tunnels tem-



nid entier



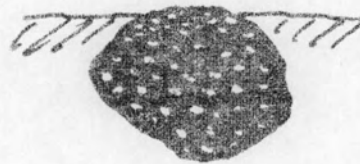
section

C. sankurensis

10 cm



nid entier



section

C. exiguus

Figure 2

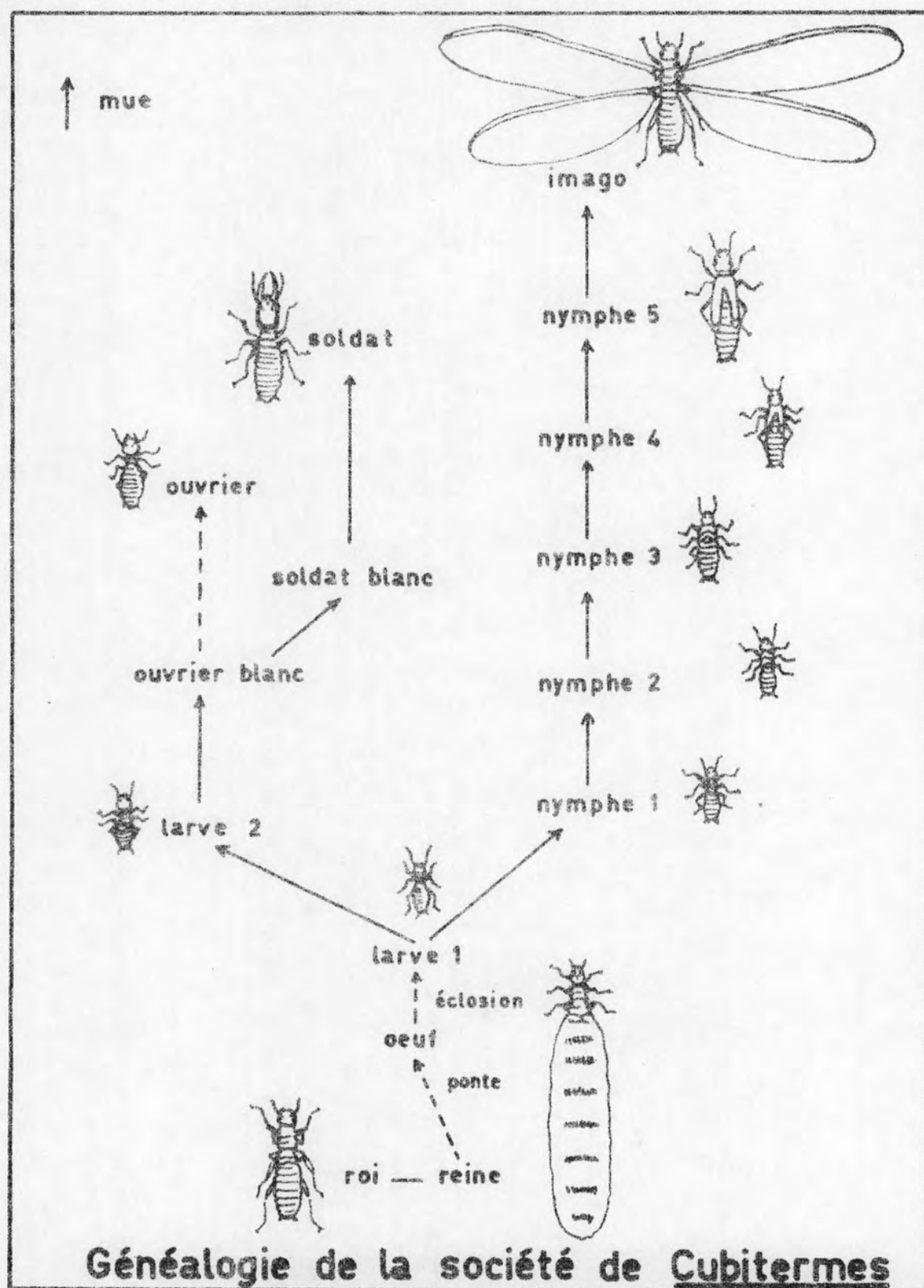


Figure 3

poraires d'exploitation de la couche superficielle du sol. Dans cette "périécie", les ouvriers, accompagnés de quelques soldats, se nourrissent de matières végétales en voie d'humification, et des microorganismes agents de leur décomposition. Une partie du squelette minéral du sol est ingéré en même temps. Des bactéries symbiotiques interviennent dans la digestion (GRASSE & NOIROT, 1959). Les excréments servent de matériaux de construction. Les ouvriers nourrissent alors le reste de la société par trophallaxie. Les soldats reçoivent d'eux des matériaux intestinaux soit régurgités, soit déféqués; tout le reste de la société reçoit les sécrétions des glandes salivaires hypertrophiées.

Le milieu qu'ils occupent a été décrit comme suit (DUVIGNEAUD, 1953) : "... Il y a, au sud de Léopoldville, un massif kalaharien qui s'étend à l'ouest jusque Kasangulu-Madimba, au sud jusqu'au parallèle de Kisantu, à l'est jusque près de la cassure de la Nsele. Il présente une série de collines en ronds de bosse que séparent des vallons encaissés où affleure le schisto-gréseux. L'entièreté de ces collines a dû être jadis couverte de la forêt Bateke, mais sous l'action des cultures et des déboisements, celle-ci recule progressivement vers le bas des pentes en rendant chauve la plupart des sommets dont on voit un peu partout la cîme herbagée jaunâtre dépassant les frondaisons du paysage forestier. Il est aussi manifeste que, sur ces sommets, où la couche imperméable constituée par le grès de la base du Kalahari est profonde, le sol est plus sec, ce qui facilite le recul forestier. La végétation herbeuse est une savane steppique. Sa composition est voisine de celle qui couvre les vastes plateaux Bateke à l'est de la cassure de la Nsele... La steppe, sur sable peu argileux, généralement grossier, poreux et très sec, est formée d'un groupe écologique xérophYTE caractéristique..."

La liste des espèces végétales rencontrée dans ces savanes a été établie en 1968 par le Professeur C. EVRARD et Monsieur H. BREYNE qui nous l'ont aimablement communiquée; elle figure au tableau I.

STRATE HERBACEE SUPERIEURE (atteignant 1 m à 1,70 m)

Loudetia demeusei HUB.
Trachypogon thollonii STAPF
Landolphia lanceolata PICHON
Digitaria brazzae STAPF
Rhynchelytrum repens HUB.
Anisophyllea dichostyla ENGL. & BR.
Landolphia parvifolia K. SCHUM.
Annona arenaria THONN.
Andropogon schirensis HOCHST.
Panicum fulgens STAPF
Cyperus schweinfurthianus BOECK.

STRATE HERBACEE INFERIEURE (jusque 40 cm)

Ctenium newtonii HACK.
Bulbostylis laniceps C.B.CL.
Parinari pumila MILDBR.
Fimbristylis exilis ROEM. & SCHULT.
Schizachyrium semiberbe C.B.CL.
Tephrosia barbigera WELW. ex BAK.
Eriosema glomeratum HOOK. f.
Gladiolus klattianus HUTCH.
Borreria pusilla D.C.
Tephrosia lupinifolia D.C.
Vernonia gerberiformis OLIV. & HIERN
Cassia mimosoides L.
Cyanotis augusta C.B.CL.

STRATE ARBUSTIVE

Albizia adianthifolia W.F. WIGHT
Strychnos coculoides BAK.
Crossopteryx febrifuga BENTH.
Hymenocardia acida TUL.
Maprounea africana MULL. ARG.
Paropsia brazzeana BAILL.

TABLEAU I.

Relevé des espèces végétales dans les savanes étudiées.

Les sols sur lesquels ces savanes se sont installées sont nés des formations géologiques Bateke, plus rarement du schisto-gréseux. Le complexe absorbant y est faible et les basses échangeables pauvres. La litière de débris végétaux est pratiquement inexistante et la matière organique provient surtout de la décomposition sur place des racines (KOECHLIN, 1961). La végétation est particulière : "... Le Bas-Congo a un climax forestier. Des déboisements considérables, suivis d'une savanisation qui a une tendance à se stabiliser sous l'action des feux, ont conduit à la transformation du paysage ligneux primitif en un paysage herbeux d'origine anthropogène..." (DUVIGNEAUD, 1953). Chaque année le couvert végétal est minéralisé par les feux de saison sèche; le dépôt de cendres sur le sol est rapidement lessivé par les premières pluies de la saison.

Le climat de type tropical se caractérise par l'alternance d'une saison des pluies d'octobre à mai avec une petite saison sèche en janvier et d'une grande saison sèche de juin à septembre. Durant la saison des pluies, la température et l'humidité relative sont plus élevées qu'en saison sèche; l'essentiel des pluies consiste en un certain nombre de fortes précipitations séparées par des périodes allant jusqu'à 8 jours. En saison sèche, il ne tombe pas une goutte d'eau durant quatre mois, sauf parfois la "pluie des mangues" vers la mi-août. Les variations annuelles de température et d'humidité relative sont très faibles comparées aux variations journalières. La pression barométrique est très stable durant toute l'année.

Ces termites occupent un milieu de savane. Ils sont dits "supérieurs" par la présence de deux castes distinctes dès le deuxième stade larvaire et le premier stade nymphal, par la présence d'une seule sorte d'ouvriers des deux sexes et de soldats femelles, et enfin par la structure de leur nid. On les appelle humivores: en fait ils se nourrissent du sol, et la matière organique contenue dans celui-ci n'a que de lointaines ressemblances avec l'humus vrai tel qu'on le rencontre dans les régions tempérées. Dans la forêt équatoriale et tropicale, les

conditions ambiantes de température et d'humidité sont telles que l'activité de la microflore permet la métabolisation d'une masse de 200 tonnes à l'hectare par an de matières végétales pour ne laisser qu'une litière qui n'atteint même pas 4 tonnes à l'hectare; lorsque les forêts sont déboisées, le sol sablonneux de la savane résultante présente une teneur extrêmement basse en matière organique (POCHON & DE BARJAC, 1958).

Ces termites font partie du niveau des décomposeurs dans le sol; ils sont prédateurs des microorganismes qui s'y trouvent. Ils vivent en symbiose avec des bactéries et quelques amibes (HENDERSON, 1941); ils sont la proie de prédateurs dans le sol (fourmis) ou lors de l'essaimage (oiseaux, crapauds, fourmis ...). Leur nid peut contenir des hôtes, insectes termitophiles et sociétés de termites inquilins (*Noditermes* sp. et *Microcerotermes* sp.); enfin il arrive occasionnellement qu'ils soient parasites par des larves de Diptères ou par des Nématodes.

Les termites humivores exercent une action sur le sol; les modalités de cette action ont été assez peu étudiées pour le genre *Cubitermes*, la plupart des auteurs se préoccupant davantage des grandes termitières de *Macrotermes* (HESSE, 1955). Ils vivent dans un sol pauvre en matière organique, avec des taux de carbone variant entre 1 et 4% et des taux d'azote entre 0,06 et 0,20% (MATHOT, 1965; MALDAGUE, 1959). Ce sol est exploité dans sa portion superficielle, la profondeur d'exploitation pouvant varier d'après les espèces (WILLIAMS, 1959). Les matériaux prélevés transitent dans le tube digestif pour servir ensuite à l'édification du nid avec enrichissement de salive; certains peuvent être utilisés directement. Les structures du nid montrent une teneur élevée en matière organique allant jusqu'à 17% (GRASSE & JOLY, 1941) avec des taux de carbone et d'azote dépassant souvent le double des taux du sol environnant (SYS, 1961). On y rencontre aussi une concentration plus élevée en argile et en cations (calcium et potassium) que dans le sol aux alentours (STOOPS, 1964). La granulométrie du nid révèle la présence de

nombreux éléments fins en proportion supérieure à celle du sol, et la présence de quelques gros grains de sable. Enfin le nid pourrait contenir des bactéries fixatrices d'azote et d'autres cellulolytiques, comme cela a été démontré chez d'autres espèces de savane (BOYER, 1955, 1956).

Les termites agissent sur le sol en y prélevant du matériel lors de l'exploitation et en provoquant des remaniements locaux; après décès de la société, le nid est progressivement détruit par l'érosion et constitue un apport de matériaux d'origine partiellement exogène.

2. Problèmes de productivité et leurs implications particulières dans l'étude des Isoptères.

Depuis quelques années, une partie de l'écologie animale s'est orientée vers l'évaluation des quantités de matière et d'énergie circulant au sein des niveaux trophiques d'un écosystème et entre eux. Elle cherche à déterminer les gains et les pertes et à dresser des bilans. Ce type d'étude se généralise et l'on commence à disposer de bonnes informations concernant les écosystèmes terrestres, de prairie et de forêt, dans les régions tempérées.

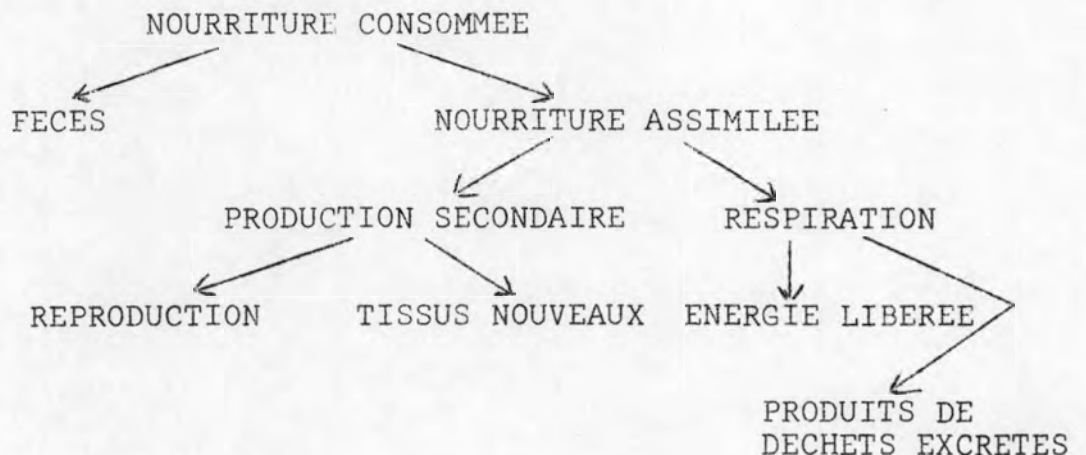
La grande variété des termes utilisés nous oblige à quelques définitions. L'ensemble des études ayant pour but la quantification des flux de matière et d'énergie chez les êtres vivants est actuellement couvert par le terme général de "productivité", primaire quand il s'agit d'organismes autotrophes, secondaire pour les hétérotrophes.

La production est définie comme "... the amount of organic matter (expressed as biomass, calorific equivalent of biomass, number of organisms or any other quantity considered to be proportional to organic matter) which is elaborated by a population in a specified time period, whether or not it all survives to the end of that time..." (MACFADYEN, 1967). Cette

production peut être considérée comme la production globale, somme de tous les gains de la biomasse, la production nette étant la différence, positive ou négative, en fin de la période envisagée (MACFADYEN, 1966). Nous adoptons ces définitions dans le présent travail.

Nous n'envisageons pas le terme de "productivité" dans le sens de la quantité d'énergie transmise par le niveau trophique précédent au niveau étudié (HUTCHINSON, 1942, cité par LINDEMANN, 1942) ou du taux potentiel de formation des organismes dans les conditions idéales, la production étant le taux actuel dans les conditions existantes. (DAVIS, 1963); nous préférons lui garder son caractère général. Nous ne faisons pas non plus de différence entre énergo- et organoproduction; nous ne distinguons entre matière et énergie qu'au niveau de la mesure. Nous nous conformerons à l'usage traditionnel dans les études de productivité de ramener toutes les données (poids, consommation d'oxygène ...) à des valeurs caloriques.

Un animal ingère de la nourriture: une partie est oxydée en vue d'assurer le métabolisme d'entretien, une autre sert à l'accroissement tissulaire et à la reproduction, le reste enfin est simplement rejeté. L'organisme excrète: des produits, synthétisés ou résiduels, sont éliminés.



(MACFADYEN, 1967).

Au niveau d'une population spécifique, ces phénomènes sont amplifiés et compliqués par les fluctuations dues au bilan, positif ou négatif, de la natalité et de la mortalité, de l'immigration et de l'émigration; ils le sont aussi par les variations entre individus et stades et par les modifications des conditions extérieures.

Nous utilisons les notions suivantes :

- consommation: quantité de nourriture ingérée
- assimilation: partie de la nourriture qui a été effectivement digérée
- production: partie de l'assimilation qui a servi à l'élaboration de tissus nouveaux
- respiration (ou coût de maintien): partie de l'assimilation qui a été oxydée en vue d'assurer la survie de l'organisme
- déjection: ensemble des restes non digérés de la nourriture, de l'urine et des métabolites excrétés au niveau de la peau.

On peut déterminer les rendements en calculant les rapports suivants: assimilation/consommation, production/consommation, production/assimilation. Enfin le rapport respiration/production peut donner une indication de la destination de la nourriture assimilée.

Deux méthodes sont suggérées pour estimer le flux énergétique à travers un niveau trophique dans un écosystème (MACFADYEN, 1967). La première est inspirée de travaux effectués sur des poissons de la Tamise (MANN, 1965) et sur des Homoptères et des Orthoptères (WIEGERT, 1964, 1965). Cette première méthode nécessite la connaissance des données suivantes :

- la dimension de la population, ses fluctuations dans l'espace et dans le temps et ses classes d'âges;
- le poids des individus;
- le contenu énergétique (mesuré ou présumé) de ces animaux, de leur nourriture, de leurs déjections...;

- la respiration, en fonction de la température et du poids;
- la production, à partir de la croissance et de son équivalent énergétique; à cette production s'ajoute la formation de gamètes, d'exuvies...

A partir de ces données, il est possible de calculer l'assimilation qui est la somme de la respiration et de la production, et la consommation qui est la somme de l'assimilation et des déjections (VARLEY, 1967). On extrapole alors ces données le mieux possible aux conditions naturelles. Cette méthode ne vaut que pour des animaux chez lesquels il est possible de déterminer les données de nutrition et de mesurer les quantités de déjections; ces valeurs, obtenues souvent par des expériences et des élevages en laboratoire, sont souvent douteuses quant à leur extrapolation à des conditions naturelles.

Dans les nombreux cas où les études nutritionnelles ne sont pas possibles, la deuxième méthode ne vise qu'à la connaissance de la quantité d'énergie nécessaire au maintien de la population par la mesure de la respiration; elle est basée sur des données d'échanges gazeux, et a été surtout appliquée à la faune édaphique. (BERTHET, 1964; PHILLIPSON, 1962, 1963). Elle requiert la connaissance des données suivantes :

- la dimension de la population et ses fluctuations (voir 1^o méthode);
- la mesure "in vitro" de la consommation d'oxygène et de ses variations;
- la mesure des facteurs de l'environnement.

L'ensemble de ces données permet l'évaluation de la respiration de la population pendant la période considérée. Cette méthode repose sur un postulat: l'essentiel de l'énergie provenant de l'assimilation est dissipée au cours de la respiration.

Dans l'état actuel des connaissances, seule la deuxième méthode est applicable dans l'étude des Isoptères supérieurs, les données de consommation et d'assimilation s'avérant délicates à obtenir.

Les termites humivores s'insèrent dans des chaînes trophiques dont les étapes sont difficiles sinon impossibles à déterminer. Leur menu se compose d'un mélange de sable et de matières végétales en décomposition envahies par des bactéries et des champignons: on ignore la nature des éléments prélevés au cours de la digestion.

La mesure de la quantité de nourriture consommée ne peut être résolu par la technique d'élevage: les essais, en laboratoire, de maintien de termitières sur support artificiel de terre de savane n'ont donné que des résultats décevants. La société résiste mal à ce changement de conditions et sa population subit des modifications importantes marquées notamment par une diminution du nombre des formes larvaires et un accroissement de celui des soldats (BOUILLON, 1965). Même si la pratique de ces élevages pouvait fournir des informations quantitatives, celles-ci ne pourraient être utilisées qu'avec beaucoup de prudence dans des calculs de flux énergétique. Le problème se trouve en outre compliqué par la trophallaxie, la construction du nid, le cannibalisme et l'oophagie (GRASSE, 1949).

La consommation pourrait s'évaluer par l'addition de l'assimilation et des déjections. La majorité de ces dernières intervient dans la construction du nid et l'on pourrait penser que la mesure de l'accroissement du nid par unité de temps permettrait d'évaluer la quantité de déjections formées. Cette mesure se heurte à de grosses difficultés: il n'est pas possible de déterminer la masse d'un nid sans le fragmenter et par conséquent de le détruire ainsi que la société. La mesure, telle qu'elle a été pratiquée chez *Amitermes atlanticus* (SKAIFE, 1955) en plantant des clous dans le nid et en estimant la croissance annuelle, ne permet pas une détermination plus ou moins précise de la masse, car elle ne tient pas compte du volume des galeries et des chambres et de l'épaisseur des parois. La récolte de nombreux nids peut fournir une idée de l'importance atteinte par les structures, mais sans pouvoir préciser la vitesse d'édification de celles-ci.

Nous discuterons des problèmes de production à la fin de ce travail, dans la partie consacrée à l'évaluation du flux énergétique.

La méthode choisie repose principalement sur la mesure de l'activité respiratoire (respiratory metabolism). Cette mesure est d'intérêt physiologique quand le fonctionnement des organes respiratoires est envisagé; l'écologiste, lui, s'attache plutôt au résultat quand il est le reflet de l'activité déployée par l'organisme, de la quantité de nourriture oxydée et des réactions en face de conditions particulières. Les principaux reproches faits aux mesures des échanges gazeux "in vitro" sont:

- mesure dans des conditions très éloignées des conditions naturelles,
- mesure dans des enceintes où le CO_2 est absent,
- mesure à température et humidité constantes, ce qui a parfois pour effet de masquer des variations nycthémérales.

Nous tâcherons dans la mesure du possible d'éviter certains de ces écueils.

3. Plan du travail et méthodes.

A la suite de cette introduction, notre travail s'articule comme suit :

1. Etude des populations par l'analyse de leur densité, de leur distribution spatiale et de leurs fluctuations chez les deux espèces de *Cubitermes*.
2. Bilan métabolique de la société à partir de mesures individuelles pratiquées sur les différentes castes chez les deux espèces de *Cubitermes*.
3. Bilan métabolique de la société à partir de mesures globales pratiquées sur l'ensemble de la termitière chez *C. exiguus*.
4. Essai d'évaluation du flux énergétique et de l'influence sur le sol de savane chez *C. exiguus*.

L'instrumentation suivante a été utilisée pour la mesure des échanges gazeux:

- respiromètre microvolumétrique de Scholander et ultramicrorespiromètre de Warburg pour les individus et les groupes d'individus;
- macrorespiromètre à électrolyse pour les termitières entières;
- microanalyseur de gaz de Scholander pour les échantillons de gaz prélevés en nature.

Désirant ne pas alourdir ce texte, nous renvoyons à un appendice à la fin de ce travail pour la description de ces appareils. La thermostatisation des bains a été assurée par des "Thermomix BRAUN", un ultrathermostat HAAKE, l'équipement de thermostatisation de l'appareil de Warburg, et un refroidisseur MAMMUTH. Nous avons pesé les individus et lots d'individus sur une balance METTLER au 1/10 mgr et des balances à torsion SAUTER au 1/50 et 1/100 de mgr, les nids sur une balance de ménage ordinaire. Certaines techniques particulières seront décrites dans le texte.

Toutes les données d'échanges gazeux ont été ramenées en valeurs à 0°C et 760 mm Hg; sauf indications contraires, les mesures ont eu lieu à 30°C.

Dans certains tests statistiques, des abréviations sont utilisées. Leur signification est la suivante :

N.S. : non significatif

S. : significatif entre 5 et 1 %

S.S. : significatif au delà du seuil de 1%.

PREMIERE PARTIE

ETUDE DE POPULATIONS.

1. *Introduction.*

La mesure de la dimension d'une population animale et de ses fluctuations est loin d'être un problème simple; elle a fait l'objet d'une littérature abondante.

La population idéale serait celle dont on connaîtrait tous les individus et dont on tiendrait registre de toutes les naissances, de tous les décès, les départs et les arrivées. Cet état de connaissances n'étant qu'imparfaitement réalisé chez l'homme, on comprendra aisément que l'information soit plus délicate à obtenir chez d'autres espèces animales. Néanmoins, la mise au point de techniques de récolte, d'échantillonnage et d'analyse, l'étude de l'écologie et de la phénologie de nombreuses espèces ont permis de poser les jalons d'une démographie animale.

A un moment déterminé, dans un milieu donné, la population d'une espèce animale compte un certain nombre d'individus qui occupent ce milieu d'une façon particulière. Au cours du temps, le nombre d'individus se modifie ainsi que la façon d'occuper le milieu.

L'écologiste se préoccupant de problèmes énergétiques est intéressé par la connaissance de ce nombre d'animaux et de ses fluctuations. Dans l'étude des termites, deux aspects doivent être envisagés: le nombre de termitières et l'importance des sociétés.

2. Densité et distribution spatiale des termitières sur le terrain.

Dans la littérature, on rencontre les termes de densité et d'abondance; l'imprécision règne quant à leur définition. L'abondance peut être le nombre total d'individus dans une aire déterminée; elle peut être aussi le nombre relatif de représentants de chaque espèce entrant dans la composition de la faune de l'aire étudiée (CARPENTER, 1956). Dans une liste des concepts utilisés pour les études de productivité, l'abondance est définie comme le nombre d'organismes dans la population au moment de l'observation (PETRUSEWICZ, 1967). Pour d'autres auteurs enfin (ODUM, 1964; ALLEE *et al.*, 1963; MACFADYEN, 1966), abondance est synonyme de densité: nombre d'organismes de l'espèce en question par unité de surface ou de support. Nous nous tiendrons à cette définition. ODUM (1964) considère encore une "densité écologique", nombre d'individus par unité d'espace disponible d'habitat.

Les facteurs commandant l'abondance d'une espèce sont divers et plusieurs théories ont été élaborées pour expliquer la dimension d'une population. Ces théories peuvent être regroupées de la façon suivante (CLARK *et al.*, 1967):

- Certains auteurs (NICHOLSON, 1958) mettent l'accent sur des mécanismes internes qui règlent la dimension de la population. Dans la division classique entre facteurs dépendant et facteurs indépendants de la densité, ils concèdent un rôle limitant aux premiers (environnement physique, p.ex.); mais ils soutiennent l'existence de processus internes de régulation, surtout liés à la compétition pour la nourriture et l'espace habitable; ces processus sont responsables de l'équilibre de la population dans son milieu.
- D'autres (ANDREWARTHA & BIRCH, 1954; ANDREWARTHA, 1961) considèrent les facteurs physiques et l'environnement comme prépondérants dans la dimension de la population; de ce fait ils attribuent une importance secondaire aux facteurs dépendants de la densité.

- D'autres encore (MILNE, 1962) tentent une synthèse des théories précédentes en considérant trois types de facteurs: les premiers indépendants de la densité (environnement physique), les suivants partiellement dépendants (prédateurs, parasites et compétiteurs d'autres espèces) et les derniers complètement dépendants de la densité (compétition intraspécifique).
- Les derniers en fin (BIRCH, 1960; PIMENTEL, 1961) font appel à une plasticité de la population par des mécanismes de rétroaction génétique.

La mesure de la densité peut se faire de deux façons:

- densité absolue par numération de tous les individus ou estimation à partir d'échantillonnages,
- densité relative, visant à connaître les variations de la population tout en ignorant sa densité absolue (ANDREWARTHA, 1961).

Selon le type d'organisme étudié, des techniques différentes sont utilisées: échantillonnage, marquage, capture - recapture... (SOUTHWOOD, 1966).

Dans la littérature, il existe relativement peu de données numériques concernant la densité de termitières. Pour le genre *Cubitermes*, les données suivantes sont fournies (BOUILLON & MATHOT, 1964):

- Sur un des versants de la colline sur laquelle est édifiée l'Université Lovanium, 25 carrés d'un are furent examinés où l'on trouva un total de 163 nids vivants et 7 nids morts de *C. exiguus*, ce qui, à l'hectare, donne une densité de 652 nids vivants et 28 nids morts. Sur ce versant furent aussi rencontrés 2 nids de *C. sankurensis* et une termitière de *Macrotermes bellicosus* (précédemment *M. natalensis*, RUELLE, 1970).
- Le long de l'axe routier Kinshasa - Matadi, sur le segment avant Kasangulu à l'endroit dit Matadi-secteur, 15 carrés d'un are furent examinés où l'on rencontra 32 nids de *C. exiguus* et 4 nids morts. Il y avait, en outre, 17 nids de *C. sankurensis*. Cela donne, à l'hectare, une densité de 213 nids vivants et 28 nids morts chez *C. exiguus* et de 113 nids chez *C. sankurensis*.

- Le long de la route conduisant vers le Pic Mense, à partir de l'axe routier Kinshasa-Kenge, dans 6 carrés d'un are; il ne fut rencontré que 3 nids morts de *C. exiguus* et 6 nids vivants de *C. sankurensis*; pour cette espèce, cela correspond à une densité de 100 nids à l'hectare.

- Le long de l'axe routier Kinshasa-Kenge, au coeur du Plateau des Batekes, 55 nids de *C. sankurensis* furent comptés dans 10 carrés d'un are, ce qui donne une densité de 550 nids à l'hectare.

Outre ces données, nous disposons d'un recensement opéré le long de la pente d'une colline voisine de celle de l'Université Lovanium (données non publiées, citées et analysées avec l'autorisation du Prof. BOUILLON): sur une surface d'un hectare, 510 nids vivants et 100 nids morts de *C. exiguus* furent recensés; il y avait en outre 3 nids vivants et 1 nid mort de *C. sankurensis*, ainsi que 5 termitières de *Macrotermes bellicosus*. Ce recensement sera analysé lors de l'étude de la répartition spatiale. Lors d'un relevé de densité opéré sur un terrain le long de l'axe routier Kinshasa-Kenge, peu avant la rivière Nsele, 174 nids vivants et 51 nids morts de *C. sankurensis* ont été recensés sur une surface de 108 mètres de long et de 10 mètres de large (MATHOT, 1965). Enfin BODOT (1964) signale l'existence de véritable champs de *Cubitermes* localisés sur de faibles pentes dans les savanes de Basse Côte d'Ivoire; à ces endroits, cet auteur observe des densités de 102 à 157 termitières à l'hectare.

Tous ces recensements ne comprennent que des nids apparents en surface; les nids jeunes sont souterrains et leurs emplacements difficilement décelables.

Les facteurs influençant la densité des termitières doivent être multiples et certaines des théories énoncées plus haut pourraient trouver leur application ici, si les informations concernant ces facteurs étaient moins fragmentaires. Les facteurs de distribution géographique ont été analysés pour le genre *Cubitermes* (WILLIAMS, 1966); au niveau local, on en est réduit souvent à des conjectures.

Il est remarquable qu'au sein d'une savane on ne rencontre des termitières de *Cubitermes* que dans certaines bandes de terrain: les nids de *C. sankurensis* sont plus abondants là où la teneur en eau, en carbone et en azote total du sol est la plus élevée: l'enrichissement du sol en matière organique augmente sa capacité de rétention en eau (MATHOT, 1965). De tels facteurs doivent également jouer pour *C. exiguus*. De plus ces deux espèces occupent des zones séparées dans le même habitat: là où l'on rencontre l'une, on ne trouve presque pas de termitières de l'autre. Sur le versant occidental de la colline de l'Université Lovanium, lorsqu'on se rend vers le fond de la vallée, on remarque d'abord la présence de *C. exiguus*; dès que l'angle de pente s'adoucit, on les rencontre moins tandis que des nids de *C. sankurensis* apparaissent devenant progressivement plus nombreux. Le long d'une savane de même végétation, un gradient d'occupation s'est créé.

On rencontre *C. sankurensis* dans de nombreuses savanes du Bas-Congo jusqu'en Angola; *C. exiguus*, se trouve limité à certains habitats plus restreints (voir introduction). Cette différence de distribution est-elle l'indice de tolérances écologiques plus étroites pour la seconde espèce ?

Un autre point est à remarquer: la densité de *C. exiguus* semble souvent plus élevée dans son habitat que celle de *C. sankurensis* dans le sien. Ce phénomène est probablement dû à la faible dimension du nid et à la biomasse plus réduite chez la première espèce: la superficie d'exploitation trophique doit être moins grande. En effet les facteurs de territorialité jouent un rôle important dans la densité et la distribution des termitières; ils n'interviennent au niveau de la compétition inter- et intraspécifique (BOUILLON, 1969, 1970).

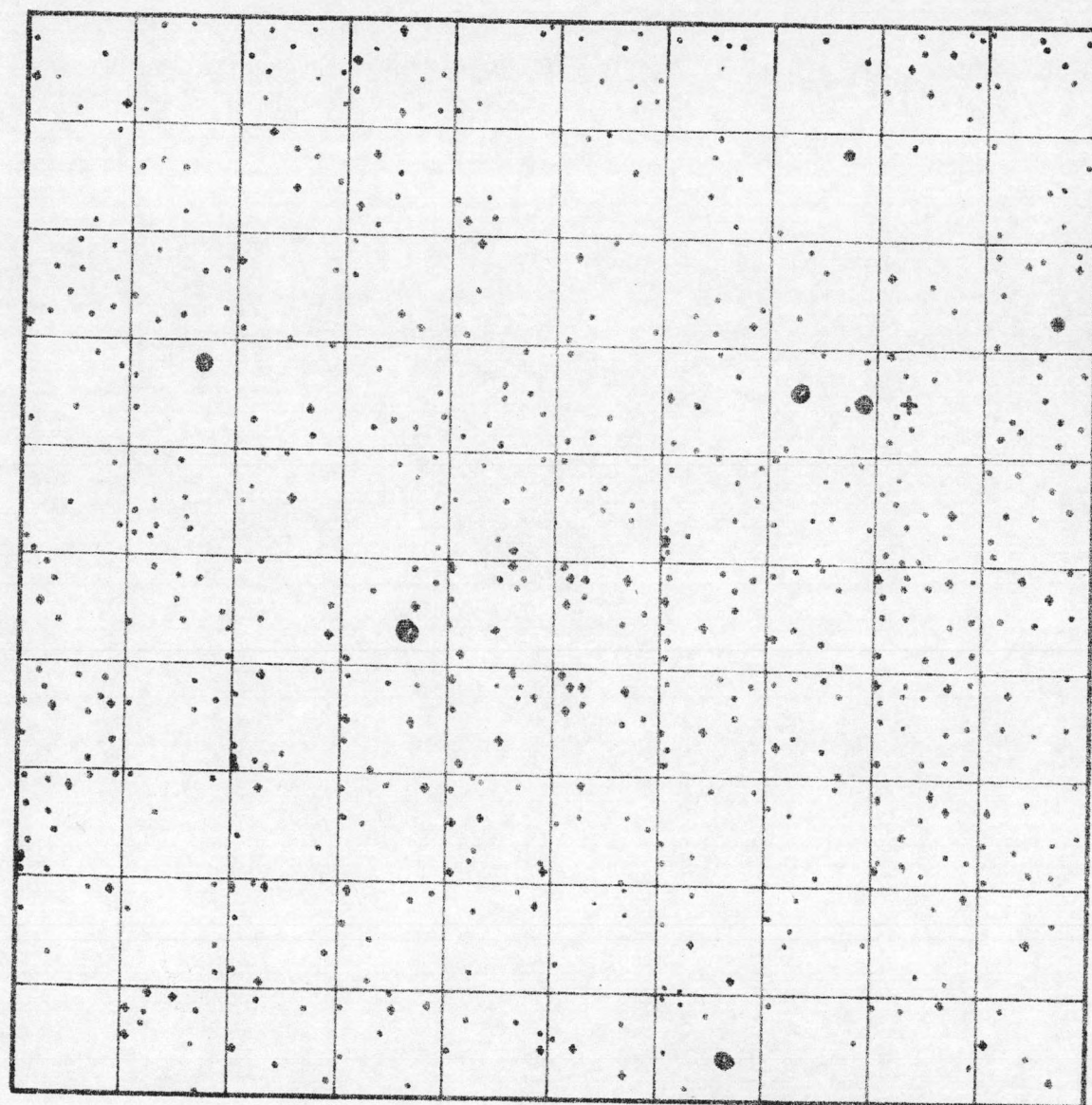
La notion de densité seule ne peut donner une image complète de la présence d'une espèce dans un biotope. Un autre élément intervient: la façon d'occuper cet habitat, la répartition spatiale.

Les études et modèles de répartition spatiale sont nombreux. On distingue en général trois types :

1. La répartition régulière lorsque les individus occupant l'espace habitable sont séparés les uns des autres par des distances constantes; la variance des échantillons prélevés dans une telle population est égale à zéro.
2. La répartition au hasard quand un organisme a une chance égale d'occuper n'importe quel point de l'espace habitable et quand la présence d'un individu n'influence pas la présence d'un autre. La loi de probabilité correspondante est celle de Poisson, où la variance est égale à la moyenne.
3. Les différents modèles de répartition contagieuse ou agrégative correspondant au groupement des individus dans certaines portions de l'espace habitable; la présence d'un individu en un endroit augmente la probabilité d'y rencontrer un deuxième. Ces populations ont une variance supérieure à la moyenne.

Les répartitions agrégatives sont rencontrées le plus fréquemment dans les populations animales. Divers modèles mathématiques de distributions de recensement ont été proposés: distribution binomiale négative, distributions de Neyman, distribution de Polya - Aeppli, distribution log-normale (BERTHET & GERARD, 1965; GERARD & BERTHET, 1966). Certaines de ces distributions ont été construites en fonction d'un type particulier de matériel et ne peuvent être généralisables.

Notre étude de la distribution spatiale des termitières est pratiquée à partir d'un recensement effectué sur une surface d'un hectare le long d'une colline voisine de celle de l'Université Lovanium. Ce recensement a été fait minutieusement: la surface inventoriée fut délimitée par des cordes et subdivisée en carrés d'un are. Chacun de ceux-ci a été parcouru systématiquement et l'on a relevé le nombre de nids de *C. exiguus* ainsi que leur position à l'intérieur de chaque carré d'un are. Ce recensement terminé, toutes les données obtenues ont été reportées sur papier en réduisant l'échelle (5mm = 1 m). Une copie de ce document est reproduite à la figure 4.



- C. exiguus vivant
- + C. exiguus mort
- C. sankurensis vivant
- + C. sankurensis mort
- M. bellicosus

10 mètres

Figure 4

Ce recensement a été effectué là où l'on savait trouver des termitières de cette espèce en abondance. Des relevés similaires pourraient être pratiqués en d'autres endroits, mais leur multiplication est rendue laborieuse par les distances à parcourir, par la lenteur inhérente à la minutie de ce travail et par les conditions tropicales qui rendent le "field work" assez éprouvant.

Nous avons étudié la dispersion des termitières sur cette surface de terrain à l'aide de la "nearest neighbour technique" et de la comparaison avec des distributions théoriques. Cette étude est entachée d'une erreur inévitable lors du report des données sur le papier: un nid y possède proportionnellement plus de surface que sur le terrain; cette erreur se répercute notamment sur la mesure des distances entre nids.

La "nearest neighbour technique" (CLARK & EVANS, 1954) vise à déterminer dans quelle mesure la distribution des organismes s'écarte d'une distribution au hasard, en se basant sur la distance entre les individus et leur voisin le plus proche. Cette distance fournit une mesure de l'espacement des individus. La méthode a été appliquée surtout par les botanistes; son gros inconvénient en écologie animale est lié à la mobilité des individus. Néanmoins elle peut être applicable dans notre cas. Nous tenons à remercier Mr. G. MATHOT qui a entamé cette application de la méthode de CLARK & EVANS et nous a aimablement communiqué ses résultats.

Dans la population étudiée ou dans un échantillon de terrain, occupé par celle-ci, toutes ces distances sont mesurées, et l'on établit la distance moyenne; on calcule aussi la moyenne qui existerait en cas de distribution au hasard. Le rapport entre ces deux moyennes fournit une appréciation de l'écart entre la distribution observée et celle au hasard, écart dont la signification peut être testée.

La technique est la suivante : dans une population de N individus ayant une densité d , r représente la distance entre un individu et son voisin le plus proche. La moyenne de toutes les distances r est

$$\bar{r}_a = \frac{\sum r}{N}$$

La distance moyenne en cas de distribution au hasard est

$$\bar{r}_e = \frac{1}{2\sqrt{d}}$$

Le rapport $R = \bar{r}_a / \bar{r}_e$ mesure l'écart entre cette distribution et une distribution au hasard. Cet écart est nul si R a une valeur unitaire. En cas d'agrégation (distances réduites entre les individus), R est plus petit et tend vers zéro. En cas de distribution régulière, où les distances sont toutes égales entre elles et ont la dimension la plus grande (arrangement hexagonal), R tend vers la valeur de 2,1491.

L'écart à une répartition aléatoire peut être éprouvé par la statistique

$$C = \frac{\bar{r}_a - \bar{r}_e}{s_{\bar{r}_e}} \quad \text{où} \quad s_{\bar{r}_e} = 0,26136 / \sqrt{Nd}$$

qui suit approximativement la distribution d'une variable normale réduite. Au niveau de 5%, le seuil de signification est donc de 1,96; au seuil de 1%, il est de 2,58.

Cette méthode a été étendue au 2°, 3°, 4° ... n° voisin le plus proche (THOMPSON, 1956). Si on appelle r_n la distance entre un individu pris au hasard et son n° plus proche voisin, on construit une nouvelle variable $x_n = 2\pi d r_n^2$ où d est la densité. Ayant effectué N mesures, on a

$$\bar{x}_n = \frac{\sum x_n}{N}$$

THOMPSON a montré que la statistique $N\bar{x}_n$ se distribue suivant un χ^2 avec $2Nn$ degrés de liberté. Une probabilité de χ^2 plus

grande que 95% indique une distribution agrégative, les distances étant plus petites que celles prévues en cas de distribution au hasard; une probabilité de χ^2 plus petite que 5% reflète une tendance à la régularité. Les limites à 95% de la moyenne attendue $E(\bar{x}_n)$ en cas de distribution au hasard peuvent être calculée par :

$$(\sqrt{(4Nn - 1)} \pm 1,96)^2 / 2N$$

valable pour un grand nombre de degrés de liberté.

CLARK & EVANS considéraient la distribution des distances au plus proche voisin comme approximativement normale; THOMPSON montre qu'elle ne le devient vraiment que pour des valeurs de n dépassant 4.

Nous avons appliqué ces méthodes à nos données en nous tenant au premier voisin le plus proche; les résultats sont repris au tableau II. Nous constatons un écart significatif entre la répartition des termitières et une répartition au hasard, avec une tendance vers une répartition régulière.

Des techniques similaires ont été utilisées par d'autres auteurs (BLACKITH, 1958; TURNER, 1960; WALOFF & BLACKITH, 1962). D'après eux, elles ne conviennent que pour déterminer si oui ou non la distribution est au hasard; elles servent difficilement à apprécier à quel type de distribution différente du hasard on a affaire. Elles ont été employées également comme technique de mesure de la densité dans le cas de populations distribuées suivant une loi de Poisson. Enfin WALOFF & BLACKITH ont cherché à les utiliser comme mesure de la compétition chez des nids de fourmis: le carré de la distance moyenne au plus proche voisin est inversement proportionnel au nombre d'individus par unité de surface. Le coefficient de proportionnalité est de 1,1548 en cas de distribution régulière, 0,25 en cas de distribution au hasard et tend vers zéro en cas d'agrégation. Pour notre relevé, nous avons trouvé un coefficient de 0,426. Ces auteurs considèrent deux tendances opposées dans la distribution des nids: d'une part la concentration des individus dans cer-

- Méthode de CLARK & EVANS:

Surface totale sur papier: 250.000 mm²

Nombre de nids: 611

Somme des distances au plus proche voisin: 8.070 mm

$$\bar{r}_a = 13,208 \text{ mm}$$

$$R = 1,306$$

$$\bar{r}_e = 10,114 \text{ mm}$$

$$C = 14,467 \text{ (S.S.)}$$

- Méthode de THOMPSON, pratiquée sur toutes les distances au premier voisin le plus proche:

$$\bar{x}_n = 3,033$$

$$N\bar{x}_n = 1.583,306 \text{ avec } 1.222 \text{ degrés de liberté}$$

En utilisant les tables de FISHER & YATES (1953), il faut, pour un tel nombre de degrés de liberté, recourir à l'emploi de la "normal deviate" en utilisant la valeur

$$\sqrt{2\chi^2} - \sqrt{2n - 1}$$

où n est le nombre de degrés de liberté.

Le χ^2 obtenu a une probabilité inférieure à 5%.

Les limites de $E(\bar{x}_n)$ sont de 2,161 et 1,845.

- Méthode de THOMPSON, sur 100 distances au premier voisin le plus proches, distances choisies au hasard:

$$N\bar{x}_n = 282,200 \text{ avec } 200 \text{ degrés de liberté (prob. < 5\%)}$$

Limites de $E(\bar{x}_n)$: 2,406 et 1,623

TABLEAU II

Analyse de la répartition des termitières
par la "nearest neighbour technique".

taines parties de l'habitat en raison de la variation de celui-ci, d'autre part un espacement par les plus grandes distances possibles en vue de survivre à une compétition intraspécifique intense, la situation limite étant un arrangement hexagonal des nids. Ce point de vue peut valoir aussi pour les termitières: nous avons évoqué plus haut le phénomène de territorialité.

Une technique, plus sûre, de détermination de la distribution spatiale consiste à diviser le terrain en "quadrats" et à recenser le nombre d'individus dans chacun de ceux-ci; la distribution observée ainsi est comparée à des distributions théoriques calculées au moyen des paramètres de la distribution observée.

Le problème de la dimension de l'échantillon étant très important de telles analyses, l'hectare étudié a été divisé en trois types de quadrats: successivement d'un quart d'are (400 échantillons), d'un are (100) et de deux ares (50). Nous avons alors comparé les distributions observées à la distribution de Poisson et à la distribution binomiale négative. Au table III sont reprises les données des distributions observées ainsi que les tests d'écart aux distributions théoriques et les paramètres de celles-ci.

Pour détecter l'écart à une distribution de Poisson, nous avons eu recours à la statistique de FISHER

$$\chi^2_{n-1} = \frac{(n-1)s^2}{\bar{x}}$$

où n est le nombre de quadrats (BERTHET, comm. pers.). L'écart est significatif pour les trois types de quadrats.

Pour l'écart à une distribution binomiale négative, nous nous sommes conformé aux recommandations de BERTHET & GERARD (1965) et BERTHET (comm. pers.) qui suggèrent l'emploi des statistiques T et U de ANSCOMBE (1950). La statistique T est la différence entre l'estimation du moment d'ordre à partir des données de recensement et sa valeur attendue en l'estimant

x	f N = 400	f N = 100	f N = 50
0	96	1	
1	133	2	
2	81	5	
3	57	7	
4	23	20	
5	6	17	
6	4	8	5
7		10	4
8		8	5
9		5	3
10		10	8
11		3	1
12		1	3
13		1	2
14		1	1
15		1	2
16			3
17			5
18			3
19			1
20			1
21			2
22			1

TABLEAU III (1° partie)
Distributions observées des termitières.

N	400	100	50
$\bar{x}$	1,53	6,12	12,24
s^2	1,7435	8,8541	22,3902
Moment d'ordre 3	1,965656	16,040663	42,631432
$\chi^2(\text{Poisson})$	456,678	143,23	89,63
signific.	S	S.S.	S.S.
T	-0,2643	-0,7247	-16,8936
var(T)	0,103851	52,5554	1.691,9963
Z(T)	-0,8201	-0,0100	-0,4107
signific.	N.S.	N.S.	N.S.
U	-0,0123		
var(U)	0,01255		
Z(U)	-0,9815		
signific.	N.S.		
k_1	10,96	13,70	14,76
k_2	10,368		
k_3	10,61	14,19	15,42

TABLEAU III (seconde partie)
Comparaisons des distributions observées avec
des distributions théoriques.

par la moyenne et la variance de l'échantillonnage :

$$T = m_3 + m_2 - \frac{2m_1^2}{m_1}$$

où m_1 est la moyenne, m_2 la variance et m_3 le moment d'ordre trois. L'écart à zéro de T est mesuré par un test de Z après calcul de la variance de cette statistique. Au cas où la fréquence de la classe zéro est élevée, on emploie la statistique U qui est la différence entre l'estimation de la variance à partir des données de recensements et sa valeur attendue calculée à l'aide de la moyenne et de la proportion de la classe zéro :

$$U = m_2 - (m_1 + \frac{m_1^2}{m_2})$$

où k_2 est le paramètre k de la distribution binomiale négative estimé par la fréquence de la classe zéro. L'écart à zéro se mesure également par un test de Z après calcul de la variance de U .

Dans les trois types de quadrats, ces statistiques ne s'écartent jamais significativement de zéro: la distribution binomiale négative approxime donc de manière satisfaisante ces distributions de recensement. Toutefois le paramètre k de la distribution binomiale négative, estimé par la méthode des moments (k_1), par celle de la fréquence de la classe zéro (k_2) et par celle du maximum de vraisemblance (k_3), montre une valeur fort élevée, toujours supérieure à 10. Dans ce cas, la distribution binomiale négative se rapproche fortement d'une distribution de Poisson: la répartition spatiale des termitières dans ce terrain n'est que faiblement agrégative. Toutefois l'aspect de la répartition aurait pu être différent si les jeunes nids souterrains avaient été pris en considération.

L'étude ci-dessus concerne la répartition au sein d'un hectare choisi dans un site abondamment peuplé. Si les moyens matériels permettaient de pratiquer un échantillonnage dont

l'unité, le "quadrat", serait d'un hectare, nous aurions affaire à une répartition hautement agrégative: un grand nombre d'échantillons seraient vides ou peu peuplés, quelques uns contiendraient beaucoup de termitières. Ce point a été souligné plus haut au paragraphe consacré à la densité (voir les auteurs cités à ce propos; KEMP, 1955).

La présence d'une répartition faiblement agrégative des nids donne une certaine valeur aux estimations de la densité pratiquée par recensement dans quelques quadrats au sein d'une zone habitée.

3. Fluctuations dans la composition des sociétés.

Le problème de la dimension de la population est compliqué, chez les termites, par l'énorme variation de composition des sociétés, dans l'espace et dans le temps.

Dans l'espace, les sociétés diffèrent en importance à cause notamment :

- de facteurs génétiques sources de variations chez tous les êtres vivants,
- de leur âge,
- de leur histoire et des accidents qu'elles ont subis (prédation, parasitisme),
- du microenvironnement dans le nid et hors de celui-ci,
- de la fécondité du couple royal (liée aux facteurs génétiques),
- de la quantité de nourriture accessible.

Cette variation dans la composition globale se répercute et s'amplifie dans la composition numérique des castes et des stades.

Dans le temps, les facteurs précédemment cités jouent aussi; en outre interviennent:

- les phénomènes de développement de la caste sexuée qui modifient considérablement l'importance de la société,
- les phénomènes de régulation et d'accroissement de la caste neutre,

- l'accroissement des jeunes termitières vers l'état adulte. Les fluctuations dans le temps sont liées à la variation climatique saisonnière.

La quantification de telles variations se heurte à des difficultés inhérentes à la nature du matériel. Nous avons déjà parlé des élevages: ceux-ci pourraient fournir des informations précieuses concernant l'évolution temporelle de la société, mais ces informations sont sujettes à caution à la suite des modifications considérables que subit la société. On ne peut non plus examiner une termitière sur le terrain en l'ouvrant et en l'inventoriant, et espérer qu'elle survive et permette des observations ultérieures: la société sera gravement traumatisée et presque inéluctablement condamnée à mort.

Le seul outil d'étude est la récolte: l'image offerte alors est un instantané de la société à ce moment. Cette récolte, pour être valable, doit réunir plusieurs conditions:

- elle doit tenir compte de l'heure de la journée et être effectuée au moment où le maximum de population est dans le nid;
- elle doit englober tout le nid, car il peut y avoir des répartitions différentes des castes et des stades dans l'habitable et l'échantillonnage d'une portion du nid seulement risque de fournir des valeurs tronquées.

La récolte est suivie d'un travail laborieux et fastidieux de triage et de comptage de tous les individus, opérations nécessaires si l'on veut obtenir des chiffres relativement précis. Cette méthode est la seule disponible actuellement qui puisse fournir des données sur l'importance des populations et leurs variations.

Un ordre de grandeur de ces variations peut être tiré de chiffres publiés pour les sociétés de *C. sankurensis*. Tout d'abord une corrélation nette est observée entre le poids du nid et l'importance de la société, entre le nombre d'ouvriers et le reste de la population, entre le nombre de soldats et les autres castes ou stades (BOUILLON & LEKIE, 1964). Nous avons repris

ces données et les avons analysées d'abord par lot et ensuite ensemble. Les trois lots considérés sont :

1. 12 sociétés récoltées à la même heure durant la saison sèche dans un plateau de savane,
2. 24 sociétés récoltées à des heures différentes de la journée durant la saison sèche dans le même biotope que le lot précédent.
3. 22 sociétés récoltées à des heures différentes de la journée durant la saison des pluies dans un biotope différent à végétation plus riche.

Pour chacun de ces lots, nous avons repris les données de poids du nid (en grammes), de population totale, de nombre d'ouvriers et de population totale sans les ouvriers pour en calculer la moyenne, la variance et le coefficient de variation (TABLEAUX IV et V).

Il s'avère tout de suite que la variation de poids des nids est énorme: le coefficient de variation général pour 58 nids est de 64%; les valeurs extrêmes sont de 1,440 kgr et 30,500 kgr avec une moyenne de 8,605 kgr. Les termitières du troisième lot sont en moyenne plus lourdes que celles des deux lots précédents: 12,5 kgr contre 6 et 6,6 kgr.

Cette variation se retrouve chez les sociétés que ce soit pour la population totale, le nombre d'ouvriers ou la population sans ces derniers. Les chiffres montrent que le coefficient de variation n'est jamais inférieur à 49 %; la variation la plus forte est enregistrée chez la population sans ouvrier du deuxième lot.

Les variations journalière et saisonnière interviennent dans ces données: dans le deuxième et le troisième lots, les valeurs de population les plus élevées sont celles des nids récoltés durant les heures les plus chaudes de la journée; d'autre part les populations du troisième lot sont pauvres en nymphes âgées, la récolte s'étant effectuée après l'essaimage.

1° LOT				2° LOT			
Poids du nid	Popul. tot.	Ouvriers	Popul.-ouvriers	Poids du nid	Popul. tot.	Ouvriers	Popul.-ouvriers
1.440	4.468	2.875	1.593	9.110	9.048	7.499	1.549
1.670	719	446	273	6.190	7.745	6.825	920
3.100	13.209	6.489	6.720	10.290	4.740	3.793	947
4.570	12.807	7.742	5.065	6.870	3.024	2.463	561
5.910	5.913	5.076	837	8.650	13.364	12.082	1.282
6.630	6.447	4.685	1.762	3.440	6.472	4.856	1.616
7.420	14.718	9.126	5.592	3.700	4.071	3.142	929
8.030	14.189	6.877	7.312	6.270	12.220	9.431	2.789
8.070	15.954	9.954	6.000	6.790	10.318	8.663	1.655
8.370	9.762	6.062	3.700	3.660	8.290	6.583	1.707
8.660	21.906	14.528	7.378	6.700	13.026	9.937	3.089
8.750	12.458	7.039	5.419	4.250	3.953	9.735	4.218
				7.420	28.686	14.485	13.831
				7.570	27.911	20.946	6.965
				4.140	15.541	8.911	6.630
				12.810	36.808	21.588	15.220
				5.950	14.092	10.196	3.896
				4.870	12.847	11.229	1.618
				5.820	13.411	9.430	3.981
				7.510	21.126	10.997	10.129
				4.570	4.456	2.130	2.326
				3.350	5.684	4.605	1.079
				13.845	10.767	6.466	4.301
				5.140	4.012	3.843	169

TABLEAU IV (1° partie)
Données de poids du nid (gr) et de population chez *C. sankurensis*
(données empruntées à BOUILLON & LEKIE, 1964)

3° LOT			
Poids du nid	Popul. tot.	Ouvriers	Popul.-ouvriers
10.005	16.387	12.676	3.711
7.930	4.407	3.596	811
10.300	15.957	9.240	6.717
10.145	13.588	9.373	4.215
8.055	14.342	12.412	1.930
8.670	11.069	8.672	2.397
17.340	12.317	9.867	2.450
10.475	21.434	13.287	8.147
15.615	27.099	18.939	8.160
12.205	24.064	17.090	6.974
28.555	22.242	17.825	4.417
6.970	12.460	7.078	5.382
10.510	31.267	24.314	6.953
11.745	28.037	16.314	11.723
12.600	18.220	9.803	8.417
5.350	16.743	10.839	5.904
10.330	6.251	3.943	2.308
8.150	20.833	12.700	8.133
20.555	29.219	19.197	10.022
13.240	8.533	5.927	2.606
4.640	8.847	6.523	2.324
30.495	2.453	1.528	925

TABLEAU IV (2° partie)

	Poids du nid	Popul. totale	Ouvriers	Popul. totale - ouvriers
1° LOT (n=15)				
$\bar{x}$	6.051,67	11.045,83	6.741,58	4.304,25
s^2	7.367.960,61	34.020.699,06	12.714.104,27	6.648.859,25
Coef. var.	44,85%	52,80%	59,90%	52,89%
2° LOT (n=24)				
$\bar{x}$	6.621,46	12.150,50	8.758,54	3.808,63
s^2	7.715.272,78	76.058.595,04	25.631.770,95	16.476.596,24
Coef. var.	41,95%	71,70%	57,80%	106,50%
3° LOT (n=22)				
$\bar{x}$	12.449,09	16.625,86	11.415,59	5.210,27
s^2	44.183.358,66	67.078.704,31	33.234.224,35	9.622.021,83
Coef. var.	53,39%	49,20%	50,50%	59,50%
TOTAL (n=58)				
$\bar{x}$	8.605,43	13.619,50	9.349,09	4.425,59
s^2	30.307.013,41	67.760.442,85	28.266.895,54	11.988.543,47
Coef. var.	63,90%	60,40%	56,80%	78,20%

TABLEAU V
Variations chez les sociétés de *C. sankurensis*.

Cette hétérogénéité de matériel n'autorise pas la poursuite de cette analyse en vue de tirer des conclusions générales.

Chez *C. exiguus*, une étude de la variation annuelle de composition de la société a été menée en récoltant 2 à 4 termitières par semaine pendant un an, toujours à la même heure de la journée. Certains résultats ont déjà été publiés (BOUILLON & MATHOT 1964; BOUILLON, 1965). Les autres le seront par le Professeur A. BOUILLON qui nous a aimablement autorisé à les utiliser pour ce travail. Ces récoltes peuvent donner une image de la variation dans l'espace et dans le temps; l'ensemble de ces données sera employé au cours de la dernière partie de ce travail.

Sur les données publiées, nous avons effectué les mêmes calculs que pour *C. sankurensis*, à la seule différence que les poids des nids ne sont pas mentionnés. Le premier lot comprend des termitières récoltées au début de la saison des pluies, peu après l'essaimage, le second des nids récoltés durant la saison sèche, dans la période préparatoire à l'essaimage suivant (TABLEAUX VI et VII).

L'examen des chiffres montre une variation plus forte dans le premier lot que dans le second; la population sans les ouvriers est plus fluctuante que le nombre d'ouvriers; de par sa dimension, celui-ci commande la variation de l'ensemble de la population.

Ces variations de composition de sociétés sont énormes et leur étude pourrait faire l'objet d'une vaste recherche et éclairer de nombreux problèmes posés par la biologie des Isoptères. Notre but est simplement d'obtenir des données quantitatives nous permettant une évaluation du flux énergétique traversant une population.

1° LOT			2° LOT		
Population totale	Ouvriers	Population - ouvriers	Population totale	Ouvriers	Population - ouvriers
2.920	2.455	465	6.073	3.659	2.414
3.053	2.578	475	7.422	5.574	1.848
2.754	1.526	1.228	7.692	4.668	3.024
1.041	944	97	7.648	5.343	2.305
1.557	1.535	22	8.190	4.392	3.798
4.928	4.670	258	7.160	4.211	2.949
7.582	5.007	2.575	14.451	8.234	6.217
5.738	3.864	1.874	9.127	5.979	3.148
3.393	3.086	307	10.565	6.572	2.579
2.697	2.046	651	15.173	10.567	4.606
4.935	4.082	853	14.361	7.404	6.957
3.847	3.466	381	12.087	7.998	4.089
11.825	7.474	4.351	4.292	3.446	846
11.015	8.339	2.676	6.554	5.367	1.187
1.864	1.168	696	9.453	6.884	2.569
13.802	9.294	4.508	4.402	3.398	1.004
17.845	12.779	5.066	8.424	6.499	1.925
14.441	9.744	4.697	8.326	6.300	2.026
			3.699	2.499	1.200
			11.378	7.759	3.619

TABLEAU VI
Données de population chez *C. exiguus*
(données empruntées à BOUILLON & MATHOT, 1964;
BOUILLON, 1965).

	Population totale	Ouvriers	Popul. totale - ouvriers
1° LOT (n=18)			
$\bar{x}$	6.382,06	4.669,83	1.732,22
s^2	25.754.291,70	11.841.319,79	3.186.690,89
Coef. var.	79,50%	73,68%	103,05%
2° LOT (n=20)			
$\bar{x}$	8.823,85	5.837,65	2.915,50
s^2	11.084.653,08	3.970.068,56	2.655.045,53
Coef. var.	37,73%	34,13%	55,88%
TOTAL (n=38)			
$\bar{x}$	7.667,21	5.284,47	2.355,00
s^2	19.051.807,68	7.828.484,04	3.186.058,22
Coef. var.	56,92%	52,94%	75,79%

TABLEAU VII
Variations chez les sociétés de *C. exiguus*.

-
th
-

DEUXIEME PARTIE

BILAN METABOLIQUE DE LA SOCIETE A PARTIR DE MESURES INDIVIDUELLES.

INTRODUCTION

Le métabolisme respiratoire des termites est assez peu connu; son étude s'est limitée le plus souvent aux termites inférieurs de région tempérée dont l'importance économique rendait nécessaire des recherches relativement poussées.

Le premier travail est celui de COOK (1932) qui mesure les échanges gazeux chez *Zootermopsis nevadensis*: il détermine le quotient respiratoire d'individus normaux et défaunés (dont on a retiré artificiellement la microfaune symbiotique), constate que dans la première catégorie il est de 1 et dans la seconde de 0,82; il observe l'émission par les termites d'un gaz indéterminé et vérifie la résistance de ces animaux teneurs en oxygène dans l'atmosphère.

Les travaux de HUNGATE (1936, 1938, 1938a, 1939, 1943, 1946) élucident le métabolisme des termites xylophages. Cet auteur étudie les interactions entre ces termites et leur microfaune symbiotique et établit le schéma d'utilisation de la cellulose par l'ensemble, ainsi que les besoins et les apports de chacune des parties. Il complète ainsi les observations de COOK en démontrant que les protozoaires sont responsables de la fermentation anaérobie de la cellulose dans le tractus digestif des termites; c'est au cours de ce phénomène qu'est dégagé le gaz indéterminé que HUNGATE identifie comme étant de l'hydrogène.

DAY (1938) étudie l'environnement gazeux de *Nasutitermes exitiosus* d'Australie. Il constate une concentration élevée en CO_2 dans les colonies, que ce soit en nature ou en élevage; il observe en outre une variation journalière de la concentration de ce gaz dans les termitières en nature; le quotient respiratoire oscille entre 0,85 et 0,90.

A peu près à la même époque, GHIDINI (1939) entreprend une étude comparative du métabolisme respiratoire des castes et stades chez *Reticulitermes lucifugus*: le quotient respiratoire est plus faible ($\pm 0,8$) chez les nymphes du premier stade et les imagos non pigmentés que chez les ouvriers (1) et les soldats (0,9); il s'abaisse chez les ouvriers défaunés.

GILMOUR (1940) s'élève contre une assertion de COOK (1932) selon laquelle il n'y a pas de dette d'oxygène chez les termites soumis pendant un certain temps à un environnement anaérobique; par analyse de la respiration chez *Zootermopsis nevadensis* à 3°C, il cherche à caractériser les échanges gazeux propres aux symbiotes ainsi que les phénomènes de récupération après une exposition prolongée à une atmosphère d'azote presque pur.

COOK & SMITH (1942) et COOK (1943) s'attachent aussi à la symbiose termites-protozoaires. Dans le premier travail, les effets d'une exposition courte ou prolongée à diverses températures sont mesurés sur les échanges gazeux d'individus normaux et défaunés de *Zootermopsis angusticollis*: dans le cas d'exposition courtes, l'activité de la microfaune intestinale reste maximale entre 16 et 24°C; de longues expositions à de faibles températures rendent cette microfaune inefficace. Dans le second travail, diverses substances sont offertes à des individus normaux et défaunés de la même espèce et les échanges gazeux sont mesurés ensuite. Les termites s'avèrent capables d'utiliser le sucrose, l'amidon, le glucose, le maltose le fructose et le lactose sans l'aide des protozoaires symbioti-

ques; ces derniers utilisent également toutes ces substances sauf l'amidon. Ni le termite, ni ses symbiotes ne sont capables de métaboliser du lactate et de l'acétate de sodium. L'agar-agar, quoiqu'utilisé, ne semble pas être une nourriture suffisante.

Environ une décade plus tard, LUSCHER (1955, 1956) mesure les échanges gazeux chez *Zootermopsis nevadensis* et *Kaloterme flavicollis*; à partir de ces valeurs, il tâche d'estimer la consommation d'oxygène probable de toute une société de *Macrotermes bellicosus* afin de préciser quelles sont les structures du nid permettant le transit d'une quantité d'air suffisante. Il en déduit que le nid doit laisser passer un mètre cube et demi d'air par jour afin de satisfaire aux besoins respiratoires de la société; des phénomènes de convection provoqués par des différences de température dans l'habitable, ainsi que la porosité et l'étendue de la surface des parois expliquent, selon lui, l'admission d'une telle quantité d'air.

OSMAN & KLOFT (1961) expérimentent la qualité du venin de *Formica polyctena* comme insecticide sur les larves âgées de *Kaloterme flavicollis*: ces dernières se révèlent très sensibles et leur consommation d'oxygène diminue fortement après des expositions de une à deux heures à des atmosphères contenant des vapeurs d'acide formique.

RUELLE (1962), dans le cadre d'un travail consacré aux facteurs déclenchant l'essaimage chez *Macrotermes bellicosus*, a effectué quelques mesures de la consommation d'oxygène d'ouvriers et de soldats de cette espèce; il note que cette consommation par unité de poids est plus faible que chez les espèces étudiées par les auteurs cités ci-dessus.

DAMASCHKE & BECKER (1964) étudient la relation entre la température et la consommation d'oxygène chez *Heterotermes indicola*, *Nasutitermes ephratae*, *Reticulitermes flavipes* et *Zootermopsis nevadensis*. Lors de mesures continues durant plusieurs jours, ils observent que des modifications locales du

champ magnétique et électrique terrestre peuvent perturber assez fort la respiration de ces termites et même inverser leur réaction par rapport aux variations de température. L'exposition de ces termites à des champs électriques et magnétiques artificiels confirme leur influence sur les échanges gazeux.

MALDAGUE (1967) se livre à une évaluation de la consommation d'oxygène d'espèces de termites de forêt équatoriale congolaise: il établit d'abord la biomasse de ces insectes; par analogie avec le comportement respiratoire de fourmis canadiennes, il approxime la consommation d'oxygène des termites à huit microlitres par heure et par individu. Cette valeur, ne provenant pas de mesures directes, est utilisée pour calculer la quantité de matière organique dégradée par les Isoptères dans la litière de forêt.

Enfin quelques résultats partiels de ce travail ont fait l'objet de publications et de communications à des réunions scientifiques (HEBRANT, 1964, 1965, 1969, 1970).

Outre ces travaux, d'autres concernent indirectement l'activité respiratoire des termites: ils ont trait surtout à l'atmosphère des termitières et à sa composition chimique. Tout comme le travail de DAY (1938) cité plus haut, ils peuvent fournir des informations sur les échanges gazeux (EMERSON, 1949, 1956; SKAIFE, 1955; GRASSE & NOIROT, 1958; LÜSCHER, 1961).

Les buts poursuivis par tous ces auteurs étaient divers: investigations de phénomènes métaboliques fondamentaux, liés à la symbiose, à la nourriture, aux séquences biochimiques utilisées..., explication de structure de nid ou de particularité de comportement, résistance aux atmosphères altérées ou aux insecticides... Ces mesures furent toujours fragmentaires; très peu avaient les Termitidae pour objet; enfin toutes les mesures de consommation d'oxygène ou d'émission de CO_2 ont eu lieu sur des individus ou des lots d'individus, jamais sur des sociétés entières.

En commençant l'étude de l'activité respiratoire chez les espèces de *Cubitermes*, nous nous sommes conformé à cette façon de procéder et nous avons entrepris des mesures individuelles sur tous les stades et castes de la société. Ces mesures font l'objet de la présente partie.

Chapitre premier.

ETUDE DES OUVRIERS.

1. Introduction.

Au sein de la société, l'ouvrier joue le rôle le plus important dans l'accomplissement des fonctions végétatives de croissance et d'entretien. Ses tâches sont nombreuses: approvisionner sans arrêt la population en nourriture, assurer l'alimentation du couple royal, des individus larvaires et nymphaux, des imagos et des soldats, maintenir, remanier et accroître les structures du nid et les rendre à même d'offrir des conditions microclimatiques adéquates à la survie de la société.

Chez les Kalotermitidae et certains Hodotermitidae, considérés comme assez anciens du point de vue évolutif (EMERSON, 1962, 1968; KRISHNA, 1961), le rôle d'ouvrier est dévolu à des individus pseudergates dérivant de nymphes âgées ou de larves jeunes (GRASSE & NOIROT, 1947). Par contre, chez les Termitidae, un véritable ouvrier existe, avec ses différenciations morphologiques et physiologiques particulières; il représente une fraction numériquement importante de la population comme nous l'avons vu plus haut.

Chez *Cubitermes*, l'ouvrier se reconnaît facilement par plusieurs caractères. Il est aptère et aveugle, son tégument est faiblement chitinisé sauf au niveau des pièces buccales et de la partie antérieure de la tête. Le thorax est assez réduit; par transparence du tégument, l'abdomen montre l'enroulement de la portion postérieure du tube digestif colorée en gris foncé. Cette coloration est due à la présence du bol alimentaire en cours de digestion. L'examen de ses gonades montre leur état fortement atrophié.

Etant donné l'importance des ouvriers dans la société au point de vue nombre et tâches accomplies, il nous paru utile d'étudier leur activité respiratoire de façon quelque peu approfondie. Cette étude a porté sur des individus entiers, avec leur contenu intestinal et leur microflore et microfaune.

2. Importance de la consommation d'oxygène.

A partir d'un ensemble de mesures faites à 30°C au Scholander sur des lots de 100 ouvriers de *C. exiguus*, nous obtenons une consommation d'oxygène moyenne de 0,5 microlitres par heure et par individu de poids moyen de 3,9 mgr, ce qui donne environ 130 microlitres à l'heure par gramme de poids frais. Chez *C. sankurensis*, sur des lots de 10 individus mesurés au Warburg à la même température, la valeur moyenne est de 0,6 microlitres par heure et par individu de poids moyen de 4,9 mgr, ce qui correspond à une consommation d'oxygène de 120 microlitres par heure et par gramme de poids frais.

On peut comparer ces valeurs à celles trouvées dans la littérature pour d'autres insectes (TABLEAU VIII). Cette comparaison révèle que les ouvriers de ces deux espèces de termites ont un métabolisme extrêmement faible. Ceci est dû à plusieurs facteurs, parmi lesquels les conditions de vie des termites qui peuvent être assimilées à celles des animaux troglobies dont on connaît le métabolisme respiratoire souvent très bas (VANDEL, 1964). D'autre part, ces ouvriers n'ont pas d'activité de vol à assurer contrairement à la majorité des insectes. (1)

Cette faible intensité métabolique se retrouve si on compare ces données à celles obtenues chez d'autres espèces de termites (TABLEAU IX). Remarquons toutefois que les valeurs les plus nombreuses dans ce tableau concernent des termites inférieurs xylophages et que très peu de chose a été fait sur les Termitidae.

(1) Nous aborderons plus loin le problème du contenu du tube digestif, matériau qui comporte une forte proportion d'éléments inertes au point de vue respiratoire.

Espèce	mgr	μl/h/gr	T°C
COLLEMBOLLES			
<i>Pogonognathus plumbeus</i>	1,3-2,5	1.077-760	13
<i>Orchesella flavescens</i>	1,8-3,5	611-686	13
COLEOPTERES			
<i>Carabus nemoralis</i>	645	250	13
<i>Epaphius secalis</i>	1,2-2,2	1.250-910	13
<i>Tenebrio molitor</i>	850	242	20
<i>Notiophilus biguttatus</i>	7,5	1.013	13
<i>Melolontha sp.</i>		960	20
<i>Rhizopertha dominica</i>	1,4	3.600	29
<i>Calandra oryzae</i>	1,7	3.200	29
DIPTERES			
<i>Aedes aegypti</i>		2.330-4.200	26
<i>Phaenicia serricata</i>		95.600	20
<i>Musca domestica</i>	18	3.600	23
<i>Drosophila sp. (repos)</i>		1.560	20
<i>(vol)</i>		21.800	20
<i>Phormia regina</i>	35-40	2.600	25
HYMENOPTERES			
<i>Apis mellifera (repos)</i>		17.500	20
<i>(vol)</i>		87.000	20
<i>Formica sp.</i>		532	20
DICTYOPTERES-ORTHOPTERES			
<i>Blatta orientalis</i>		277	20
<i>Blatella germanica</i>	55	800	27
<i>Schistocerca gregaria</i>	2.000	400	24-25
<i>Cryptocercus punctulatus</i>		28,5	5
LEPIDOPTERES-HOMOPTERES			
<i>Bombyx mori</i>	490	1.100	23
<i>Galleria mellonella</i>	65	2.300	30
<i>Pseudococcus citri</i>	1,3	1.500	24,6

TABLEAU VIII

Données de poids et de consommation d'oxygène pour différents insectes (extrait de ALBRITTON, 1955; ALTMAN & DITTMER, 1964, 1966; KEISTER & BUCK, 1964; SPECTOR, 1956).

Espèce	$\mu\text{l O}_2/\text{h/gr}$	T°C	Auteurs
<i>Kaloterme flavicollis</i>	540	26	LÜSCHER, 1955
<i>Zootermopsis nevadensis</i>	805	32	COOK, 1932
	423	20	<i>idem</i>
	512	19	LÜSCHER, 1955
	1.006	23-25	HUNGATE, 1938
	36,6	3	GILMOUR, 1940
<i>Zootermopsis angusticollis</i>	259,5	24	COOK, 1943
	140-655	12-32	COOK & SMITH, 1942
<i>Reticulitermes lucifugus</i> (ouvrier)	182	20	GHIDINI, 1939
(imago non pigmenté)	173	20	<i>id.</i>
(soldat)	56,5	20	<i>id.</i>
(nymph 1° st)	85,5	20	<i>id.</i>
<i>Reticulitermes santonensis</i>	616-990	24-30	DAMASCHKE & BECKER, 1964
<i>Reticulitermes flavipes</i>	532-1.242	24-32	<i>id.</i>
<i>Heterotermes indicola</i>	644-886	24-32	<i>id.</i>
<i>Nasutitermes ephratae</i>	196-578	22-30	<i>id.</i>
<i>Macrotermes bellicosus</i> (gr. ouvr.)	289	30	RUELLE, 1962
(pet. sol.)	276	30	<i>id.</i>
(gr. sol.)	169	30	<i>id.</i>

TABLEAU IX

Données de la littérature concernant la consommation d'oxygène chez les Isoptères.

Les valeurs indiquées ci-dessus pour les ouvriers des deux espèces de *Cubitermes* sont les moyennes d'un certain nombre de mesures. Au cours de celles-ci, une très grande variation de l'intensité respiratoire a été constatée. Cette variation, constatée au cours de mesures faites de la façon la plus constante possible, provient de nombreux phénomènes liés à la variation entre individus, entre sociétés et aux conditions de l'environnement. Dans les pages suivantes, nous tâcherons d'éclairer quelque peu ces fluctuations.

Un point important doit être souligné: lors d'une expérience, les individus sont retirés de leur nid aux conditions bien particulières pour être transférés dans un respiromètre où l'environnement est tout à fait différent (atmosphère moins humide, absence de CO_2 , enceinte rappelant de très loin les galeries étroites du nid, absence du reste de la société...). Au cours d'une expérience, lorsque la "thermostatisation" du bain et des respiromètres est achevée (après une heure environ), la consommation d'oxygène de la première heure de mesure est assez élevée. Elle décroît ensuite pour se stabiliser à un plateau, les dernières valeurs pouvant parfois représenter la moitié de la consommation d'oxygène enregistrée au cours de la première heure. Lors de nos calculs, nous n'avons pas tenu compte des résultats de cette première heure de mesure.

3. Variations de la consommation d'oxygène.

a. En fonction du dispositif expérimental.

La nature du dispositif expérimental installé dans les respiromètres peut influencer la consommation d'oxygène des individus. Examinons un ensemble de six expériences sur des lots de 150 ouvriers de *C. exiguus* faites au Scholander.

Les dispositifs sont les suivants :

- Expériences I et II : Les termites sont placés dans une cellule de treillis de cuivre fermée par des bouchons de plastique aux extrémités. Ces cellules sont entourées d'un disque de papier-filtre imbibé de 0,4 cc de KOH à 20%. Les respiromètres ne sont pas agités.
- Expériences III et IV: Les termites sont placés sur un disque de papier-filtre de 4,25 cm de diamètre légèrement humidifié. On dépose 0,1 cc de KOH à 10% dans une cuvette de plexiglass fixée sur le côté de la chambre respiratoire. Les respiromètres sont agités.
- Expériences V et VI : Même dispositif que pour les expériences I et II, mais les respiromètres sont agités.

Les résultats de ces expériences figurent au tableau X. Sur cet ensemble de données a été pratiquée une analyse de variance dont les résultats figurent au tableau XI.

Dans cette analyse, la variation entre expériences est significative alors que celle entre les respiromètres ne l'est pas, peu important les expériences. Parmi les comparaisons orthogonales sont significatives les comparaisons (a) et (b), la comparaison (e) l'étant entre 5 et 1%. Dans la comparaison (a), on oppose les expériences avec du papier-filtre comme support des individus à celles comportant une cellule de treillis de cuivre; F y est le plus élevé. En (b) sont comparées les expériences ayant une cellule de treillis de cuivre comme support des individus; dans les unes les respiromètres sont agités, dans les autres non: tout en étant significatif, F a une valeur moins élevée. Une autre différence a pu intervenir aussi dans cette comparaison: les poids moyens des lots d'individus étaient de 580,2 et 563,4 mgr dans les expériences

Resp. Exp.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I	80,33	77,94	68,17	74,90	74,03	83,37	79,03	73,81	81,63	75,33
	136,35	135,88	114,80	127,79	128,12	139,43	130,34	131,83	145,45	135,34
II	82,28	82,06	75,76	82,07	70,78	71,86	75,77	71,43	69,91	85,97
	142,60	142,10	133,48	135,62	123,69	126,83	136,44	137,33	136,11	148,38
III	84,38	104,88	96,25	97,76	94,74	92,79	90,64	98,84	90,85	86,75
	148,95	168,73	171,72	174,28	165,77	163,77	157,11	176,78	158,30	154,56
IV	88,69	90,85	80,49	112,65	90,21	93,01	89,77	94,52	91,93	98,62
	173,30	175,87	160,03	189,46	171,01	168,86	169,35	176,87	175,88	192,24
V	66,87	58,18	70,56	67,30	71,43	73,16	64,26	71,43	61,66	65,57
	137,98	121,90	140,20	129,11	137,41	144,21	133,45	141,63	127,31	129,32
VI	75,12	75,77	71,64	73,16	68,38	77,07	74,03	70,99	78,59	68,39
	142,55	141,22	135,91	134,89	132,47	146,02	139,13	130,31	148,30	130,34

TABLEAU X

Variation de la consommation d'oxygène en fonction des dispositifs expérimentaux. A gauche, les numéros des expériences; au-dessus, ceux des respiromètres dans chacune de ces expériences. Pour celles-ci figurent en première ligne les résultats en $\mu\text{l/h/150 ind.}$, et en seconde ligne les résultats en $\mu\text{l/h/gr. de poids frais}$. Toutes ces valeurs sont les moyennes des données obtenues pour chaque respiromètre.

1. Analyse de variance sur les données par lot de 150 individus.

VARIATION	S. CARRES	DEG.LIB.	VARIANCE	TEST F
Totale	7.690,354	59	-	-
Entre respiromètres	244,828	9	27,203	0,812(N.S.)
Entre expériences	5.937,351	5	1.187,470	35,431(S.S.)
Résiduelle	1.508,176	45	33,515	-

La variation entre expériences s'avérant fortement significative, nous l'avons décomposée en comparaisons orthogonales:

COMPARAISONS	VARIANCE	TEST F
a. III, IV ↔ I, II, V, VI	5.296,730	158,041(S.S.)
b. I, II ↔ V, VI	441,361	13,169(S.S.)
c. I ↔ II	0,021	0,001(N.S.)
d. III ↔ IV	2,549	0,076(N.S.)
e. V ↔ VI	196,690	5,869(S.)

2. Analyse de variance sur les données ramenées au gramme de poids frais.

VARIATION	S. CARRES	DEG.LIB.	VARIANCE	TEST F
Totale	20.038,177	59	-	-
Entre respiromètres	320,828	9	35,648	0,506(N.S.)
Entre expériences	16.548,044	5	3.309,609	46,992(S.S.)
Résiduelle	3.169,305	45	70,429	-

Les comparaisons orthogonales portant sur la variation entre expériences s'organisent comme suit:

COMPARAISONS	VARIANCE	TEST F
a. III, IV ↔ I, II, V, VI	15.734,819	223,414(S.S.)
b. I, II ↔ V, VI	31,952	0,454(N.S.)
c. I ↔ II	69,378	0,985(N.S.)
d. III ↔ IV	637,321	9,049(S.S.)
e. V ↔ VI	74,575	1,049(N.S.)

TABLEAU XI

Analyses de variance sur les données du tableau X.

I et II, de 499,3 et 530,9 mgr dans les expériences V et VI. Cette différence de poids a joué, comme nous le voyons dans la comparaison (e) où il n'y a pas d'autre facteur pour expliquer la variation faiblement significative.

Cette influence de la dimension des individus est confirmée par une analyse de variance pratiquées sur les données ramenées au gramme de poids frais (TABLEAU XI).

Dans la première comparaison, les expériences diffèrent non seulement par la nature du support offert aux individus, mais aussi par la quantité et la concentration de KOH ainsi que par la surface d'absorption du CO_2 : la dépression provoquée par la respiration aurait dû être plus forte dans les expériences I, II, V et VI si l'absorption de CO_2 avait été insuffisante dans les expériences III et IV. Or le phénomène inverse se produit: la dépression est la plus forte là où le KOH est le moins abondant. On pourrait aussi objecter que l'humidité relative maintenue par ces solutions de KOH est plus faible au-dessus des solutions concentrées, cette différence d'humidité relative induisant ainsi une différence d'intensité respiratoire. Nous verrons plus loin que si les termites réagissent par une plus forte évaporation à une diminution du degré hygrométrique du milieu, les différences d'intensité métabolique ne présentent pas un caractère marqué au cours des mesures de consommation d'oxygène telles qu'elles ont été pratiquées.

Le support, sa nature, l'espace offert aux termites ont influencé leur consommation d'oxygène: la cellule en treillis de cuivre, aux dimensions restreintes, aux possibilités plus grandes de contact des termites entre eux et avec le support, se rapprochant des dimensions et de la forme des galeries du nid, a-t-elle provoqué une moins grande agitation des individus ?

Chez ces insectes aveugles, le thigmotactisme et le chimiotactisme sont importants au cours des activités de récolte, de trophallaxie et de construction du nid (GRASSE, 1959; STUART, 1969). Ces sensibilités jouent un grand rôle lorsqu'on transfère les individus dans des milieux artificiels différents. Il est dès lors difficile d'établir un dispositif expérimental qui reproduise le plus fidèlement possible les conditions du nid. Nous nous en sommes tenu aux spécifications suivantes:

- comme support, une cellule de treillis de cuivre comme celle décrite plus haut pour les mesures au Scholander, une capsule de gélatine percée de trous et suspendue à un crochet pour le Warburg;
- pour l'absorption du CO_2 , sauf indications contraires, un peu de KOH à 5% sur un papier-filtre disposé en-dessous des supports dans les deux types de respiromètres (cette concentration permet le maintien d'une humidité relative d'environ 95%);
- une agitation la plus faible possible, qui, tout en brassant le mélange gazeux, évite de perturber trop les individus mis en expérience.

b. En fonction du poids des individus.

Déjà formulée en 1837 par SARRUS et RAMEAUX, la loi des surfaces lie le métabolisme des homéothermes à leurs dimensions linéaires et à leur surface: à température constante, les pertes de chaleur, proportionnelles à la surface libre, sont égales aux productions de chaleur, celles-ci étant liées à la consommation d'oxygène, à la fréquence respiratoire, au rythme cardiaque...

La relation entre la consommation d'oxygène et le poids d'un animal s'énonce de la façon suivante :

$$\text{O}_2 \text{ consommé} = a (\text{Poids})^b$$

ou

$$\log \text{O}_2 = \log a + b \log P.$$

La surface variant comme le carré des dimensions linéaires ou comme la puissance $2/3$ du volume ou du poids (volume multiplié par la densité), un coefficient "b" fortement différent de 0,67 indique un écart à la loi des surfaces. Si "b" approche de l'unité, une relation linéaire existe entre le poids et la consommation d'oxygène (EDWARDS, 1953).

L'application de la loi des surfaces a été étendue aussi aux poïkilothermes. Elle a fait l'objet d'un certain nombre de généralisations. Les animaux contenant moins d'un milligramme d'azote ont un coefficient "b" proche de l'unité; au-delà de cette teneur, le métabolisme croît avec un exposant moindre que celui du poids. D'autre part, au cours du développement de l'oeuf à l'adulte, chez une espèce donnée, "b" peut varier: chez *Artemia salina*, il passe de 0,75 à 1, puis descend à 0,6 (ZEUTHEN, 1953); un phénomène analogue a été constaté au cours de la croissance de larves de certains Plécoptères (KNIGHT & GAUFIN, 1966). En règle générale, le niveau métabolique décroît lorsque l'animal approche de sa dimension maximale: la somme des enzymes et des métabolites qui commandent l'activité métabolique croît moins rapidement que la totalité du protoplasme; lorsque l'animal atteint sa taille adulte, il y a une augmentation proportionnellement plus grande des tissus à valeur métabolique faible: tissus de soutien, tissus de connection, tissus adipeux... (ZEUTHEN, 1953).

Les généralisations interspécifiques peuvent parfois être très étendues. EDWARDS (1953) assigne un "b" de 0,67 aux insectes hémimétaboles et un "b" de 1 aux holométaboles. Chez les crustacés, les valeurs oscillent entre 0,67 et 0,70 (WOLVEKAMP & WATERMAN, 1960); ces auteurs considèrent comme licites des comparaisons interspécifiques si l'on a affaire à des animaux pas trop éloignés du point de vue systématique. Une valeur de 0,7 a été observée chez un ensemble d'Oribates édaphiques (BERTHET, 1964). Chez les termites, aucune étude approfondie de ce genre n'a été effectuée.

La relation entre la consommation d'oxygène et le poids des individus peut prendre des allures variables chez les ouvriers des deux espèces de *Cubitermes* :

1. Sur 59 lots de 150 ouvriers de *C. exiguus* provenant de 13 expériences au Scholander, le coefficient "b" et son intervalle de confiance à 95% sont de $0,65 \pm 0,24$; le coefficient de corrélation entre le poids et la respiration a une valeur de 0,58 (S.S.). L'équation unissant la consommation d'oxygène au poids s'énonce comme suit :

$$\log O_2 = 0,088 + 0,65 \log P \quad (\text{Fig. 5a}).$$

2. Sur 36 lots de 100 ou 150 ouvriers (données ramenées à 100 individus) de *C. sankurensis* provenant de 8 expériences faites au Scholander, "b" et son intervalle de confiance à 95% sont de $1,11 \pm 0,17$. La corrélation a un coefficient de 0,915 (S.S.). La relation entre la consommation d'oxygène et le poids s'énonce:

$$\log O_2 = 1,11 \log P - 1,228 \quad (\text{Fig. 5b}).$$

3. Sur 88 données chez des lots de 10 ouvriers de *C. sankurensis* provenant de 28 expériences faites au Warburg, "b" et son intervalle de confiance sont de $-0,02 \pm 0,23$. La corrélation a un coefficient de $-0,020$ (N.S.). La relation entre la consommation d'oxygène et le poids s'énonce :

$$\log O_2 = 0,808 - 0,02 \log P \quad (\text{Fig. 5c}).$$

Ces résultats sont apparemment contradictoires. Si, dans le cas de *C. exiguus*, on s'approche du coefficient de la loi des surfaces, chez *C. sankurensis* par contre, lors de mesures sur cent ou plus d'ouvriers, la consommation d'oxygène paraît liée à l'évolution du poids de façon linéaire. En fait, dans le second cas, le nombre de valeurs est insuffisant étant donné la variation de poids des ouvriers de loin plus grande chez *C. sankurensis* que *C. exiguus* (voir plus loin): un échantillonnage plus important aurait eu de fortes chances de provoquer un coefficient différent.

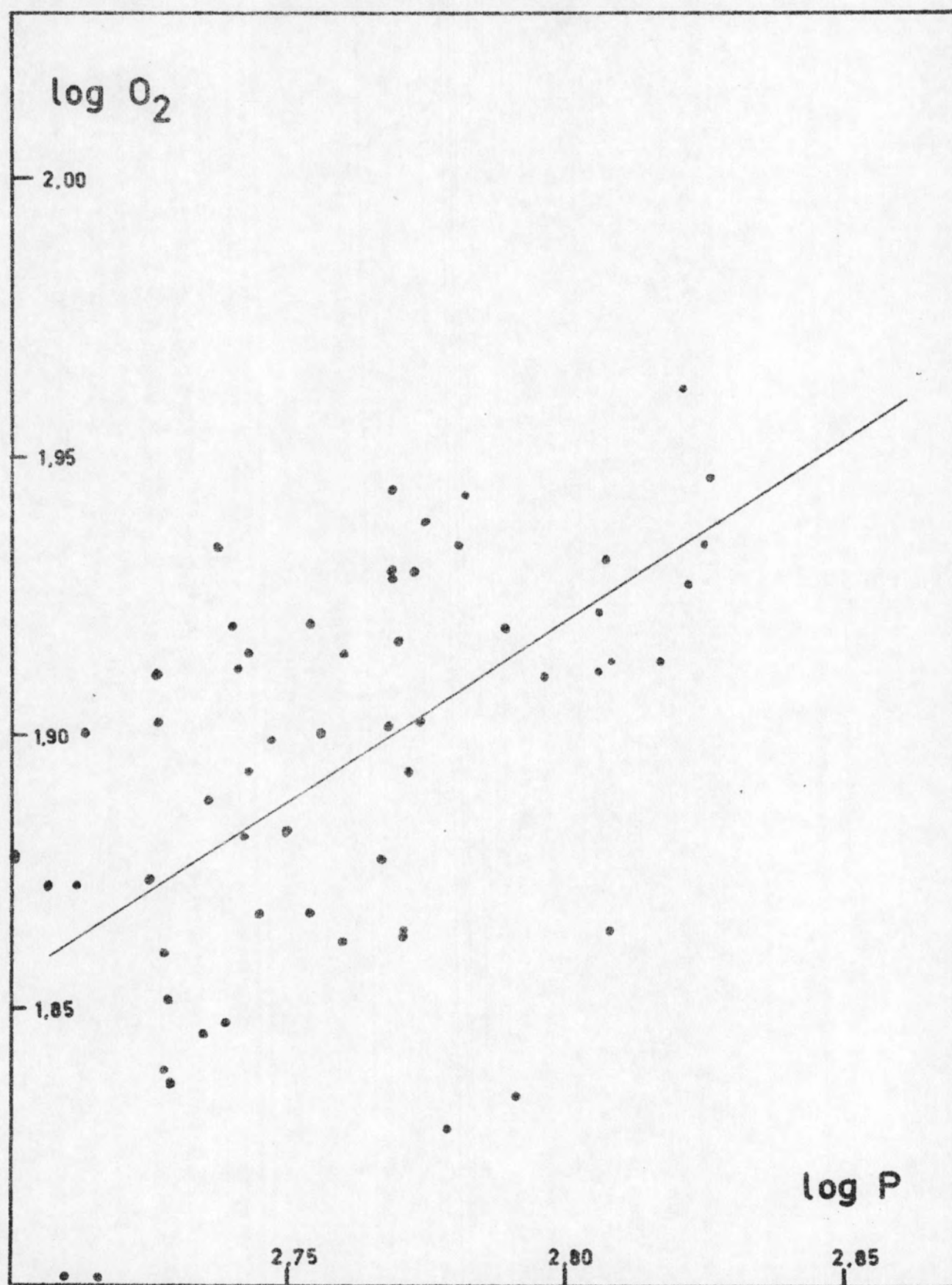
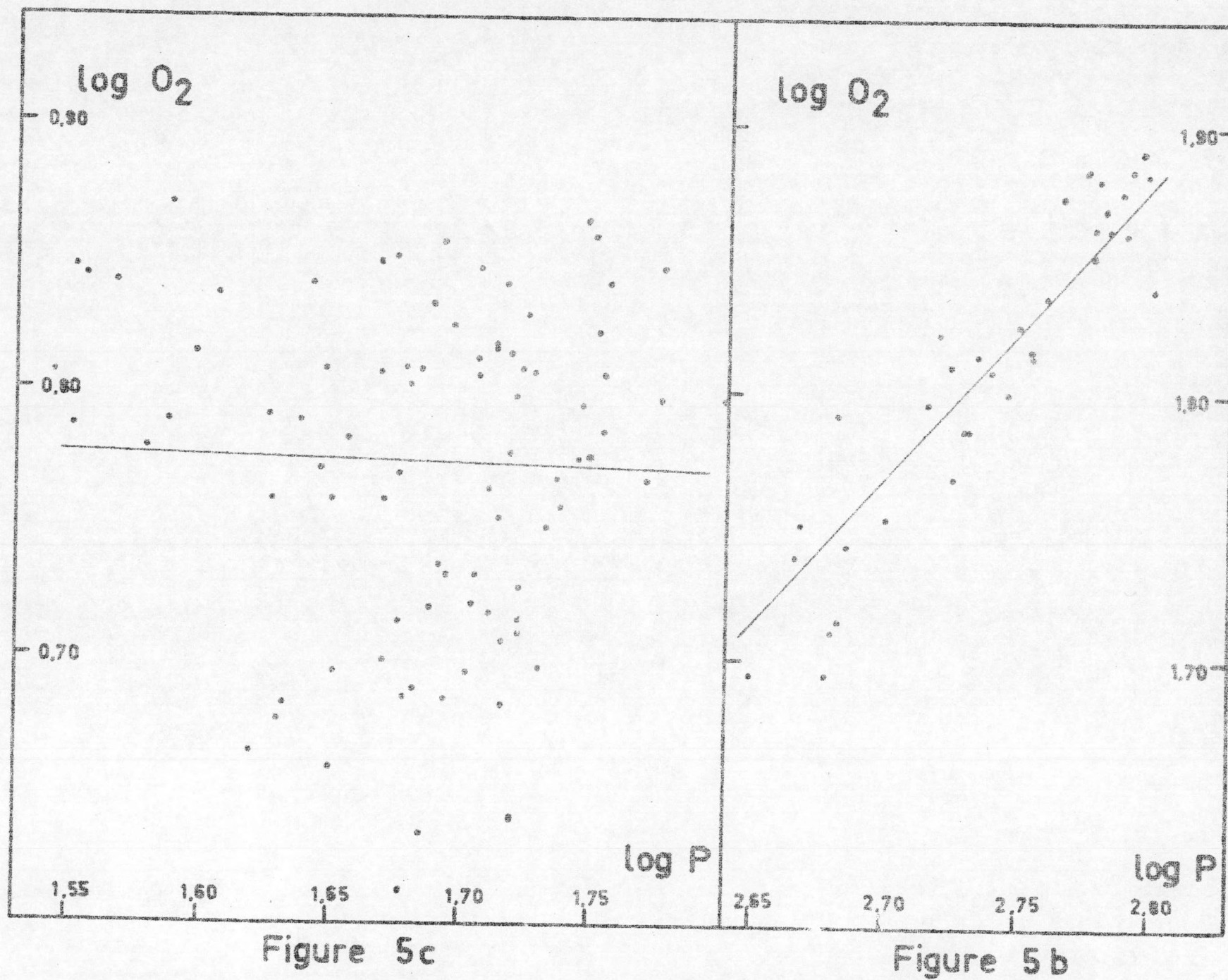


Figure 5a



Dans le cas de mesures effectuées au Warburg sur des lots de 10 ouvriers de *C. sankurensis*, "b" est proche de zéro et le coefficient de corrélation n'est pas significatif: la consommation d'oxygène varie indépendamment de celle du poids. La variation individuelle, partiellement masquée au cours d'expériences pratiquées sur une centaine d'individus, agit davantage lorsque le nombre d'individus est réduit.

Quelle interprétation faut-il donner à ces coefficients "b"? Ce genre de relation lie deux facteurs dont l'évolution est partiellement indépendante: le poids d'un animal peut être déterminé par des éléments qui n'ont pas d'influence directe sur la consommation d'oxygène.

L'étude des poids et de leur variation chez les ouvriers des deux espèces de *Cubitermes* révèle d'abord une assez forte dispersion. Examinons les histogrammes des poids des individus ayant servis à des expériences de consommation d'oxygène (Figures 6 et 7):

1. *C. exiguus*: 582 lots de 100 ou 150 individus; données ramenées à 100 individus; intervalle de classe de 5 mgr);
2. *C. sankurensis*: 236 lots de 10 individus; intervalle de classe de 1 mgr.

Dans le premier histogramme, on distingue deux sommets nettement marqués: le premier entre 380 et 385 mgr, le second entre 420 et 425 mgr; on pourrait encore en préciser un troisième, moins nettement marqué entre 350 et 355 mgr; dans l'ensemble, les poids individuels varient entre 3,2 et 4,5 mgr. Dans le second histogramme, un sommet apparaît entre 52 et 53 mgr; à gauche de ce sommet se trouvent différents pics assez peu contrastés. Les poids individuels varient beaucoup plus, les limites étant de 3,4 et 6,0 mgr. D'après ces histogrammes, les poids des individus ayant servis aux expériences ne sont pas homogènes. Y a-t-il une variation indépendamment des sociétés ou bien chacune de celles-ci contient-elle des individus situés dans le même "range" de poids ?

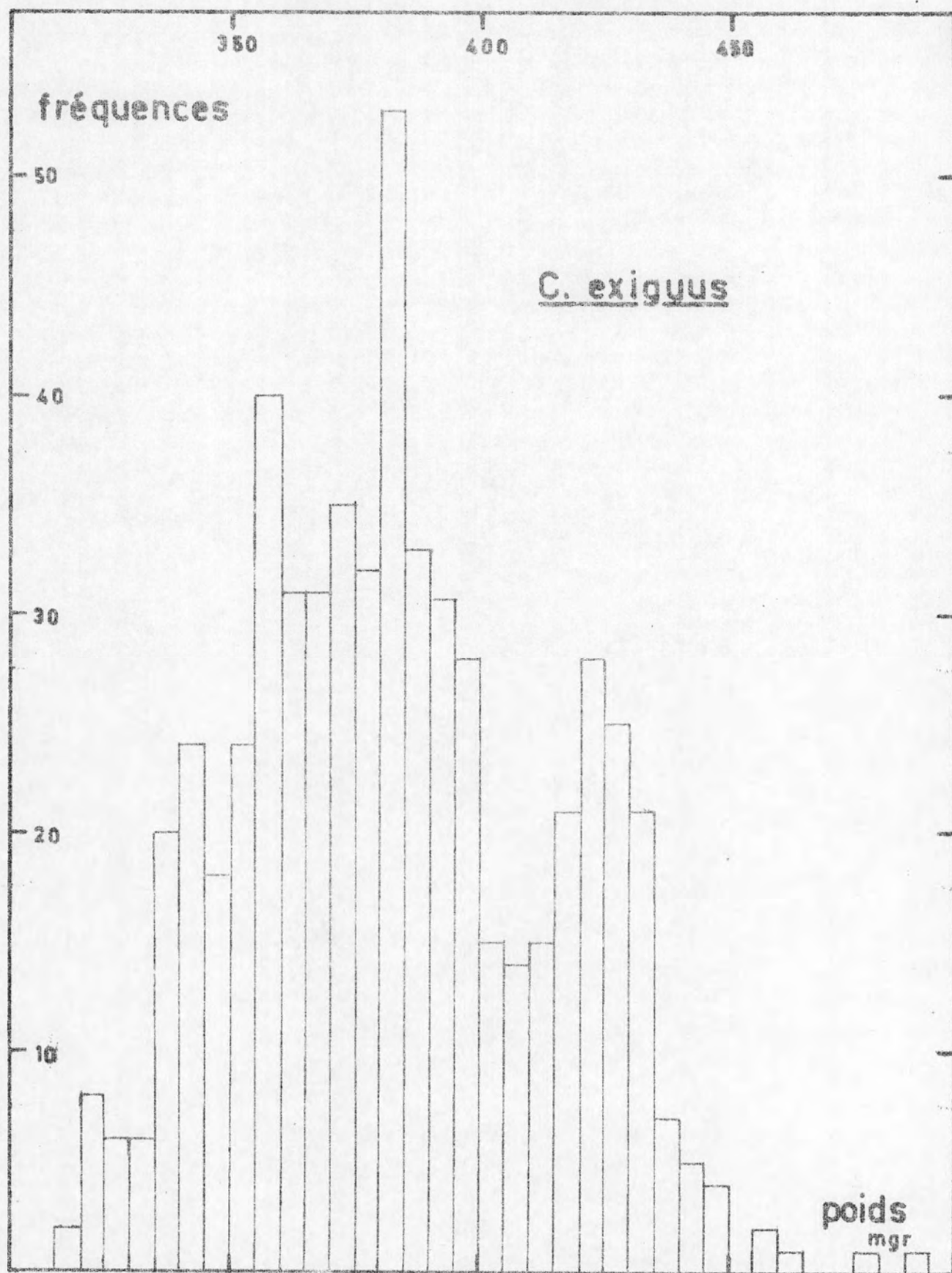


Figure 6

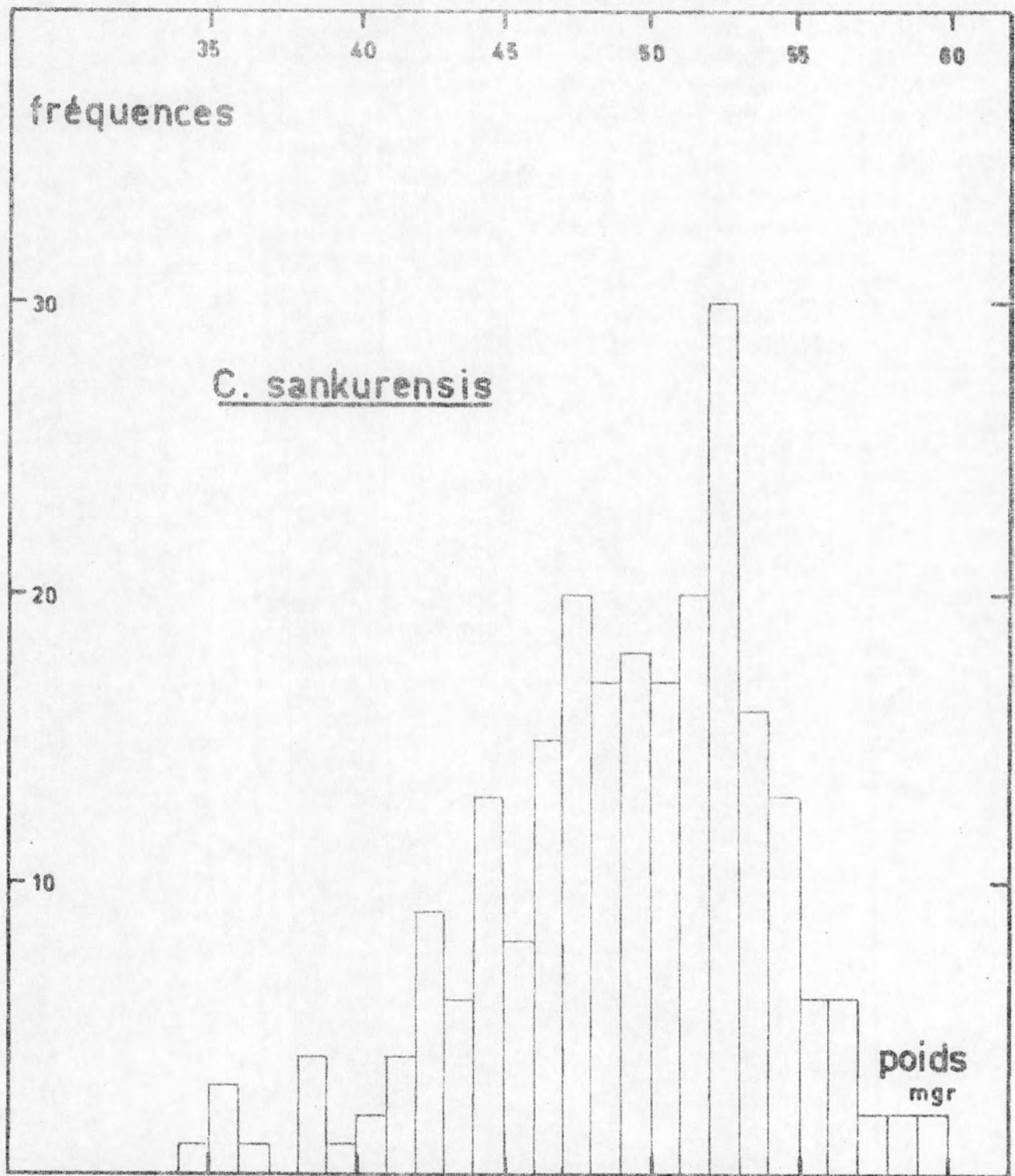


Figure 7

Une analyse de variance sur 200 lots de 100 ou 150 ouvriers de *C. exiguus* provenant de 20 sociétés (données ramenées à 100 individus au tableau XII) donne les résultats suivants :

<u>Variations:</u>	<u>S. carrés</u>	<u>deg.lib.</u>	<u>Variance</u>	<u>Test F</u>
Totale	1.507,43	199	-	-
A l'intérieur des sociétés (1)	18,15	9	2,01	1,827(N.S.)
Entre Sociétés	1.300,36	19	68,44	62,218(S.S.)
Résiduelle	188,92	171	1,10	-

(1) La variation à l'intérieur des sociétés est calculée comme suit : lors d'une expérience de consommation d'oxygène, le premier lot d'individus va dans le respiromètre n° 1, le deuxième dans le n° 2... On a établi la variation entre respiromètres, peu important les expériences.

La variation entre sociétés étant significative, on peut affirmer que le poids d'un ouvrier dépend d'un "facteur termitière" malheureusement incontrôlable: âge de la société, importance de celle-ci, poids du nid... Il peut aussi être fonction d'évènements ayant directement précédé la récolte: heure du dernier repas, conditions météorologiques...

Ces causes interviennent de façon permanente sur le poids des individus si l'accroissement de celui-ci est une fonction de l'âge de l'individu ou de la société; elles interviennent de façon temporaire si l'accroissement est une fonction de la nourriture ingérée ou de l'eau évaporée.

Conséquence du régime humivore des ouvriers, une certaine quantité de substrat minéral inerte au point de vue respiratoire constitue une fraction non négligeable dans l'évaluation du poids d'un individu: en effet le tube digestif contient une masse de grains de sable et de matériaux d'origine végétale. Nous disposons de quelques informations à ce sujet chez les ouvriers de *C. sankurensis*. Après une expérience de mesure de la consommation d'oxygène, les individus sont extraits des respiromètres et placés dans des tubes de centrifugeuse préalablement tarés. On pèse ceux-ci, puis on sèche

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
392,7	384,7	377,7	341,2	321,1	351,3	384,6	379,7	370,2	381,5
382,4	385,0	414,4	344,4	318,2	357,7	415,3	380,8	364,5	405,6
395,9	378,4	373,7	335,3	336,9	351,4	375,1	385,5	372,7	384,6
390,7	403,4	373,9	396,4	347,5	361,6	382,5	372,0	368,1	388,7
385,2	381,5	381,0	351,7	346,5	344,1	384,5	365,6	359,3	383,9
398,6	377,7	377,7	367,2	338,2	351,9	380,5	363,3	359,5	413,4
404,2	370,2	384,6	353,4	321,0	354,7	377,5	369,9	364,5	382,1
373,3	346,7	372,7	356,3	336,2	363,2	379,7	378,8	358,4	398,7
374,1	342,4	382,6	348,5	322,9	353,3	400,1	364,5	362,1	392,2
371,1	396,3	374,2	342,0	338,0	349,8	359,8	362,3	358,0	393,8
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
426,3	395,9	389,5	433,0	419,7	429,5	398,9	374,4	418,5	372,8
430,8	384,5	382,8	423,2	425,5	428,6	396,7	378,3	430,0	371,1
428,7	398,4	357,9	425,3	431,2	429,7	392,8	381,4	428,4	370,5
420,8	389,0	352,5	408,5	426,7	424,7	358,4	383,8	425,6	366,0
425,0	397,2	387,7	416,5	422,9	415,7	397,5	367,5	424,5	366,0
417,4	391,2	384,2	421,4	433,8	428,7	386,1	381,9	417,4	366,4
412,3	399,9	389,4	411,7	422,9	410,6	402,7	371,4	425,7	360,9
431,5	371,1	361,9	420,8	414,8	418,3	394,7	369,6	430,6	361,1
419,7	372,7	390,8	413,5	415,3	422,3	400,1	380,7	411,2	356,2
427,1	392,6	375,5	409,3	422,5	415,4	396,5	377,5	413,1	354,0

TABLEAU XII

Poids (en mgr) de 200 lots de 100 ou 150 ouvriers de *C. exiguus* (données ramenées à 100 individus et groupées par société).

à l'étuve à 110°C sous vide durant 24 heures. Après séchage, les tubes sont à nouveau pesés. On y introduit alors du mélange sulfochromique et l'on détruit à chaud toute la matière organique. On centrifuge, recueille le surnageant et l'on rince plusieurs fois à l'eau distillée, les rinçages étant entrecoupés de centrifugation et prélèvement du surnageant. Après le dernier rinçage, les tubes sont mis à sécher et sont ensuite pesés. Il ne reste plus qu'un peu de sable blanc.

La différence entre le poids frais et le poids à la sortie de l'étuve nous donne la quantité d'eau perdue à l'évaporation. La différence entre le poids sec et celui du sable restant après attaque au mélange sulfochromique représente la quantité de matière organique et d'eau liée que contenaient les individus: elle comprend, outre le protoplasme de l'ouvrier, la matière organique contenue dans le tube digestif. Pour des raisons de simplification, nous appellerons cette fraction le "protoplasme sec".⁽¹⁾

On reprochera peut-être leur manque de précision à des analyses faites sur des échantillons pesant entre 35 et 50 milligrammes au départ et pesés à l'aide d'une balance sensible au dixième de milligramme. En fait ces analyses n'ont qu'une valeur informative sur la relation entre le poids et la consommation d'oxygène. Le tableau XIII donne, en pourcentage du poids frais, la fraction d'eau perdue à l'évaporation, celle de "protoplasme sec" et celle de sable chez une série de lots d'ouvriers de *C. sankurensis*, les individus étant en nombre variable. Grosso modo, on peut dire qu'un ouvrier contient environ 70 % d'eau évaporable, environ 20 % de sable, les 10 % restants étant constitués de la matière organique de l'individu et de sa nourriture. Le pourcentage d'eau peut varier entre 68 et 75 %, celui de "protoplasme sec" entre 6 et 17 %, celui de sable enfin entre 13 et 21 %. Des chiffres analogues ont été obtenus lors de quelques analyses sur des ouvriers de *C. exiguus*.

(1) Outre la matière organique, le mélange sulfochromique a également détruit l'argile que pouvait contenir le tube digestif.

Poids frais en mgr	% Eau	% Prot. sec	% Sable
46,7	68,1	11,8	20,1
46,8	66,8	12,8	20,4
43,8	67,9	12,1	20,0
46,9	67,9	12,0	20,1
36,7	77,4	10,1	12,5
35,5	71,8	11,9	16,3
32,7	72,8	10,4	16,8
48,2	74,5	6,4	19,0
49,5	74,1	7,7	18,2
48,0	72,2	9,2	18,5
48,4	71,1	9,7	19,2
41,4	76,1	6,0	17,9
42,8	75,5	6,3	18,2
44,1	74,4	5,9	19,7
45,7	72,0	6,8	21,2
38,8	68,0	15,7	16,2
33,4	66,8	17,4	15,9
40,1	67,6	15,5	17,0
47,6	69,9	8,4	21,7
40,3	72,5	5,8	21,6
38,7	71,7	8,3	20,0
53,8	70,2	11,1	18,7
53,6	68,0	11,1	20,9
47,1	72,7	6,9	20,4

TABLEAU XIII

Composition chimique grossière d'ouvriers de *C. sankurensis*. Poids frais (ramené à 10 individus) et fractions en pourcentage du poids frais.

Cette matière inerte contenue dans le tube digestif affecte le poids de façon indiscutable sans intervenir dans les échanges respiratoires de l'individu; elle expliquerait la variation observée dans les mesures au Warburg, son importance relative dans cette variation augmentant avec la diminution du nombre d'ouvriers.

La quantité de sable n'est pas le seul facteur à influencer le poids d'un individu: les tissus de celui-ci peuvent avoir un degré d'hydratation variable, et la perte en eau au cours d'une expérience peut atteindre des valeurs importantes et modifier le poids sans affecter apparemment le métabolisme (voir plus loin).

Si, dans le cas d'extrapolations destinées évaluer des bilans énergétiques, la relation consommation d'oxygène-poids doit être connue, cette relation est néanmoins sujette à caution dans notre cas particulier. Nous partageons volontiers l'opinion de KEISTER & BUCK (1964) qui refusent une relation causable entre la dimension du corps et le niveau respiratoire; la tendance actuelle est de localiser le contrôle métabolique à un niveau subcellulaire et enzymatique.

c. En fonction de la température.

La température affecte une réaction chimique en en modifiant la vitesse. Chez les êtres vivants, ensembles hautement complexes de réactions chimiques, la température agit de façon variable. Les animaux poïkilothermes y répondent par des modifications sensibles de leur métabolisme.

L'étude de l'influence de la température sur le métabolisme fait appel à des notions de cinétique chimique (PRECHT & al., 1955; EYRING & al., 1960; LAIDLER, 1956). Les réactions chimiques s'accélèrent lorsque la température s'élève. Un indice utilisé par les biologistes et permettant d'évaluer l'importance de l'action de la température est le coeffi-

cient Q_{10} : celui-ci représente le rapport entre la vitesse d'une réaction à une température donnée et la vitesse de cette réaction à une température de 10°C inférieure à la première :

$$Q_{10} = \frac{k_t + 10}{k_t} \quad \text{où } k = \text{vitesse de réaction}$$

$t = \text{température.}$

L'expression utilisée d'habitude est l'équation de VAN 'T HOFF:

$$Q_{10} = \left[\frac{k_2}{k_1} \right]^{10/(t_2 - t_1)}$$

ou bien

$$\log Q_{10} = \frac{10}{t_2 - t_1} \log \frac{k_2}{k_1}$$

où k_1 et k_2 sont les vitesses de réaction (quantités de produits formés ou éliminés par unité de temps) aux températures t_1 et t_2 .

La valeur de Q_{10} peut être calculée à partir de la droite de régression reliant le logarithme de la consommation d'oxygène à la température :

$$\log O_2 = a + bt \quad \text{et } Q_{10} = 10 \text{ antilog } (b)$$

Mais un être vivant n'obéit pas aux variations de la température de la même façon qu'une réaction chimique simple. Les réactions enzymatiques peuvent se décomposer en un certain nombre d'étapes élémentaires: les valeurs utilisées pour déterminer l'action de la température sur un organisme représentent en fait la résultante d'un grand nombre de réactions de base et la vitesse observée diffère de celle de réactions chimiques simples. On préfère alors caractériser l'influence de la température en termes énergétiques, en faisant appel à la loi d'ARRHENIUS et à la notion d'énergie d'activation. Pour deux températures absolues T_1 et T_2 , l'énergie d'activation

se calcule par

$$\frac{k_2}{k_1} = e^{\frac{(T_2 - T_1)\mu}{T_1 T_2 R}}$$

où μ représente l'énergie d'activation, k_1 et k_2 les vitesses de réaction aux températures absolues T_1 et T_2 , et R la constante des gaz parfaits (1,986 cal/mole). Lorsque, sur un graphique, on place le log. de la consommation d'oxygène en ordonnée et l'inverse de la température absolue en abscisse, la droite réunissant les différents points forme avec l'horizontale un angle de pente α dont la valeur permet l'évaluation de l'énergie d'activation :

$$\mu = 4,574 \operatorname{tg} \alpha = 4,574 \frac{\log k_2 - \log k_1}{(1/T_1) - (1/T_2)}$$

où 4,574 représente R multiplié par la base des logarithmes népériens.

L'énergie d'activation est également appelée "critical thermal increment", "apparent activation energy", "temperature characteristic" (HOAR, 1966). Elle représente, en cinétique chimique, la quantité d'énergie nécessaire par mole pour amener les constituants d'une réaction à l'état activé. La droite de la consommation d'oxygène en fonction de la température représente l'expression d'un ensemble de réactions de l'organisme; cette façon de procéder est évidemment hasardeuse. Néanmoins les valeurs de Q_{10} et d'énergie d'activation permettent de se faire une idée grossière de la marche des événements. La littérature nous renseigne une série de valeurs de Q_{10} chez les animaux: la valeur moyenne se situe entre 2 et 3. Elle peut atteindre un chiffre élevé lorsque le métabolisme est mesuré à de faibles températures: c'est le cas du développement de pupes de *Tenebrio sp.* qui ont un Q_{10} de 5,7 aux environs de 10°C et de 2 aux environs de 30°C (WIGGLESWORTH, 1965) ou le cas d'Oribates de la litière de forêt où une valeur de 4 a été trouvée

pour des températures allant de 0 à 15°C (BERTHET, 1964).

Nous avons mesuré la consommation d'oxygène à 15, 20, 25, 30, 35 et 40°C chez des ouvriers de *Cubitermes exiguus* au Scholander. Les données ont été exprimées en microlitres par individu et par heure; elles n'ont pas été ramenées au poids. Lors de nos calculs, nous n'avons pas tenu compte des expériences faites à 40°C: à cette température, nous ne sommes pas certain de mesurer la consommation d'oxygène d'individus normaux. En effet, après 5 heures d'expérience, la mortalité est élevée, les individus survivants sont inactifs et des défécations nombreuses s'observent sur le support. Les ouvriers sont manifestement en état pathologique grave, et cette température doit être proche de la température létale supérieure.

La droite de régression entre le logarithme de la consommation d'oxygène et la température (fig. 8a) s'énonce

$$\log O_2 = 0,553 + 0,0393 t.$$

L'intervalle de confiance de "b" à 95% est de 0,0162. Le Q_{10} résultant à une valeur de 2,47; il peut varier entre 2,98 et 2,05. Il s'intègre donc dans la gamme des valeurs habituellement obtenues chez les insectes.

Le graphique du logarithme de la consommation d'oxygène et de l'inverse de la température absolue donne une énergie d'activation de 16.467 calories pour l'ensemble des températures (fig. 8b). Toutefois le graphe peut se décomposer en deux droites de coefficients de pente différents. Le premier, de 15 à 25°C, nous indique une énergie d'activation de 24.270 calories; cette dernière décroît entre 25 et 35°C pour prendre une valeur de 8.163 calories. Ce phénomène a déjà été décrit par certains auteurs: l'énergie d'activation diminue lorsque la température dépasse un certain seuil. C'est le cas de *Drosophila sp.* (25.640 calories entre - 1,9 et 10,9°C, 9.670 calories entre 14 et 29°C) et de *Thermobia sp.* (23.300 calories entre 1 et 12°C, 15.100 calories entre 12 et 51°C)(EDWARDS, 1953);

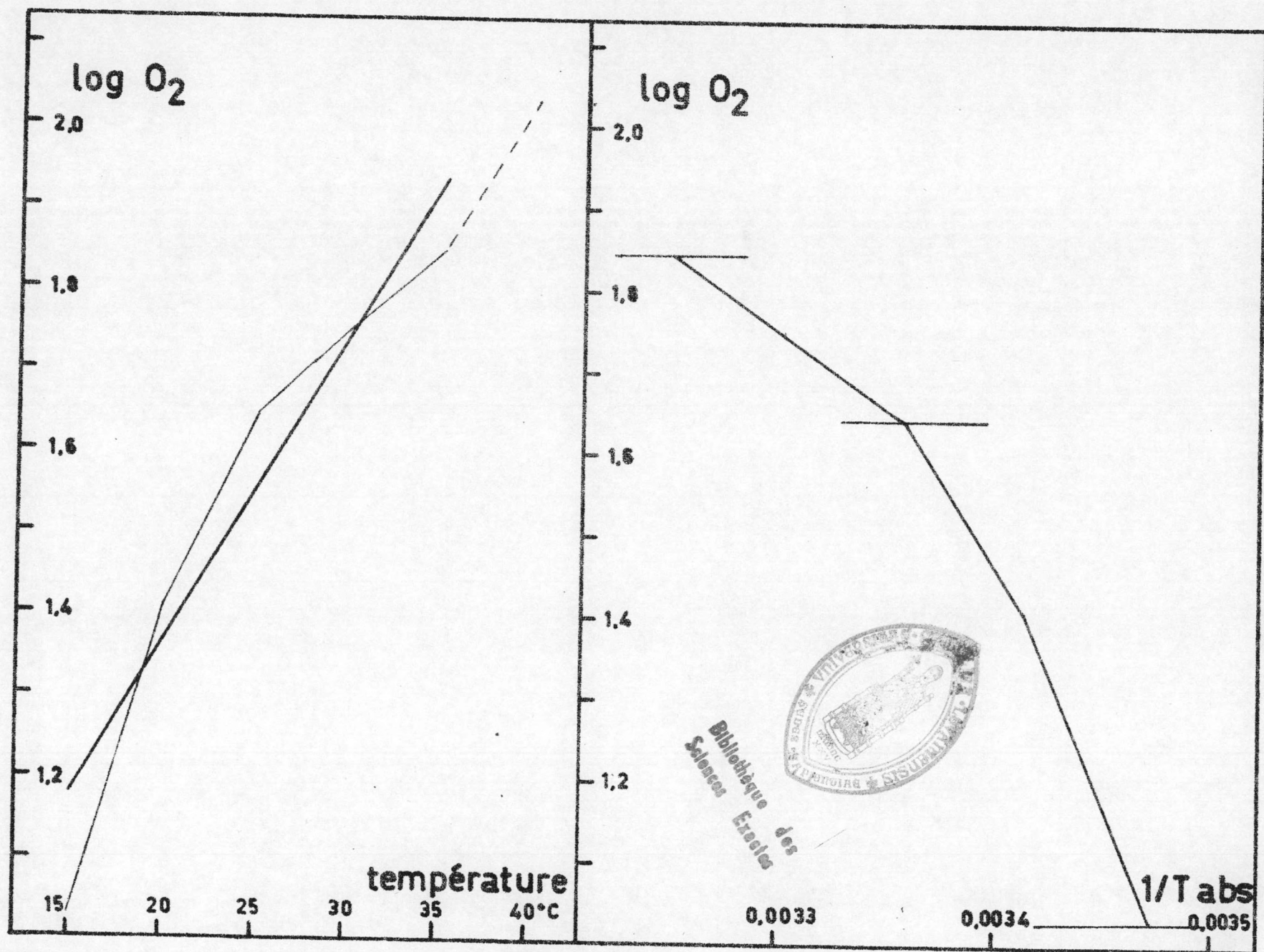


Figure 8

c'est le cas aussi de *Carausius* sp. (29.500 calories entre 5 et 15°C, 11.580 calories entre 18 et 33°C) (WIGGLESWORTH, 1965). Ce dernier auteur explique la diminution de l'énergie d'activation par l'existence de systèmes limitants: à chacun des étages de température correspondrait une réaction maîtresse qui déterminerait le niveau de l'ensemble, chacune de ces réactions ayant sa propre caractéristique de température.

Chez un insecte, les productions de chaleur par le métabolisme compensent théoriquement les pertes de chaleurs, la température du corps restant égale à celle du milieu pour une gamme limitée de températures. Ces pertes de chaleur s'effectuent par évaporation, celle-ci augmentant avec un accroissement de la température (WIGGLESWORTH, 1965).

Lors des expériences citées plus haut, nous avons déterminé l'évaporation subie par les ouvriers de *C. exiguus* en les pesant avant et après les mesures; de plus nous avons tâché de peser les fèces déposées sur les supports afin de corriger les pertes en poids dues à l'évaporation. Celle-ci, en pourcentage du poids frais plus l'intervalle de confiance à 95%, a donné les résultats suivants :

<u>température</u>	<u>évaporation</u>
15°C	3,29 ± 0,45
20°C	4,99 ± 0,23
25°C	8,66 ± 0,68
30°C	7,60 ± 0,57
35°C	8,28 ± 0,39

L'évaporation va croissant de 15 à 25°C; à partir de cette température elle se maintient plus ou moins au même niveau. Les défécations sur les supports suivent également une allure croissante jusque 25°C, puis variable au-delà: 0,43% du poids frais à 15°C, 0,86% à 20°C, 1,15% à 25°C, 0,74% à 30°C et 1,43% à 35°C. A cette dernière température, les résultats varient d'après les expériences: au cours de certaines, on observe environ 0,5% du poids frais en fèces, chez d'autres, les valeurs oscillent entre

2 et 3%. Une certaine quantité d'humidité accompagne ces matières fécales; il est difficile de l'évaluer, mais elle intervient aussi dans les pertes d'eau de l'organisme et tendrait à les rendre légèrement supérieures aux valeurs indiquées ci-dessus.

Si l'on rapproche les valeurs de consommation d'oxygène et d'évaporation en fonction de la température, on constate chaque fois que le point d'inflexion du graphe se trouve à 25°C: l'activité respiratoire croît plus vite entre 15 et 25°C qu'entre 25 et 35°C; il en est de même pour l'évaporation. Les deux phénomènes sont liés fondamentalement: le type de matériau oxydé au cours du métabolisme est responsable de la quantité d'eau évaporée et de la quantité d'oxygène consommée. Y a-t-il modification du substrat oxydé avec l'augmentation de la température ? L'hypothèse est séduisante, mais il ne faut pas oublier deux choses: nous mesurons le métabolisme des termites dans un milieu artificiel qui modifie leurs réactions: ensuite l'évaporation de ces insectes faiblement chitinisés peut se faire au niveau du tégument et libérer une certaine quantité d'eau qui n'est pas directement liée aux oxydations cellulaires.

Chez des lots de 10 ouvriers de *C. sankurensis*, nous avons mesuré la consommation d'oxygène au Warburg à 20, 25, 30, 35°C. La relation entre le logarithme de la consommation d'oxygène et la température est

$$\log O_2 = 0,036 t - 0,321$$

la consommation d'oxygène étant exprimée en microlitres par heure et par lot de 10 individus; cela nous donne un Q_{10} de 2,30 pouvant varier entre 2,43 et 2,18. L'énergie d'activation est de 14.392 calories pour l'ensemble de ces températures (Fig. 9). Le graphe de la consommation d'oxygène par rapport à la température montre également un changement de pente: on peut le diviser en deux zones, la première de 20 à 30°C avec une énergie d'activation de 16.654 calories, la seconde de 30 à 35°C avec une énergie d'activation de 9.571 calories.

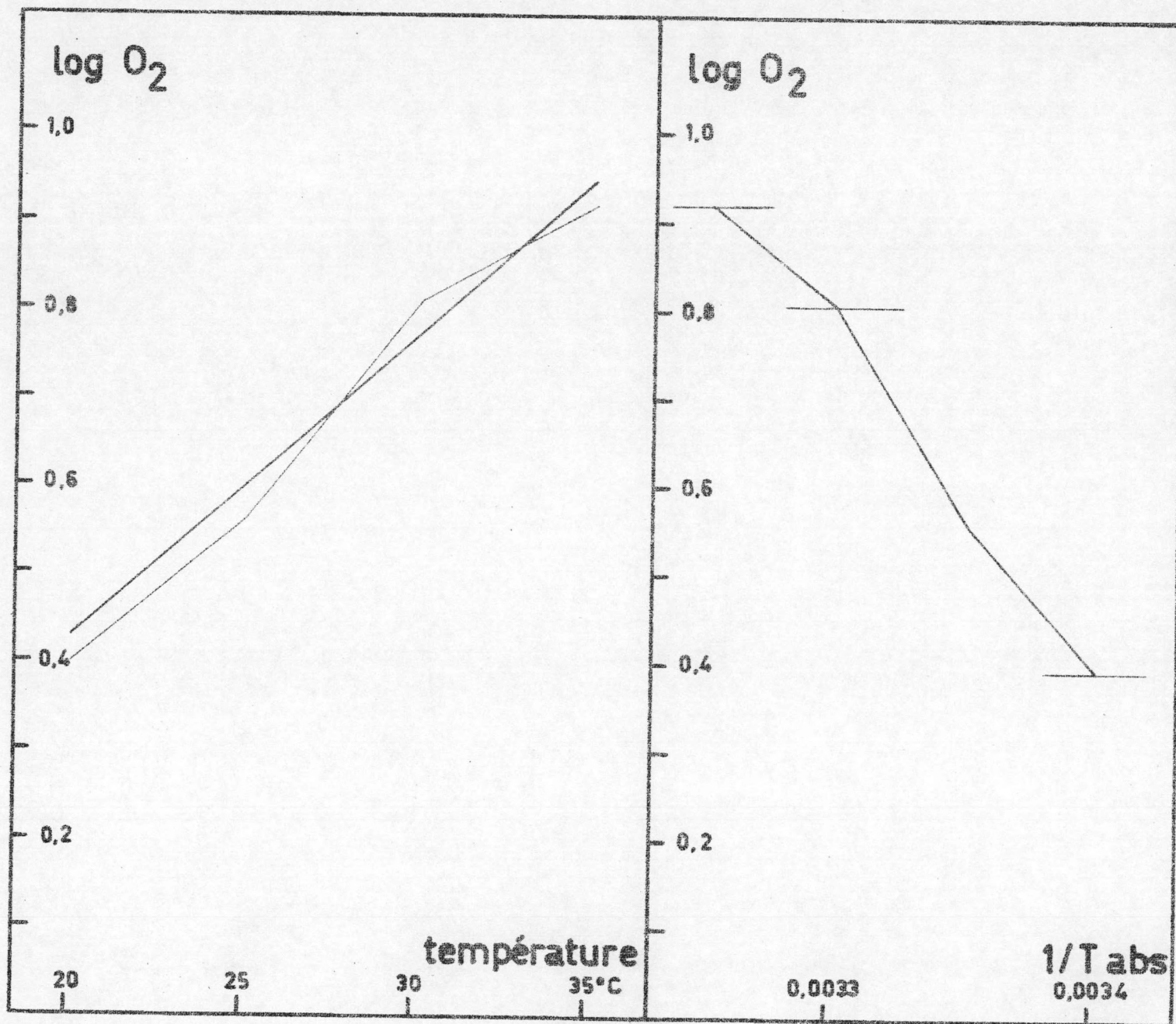


Figure 9

Les valeurs de Q_{10} et d'énergie d'activation sont assez semblables chez ces deux espèces d'Isoptères. Qu'en est-il chez d'autres espèces ? Malheureusement la littérature n'abonde pas en données concernant la consommation d'oxygène des termites en fonction de la température. Un travail assez ancien (COOK & SMITH, 1942) nous indique la réaction à différentes températures (4, 8, 12, 16, 20, 24, 28 et 32°C) d'individus de *Zootermopsis angusticollis* provenant d'élevages à 4, 9, 19 et 29°C. Nous référant aux graphiques fournis par ces auteurs, nous avons tenté de calculer le Q_{10} et l'énergie d'activation sur l'ensemble de leurs données de consommation d'oxygène :

- Elevage à 29°C: $Q_{10} = 2,52$
 - énergie d'activation totale : 14.700 calories
 - 4 - 20°C : 20.900 calories
 - 20 - 32°C : 5.300 calories
- Elevage à 19°C: $Q_{10} = 2,44$
 - énergie d'activation totale : 14.400 calories
 - 4 - 20°C : 19.300 calories
 - 20 - 32°C : 6.900 calories
- Elevage à 9°C: $Q_{10} = 2,26$
 - énergie d'activation totale : 13.700 calories
 - 4 - 20°C : 17.600 calories
 - 20 - 32°C : 8.000 calories
- Elevage à 4°C: $Q_{10} = 2,97$
 - énergie d'activation totale : 18.300 calories
 - 4 - 20°C : 25.800 calories
 - 20 - 32°C : 15.100 calories

Les valeurs de Q_{10} et d'énergie d'activation décroissent avec la température de l'élevage, sauf à 4°C où il s'est produit une modification fondamentale. Si nous nous référons à l'élevage à 19°C, température proche de celle de l'habitat naturel selon ces auteurs, nous voyons que ces valeurs ne diffèrent pas sensiblement de celles observées chez les deux espèces de *Cubitermes*. Remarquons toutefois que nous avons affaire à des termites très différents au point de vue symbiose, nourriture, région géographique...

D'autres données plus récentes sont fournies par DAMASCHKE & BECKER (1964): lors d'une étude de l'influence des modifications locales des champs magnétique et électrique terrestres sur le métabolisme d'Isoptères, ces auteurs établissent les courbes de la consommation d'oxygène en fonction de la température chez des groupes de 100 ouvriers ou pseudergates de *Nasutitermes ephratae*, *Reticulitermes santonensis* et *Heterotermes indicola*, espèces dont ils possèdent des élevages dans leur laboratoire berlinois. A partir des graphiques publiés, nous avons essayé de reconstituer les données de degré en degré et d'en calculer le Q_{10} et l'énergie d'activation: chez *Heterotermes indicola*, Q_{10} de 2,70 et énergie d'activation de 16.300 calories (25 à 30°C); chez *Nasutitermes ephratae*, Q_{10} de 4,62 et énergie d'activation de 23.120 calories (22 à 30°C); chez *Reticulitermes santonensis*, Q_{10} de 5,01 et énergie d'activation de 27.230 calories (24 à 28°C). Il faut attacher de sérieuses réserves à ces valeurs, les données ayant servi à leur calcul étant tirées de graphiques à échelle réduite; en outre la gamme de température utilisée est assez faible. Ces auteurs ne précisent pas non plus le mode opératoire suivi; ils constatent cependant que des perturbations locales des champs magnétique et électrique terrestres peuvent modifier assez fortement la réaction des termites par rapport à la température et parfois en inverser le sens.

Il nous est difficile, étant donné la pauvreté des données de la littérature, de nous livrer à une étude comparative plus étendue de la relation métabolisme - température chez les Isoptères.

d. En fonction de l'humidité relative.

L'importance de l'humidité relative du milieu et son influence sur la biologie des termites ont été soulignées par une série de travaux. L'humidité relative à l'intérieur des nids est généralement voisine de 90 à 95%: c'est le cas chez

Nasutitermes exitiosus d'Australie (FYFE & GAY, 1938), chez *Amiterms atlanticus* d'Afrique du Sud (SKAIFE, 1955), chez *Amiterms evuncifer*, *Thoracotermes macrothorax*, *Microcerotermes edentatus*, *Cephalotermes rectangularis* et *Macrotermes bellicosus* en Côte d'Ivoire (LÜSCHER, 1961).

La réaction de termites à l'égard d'humidités différentes en conditions artificielles est aussi très semblable: leurs préférences vont à des milieux où l'humidité est proche de la saturation. Les essais ont eu lieu chez plusieurs espèces de *Reticulitermes*, de *Kalotermes*, de *Zootermopsis*, de *Nasutitermes*, de *Microcerotermes* et de *Heterotermes* (BECKER, 1942, 1965; ERNST, 1957; GEIGY & ERNST, 1951; KLEE, 1960; SEN-SARMA, 1965; SEN-SARMA & CHATTERJEE, 1966; STRICKLAND, 1950). Certains termites montrent néanmoins une certaine résistance à une diminution de l'humidité: c'est le cas de la majorité des *Kalotermitidae* américains (COLLINS, 1969; COLLINS & RICHARDS, 1963, 1966), de *Nasutitermes arborum* (ERNST, 1957) et *N. ephratae* (BECKER, 1965), et de *Reticulitermes tibialis* (STRICKLAND, 1950). EMERSON (1956) publie une liste des réactions de termites panaméens soumis à des humidités différentes. Enfin BOUILLON (1964) a montré que l'humidité intervient de façon prépondérante dans le choix du terrain à exploiter lors d'essais d'élevages de *Cubitermes exiguus*. De l'ensemble de ces données, il ressort qu'une humidité élevée est nécessaire à la survie des termites. Cette exigence croît avec l'évolution au sein de l'ordre: chez les *Termitidae*, elle semble plus stricte que chez les familles inférieures. Cette évolution est liée à celle du nid et au choix de la nourriture (BOUILLON, 1970).

Quelle est la réaction métabolique des termites humivores à des humidités différentes ? Nous avons tenté d'y répondre en mesurant la consommation d'oxygène d'ouvriers de *C. exiguus* exposés à des humidités et des températures différentes.

La modification de l'humidité relative à l'intérieur des respiromètres a été provoquée en utilisant des solutions de KOH à diverses concentrations: outre leur faculté d'absorber le CO_2 émis lors de la respiration, ces solutions développent au-dessus d'elles des tensions de vapeur dont l'importance est fonction de la concentration et de la température. Les ouvrages spécialisés (NAT. RES. COUNC., 1928) donnent des tables des pressions partielles de vapeur d'eau au-dessus de solutions de KOH; en voici les valeurs pour les températures et les concentrations de KOH que nous avons utilisées:

<u>% KOH</u>	<u>Pression partielle de vapeur d'eau</u> <u>en mm Hg à</u>			<u>Hum. rel. %</u>
	<u>25°C</u>	<u>30°C</u>	<u>35°C</u>	
-	23,8	31,8	42,2	100
5	22,9	30,7	40,6	96,2
10	21,8	29,3	38,9	92,2
20	18,8	25,1	33,3	78,9
30	14,4	19,5	25,8	61,1
40	8,7	11,8	15,6	37,0
50	3,5	5,0	6,5	15,4

Le dispositif expérimental était le suivant: des groupes de 150 individus étaient placés dans des cellules de treillis de cuivre, celles-ci étant entourées d'un disque de papier-filtre de 4,5 cm de diamètre supportant 0,5 cc de la solution de KOH. Avant et après l'expérience, les individus étaient pesés; en outre, à la fin de l'expérience, la quantité de fèces déposées sur le support était déterminées.

Examinons tout d'abord les résultats de 6 expériences faites à 30°C, avec des solutions de KOH à 5, 10 et 20% (résultats au tableau XIV). Une analyse de variance pratiquée sur les données moyennes de chaque respiromètre au cours de chaque expérience a donné les résultats suivants (données par heure et lot de 150 ouvriers):

KOH	20%			10%			5%			
Resp. Exp.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I	73,81 127,95	84,89 136,28	73,38 130,40	76,82 133,91	69,70 120,87	72,72 127,41	71,04 125,46	72,76 127,76	72,98 121,61	60,28 111,68
II	75,77 133,05	70,56 123,53	73,60 127,29	74,45 133,42	65,39 119,23	66,46 121,94	72,76 131,15	71,90 126,53	75,13 137,40	70,61 129,91
III	82,06 125,86	75,33 116,94	78,70 121,40	87,61 134,07	87,62 131,96	70,78 109,07	77,28 118,91	76,42 119,03	78,14 124,97	77,93 123,19
IV	75,99 136,84	79,24 144,95	85,75 153,38	85,89 155,54	81,14 150,57	69,92 129,67	77,50 141,75	72,97 135,74	71,90 132,39	74,92 139,51
V	72,30 126,36	69,91 114,90	74,90 129,83	69,27 118,80	75,96 131,90	77,26 124,59	75,56 131,82	76,85 128,52	77,71 132,10	76,85 130,10
VI	79,02 123,57	80,54 124,64	84,67 131,68	87,18 138,12	91,97 144,26	89,13 142,35	88,69 143,39	95,37 147,33	94,29 149,76	89,98 140,46

TABLEAU XIV

Consommation d'oxygène de lots de 150 ouvriers de *C. exiguus* à 30°C en présence de solutions de KOH à diverses concentrations. Ordonnance du tableau et signification des lignes pour chaque expérience: voir en bas du tableau X. Idem pour le tableau XV.

<u>Variation</u>	<u>S. carrés</u>	<u>deg. lib.</u>	<u>Variance</u>	<u>Test F</u>
Totale	3.101,071	59	-	-
Entre respiromètres	163,843	9	18,205	0,711 (N.S.)
Entre expériences	1.785,716	5	357,143	13,957 (S.S.)
Résiduelle	1.151,512	45	25,589	-

La variation entre expériences est significative; celle entre respiromètres et donc entre humidités relatives différentes ne l'est pas. Si nous calculons la variation entre humidités en regroupant les respiromètres et que nous l'opposons à une variation résiduelle où nous avons introduit la variation entre expériences, nous obtenons un F de 0,120 (N.S.). Les résultats de l'analyse de variance sont similaires si on la pratique sur les données ramenées au poids.

Nous avons fait état plus haut d'une influence du dispositif expérimental sur la consommation d'oxygène: une variation significative apparaissait entre deux dispositifs comportant une différence de support des individus et une différence de concentration des solutions de KOH. Cette dernière n'a pu intervenir que pour une très faible part dans la variation observée.

L'étude de la réaction des termites au point de vue évaporation se fait par l'établissement des pourcentages d'eau perdue, par différence entre poids initial et poids final, correction faite pour la quantité de matière déféquée; elle donne les résultats suivants (avec l'intervalle de confiance à 95%):

<u>KOH</u>	<u>% d'eau perdue</u>
5%	8,78 $\pm$ 0,76
10%	9,14 $\pm$ 0,51
20%	9,62 $\pm$ 0,35

Grosso modo, la perte par évaporation s'accroît de 0,5% quand l'humidité relative descend de 95 à 80% dans les respiromètres au début des expériences; ces valeurs ne s'écartent guère de celles observées plus haut lors de l'étude de l'influence de la température sur la consommation d'oxygène.

Poussant plus loin nos essais, nous avons mesuré la consommation d'oxygène d'ouvriers en présence de solutions de KOH à 10, 20, 30, 40 et 50% aux températures de 25, 30 et 35°C. Le dispositif expérimental était le même que celui cité plus haut. Les résultats en valeurs moyennes par respiromètre figurent au tableau XV; ils ont fait l'objet d'une série d'analyses de variances (TABLEAU XVI).

La première traite des valeurs en microlitres par heure et par lot de 150 individus. Nous constatons que la variation entre concentrations de KOH est significative, que celle entre températures l'est hautement tandis que la variation due à l'interaction entre ces deux facteurs ne l'est pas; les résultats ne diffèrent pas si l'on introduit cette dernière variation dans la variation résiduelle. Les comparaisons orthogonales nous montrent que la variation entre solutions de KOH tire son origine de l'opposition entre la concentration à 50% et les autres. Enfin lorsqu'on pratique des analyses de variance à l'intérieur de chaque zone de température, on observe un accroissement de la variation entre expériences au fur et à mesure que la température s'élève.

Dans les analyses de variance pratiquées sur les données ramenées au gramme de poids frais, toutes les variations sont si significatives.

Que tirer comme conclusions de ces analyses ? Tout d'abord celle menée sur les données ramenées au gramme de poids frais est entachée d'une certaine erreur: la perte de poids due à l'évaporation a été différente suivant la concentration en KOH, comme nous le verrons plus loin; le poids de l'animal en cours d'expérience n'est plus le poids frais du début et les résultats de la consommation d'oxygène par gramme devraient pouvoir être corrigés durant l'expérience. Néanmoins il apparaît que l'influence de la température a été prépondérante dans l'intensité respiratoire. Par contre celle de l'humidité relative du milieu l'a été beaucoup moins, et si l'on s'en

KOH	10%		20%		30%		40%		50%	
Resp. Exp.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I	56,06 93,71	49,64 83,27	50,16 85,13	42,36 78,79	54,27 91,03	50,68 87,50	52,68 87,22	53,13 89,74	48,67 81,10	48,45 81,46
II	51,19 91,15	44,54 78,50	52,61 91,97	40,80 70,87	49,79 90,30	49,79 86,90	49,06 88,07	46,35 83,61	48,21 84,44	42,98 75,91
III	55,84 88,95	50,08 77,65	43,91 68,34	43,24 67,74	53,15 83,48	44,62 71,28	49,06 76,85	48,83 75,61	47,53 77,06	43,21 69,74
IV	51,63 92,32	49,86 89,57	47,93 86,24	45,25 82,43	51,58 93,94	45,07 82,02	47,70 88,12	46,12 85,14	40,25 75,32	37,98 71,52
V	50,08 83,62	48,31 81,03	47,92 80,21	43,24 73,55	48,89 84,76	46,42 82,12	44,57 77,23	41,62 74,47	47,48 82,29	47,70 81,59
VI	78,98 133,01	77,69 134,69	80,98 135,50	72,51 124,48	89,45 150,14	82,23 140,13	88,76 147,95	76,36 137,16	67,93 121,52	68,16 115,73
VII	78,12 133,72	72,94 127,03	71,64 133,43	70,78 133,87	88,14 151,57	80,70 140,03	88,98 152,33	73,48 135,38	63,24 107,89	67,49 119,80
VIII	71,43 125,25	67,54 117,02	76,42 131,28	68,17 120,22	66,26 119,16	65,17 114,81	65,51 116,80	65,29 118,33	62,34 109,23	63,02 116,23
IX	81,36 141,88	81,99 133,46	86,10 152,96	90,95 156,44	87,07 153,24	84,08 144,00	94,42 165,31	94,64 160,65	85,93 154,82	82,87 143,90
X	92,66 156,24	83,25 151,97	91,16 168,85	88,63 157,32	90,48 167,35	81,94 156,14	91,82 162,84	86,19 158,47	90,76 160,44	76,07 150,77
XI	98,72 153,78	100,82 152,94	103,61 161,77	102,56 157,18	108,83 172,45	101,57 157,09	102,65 166,77	107,41 168,68	105,01 162,91	107,20 168,96

TABLEAU XV

Consommation d'oxygène de lots de 150 ouvriers de *C. exiguus* à diverses températures (I à V: 25°C; VI à VIII: 30°C; IX à XI: 35°C) en présence de solutions de KOH à diverses concentrations.

1. Analyses de variance sur les données par lot de 150 individus.

VARIATION	S. CARRES	DEG.LIB.	VARIANCE	TEST F
Totale	44.743,673	109	-	-
Entre KOH	496,662	4	124,165	2,792(S.)
Entre températures	39.543,420	2	19.771,710	444,566(S.S.)
Interactions	478,539	8	59,817	1,345(N.S.)
Résiduelle	4.225,052	95	44,474	-

COMPARAISONS ORTHOGONALES	VARIANCE	TEST F
a. 50% ↔ 10, 20, 30, 40%	398,146	8,952(S.S.)
b. 10, 20% ↔ 30, 40%	74,833	1,683(N.S.)
c. 10% ↔ 20%	22,983	0,517(N.S.)
d. 30% ↔ 40%	0,700	0,016(N.S.)

VARIATION	S. CARRES	DEG.LIB.	VARIANCE	TEST F
<u>25°C</u>				
Totale	789,424	49	-	-
Entre KOH	219,582	4	54,895	4,950(S.S.)
Entre expériences	115,148	4	28,787	2,596(S.)
Résiduelle	454,695	41	11,090	-

<u>30°C</u>				
Totale	2.431,976	29	-	-
Entre KOH	611,944	4	152,986	5,122(S.S.)
Entre expériences	679,889	2	339,945	11,381(S.S.)
Résiduelle	687,021	23	29,871	-

<u>35°C</u>				
Totale	2.431,976	29	-	-
Entre KOH	143,675	4	35,919	1,948(N.S.)
Entre expériences	1.864,241	2	932,121	50,556(S.S.)
Résiduelle	424,059	23	18,437	-

TABLEAU XVI (1° partie)
Analyses de variance sur les données
du tableau XV.

2. *Analyses de variance sur les données ramenées au gramme de poids frais.*

VARIATION	S. CARRES	DEG.LIB.	VARIANCE	TEST F
Totale	122.719,627	109	-	-
Entre KOH	1.328,522	4	332,130	5,082(S.S.)
Entre températures	113.551,522	2	56.775,700	868,733(S.S.)
Interactions	1.630,981	8	203,873	3,120(S.)
Résiduelle	6.208,685	95	65,355	-
<u>25°C</u>				
Totale	2.361,196	49	-	-
Entre KOH	549,650	4	137,413	5,099(S.S.)
Entre expériences	706,561	4	176,640	6,554(S.S.)
Résiduelle	1.104,986	41	26,951	-
<u>30°C</u>				
Totale	4.508,816	29	-	-
Entre KOH	1.652,965	4	413,241	6,346(S.S.)
Entre expériences	1.488,419	4	372,103	5,715(S.S.)
Résiduelle	1.367,432	21	65,116	-
<u>35°C</u>				
Totale	2.298,175	29	-	-
Entre KOH	756,887	4	189,222	4,813(S.S.)
Entre expériences	715,755	4	178,939	4,552(S.S.)
Résiduelle	825,533	21	39,311	-

TABLEAU XVI (2° partie)
Analyses de variance sur les données
du tableau XV.

tient à l'analyse de variance sur les données non transformées en fonction du poids, elle n'a eu d'importance que dans le cas de conditions très sévères.

Et pourtant les ouvriers ont réagi à ces différentes humidités. La figure 10 montre que l'évaporation est fonction à la fois de la température et de l'humidité relative du milieu: le phénomène semble accéléré avec l'accroissement de température.

Cette quantité d'eau perdue n'a pas altéré de façon notable le métabolisme respiratoire observé. Il peut y avoir deux raisons à ce phénomène: la première est que l'évaporation entraîne une perte d'eau libre qui n'affecte que légèrement le degré d'hydratation des tissus de l'animal: certains auteurs sont en faveur de la constance du degré d'hydratation des tissus; selon eux, un insecte soumis à la dessiccation pourrait perdre 50% de son eau, mais le degré d'hydratation tissulaire n'aurait déchu que de 10% (KEISTER & BUCK, 1964).

La deuxième est que les termites utilisés lors d'une expérience sont d'abord retirés de leur nid après fragmentation de celui-ci; on les dénombre, on les pèse et enfin on les place dans les respiromètres qui doivent encore subir une équilibration thermique avant le début des mesures. S'il y a réaction contre la baisse d'humidité, une majeure partie peut se dérouler durant les trois heures qui précèdent la première mesure; elle a lieu au cours des manipulations préparatoires à l'expérience; elle est incontrôlable. Lors du début des mesures, on n'enregistre plus que les derniers remous de cette réaction.

Celle-ci est sensible: les termites ont contribué à réduire le déficit de saturation au sein des respiromètres. Si nous connaissons le pourcentage d'humidité relative du milieu au début des mesures par la concentration en KOH, il est plus difficile d'évaluer celui existant à la fin des mesures; il a en tout cas été réduit. Ce facteur tend aussi à réduire l'amplitude de la réaction des termites.

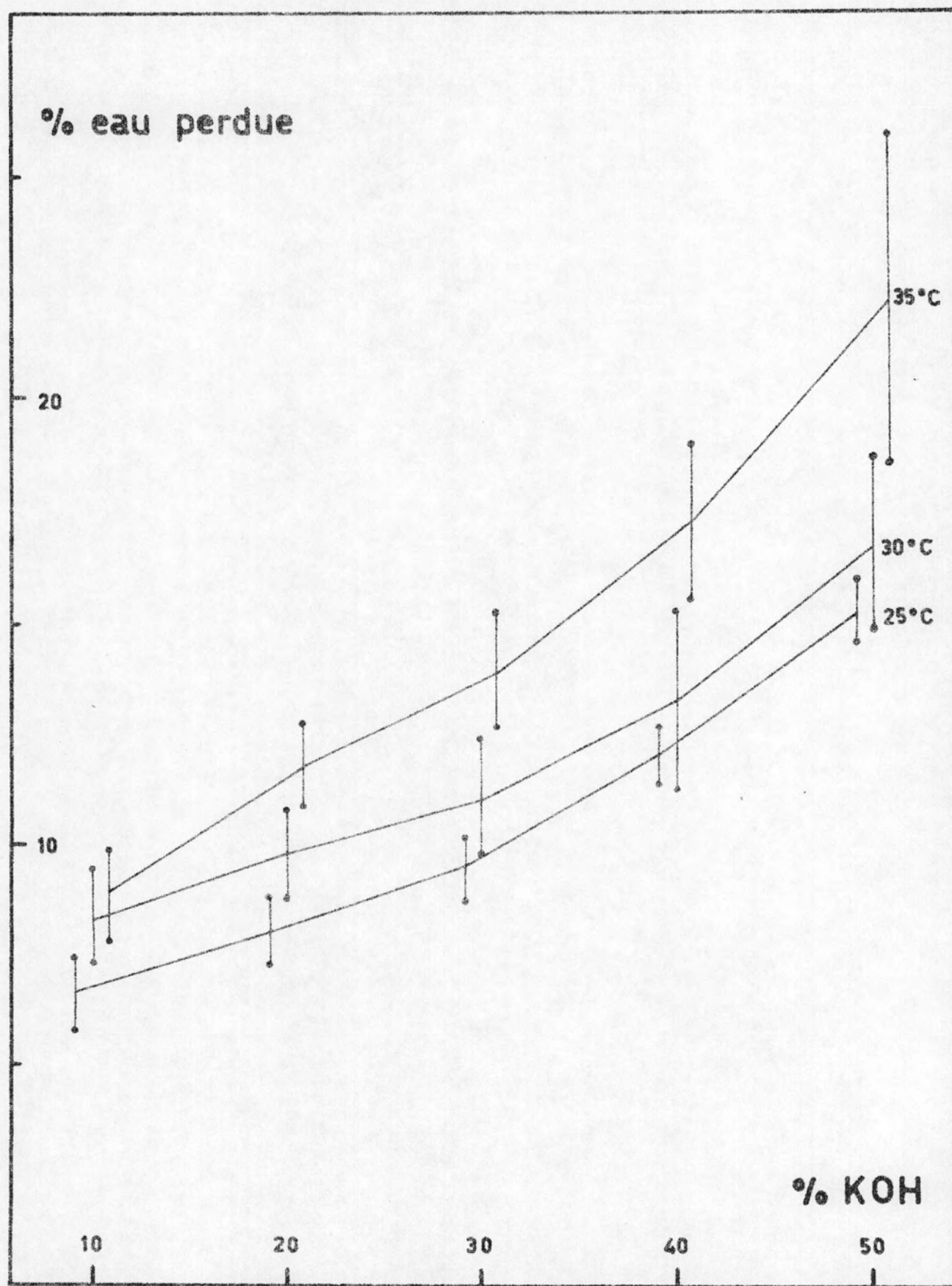


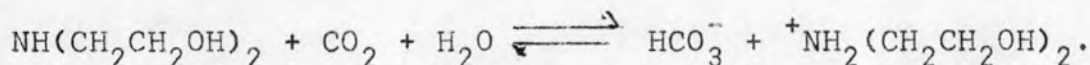
Figure 10

e. En fonction de la composition gazeuse de l'atmosphère et en fonction des cycles journalier et saisonnier.

Plusieurs études ont montré que l'atmosphère des termitières diffère notablement de celle de l'air environnant (DAY, 1938; EMERSON, 1956; GRASSE & NOIROT, 1958; LÜSCHER, 1961): elle se caractérise, chez la majorité des Termitidae, par une humidité proche de la saturation et par une haute teneur en CO_2 . Chez des nids de *Cubitermes intercalatus*, EMERSON (1956) constate une teneur en CO_2 oscillant entre 0,5 et 1%; nous avons rencontré des valeurs similaires chez *C. exiguus* (voir la troisième partie de ce travail).

Cette atmosphère du nid est totalement différente de celle des respiromètres où sont placés les termites lors des mesures de consommation d'oxygène: si une humidité relative appréciable peut être reconstituée dans les chambres respiratoires (voir section précédente), la présence de KOH élimine complètement tout le CO_2 atmosphérique.

Une technique originale pour la mesure de la consommation d'oxygène en présence de pressions partielles de CO_2 a été décrite par PARDEE (1949). Celui-ci utilise des "tampons à CO_2 " dont le constituant principal est la diéthanolamine. Cette substance possède la propriété de se lier réversiblement avec le CO_2 par la réaction.



La solution de diéthanolamine capte tout CO_2 excédentaire et remplace tout CO_2 éliminé dans l'atmosphère.

Les solutions proposées par PARDEE contiennent 10 ml de diéthanolamine à 60%, 15 mgr de thiourée (addition suggérée par KREBS, 1951, pour éviter les auto-oxydations), une quantité d'HCl 6N variable d'après le pourcentage de CO_2 désiré, 3 grammes de KHCO_3 anhydre et de l'eau distillée jusqu'à 15 ml. Le KHCO_3 est introduit après l'acide: il constitue la réserve en CO_2 de la solution.

Le contrôle de la pression partielle en CO_2 dans le respiromètre se fait en y plaçant, outre la solution "tampon", un récipient contenant 0,5 ml d'une solution de K_2CO_3 et une goutte de rouge phénol. La concentration en K_2CO_3 doit être telle qu'à l'équilibre on se trouve dans la zone de virage de l'indicateur (pH 6,8 à 8,2). A partir du pH estimé par la couleur de l'indicateur (celui de 7,2 convient le mieux) et de la concentration en KHCO_3 (indiquée par la concentration en carbonate au départ), on peut déterminer le pourcentage de CO_2 régnant dans l'atmosphère par l'équation:

$$\% \text{CO}_2 = 7,925 \cdot 10^9 \cdot (\text{H}^+)(\text{HCO}_3^-) \text{ à } 30^\circ\text{C et } 720 \text{ mm Hg.}$$

Cette méthode présente deux grands inconvénients :

1. Tout d'abord le pH doit être déterminé par la couleur de l'indicateur. Celui-ci passe du rouge au jaune pour une zone de virage s'étendant de 8,2 à 6,8. Au fur et à mesure que l'on quitte la zone basique, la couleur s'affadit pour arriver à l'orange vers 7,2 et enfin passer franchement au jaune à partir de 6,8. L'estimation de la couleur dans une zone où les teintes varient progressivement est liée à des facteurs matériels et à des facteurs subjectifs. L'examen de la solution de contrôle se fait à travers l'épaisseur de la couche d'eau du bain thermostatisé et de la verrerie des respiromètres, ce qui peut entraîner une déformation; d'autre part, même avec un bloc comparateur de bonne qualité, il est difficile de trancher entre deux nuances de teintes très proches. Une erreur de 0,2 unité pH est aisée: dans ce cas, voulant travailler à 1% de CO_2 avec un pH de 7,2, l'observation d'un pH 7,4 représente une concentration de 1,5% de CO_2 , un pH de 7,0 une concentration de 0,63%. Si l'on veut établir des concentrations de 0,5, 1, 1,5 et 2% de CO_2 dans les respiromètres, la méthode devient tout à fait imprécise quant à l'estimation du pourcentage en CO_2 régnant au cours des mesures de consommation d'oxygène.

2. PARDEE indique des formules de solutions convenant pour la température de 38°C; il ajoute que les essais ont montré des pressions d'équilibres différentes à 19 et 29°C. Il suggère l'emploi de la triéthanolamine, mais ne donne aucune indication quant aux concentrations à utiliser.

Il faudrait donc disposer de solutions tampons adéquates afin de maintenir constante la teneur atmosphérique en CO₂; il faudrait surtout disposer de respiromètres contenant un dispositif précis de contrôle de cette teneur.

Quelques mesures de consommation d'oxygène sur des ouvriers de *Cubitermes* des deux espèces en présence de solutions de PARDEE (0,5; 1; 1,5; 2% CO₂) indiquèrent des valeurs plus faibles que celles observées à l'aide des méthodes respirométriques classiques. Mais nous ne pouvons assurer que l'absorption du CO₂ émis par les termites a été parfaite, ni que les concentrations en CO₂ se sont maintenues de façon constante.

L'étude des variations journalière et saisonnière sera davantage développée au cours de la partie consacrée à l'analyse du métabolisme respiratoire de la société dans son nid. Ces variations se reflètent-elles au niveau individuel ?

Il est évident qu'au sein de la société les individus expriment ces variations. Mais les études faites sur des termitières entières nous apprennent que les rythmes se maintiennent difficilement lorsque la population est soigneusement isolée de son nid (voir plus loin). Il est donc illusoire d'en rechercher l'apparition lors de mesures individuelles.

Au début de nos recherches sur les termites, nous nous livrâmes à des mesures de la consommation d'oxygène d'ouvriers aux différents moments de la journée et de la nuit (HEBRANT, 1964): nous constatâmes une différence significative entre les mesures faites de nuit et celles faites de jour. Ces différences peuvent être le reflet d'un rythme circadien dans la consommation d'oxygène d'individus "in vitro"; elles peuvent

être aussi l'expression de facteurs absolument indépendants de ce rythme et liés à la variation entre termitières.

Il en est de même pour les cycles saisonniers: la variation entre sociétés rend difficile la mesure de l'influence de ces rythmes sur la consommation d'oxygène d'individus isolés. Chaque société répond avec plus ou moins de retard aux stimuli, internes ou externes, déclenchant une modification: par exemple, l'apparition des imagos ne se fait pas exactement au même moment dans toutes les sociétés. Chacune de celles-ci possède une inertie propre qu'il est difficile d'évaluer et qui est fonction de l'âge de la société, de sa situation au sein du biotope, de sa variation génétique individuelle... Cette inertie conditionne certainement la réaction des individus, mais le problème est de savoir dans quelle mesure.

4. Le quotient respiratoire.

La littérature mentionne quelques données de quotient respiratoire chez les termites: leur valeur est généralement proche de l'unité (COOK, 1932; COOK & SMITH, 1942; GHIDINI, 1939; GILMOUR, 1940; HUNGATE, 1938; LÜSCHER, 1955). Ces études ont été pratiquées sur des termites inférieurs, le seul travail sur les termites supérieurs étant celui de DAY (1938) qui trouve une valeur de 0,85 à 0,90 chez un *Nasutitermes exitiosus*.

Le schéma d'utilisation de la cellulose par les termites xylophages inférieurs et leur symbiotes a été relativement bien étudié (CLEVELAND, 1923, 1924, 1925; HUNGATE, 1938, 1939, 1943; LAVETTE, 1967): la fermentation anaérobie de la nourriture aboutit à la formation de CO_2 , de H_2 (20 microlitres à l'heure par gramme de poids frais) et de certains produits organiques (acide acétique; BROWN & SMITH, 1954) absorbés et oxydés par l'hôte. Un quotient respiratoire proche de l'unité est représentatif d'une oxydation des glucides (la cellulose en l'occurrence); il descend aux environs de 0,7 lorsque ces insectes sont débarrassés de leur microfaune intestinale, les termites passant alors à un système d'oxydation des lipides, caractéristique de l'état de famine.

Les problèmes métaboliques chez les Termitidae sont encore loin d'être éclaircis et nous pensons être parmi les premiers à les aborder chez les termites humivores.

La mesure du quotient respiratoire chez les ouvriers de *C. exiguus* et *C. sankurensis* a été pratiquée suivant deux méthodes. La première, la méthode directe, consiste à mesurer la consommation d'oxygène dans un respiromètre contenant un alcali, tandis qu'un second respiromètre, sans alcali, est destiné à évaluer la résultante des échanges gazeux. La différence des valeurs obtenues donne la quantité de CO_2 produite par les organismes. Cette méthode permet la mesure du quotient respiratoire heure par heure, mais on lui reproche généralement un grave défaut: cette mesure se fait dans des conditions différentes, l'atmosphère du premier respiromètre étant exempte de CO_2 tandis que celle du second en contient une certaine quantité.

Cet inconvénient est éliminé dans la seconde méthode, celle par injection, qui n'est praticable qu'avec l'appareil de Scholander. Deux groupes de respiromètres sont mis en place, contenant tous un peu de solution de KOH dans une cupule "ad hoc". Au début des mesures, le premier groupe est retiré du bain, on enlève le matériel vivant et les respiromètres sont remis en place. Après thermoéquilibration, de l'HCl en quantité supérieure à celle du KOH est injecté dans les cupules au moyen de microseringues; le CO_2 provenant de l'atmosphère du respiromètre et de la respiration des termites est alors mesuré manométriquement, compte tenu de la quantité d'HCl introduite. La même opération est effectuée à la fin de l'expérience sur les respiromètres du second groupe. La différence des valeurs obtenues donne la quantité de CO_2 émis par les termites durant les mesures de consommation d'oxygène en une atmosphère exempte de CO_2 partout.

Utilisant ces deux techniques, nous avons observé un quotient respiratoire assez bas chez les ouvriers des deux espèces de *Cubitermes*: une moyenne générale de 0,7 avec des va-

riations pouvant aller de 0,8 à 0,6. Nous n'avons pas enregistré de différence notable entre les deux techniques; aussi la mesure du quotient respiratoire par la méthode directe fut-elle généralisée lors des expériences au Warburg. Avec ce dernier appareil, et avec des nombres plus faibles d'individus qu'au Scholander, la majorité des valeurs enregistrées s'intercale entre 0,60 et 0,75. Le quotient respiratoire mesuré à 20, 25, 30 et 35°C montre tout au plus une légère augmentation aux températures les plus faibles.

Cette valeur moyenne de 0,7, caractéristique de l'oxydation des graisses n'est pas sans surprendre. Nous avons entrepris des vérifications en mesurant le quotient respiratoire chez des termites pratiquant d'autres types de symbiose: celle avec les Flagellates chez une espèce de *Cryptotermes*, probablement *C. havilandi* (COATON, 1955) et celle avec les champignons se développant sur des meules chez *Macrotermes bellicosus*. Chez la première, le quotient respiratoire mesuré chez des nymphes et des pseudergates est voisin de 1; il correspond aux données de la littérature. Chez *Macrotermes bellicosus*, en pratiquant la mesure chez des petits et des grands ouvriers, on obtient une valeur moyenne de 0,84.

La valeur de 0,7 obtenue chez les deux espèces de *Cubitermes* correspond-elle à un menu ou un type de métabolisme tout à fait différent de celui des termites xylophages? L'examen de la variation du quotient respiratoire pendant la durée de l'expérience par la méthode directe nous révèle que ce quotient décroît au cours du temps: durant la première heure, il est proche de 0,9 pour descendre rapidement et se stabiliser autour de 0,67 - 0,70. Il y a donc modification graduelle du métabolisme. D'autre part les mesures du quotient respiratoire effectuées ultérieurement sur des termitières entières (voir troisième partie de ce travail) nous donnent une valeur de 1 chez les deux espèces de *Cubitermes*.

La valeur de 0,7 enregistrée lors des mesures individuelles est significative d'un changement, résultant de la modification de l'environnement des termites: un quotient respiratoire passant progressivement de 1 à 0,7 indique un accroissement de l'oxydation des graisses par rapport à celle des glucides qui va en diminuant (RICHARDSON, 1929).

Nous avons en outre tenté de déterminer s'il y avait production d'hydrogène chez les termites humivores: des mesures de consommation d'oxygène en présence de palladium (dont la capacité d'absorption de l'hydrogène avait été vérifiée) ne montrèrent pas de différence significative par rapport à celles faites de la façon traditionnelle. S'il y a production d'hydrogène, elle doit être très faible. La production d'hydrogène observée par HUNGATE chez les termites inférieurs est liée aux fermentations se déroulant dans le tube digestif. GRASSE & NOIROT (1958) signalent 0,6% d'hydrogène dans l'atmosphère d'un nid de *Macrotermes bellicosus*: ce gaz peut provenir de fermentations au niveau des meules à champignons et dans le tube digestif des ouvriers. A notre connaissance, des fermentations de matières végétales ne se produisent pas dans les nids de *Cubitermes*, ces termites exploitant le sol où elles ont lieu et se nourrissant de matières fortement décomposées.

5. Conclusion.

Des paragraphes qui précèdent, nous pouvons affirmer les points suivants :

1. Les ouvriers des deux espèces de *Cubitermes* montrent un métabolisme respiratoire très bas, comparé à celui d'autres insectes et d'autres Isoptères. La mesure de la consommation d'oxygène est délicate, les individus se montrant sensibles aux modifications de dispositif expérimental.
2. On peut établir une relation entre la consommation d'oxygène et le poids des individus; mais cette relation est sujette à caution à cause de la variation des poids, de la quantité de

matière inerte dans le tube digestif et de la quantité d'eau évaporée.

3. La relation de la consommation d'oxygène avec la température révèle des caractéristiques assez semblables à celles des autres insectes en général.

4. La consommation d'oxygène observée varie peu en fonction de l'humidité relative alors que la quantité d'eau évaporée augmente considérablement avec la sécheresse de l'atmosphère.

5. Le quotient respiratoire est caractéristique de l'oxydation des graisses au cours de mesures sur des lots d'individus en nombres variables.

Les deux derniers points suggèrent une très grande importance du bilan hydrique chez ces insectes.

On ne peut expliquer le changement de quotient respiratoire par le développement d'un état de famine: des observations faites sur l'état de réplétion du tube digestif chez des ouvriers de *C. exiguus* indiquent un maximum vers 4 heures du matin et un minimum vers 18 heures (MATHOT, 1964a). La récolte de notre matériel ayant eu lieu à 8 heures du matin et les mesures de 11 à 16 heures, nous ne pensons pas que durant ce laps de temps les termites en soient arrivés à un tel degré de famine.

Nous croyons plutôt à une réaction contre le changement d'environnement et notamment contre le changement d'humidité relative. Passant d'une atmosphère dont l'humidité est proche de la saturation à l'atmosphère relativement sèche du laboratoire, puis à celle des respiromètres, les ouvriers réagissent par une modification du métabolisme: en oxydant des graisses, ils tentent de diminuer le déficit de saturation du milieu dans lequel ils sont placés; cette réaction a lieu assez rapidement et semble considérable si l'on s'en tient aux observations faites en présence de diverses solutions de KOH. D'après WIGGLESWORTH (1965), la combustion complète de 100 grammes de graisses produit environ 107 grammes d'eau, ce qui constitue un

apport non négligeable. Mais la question est controversée: MELLANBY cité par BURSELL (1964) note que si la production d'eau métabolique par gramme de réserve est plus grande par oxydation des lipides plutôt que par celle des hydrates de carbone, la production de calories libérées à la combustion est sensiblement la même et la quantité d'oxygène nécessaire pour ces combustions est plus grande chez les lipides que chez les hydrates de carbone. Puisque de plus grands besoins en oxygène nécessitent un accroissement de la respiration, qui à son tour entraîne un accroissement de la perte en eau au niveau spiraculaire, l'auteur conclut qu'au point de vue de la balance hydrique, les graisses ne sont pas plus avantageuses que les glucides. Mais il reste à démontrer l'importance de la perte en eau lors de la respiration; d'autre part, la production biologique d'énergie n'est pas nécessairement liée à une production de chaleur.

Les pertes en eau sont en tout cas activées lorsque les termites sont placés en dehors du nid. En utilisant des solutions de KOH à faible concentration, il est fréquent de constater la formation de condensations sur les parois des chambres respiratoires.

Une modification du quotient respiratoire n'apparaît pas au cours de mesures chez des termites inférieurs: elle est probablement le reflet d'une évolution. Partant de termites vivant dans un bois creusé de galeries d'exploitation, on aboutit à des termites se nourrissant de sol et vivant dans un nid aux structures mieux définies; les tolérances des derniers sont plus étroites; la mesure sur des lots d'individus est entachée d'une erreur plus grande liée aux conditions artificielles des appareils de mesure.

Chapitre deuxième.

ETUDE DES AUTRES CASTES ET STADES.

1. Introduction.

Au cours de ce chapitre, nous allons procéder à une évaluation du métabolisme respiratoire des différents stades et castes autres que les ouvriers dans les sociétés des deux espèces de *Cubitermes*. L'étude a porté davantage sur *C. sankuensis*, la taille des individus étant plus grande. Nous avons surtout utilisé l'appareil de Warburg en raison de sa plus grande sensibilité.

Il est d'usage, dans la littérature consacrée aux Isoptères, de parler de larves lorsqu'on a affaire à des stades intermues conduisant vers la caste neutre et de nymphes pour les intermues conduisant à la caste sexuée. La généalogie de la société de *Cubitermes* a été établie par NOIROT (1955) et BOUILLON & MATHOT (1964); nous renvoyons à la figure 3 dans l'introduction.

Après éclosion de l'oeuf, il y a apparition des larves du premier stade. Celles-ci muent en des larves de deuxième stade ou en des nymphes du premier stade. La distinction entre ces deux types est délicate: les nymphes 1 ne diffèrent des larves 2 que par l'allongement des bords du méso- et métanotum en petits fourreaux alaires à peine visibles. Les stades nymphaux suivants sont plus aisément reconnaissables.

Les larves 2 donnent par mue des ouvriers blancs qui évoluent soit en ouvriers fonctionnels, soit par mue en soldats blancs, ces derniers muent en soldats jeunes qui deviennent

fonctionnels. Ce schéma peut être encore sujet à des modifications de détail, car les modalités de la formation des castes au sein de la société ne sont pas encore complètement élucidées. Nous ne nous sommes pas attachés aux cas spéciaux tels que les intercastes et les pseudimagos, ces derniers étant d'ailleurs assez rares.

La présence des castes et stades et leur abondance est liée à l'histoire annuelle de la société. Certains stades ne font que des apparitions brèves dont le moment varie d'une société à l'autre durant une certaine époque de l'année.

2. Les oeufs et les larves 1.

Quelques mesures de consommation d'oxygène ont été faites sur des paquets d'oeufs de *C. sankurensis*. Elles donnent les résultats suivants: poids de 0,06 mgr par oeuf; consommation d'oxygène de 0,017 microlitres par heure et par gramme de poids frais.

Ces résultats n'ont qu'un intérêt illustratif: en effet la mesure du métabolisme des oeufs devrait tenir compte des modifications au cours de l'embryogenèse. Celle-ci a été étudiée chez *C. exiguus* (HEBRANT, 1964a) : il a été constaté que le développement de ce termite ne se différencie pas notablement de celui d'autres espèces ayant fait l'objet de travaux dans le passé. Au cours de ce développement, l'oeuf subit des modifications dues à l'organogenèse et aux mouvements de l'embryon; onze stades remarquables ont été définis durant le développement; la durée de ces stades est variable, les plus longs correspondant aux périodes de segmentation du corps et de formation des appendices. Une étude de métabolisme tenant compte de ces stades serait intéressante à faire.

Les larves sont présentes dans toutes les sociétés. Elles se distinguent du reste de la population par leur taille plus petite et leur absence de pigmentation; leur allure générale ressemble à celle des ouvriers.

Les larves 1, premier stade après l'éclosion, mesurent de un à trois millimètres de long chez *C. sankurensis*; elles ont un poids moyen de 0,25 mgr, une consommation d'oxygène moyenne de 0,094 microlitres par heure et par individu, soit 405 microlitres par gramme de poids frais.

L'histogramme des poids d'un échantillon de larves 1 (Figure 11) indique l'existence de deux périodes plus longues de développement au cours de ce stade larvaire, la première se situant immédiatement après l'éclosion et la seconde avant la mue.

En fonction de cela, des mesures de consommation d'oxygène ont été effectuées sur des petites et des grandes larves 1. La distinction a été faite à l'oeil nu, elle ne peut être que rudimentaire; mais les opérations de triage et de préparation du matériel en vue d'une expérience étant assez longues et risquant d'abîmer ces insectes fragiles, il eut été dangereux d'encore se livrer à des mensurations au binoculaire de dissection.

Les petites larves 1 ont un poids moyen de 0,16 mgr et une consommation d'oxygène de 0,081 μ l/heure et individu, ou de 525 μ l/heure et gramme de poids frais; les grandes larves 1 ont un poids moyen de 0,29 mgr et une consommation d'oxygène de 0,094 μ l/h. et ind., soit 324 μ l/h. et gramme de poids frais.

Ces données résultent d'un petit nombre d'observations entachées d'une certaine erreur à cause de la fragilité des individus. Néanmoins on peut remarquer que l'accroissement des poids des grandes larves 1 semble le résultat d'une accumulation de réserves préparatoires à la mue et n'entraînant pas une augmentation substantielle du métabolisme.

3. La caste neutre.

a. Les larves 2.

Les larves 2, plus grandes et moins fragiles que les larves 1, ont permis un nombre plus élevé d'observations. L'en-

semble des individus examinés chez *C. sankurensis* révèle un poids moyen de 1,25 grammes; la consommation d'oxygène moyenne est de 0,316 μ l/h./ind., soit de 255 μ l/h./gramme de poids frais.

L'histogramme des poids de 208 individus (Figure 12) montre une assez forte variation. Par l'observation directe, nous avons divisé ce stade en quatre sous-stades :

- larves 2a : larves petites, abdomen plissé, mue récente.
- larves 2b : larves petites, légèrement plus grandes que les précédentes, abdomen arrondi.
- larves 2c : grandes larves, abdomen blanc.
- larves 2d : grandes larves, abdomen jaunâtre (accumulation de réserves préparatoires à la mue ?).

Les données moyennes de poids et de consommation d'oxygène sont pour ces sous-stades :

	mgr	μ l/h./ind.	μ l/h./gr.
L 2 a	0,60	0,165	281
L 2 b	1,00	0,213	242
L 2 c	1,30	0,295	230
L 2 d	1,40	0,372	268

La consommation d'oxygène par unité de poids est la plus élevée au début du stade; elle diminue progressivement sauf avant la mue suivante.

Quelques observations fragmentaires chez *C. exiguus* indiquent un poids moyen de 0,94 mgr et une consommation d'oxygène de 0,252 μ l/h./ind. ou de 270 μ l/h./gr.

b. Les ouvriers blancs.

L'ouvrier blanc ressemble à l'ouvrier quant à sa forme générale; toutefois l'extrémité antérieure de la tête est moins chitinisée et le tube digestif ne contient pas de terre. Il peut devenir un ouvrier: ce passage ne nécessite pas de mue; il peut muer en soldat blanc: certains ouvriers blancs ont leur abdomen jaunâtre, représentant peut-être le stade préparatoire à la mue.

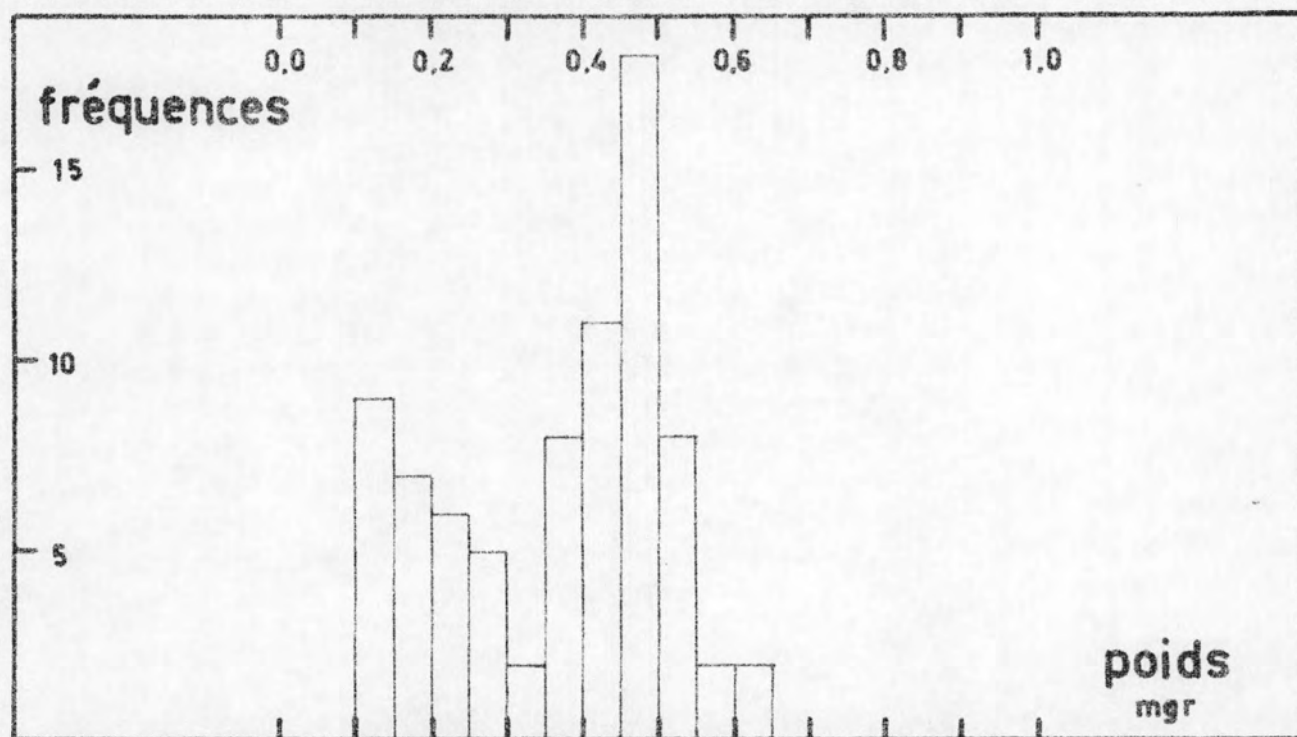


Figure 11

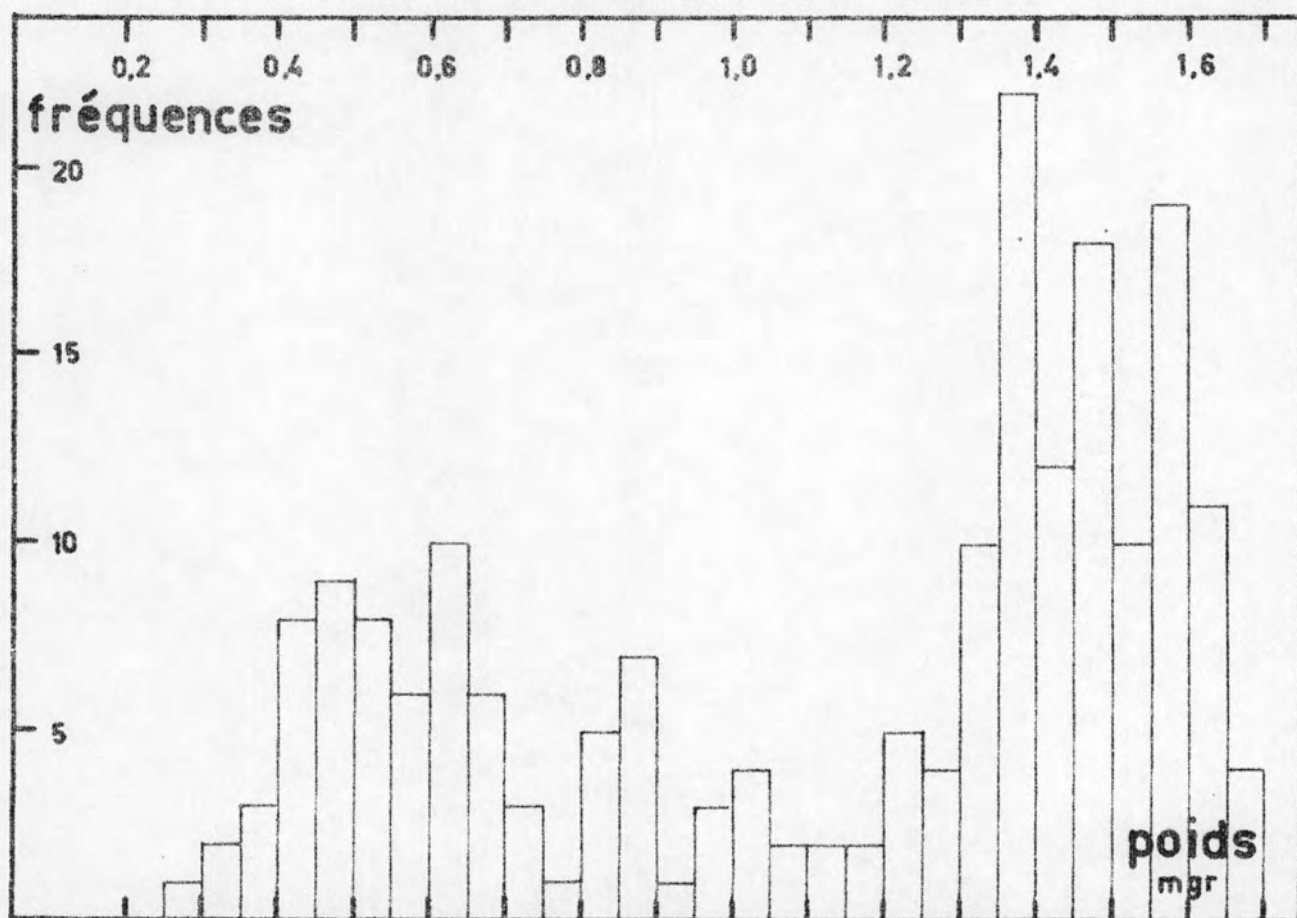


Figure 12

Quelques mesures de métabolisme ont été effectuées sur les ouvriers blancs de *C. sankurensis*: ceux-ci ont un poids moyen de 1,68 mgr (représentant approximativement un tiers de celui de l'ouvrier) et une consommation d'oxygène de 0.419 μ l/h./ind. ou de 252 μ /h./gr.

c. *Les soldats.*

Le soldat se différencie morphologiquement de l'ouvrier par sa tête fortement allongée et chitinisée, et par le développement de ses mandibules. Son abdomen montre une coloration gris-foncé analogue à celle de l'abdomen des ouvriers, ce qui, permet à NOIROT (1955) d'affirmer que les soldats ont un régime alimentaire humivore tout comme les ouvriers.

Les soldats sont nettement moins nombreux que les ouvriers dans la société: 1 soldat pour 48 ouvriers avant l'essaimage et 1 soldat pour 35 ouvriers après l'essaimage chez *C. sankurensis*; 1 soldat pour 80 ouvriers avant l'essaimage et 1 pour 170 après l'essaimage chez *C. exiguus*; chez certaines espèces ce nombre est encore réduit: 1 pour 143 ouvriers chez *Apicotermes desneuxi* (BOUILLON, 1970). Leur rôle consiste à défendre la société contre les agresseurs; leur morphologie est l'argument le plus invoqué pour expliquer ce rôle: tête cuirassée par un revêtement chitineux, mandibule en longues faux mordantes, coupantes, frappeuses (DELIGNE, 1965).

Le problème de la régulation du nombre de soldats dans la société est sujet à controverse. La présence de soldats dans la société peut inhiber la formation de nouveaux soldats: la chose a été plus ou moins démontrée chez les termites inférieurs (NOIROT, 1969). Selon HARRIS & SANDS (1965), la présence de termites inquilins est responsable du faible nombre de soldats chez les petites espèces de termites humivores. BOUILLON (1965) observe que chez des sociétés de *C. sankurensis* mises en élevage, la proportion de soldats s'élève bien au-dessus de celle rencontrée dans les colonies en nature; il en conclut que la composi-

tion de la société peut varier avec des changements de facteurs écologiques.

Les valeurs moyennes de poids et de consommation d'oxygène sont, chez les soldats et les soldats blancs de *C. sankurensis*:

	S	Sb
mgr	5,18	3,69
μl/h./ind.	0,699	1,041
μl/h./gr.	135	283

Chez *C. exiguus*, la moyenne de quelques observations donne pour le soldat un poids de 3,89 mgr et une consommation d'oxygène de 0,698 μl/h./ind. ou de 187. μl/h./gr.

Les données étant plus nombreuses chez *C. sankurensis*, nous avons cherché à établir la relation entre le log de la consommation d'oxygène par groupe de 10 individus et le log du poids: sur 26 mesures portant sur des nombres de 5 à 10 soldats, la relation est la suivante :

$$\log O_2 = 1,266 - 0,599 \log P$$

le coefficient de corrélation étant de - 0,177 (N.S.).

Cette relation se heurte aux réserves qui ont été émises à propos des ouvriers. Néanmoins l'allure négative de la régression entre le log de la consommation d'oxygène et celui du poids semble due à la différenciation morphologique du soldat: l'accroissement de poids se situe surtout au niveau de l'épaisseur de la chitine de la tête et au niveau des mandibules, structures inertes au point de vue respiratoire. Par rapport à l'ouvrier, le soldat compte une plus grande proportion de matières organiques. Les analyses, telles que nous les avons pratiquées sur les ouvriers, donnent les résultats suivants chez le soldat: la perte d'eau par évaporation varie entre 75 et 80% du poids frais. la proportion de matière détruite par le mélange sulfochromique (protoplasme sec) entre 15 et 20%, le sable restant entre 1 et 8%.

Le soldat contient proportionnellement moins de sable que l'ouvrier: l'examen de son tube digestif montre néanmoins son régime humivore. Chez *C. fungifaber*, les soldats ne se nourrissent pas directement d'humus; ils reçoivent à la becquée l'aliment régurgité distribué par les ouvriers du nid; ce type de nutrition se pratique aussi pour certains ouvriers restés au nid. (ALIBERT, 1963).

Lors de mesures sur l'influence de la température sur la consommation d'oxygène chez les ouvriers de *C. sankurensis*, quelques données ont été enregistrées chez les soldats. La valeur du Q_{10} ainsi obtenue est de 2,40, se situant dans la même zone que celle obtenue pour les ouvriers.

4. La caste sexuée.

a. Les nymphes.

A une certaine époque de l'année, les larves 1 en muant donnent naissance non seulement à des larves 2, mais aussi à des nymphes du premier stade. Chez *Cubitermes*, l'apparition des nymphes commence vers le mois de janvier. Les phénomènes qui agissent pour déclencher la formation d'individus sexuellement mûrs ne sont pas encore élucidés et les révisions du problème laissent largement place à l'hypothèse (BRIAN, 1957; WEESNER, 1960; HARRIS & SANDS, 1965; NOIROT, 1955, 1969). Le déterminisme des castes peut être d'origine blastogénétique; il est surtout épigénétique: des facteurs trophiques liés à des variations climatiques saisonnières jouent un grand rôle. LÜSCHER (1964) a plus ou moins démontré l'intervention de phéromones dans la formation des sexués de remplacement chez *Kaloterms flavicollis*; chez les Termitidae, les phénomènes doivent être plus complexes: pendant une certaine période de l'année, des oeufs sont pondus dont certains donneront plus tard des sexués; dans la régulation de la société interviennent des facteurs liés au jeu des saisons, aux sécrétions hormonales de la reine, au contenu génétique de l'oeuf, à l'alimentation des oeufs et/ou des larves 1...

On ignore si la différenciation existe déjà au niveau des larves 1. Le stade suivant, la nymphe 1, se reconnaît difficilement, même par une observation soigneuse au binoculaire de dissection: elle est semblable aux larves 2, la largeur de la tête et des tergites thoraciques pouvant les en différencier. Les stades nymphaux suivants s'identifient plus facilement par la dimension des individus et le développement des fourreaux alaires. Ceux-ci sont d'abord formés de petites excroissances sur le thorax des nymphes 2, puis ils s'allongent progressivement pour recouvrir la majorité de l'abdomen chez les nymphes 5.

Nous examinons d'abord les stades nymphaux chez *C. sankurensis*. Le stade nymphe 2 est assez éphémère: lorsque de telles nymphes sont présentes dans la société, c'est toujours en petit nombre. Nous disposons de maigres données sur ce stade: les quelques mesures effectuées montrent un poids moyen de 1,22 mgr et une consommation d'oxygène de 0,470 $\mu\text{l/h./ind.}$ ou de 352 $\mu\text{l/h./gr.}$

Le stade suivant se compose d'individus plus grands, à fourreaux alaires s'étendant en oblique. Ce stade est également peu abondant dans la société. Les mesures effectuées indiquent un poids moyen de 2,53 mgr pouvant varier entre 1,5 et 4,0 mgr; la consommation d'oxygène moyenne est de 0,762 $\mu\text{l/h./ind.}$ ou de 296 $\mu\text{l/h./gr.}$

Les individus des deux stades suivants, nymphes 4 et 5, sont plus nombreux, les seconds davantage que les premiers: leur durée doit être plus longue que celle des stades précédents. La taille devient grande et les fourreaux alaires s'étendent dans un axe longitudinal. Au sein de chacun de ces stades, nous avons distingué une phase jeune postexuviale (jN4 et jN5) et une phase plus âgée (N4 et N5). Les données moyennes de poids et de consommation d'oxygène sont :

	<u>mgr</u>	<u>$\mu\text{l/h./ind.}$</u>	<u>$\mu\text{l/h./gr.}$</u>
jN4	3,91	0,762	205
N4	7,48	1,277	166
jN5	7,01	1,180	176
N5	9,66	1,503	154

On remarquera les points suivants :

- la taille et le métabolisme des jeunes nymphes peuvent être plus faibles que chez les individus du stade précédent, ce phénomène pouvant être expliqué par la mue que ces jeunes nymphes viennent de subir;
- il existe une variation au sein de chaque stade nymphal: la figure 13 montre l'histogramme des poids de 70 nymphes 4 d'une société; comme chez les larves, on peut distinguer des zones de croissance qui influencent certainement le métabolisme.

En outre l'organisation chimique des stades nymphaux diffère de celle des ouvriers: moins grande proportion d'eau et plus grand contenu lipidique. Des analyses du même genre que celles effectuées chez les ouvriers ont été pratiquées sur des nymphes; mais le passage dans le mélange sulfochromique a été remplacé par un broyage dans l'éther de pétrole suivi par plusieurs rinçages dans le même produit. Pour les stades N4 et N5, la proportion d'eau varie entre 55 et 65%, la fraction soluble dans l'éther de pétrole (lipides surtout) entre 15 et 25%, le restant (protoplasme sec et dégraissé) oscillant autour de 20%.

Nous possédons aussi quelques données sur les nymphes 4 et 5 chez *C. exiguus*:

N4	5,47 mgr	0,744 μ l/h./ind.	137 μ l/h./gr.
N5	8,12	1,826	225,4

b. Les imagos et le couple royal.

Apparaissant dans la société après le début de la saison sèche, l'imago représente l'insecte isoptère adulte. Il est sexuellement mûr, ses yeux sont fonctionnels; ses ailes sont complètement développées et dépassent de loin la longueur du corps. Le tégument est pigmenté: les femelles se reconnaissent par la dimension plus grande du septième sternite abdominal. Les ailes de l'imago ne servent au vol que durant l'essaimage: après celui-ci, les imagos retombent sur le sol où ils s'en dé-

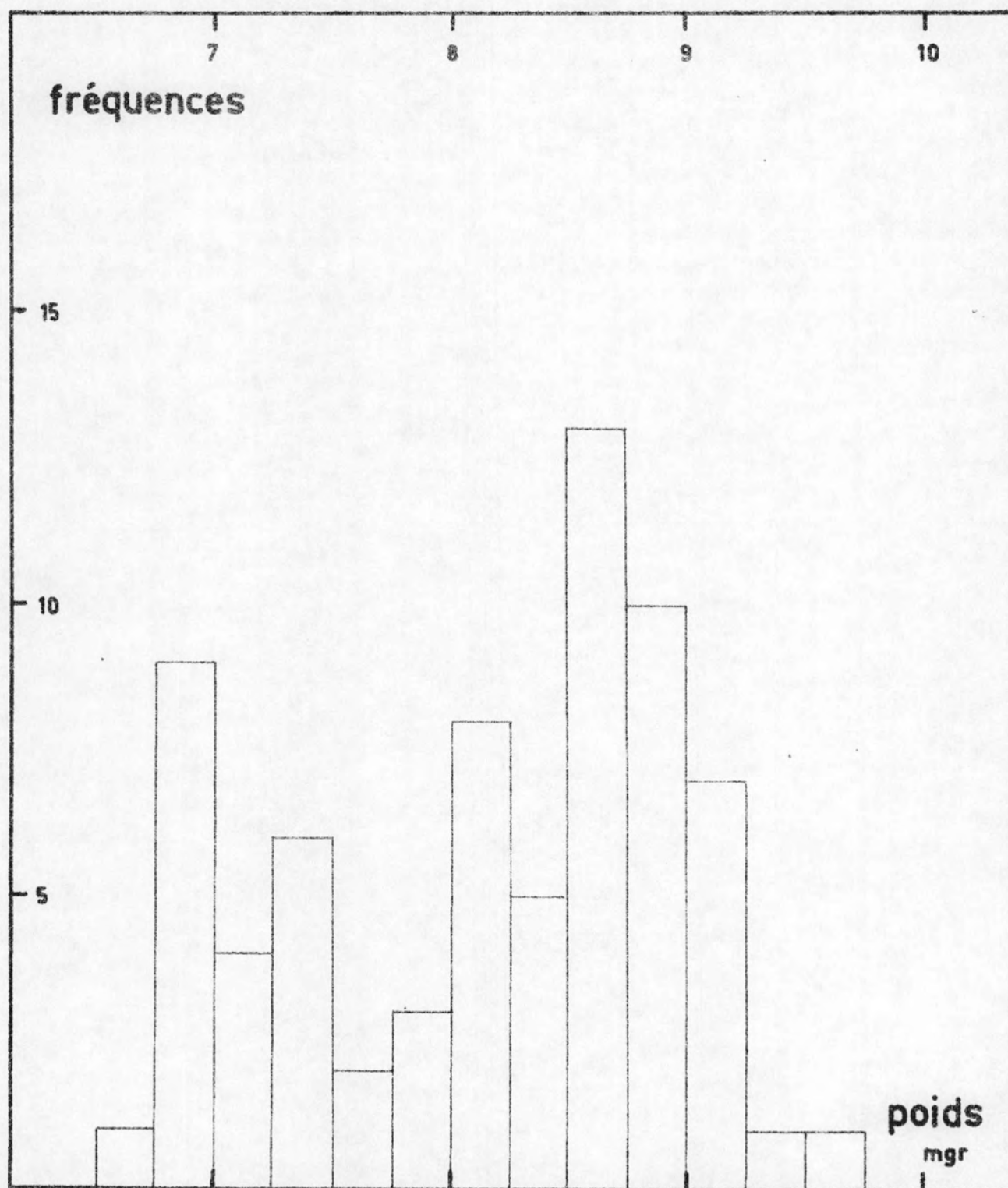


Figure 13

barassent; leur présence sur le sol fournit souvent des indications sur le moment de cet essaimage.

Cette amputation des ailes peut se produire également lorsque les imagos sont retirés du nid, même bien avant l'essaimage. Au cours de nos mesures, nous avons préféré utiliser des individus désailés, au besoin artificiellement à l'aide d'une pince souple d'entomologiste.

Durant une bonne partie de la saison sèche 1963 et le début de la saison des pluies 1963-1964, nous avons mesuré la consommation d'oxygène d'imagos de *C. exiguus* à l'appareil de Scholander. La méthode suivie au cours de ces expériences était la suivante: la termitière était récoltée vers 8 heures du matin, ramenée au laboratoire et morcelée pour en extraire les ouvriers et les imagos. Dans la majorité de ces expériences, nous dûmes nous livrer à un travail de numération, d'identification des sexes et éventuellement de "désailage"; ces différentes opérations se faisant individu par individu, le matériel disponible vers 11 heures du matin comptait entre 50 et 100 imagos. Ceux-ci étaient placés dans deux ou trois respiromètres qui en accompagnaient d'autres, contenant des ouvriers, dans le bain thermostatisé. Après thermoéquilibration, les mesures commençaient pour se poursuivre durant 4 heures. Lors des calculs des résultats, nous avons systématiquement écarté la première heure de mesure.

Ces expériences sur les imagos eurent lieu aux dates suivantes : 25 juillet, 6, 13, 16, 20, 27 août, 3, 6, 10, 17, 20 et 24 septembre. Les résultats de ces expériences, en consommation d'oxygène moyenne par heure et par gramme sont représentés à la figure 14 en compagnie de ces mêmes données chez les ouvriers; à la figure 15, la variation de poids des imagos.

Etant donné le petit nombre de respiromètres utilisés au cours de chacune de ces expériences, des conclusions définitives ne peuvent être tirées. Néanmoins on pourra observer les points suivants :

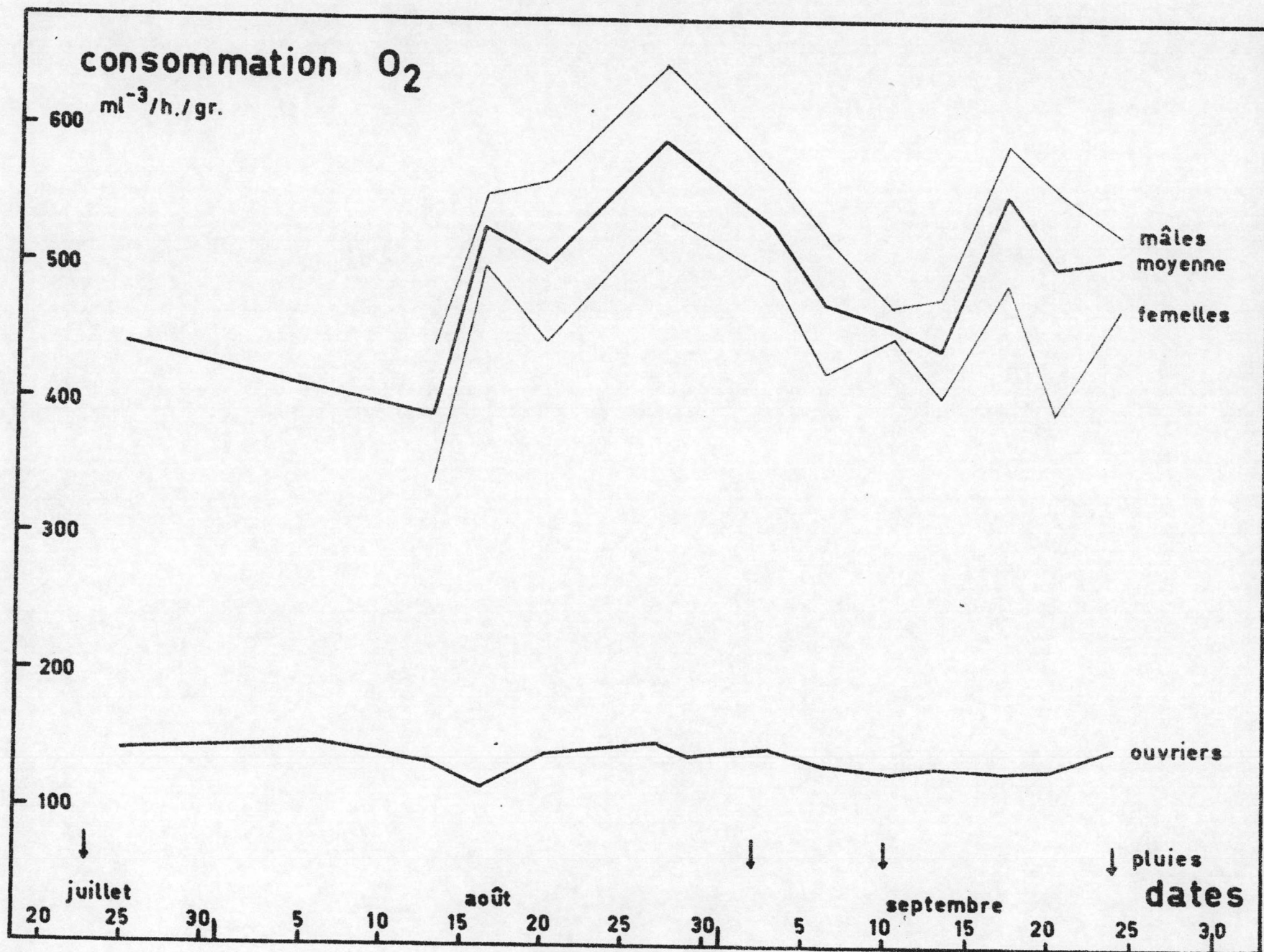


Figure 14

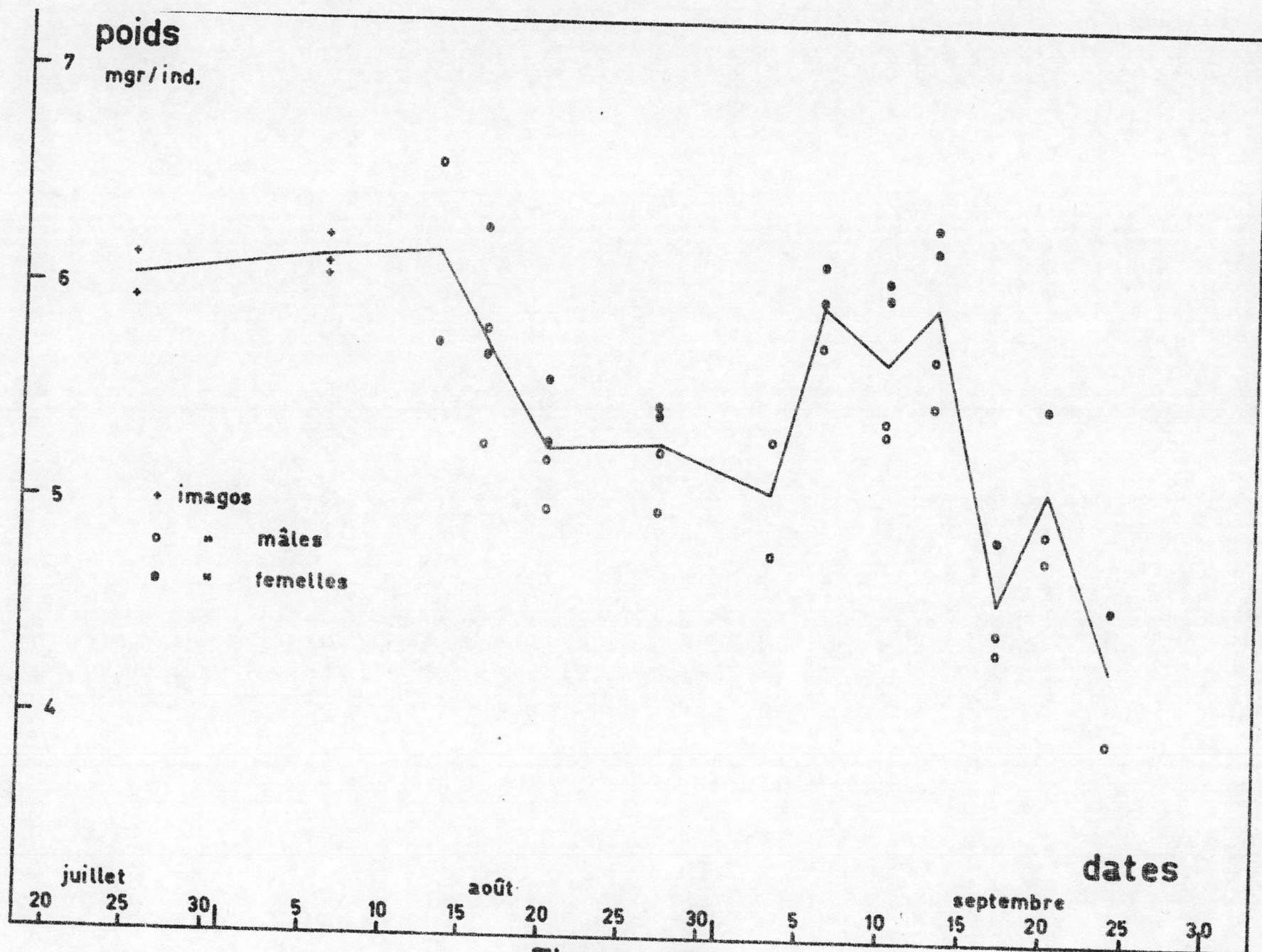


Figure 15

- la variation de consommation d'oxygène des imagos est très grande; comparée à la courbe des imagos, celle des ouvriers semble presque linéaire;
- le métabolisme par unité de poids est plus grand chez les mâles que chez les femelles;
- la consommation d'oxygène par gramme s'élève vers la mi-août: elle est parallèle à la décroissance de poids des individus; ces poids s'élèvent de nouveau vers le début septembre - au moment des premières pluies - pour décroître ensuite. Cette diminution de poids jusqu'à la mi-août serait due à une réduction du volume abdominal par perte d'eau (NOIROT, 1964, comm. pers.).

Les mesures s'interrompent le 24 septembre: le lendemain et les jours suivants, nous parcourûmes le terrain d'où provenaient les termitières ainsi qu'un terrain voisin laissé vierge, et nous constatâmes que l'essaimage avait eu lieu: les nids présentaient des orifices en surface; lors de leur fragmentation, les termitières ne montraient plus trace d'imagos, sauf une partiellement déterrée auparavant et une autre contenant des ailés tardifs, à ailes blanches.

Il est difficile de lier l'évolution du métabolisme à une quelconque maturation sexuelle. Selon GRASSE (1942), celle-ci se reconnaît à l'aptitude à l'envol, au phototropisme positif et à la labilité des ailes. Au cours de nos expériences, nous avons constaté une très grande variabilité de ces critères: dans les boîtes de Petri ouvertes où ils étaient placés, certains ailés prenaient leur envol, d'autres perdaient leurs ailes et entamaient la promenade nuptiale, les derniers enfin s'agglutinaient en paquets serrés, les ailes orientées vers l'extérieur. Ces différents comportements furent observés lors de toutes les expériences, même celles précédant immédiatement l'essaimage, il semble que les ailés soient suffisamment prêts pour l'essaimage et la fondation d'une colonie dès les premiers jours après leur mue en adultes (NUTTING, 1969).

Une variation de l'état physiologique des imagos s'ajoute aux autres variations pour rendre ces données difficilement interprétables sans autre information sur l'état des gonades, les réserves adipeuses, etc... On peut néanmoins évaluer les valeurs moyennes de poids et de consommation d'oxygène pour les imagos de *C. exiguus*:

	<u>mgr</u>	<u>μl/h./ind.</u>	<u>μl/h./gr.</u>
mâles	5,13	2,783	540
femelles	5,72	2,568	452

Rappelons qu'il s'agit ici d'individus ayant subi l'amputation des ailes. Il en est de même pour les données moyennes de quelques mesures faites chez les imagos de *C. sankurensis*:

	<u>mgr</u>	<u>μl/h./ind.</u>	<u>μl/h./gr.</u>
mâles	8,69	2,866	330
femelles	9,18	3,109	340

Au cours de nos mesures, nous expérimentâmes parfois sur la reine. Celle-ci constitue un cas particulier dans la société, tant du point de vue morphologique que du point de vue physiologique. Issue d'un imago femelle, elle a subi une hypertrophie abdominale considérable: les membranes arthrodiales se sont distendues, provoquant la couleur claire de l'abdomen qui n'est barré que par les traits sombres des sternites et tergites ayant conservés leurs dimensions originales. Chez les deux espèces de *Cubitermes* étudiées, la taille de la reine peut facilement excéder le centimètre: c'est fort grand par rapport à la taille des autres individus de la société; cela n'égale évidemment pas les records détenus par la reine de *Macrotermes bellicosus* qui peut atteindre quatorze centimètres de longueur.

Enorme machine à pondre, la reine subit des modifications physiologiques liées au développement de son système ovarien et de son tissu adipeux. La taille et le métabolisme de la reine varient très fort d'une société à l'autre.

Voici quelques valeurs enregistrées chez *C. exiguus* :

<u>mgr</u>	<u>μl/h./ind.</u>	<u>μl/h./gr.</u>
92,8	36,04	388
76,1	34,74	457
38,2	22,80	597
39,1	16,50	422
59,8	29,74	497
41,9	24,39	503

Une reine de *C. sankurensis* mesurée au Warburg avait un poids de 60,8 mgr, et une consommation d'oxygène horaire de 22,89 μl, soit 377 μl/gr.

Nous n'avons pas mesuré la consommation d'oxygène du roi: elle doit être très proche de celle des imagos mâles. En effet le roi ne subit pas de modification d'une amplitude semblable à celle de la reine; tout au plus on lui concéder un accroissement de la masse testiculaire (WEESNER, 1969).

5. Le quotient respiratoire.

Les déterminations du quotient respiratoire chez les différents stades et castes par la méthode directe ont montré régulièrement des valeurs très faibles: chez les larves et les nymphes, il est voisin de 0,7, pouvant parfois descendre jusque 0,4 chez les larves 1; chez les soldats, des valeurs très diverses ont été rencontrées, allant de 0,6 à 0,9.

Nous émettons les remarques suivantes :

- le quotient respiratoire faible peut être dû au type de matériel oxydé: les larves et les nymphes sont nourries par le liquide salivaire des ouvriers dont la composition chimique est inconnue; les soldats par de l'humus régurgité.
- Il peut être aussi provoqué par une réaction de l'organisme contre les modifications de l'environnement et notamment celle de l'humidité relative, comme c'est le cas chez l'ouvrier.

- Nous ne pouvons éliminer le phénomène de famine chez des animaux qui sont peut être nourris en permanence par les ouvriers; nous ne pouvons non plus éliminer d'éventuels traumatismes dûs aux manipulations avant l'expérience, surtout chez les stades très jeunes où les valeurs enregistrées sont anormalement basses.

Chapitre troisième.

CALCUL DU BILAN METABOLIQUE DE LA SOCIETE.

1. Données de poids et des respirations chez les individus.

Nos mesures respirométriques pratiquées sur des individus ou des lots d'individus sont entachées d'un certain degré d'approximation. D'abord certaines données, recueillies chez des individus trop fragiles ou dont l'apparition est brève dans la société, sont trop peu nombreuses. Ensuite nous ne pouvons tenir compte d'un certain nombre de variations dont voici les principales:

1. Variation individuelle, au niveau des adultes comprenant une variation à l'intérieur de la société et entre les sociétés, liée notamment aux bagages de caractères héréditaires, aux conditions microclimatiques, à l'histoire de la société, etc...
2. Variation temporelle liée aux cycles saisonniers comprenant pour les ouvriers, les activités de récolte et de construction et celles en relation avec la diversification sociale.
3. Variation dans le développement vers un stade donné, liée aux lois de la croissance au sein de chacun des stades et aux remaniements anatomiques et physiologiques préparant le stade suivant chez les larves et les nymphes, liée à la maturation progressive et à l'acquisition de certains instincts chez l'ima-go.

L'importance de ces variations est impossible à établir, du fait de leurs interactions, du fait aussi que la mesure individuelle se fait hors du nid, dans un milieu artificiel auquel, nous l'avons vu, les termites sont sensibles.

Considérant les différentes données obtenues à partir des mesures individuelles, il est possible de dresser un inventaire de la part de chaque caste et stade dans la biomasse (exprimée en grammes) et le métabolisme (exprimé en quantité d'oxygène consommée par heure ou par jour) de la société. Le terme

de "biomasse" et son usage sont discutés; sans vouloir entrer dans la controverse, nous nous en tiendrons à la définition la plus utilisée: la biomasse est le poids de la matière vivante.

Au tableau 17 figurent les données de poids et de consommation d'oxygène de chaque caste et stade chez *C. sankurensis* et chez *C. exiguus*. Les données sont assez complètes pour la première espèce; chez la seconde, nous les possédons pour les castes et les stades les plus abondamment représentés dans la société. Les valeurs entre parenthèses ont été calculées par extrapolation à partir des données connues chez *C. exiguus* et de l'évolution des stades chez *C. sankurensis*. Etant donné la grande variabilité chez les reines, nous leur avons appliqué une valeur arbitraire.

2. Données de composition de société.

BOUILLON & MATHOT (1964) et BOUILLON (1965) ont publié des recensements complets de la population de 38 sociétés provenant du biotope où nous avons recueilli les nôtres. Ces données ont déjà été utilisées au cours de la première partie de ce travail; nous les reprenons en détail aux tableaux 18 et 19 en conservant la numérotation originale de ces auteurs. Dix-huit de ces sociétés furent récoltées après l'essaimage (octobre, novembre et décembre 1963), les vingt autres avant l'essaimage suivant (août, septembre et début octobre 1964). On a donc affaire à deux types de sociétés, le premier où les ouvriers prédominent, le second où vient s'ajouter une proportion importante de nymphes et d'imagos.

Pour *C. sankurensis*, BOUILLON & LEKIE (1964) publient des recensements de sociétés qui ont été aussi utilisés dans la première partie de ce travail. Nous reprenons ici les résultats de douze d'entre eux (Tableau 20): ces auteurs ont regroupés les stades larvaires et les stades nymphaux.

Castes et stades	<i>C. sankurensis</i>		<i>C. exiguus</i>	
	mgr	µl/h/ind.	mgr	µl/h/ind.
Reine	(50)	(30)	(40)	(25)
Roi	(8,50)	(2,800)	(5,00)	(2,700)
Oeuf	0,06	0,017	(0,04)	(0,015)
Larve 1	0,26	0,094	0,38	0,141
Larve 2	1,25	0,316	0,94	0,252
Ouvrier	4,85	0,592	3,87	0,508
O. blanc	1,68	0,419	(1,25)	(0,400)
Soldat	5,18	0,699	3,89	0,698
S. blanc	3,69	1,041	(2,90)	(1,000)
Nymphe 1	(1,25)	(0,316)	(0,94)	(0,252)
Nymphe 2	1,22	0,470	(0,91)	(0,300)
Nymphe 3	2,53	0,762	(1,82)	(0,500)
Nymphe 4	7,48	1,277	5,47	0,744
Nymphe 5	9,66	1,503	8,12	1,826
Imago mâle	8,69	2,866	5,13	2,783
Imago fem.	9,18	3,109	5,72	2,568
Imago (moyenne)	8,94	2,988	5,43	2,676

TABLEAU XVII

Poids et consommation d'oxygène des différents stades et castes chez les deux espèces de *Cubitermes* (valeurs pour les imago désailés).

N°	R	r	I	N5	N4	N3	N2	N1	Oeufs	L1	L2	Oj	O	Sb	S
1	1	3	3	2	1				372	333	73	21	2.455		28
2	1	3		4	36				46	294	86	23	2.578	7	21
3	1	1							5.740	1.850	1.057	177	1.526	3	19
4					5						60	14	944		18
5										1	4	2	1.535	1	14
6	1	1			1				1	116	62	20	4.670	4	53
7	1	1		2					1.704	1.854	588	87	5.007	5	37
8	1	1			1				1.507	1.807	464	64	3.864	11	25
9	1	1								174	67	4	3.086		60
10	1	2			3				684	525	73	8	2.046		39
11	1	1		2	14		3		2.395	525	211	32	4.082	1	63
12	1	1			2				574	287	35	9	3.466	1	45
13	1	1		3	24		1		6.593	2.197	1.666	294	7.474	103	61
14	1	1			29	2	2		2.137	1.795	619	143	8.339	29	55
15	1	1		1	2	1			273	316	293	49	1.168	7	25
16	1	1			11	5	4		3.622	1.952	2.133	279	9.294	39	83
17	1	1					2	13	7.261	2.151	2.318	377	12.779	117	86
18	1	1		1	2				3.140	1.420	2.934	227	9.744	48	63

TABLEAU XVIII

Composition de 18 sociétés de *C. exiguus* récoltées après l'essaimage. (Données empruntées à BOUILLON & MATHOT, 1964; BOUILLON, 1965)

N°	R	r	I	N5	N4	N3	N2	N1	Oeufs	L1	L2	Oj	O	Sb	S
85	1	1	1	974					645	723	545	74	3.659	15	45
86	1	2		129	50	2			813	732	763	100	5.574	9	60
87	1	1	7	1.375	159	73			3.312	693	515	122	4.668	10	68
88	1	1	12	590	7				265	950	601	73	5.343	15	55
89	1	1	116	608	86				5.320	1.338	1.301	261	4.392	8	78
90	1	1	30	39	15				3.272	1.162	1.438	190	4.211	20	53
91	1	1	955	64	11				4.472	1.927	2.734	372	8.234	54	98
92	1	1	929	285	83	18	5		2.180	785	787	120	5.979	53	81
93	1	1	1.592	396	42	8	28		1.361	702	865	244	6.572	43	71
94	1	1	610	366					2.170	1.235	1.703	516	10.567	87	87
95	1	1	1.263	1					7.329	2.583	2.628	319	7.404	92	69
96	1	1	1.164						1.263	1.411	1.180	205	7.998	70	57
97	1	1	454	16	34	3	1		210	150	111	18	3.446	5	52
98	1	1	361	12	3				135	440	281	24	5.367	23	41
99	1	1	1.447	6	5	1			493	413	468	117	6.884	12	98
100	1	1	66	7	21				1.016	328	388	132	3.398	23	37
101	1	1	703		5				305	342	642	64	6.499	6	161
102	1	1	529		1				963	673	577	116	6.300	15	113
103	1	1	259	11	6				23	610	228	42	2.499	4	38
104	1	1	1.380	7	3				3.302	1.346	641	134	7.759	12	94

TABLEAU XIX

Composition de 20 sociétés de *C. exiguus* récoltées avant l'essaimage. (Données empruntées à BOUILLON, 1965)

N°	R	r	Oeufs	O	S	N	Sb	L
1		1		2.875	34		10	1.549
2	1	1	+	446	4			269
3	1	1	+++	6.489	179	7	24	6.510
4	1	2	+	7.742	150	172	16	4.727
5		1	++	5.076	84	445		308
6	1	1	++	4.685	125	5	29	1.585
7	2	2	+	9.126	147	118	19	5.308
8	1	1	+	6.877	131	340	8	6.833
9	1	2	++	9.954	360	10	76	5.554
10	1			6.062	137	237	11	3.315
11	1	1	++	14.528	342	584	9	6.443
12	1	1	+	7.039	105	591	9	4.714

TABLEAU XX

Composition de 12 sociétés de *C. sankurensis*.
(Données empruntées à BOUILLON & LEKIE, 1964)

3. Biomasse et bilan métabolique des sociétés.

Au tableau 21 figurent la biomasse et la consommation d'oxygène des 38 sociétés de *C. exiguus* détaillées aux tableaux 18 et 19: ces valeurs ont été calculées à partir des données individuelles de poids et de consommation d'oxygène.

Sur la base de tels calculs, il apparaît une forte variation entre termitières. Pour la période après l'essaimage, la biomasse varie entre 6 et 54 grammes avec une valeur moyenne de 19,7 grammes; quant à la consommation d'oxygène, sa valeur moyenne journalière est de 69,4 ml avec des extrêmes allant de 13 à 190 ml. Pour la période avant l'essaimage, nous avons une biomasse moyenne de 30,1 grammes (un tiers de plus qu'après l'essaimage) et des extrêmes allant de 12 à 51 grammes; la consommation d'oxygène journalière moyenne est de 133,8 ml (elle a presque doublé) avec des extrêmes allant de 52 à 200 ml.

A partir de ces données, nous pouvons calculer la relation entre la consommation d'oxygène journalière et la biomasse; nous obtenons la relation suivante :

$$\log O_2 = 0,43496 + 1,11796 \log P$$

la consommation d'oxygène étant exprimée en ml par jour et le poids en grammes. Cette relation est quasi linéaire, mais sa valeur prédictive est loin d'être assurée, nous le verrons au cours de la troisième partie de ce travail.

En considérant la consommation d'oxygène et la biomasse d'une société comme un moyen terme entre les valeurs avant et après l'essaimage, nous obtenons, pour une biomasse de 24,9 grammes, une consommation d'oxygène annuelle de 37,1 litres par société.

Dans les recensements de sociétés de *C. sankurensis*, du tableau 20, des stades ont été regroupés. Nous postulons les valeurs suivantes de consommation d'oxygène et de poids pour chacune de ces catégories:

N°	gr	ml/h	ml/j	N°	gr	ml/h	ml/j
1	9,94	1,39	33,39	85	23,44	4,02	96,40
2	10,59	1,47	35,32	86	24,36	3,53	84,82
3	8,18	1,50	36,08	87	31,64	5,47	131,20
4	3,82	0,52	12,38	88	26,90	4,29	102,89
5	6,00	0,79	19,02	89	25,67	4,50	108,09
6	18,47	2,48	59,56	90	23,54	3,04	72,89
7	21,13	4,03	96,65	91	42,13	8,17	195,97
8	16,21	2,37	56,86	92	32,75	6,62	158,85
9	12,36	1,68	40,33	93	39,40	8,88	213,10
10	8,72	1,21	28,92	94	50,60	8,67	208,09
11	16,72	2,34	56,09	95	40,21	8,58	205,00
12	13,82	1,88	45,21	96	39,66	7,88	189,18
13	32,69	4,94	118,56	97	16,56	3,14	75,32
14	34,26	4,84	116,05	98	23,57	3,93	94,34
15	5,16	0,79	18,89	99	35,76	7,69	184,45
16	39,76	5,84	140,08	100	14,63	2,22	53,23
17	53,95	7,85	188,34	101	30,49	5,55	133,31
18	41,86	6,15	147,55	102	28,75	5,03	120,62
				103	11,90	2,20	52,78
				104	39,41	8,17	196,16

TABLEAU XXI

Données de biomasse et de consommation d'oxygène horaire et journalière chez les sociétés de *C. exiguus* figurant aux tableaux XVIII et XIX.

	<u>mgr</u>	<u>μl/h./ind.</u>
Nymphes âgées (N)	8,57	1,39
Soldats (S)	5,18	0,70
Soldats blancs (Sb)	3,70	1,04
Ouvriers (O)	4,85	0,60
Larves et nymphes jeunes (L)	0,92	0,24
Oeufs (+)	45	12,75
(++)	90	25,50
(+++)	135	38,25
Roi (r)	8,50	2,80
Reine (R)	50	30

Les données de biomasse et de consommation d'oxygène sont les suivantes pour les douze sociétés du tableau 20:

<u>N°</u>	<u>grammes</u>	<u>ml/heure</u>	<u>ml/jour</u>
1	15,59	2,14	51,28
2	2,48	0,35	8,43
3	38,73	5,70	136,80
4	44,32	6,20	148,76
5	29,25	3,83	91,82
6	25,13	3,38	81,06
7	51,15	7,13	171,00
8	43,37	6,40	153,55
9	55,78	7,72	185,34
10	35,28	4,91	117,75
11	83,35	11,39	273,48
12	44,22	6,31	151,54

La biomasse moyenne est de 39 grammes et la consommation d'oxygène journalière moyenne de 130,9 ml. En calculant le bilan annuel à partir de ces données moyennes, nous arrivons à une consommation de 47,8 litres d'oxygène par société.

Ces évaluations sont grossières: elles recourent parfois à des valeurs arbitraires, elles extrapolent des données momentanées en un bilan annuel; enfin elles se basent sur des

mesures faites sur des individus en état de "stress" à la suite du changement brutal d'environnement.

Nous pourrions nous arrêter là comme d'autres auteurs l'ont fait avant nous et calculer le flux énergétique à partir des données ci-dessus. Mais la question demeure de savoir si la société entière dans son nid intact montre une activité respiratoire du même ordre de grandeur que ces valeurs calculées à partir de mesures faites sur des individus. Nous allons tenter d'y répondre au cours de la partie suivante.

TROISIEME PARTIE

BILAN METABOLIQUE DE LA SOCIETE A PARTIR DE MESURES GLOBALES.

INTRODUCTION.

Jusqu'à présent aucune étude n'a été faite sur le métabolisme respiratoire de la société d'Isoptères dans non nid. Seules existent dans la littérature des observations sur l'environnement gazeux dans les nids, comme celles de DAY (1938) chez *Nasutitermes exitiosus* d'Australie. Les bilans métaboliques de sociétés entières ont été évalués à partir de mesures individuelles, parfois chez une autre espèce de termite (LÜSCHER, 1955) ou même chez d'autres insectes (MALDAGUE, 1967).

La mesure individuelle comporte plusieurs défaut graves. Elle suppose des manipulations de ces insectes fragiles et leur transfert dans un respiromètre où les conditions diffèrent notablement de celles du nid (structure, atmosphère...); on produit ainsi un traumatisme dont il est difficile d'apprécier l'importance. Ensuite on supprime complètement l'organisation sociale incluant les activités de récolte de la nourriture, d'échanges trophallactiques, de construction, les contacts des individus avec ceux des autres castes et stades et la présence du couple royal.

Le gros obstacle à des études sur des sociétés entières dans leur nid a toujours été la dimension des termitières et l'impossibilité qu'il y avait de les placer dans un respiromètre. Pourtant ce genre d'étude est intéressant du fait que la mesure est pratiquée sur la société avec ses interactions entre les individus et entre les individus et leur nid.

Nous avons tenté de résoudre ce problème de la mesure du métabolisme de la société dans son nid en utilisant *C. exiguus* comme matériel vivant placé dans un respiromètre construit pour la circonstance. Les nids de cette espèce sont assez petits: leur diamètre varie entre 10 et 30 centimètres et leur poids entre 0,5 et 3 kgrs; ils peuvent se prêter aisément à des mesures globales. Les mesures ont toujours eu lieu sur des termitières fraîchement récoltées. Celles-ci, après avoir été débarassée du sable et des graminées qui les recouvraient, étaient pesées et placées dans un macrorespiromètre à électrolyse qui sera décrit plus en détail dans un appendice à la fin de ce travail. Signalons simplement que cet appareil permet la mesure heure par heure, et cela durant plusieurs jours, de l'oxygène consommé par la termitière en le remplaçant au moyen d'oxygène fabriqué dans des cellules à électrolyse. Cette électrolyse se produisant à courant constant, la mesure de sa durée permet de calculer la quantité d'oxygène produite pour compenser celle utilisée par les termites. La mesure proprement dite est précédée d'une période de thermoéquilibration de trois à quatre heures, suivant les dimensions du nid mis en expérience. Après la fin des mesures, la termitière est fragmentée, sa population extraite et conservée en alcool en vue de son dénombrement. Nous verrons plus loin les manipulations sur la solution de KOH à 5% destinée à absorber le CO_2 , manipulations permettant l'évaluation du quotient respiratoire.

Ce matériel et cette technique ont permis les observations que nous allons détailler.

Chapitre premier.

RYTHMES RESPIRATOIRES CIRCADIEN ET SAISONNIER.

I. RYTHME CIRCADIEN.

A. Mesure en laboratoire chez *C. exiguus*.

a. Observation du rythme circadien.

Lors des essais du macrorespiromètre à électrolyse, nous avons constaté des variations considérables de la consommation d'oxygène de termitières. Ces essais, entrecoupés des inévitables modifications et mises au point de l'appareil de mesure, n'avaient pas permis des expériences de longue durée. Dès la fin des essais, nous entreprîmes de mesurer la consommation d'oxygène d'une termitière de 2,460 kilos durant 3 jours à 30°C. La figure 16 nous montre la variation journalière de la consommation d'oxygène: les trois courbes journalières ont été superposées afin de vérifier la coïncidence des valeurs obtenues aux mêmes heures à des jours différents.

A l'examen de ce graphique, nous pouvons constater que la consommation d'oxygène n'est pas régulière dans le temps: elle présente deux zones de forte intensité dont les sommets se situent vers 20 et 8 heures, et deux zones de faible intensité, la première vers 2 heures et la seconde plus prononcée vers 14 heures. Les valeurs moyennes enregistrées pour ces différents moments sont :

13,6 ml O ₂	à 20 heures
8,3	02
13,7	08
5,4	14

En additionnant les moyennes des résultats de chaque heure de mesure, nous arrivons à un total de 245,3 ml d'oxygène par jour, ce qui est beaucoup plus élevé que les approximations

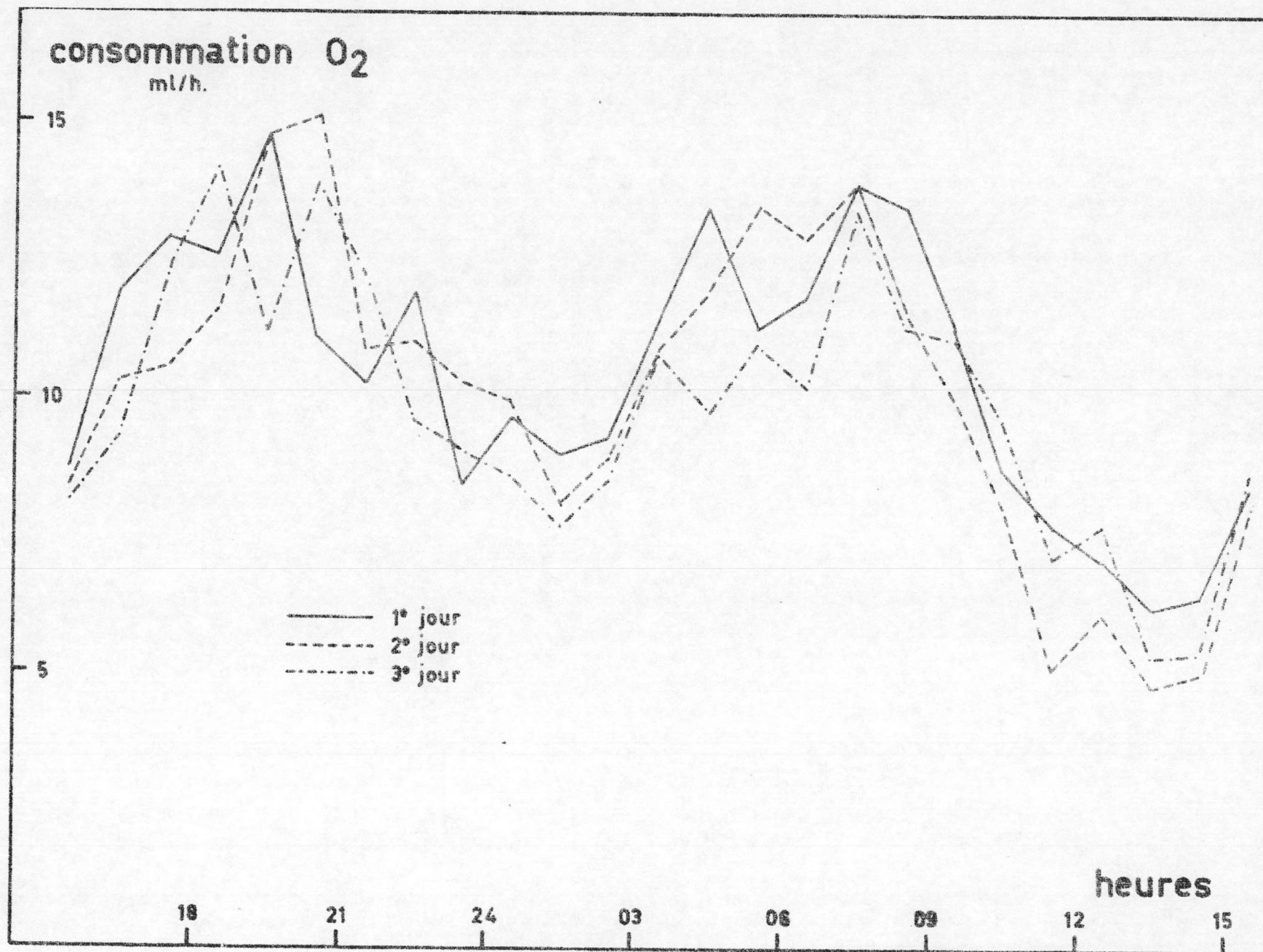


Figure 16

faites à partir de données individuelles à la fin de la partie précédente.

Cette termitière contenait deux colonies de termites inquilins, l'une de *Microcerotermes* sp. et l'autre de *Noditermes* sp. Les individus de ces espèces sont beaucoup plus petits et moins nombreux que ceux de *C. exiguus*.

Les essais suivants, sur d'autres termitières de *C. exiguus*, montrèrent les mêmes alternances de fortes et faibles intensités respiratoires. Les valeurs absolues étaient différentes ainsi que l'amplitude des variations, ces différences étant notamment liées aux dimensions différentes des sociétés. Mais les sommets et les creux des courbes se trouvaient toujours localisés aux mêmes moments de la journée. En général, on observe une montée de la consommation d'oxygène vers le milieu de l'après-midi, pour atteindre un maximum dans la soirée; ensuite cette consommation décroît, atteint un minimum après minuit pour remonter et plafonner le matin. Les valeurs décroissent ensuite pour tendre vers un minimum au début de l'après-midi.

Nous avons entrepris de "briser" ce rythme respiratoire afin de mieux le comprendre. Les différents essais auxquels nous nous sommes livré sont décrits dans les paragraphes suivants.

b. Modification de l'heure de récolte de la termitière et de la température du bain thermostatisé.

Les nids ayant servi aux mesures précédentes avaient été récoltés entre 8 et 9 heures; les mesures de consommation d'oxygène commençaient vers 12 heures. La localisation horaire des accroissements et des chutes de consommation d'oxygène provenait-elle du moment de la récolte ? Des récoltes faites à d'autres heures allaient-elles déplacer la courbe dans le temps?

Nous avons mis en expérience des termitières récoltées à 11 et 15 heures. Les courbes de consommation d'oxygène

n'ont montré aucun décalage par rapport à celles dont le nid était récolté à 8 heures. Après la période de thermoéquilibration, les courbes commençaient aux points prévus par les expériences précédentes: dans la remontée de la fin de l'après-midi pour les nids récoltés à 11 heures, et en plein maximum vespéral pour les nids récoltés à 15 heures.

Les expériences précédentes s'étaient déroulées à 30°C. Nous en avons pratiqué d'autres pour lesquelles la température était de 25 ou de 35°C. Dans les deux cas, nous avons observé la même succession horaire de maxima et de minima de consommation d'oxygène; les seules différences enregistrées ont été des déplacements de la courbe vers le bas ou vers le haut suivant que la température était inférieure ou supérieure à 30°C, mais aucun changement d'amplitude ni de déplacement de sommet ou de creux ne fut noté.

Les expériences à des températures différentes ont été chaque fois pratiquée sur des termitières différentes: dans le cadre de ce problème, nous n'avons pas soumis une même termitière à diverses températures: on risque en effet de voir des phénomènes d'accomodation interférer avec l'intensité de la réponse respiratoire.

c. Sections de termitières.

Nous nous sommes livré ensuite à des essais au cours desquels le nid était fragmenté. Le premier de ces essais consistait à mesurer séparément la consommation d'oxygène de deux moitiés d'une termitière; nous avons en effet pensé que la présence du couple royal pouvait avoir une certaine importance dans l'apparition de ce rythme respiratoire. Mais aucune modification sensible de la courbe ne fut notée; seule différait l'intensité des échanges gazeux, une des moitiés, celle où se trouvait le couple royal, contenant davantage de population que l'autre.

Lors d'un essai suivant, nous avons poussé plus loin la fragmentation (Figure 17):

- la termitière entière fut mise en expérience du premier jour à 15 heures jusqu'au lendemain à 9 heures (courbe A);
- le deuxième jour, elle fut coupée en deux et une des moitiés placée en respiromètre sur du sable stérile dans un couvercle de grande boîte de Petri (courbe B); les mesures ont commencé à 14 heures pour se terminer le troisième jour à 8 heures;
- le troisième jour, cette moitié dut débitée en quatre fragments; deux de ceux-ci furent placés en respiromètre sur du sable stérile dans un couvercle de boîte de Petri; les mesures ont débuté à 17 heures et se sont poursuivies jusqu'au lendemain à 7 heures (courbe C);
- le quatrième jour, les deux fragments furent chacun coupé en deux et les quatre morceaux ainsi obtenus mis en respiromètre; les mesures commencèrent à 14 heures et finirent le cinquième jour à 6 heures (courbe D).

L'examen de la figure 17 nous révèle les points suivants :

- il existe une variation d'heure en heure de la consommation d'oxygène chez la termitière entière lors d'une mesure de 18 heures d'affilée; il est fréquent d'observer, le premier jour d'une expérience, une plus forte variation des mesures qu'au cours des jours suivants;
- dans les courbes obtenues à partir des mesures sur les fragments de termitières, on remarque une consommation d'oxygène élevée le soir, consommation qui diminue vers le milieu de la nuit pour remonter à l'approche de l'aurore. Ceci est comparable aux observations faites pour les mêmes heures sur des termitières durant plusieurs jours.

Enfin, lorsque la population fut recueillie après l'expérience, nous avons constaté la présence de larves et d'oeufs dans tous les morceaux: le cannibalisme et l'oophagie, s'ils ont eu lieu, n'ont pas dû être très importants.

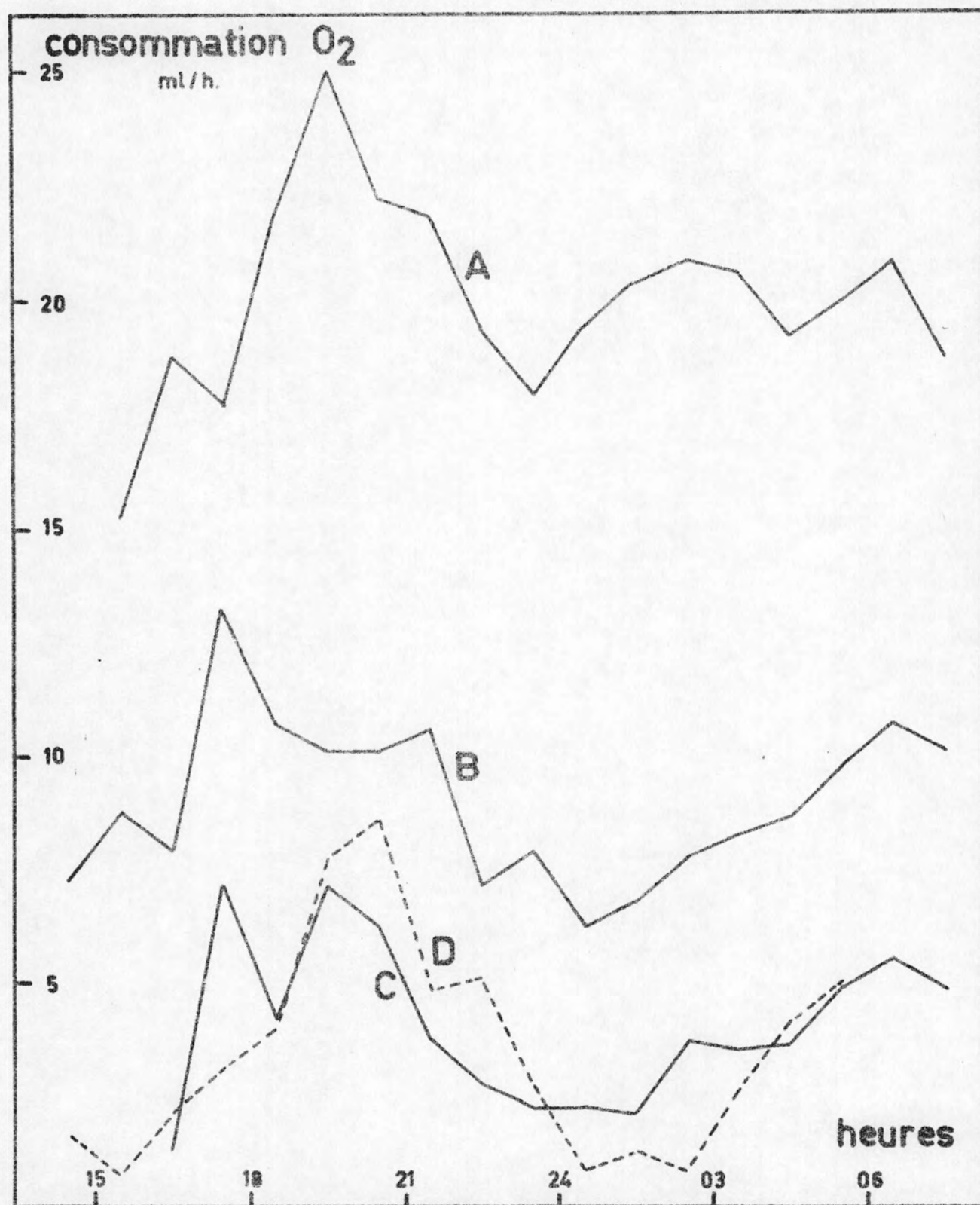


Figure 17

d. Isolement de populations.

Au cours des essais suivants, nous avons séparé la population de son nid.

Le premier essai s'articule comme suit :

- du 1° au 2° jour: mesure sur la termitière entière;
- du 2° au 3° jour: mesure sur la population extraite de son nid et placée dans un grand couvercle de boîte de Petri;
- du 3° au 5° jour: mesure sur la population répartie dans 15 petites boîtes de Petri.

La courbe des mesures sur la termitière entière a montré les sommets et les creux caractéristiques; il en a été de même pour la population rassemblée dans le couvercle d'une grande boîte de Petri. Mais lors du transfert de la population dans ce récipient, un certain nombre de fragments du nid l'ont accompagnée. Le lendemain nous avons constaté que ces matériaux avaient été utilisés par les termites pour construire un dôme au-dessus d'eux; en surface de ce dôme demeuraient quelques cadavres d'ouvriers; en dessous, des galeries avaient été édifiées dans lesquelles les individus se déplaçaient et manifestaient une certaine activité.

Les mesures sur la même population répartie en quinze petites boîtes de Petri furent décevantes: si l'enregistrement de la consommation d'oxygène débutait normalement et se poursuivait durant plusieurs heures, nous constatons le lendemain qu'un accident s'était produit: le liquide manométrique était refoulé dans la chambre de compensation. Nous découvrîmes que ce phénomène était dû à l'évaporation abondante provenant des individus, des condensations ayant obturé le robinet de communication entre la chambre respiratoire et le manomètre à contact.

Outre ces condensations dans le robinet de communication, on pouvait en observer d'autres très abondantes sur les parois de la chambre respiratoire. Des condensations d'une pareille intensité n'avaient pas été observées lors des expériences sur des termitières entières; elles étaient faibles lors de

la deuxième partie de cette expérience, quand la population était rassemblée dans un couvercle de grande boîte de Petri avec des matériaux provenant du nid.

D'autres essais sur des populations isolées de leur nid et approvisionnées en matériaux de construction ont confirmé le maintien du rythme respiratoire et l'édification rapide d'un dôme au-dessus de la population.

Des expériences furent menées au cours desquelles on mesura d'abord la respiration de la termitière intacte; ensuite la société fut soigneusement isolée de son nid en prenant grand soin de ne lui fournir aucun matériau de construction. Nous donnons à la figure 18 les courbes de consommation d'oxygène d'un de ces essais: la courbe A représente la consommation d'oxygène de la termitière entière, les courbes B et C celles de la population ne disposant d'aucun fragment du nid (ces courbes superposées sont en fait continues dans le temps). Si dans la courbe A, on reconnaît les événements caractéristiques du rythme respiratoire, les courbes B et C montrent des variations au hasard de faible amplitude dans lesquelles il est difficile de retrouver une rythmicité.

La courbe de consommation d'oxygène de la population isolée tend à s'élever progressivement. Le phénomène n'est pas lié au métabolisme respiratoire des termites: il est plutôt le résultat d'interférences provenant des décompositions subies par les cadavres. En effet, lors de l'ouverture de la chambre respiratoire en fin d'expérience, on remarqua une forte mortalité et une odeur nauséabonde de fermentation. En outre l'évaporation avait été intense et de véritables ruissellements s'étaient formés sur les parois de la chambre respiratoire.

Les expériences où nous séparâmes la population isolée en une vingtaine de petites boîtes de Petri montrèrent les mêmes phénomènes. Dans tous ces essais au cours desquels la société était extraite de son nid, on pouvait constater lors du triage après expérience que le nombre de larves et d'oeufs était

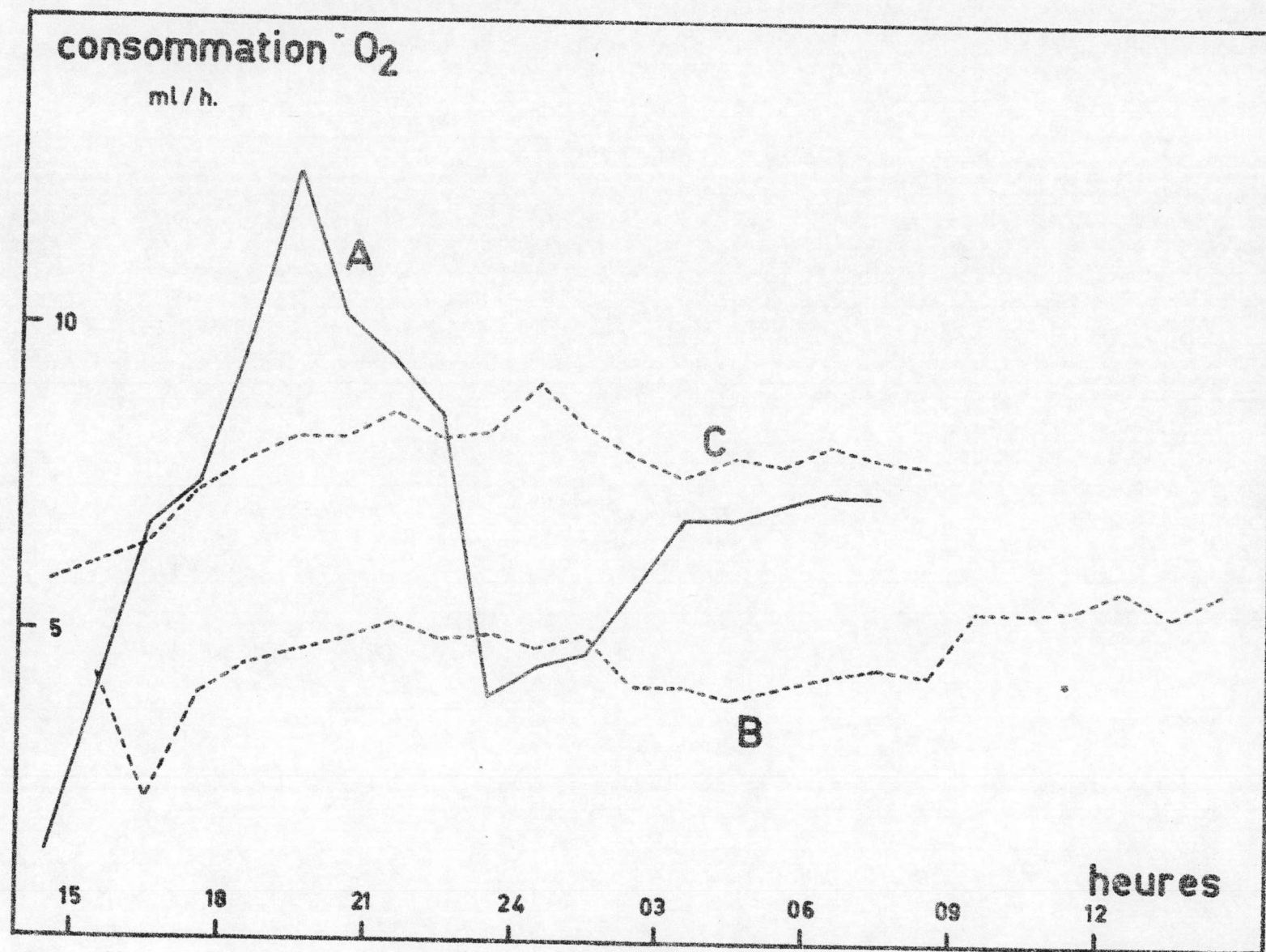


Figure 18

très faible par rapport aux valeurs obtenues lors de mesures sur des termitières entières.

Diverses variantes furent essayées, dont une consistait à mesurer d'abord la respiration de la termitière entière, puis celle de la population soigneusement isolée, et enfin celle de la population à laquelle on avait fourni des morceaux de nid. Mais le choc subi par la société ne lui permettait plus de récupérer un rythme respiratoire lorsqu'elle était à nouveau approvisionnée en matériaux de construction.

e. Conclusion.

De ces diverses expériences, il ressort les points suivants :

1. Il existe un rythme circadien de consommation d'oxygène chez la termitière entière: les maxima se situent le soir et le matin, les minima au début de la seconde moitié de la nuit et au début de l'après-midi.
2. Ce rythme se maintient lorsque la population est dans son nid, peu importe si celui-ci est fragmenté ou non. Des modifications de l'heure de récolte ou de la température du bain du respiromètre n'affectent pas le déroulement de ce rythme.
3. Ce rythme disparaît lorsque la population est séparée complètement de son nid. Cette population semble subir un choc dont les caractéristiques sont la forte perte d'eau par évaporation et une mortalité accrue. Toutefois, si elle dispose rapidement de matériel provenant des structures du nid, elle retrouve son rythme respiratoire pendant un certain temps.

B. Mesure en nature chez C. exiguus.

L'observation d'un tel rythme lors de mesure en laboratoire conduit inévitablement à se demander si ce rythme existe en nature.

La mesure de la respiration "in situ" pose des problèmes techniques difficilement solubles. La mesure de la consommation d'oxygène suppose que la portion de terrain contenant la termitière soit isolée du reste par une cloche. Une mesure manométrique nécessite la connaissance exacte de la température en tous les points de cette cloche: les différences d'inertie thermique des matériaux enfermés provoquent la formation de gradients de température et des dilatations inégales de l'air. Il est difficile d'apprécier le coefficient de correction qu'il faut affecter aux valeurs enregistrées pour connaître le volume exact d'oxygène consommé. Un système par compensation de pression (deux cloches reliées par un manomètre, l'une englobant le nid, l'autre un terrain sans nid) se heurte aux mêmes difficultés.

De plus, en isolant ainsi le terrain du reste du biotope, on produit un effet de "serre" qui modifie complètement le microclimat de l'endroit étudié. Il en est de même pour les systèmes de mesure du CO_2 dégagé "in situ" par la technique de l'ampoule de KOEPF (BACHELLIER, 1966) ou celle opérant par titration d'une solution de bicarbonate (MACFADYEN, 1968).

Il ne nous était donc pas possible de mesurer directement la respiration de termitières en nature. Mais nous avons tenté de résoudre le problème en analysant le taux de CO_2 contenu dans l'atmosphère du nid aux différentes heures de la journée.

Quelques jours avant l'expérience, des aiguilles étaient enfoncées dans un nid et scellées à la surface de celui-ci. Nous avons employé des aiguilles pour le prélèvement de biopsies hépatiques et pour les ponctions sternales et lombaires. Ces aiguilles sont munies d'un mandrin qui peut être bloqué pour rendre son biseau parallèle à celui de l'aiguille et éviter les déchirures inutiles lors des ponctions ou des prélèvements. Nous avons supprimé ce blocage: en effet les termites allaient maçonner le long de l'aiguille et obturer celle-ci; il suffisait alors

de faire pivoter le mandrin pour découper une ouverture dans cette maçonnerie à l'aide du biseau.

Quatre de ces aiguilles étaient plantées à différentes profondeurs dans le nid et une dans le sol voisin. Les échantillons de gaz étaient prélevés à l'aide de seringues spéciales à robinet; ces échantillons étaient analysés aussitôt après en laboratoire avec un microanalyseur de gaz de Scholander (voir appendice consacré aux techniques).

En même temps que les aiguilles, deux petits thermomètres étaient placés à 6 cm de profondeur, l'un dans le nid, l'autre dans le sol. Pour éviter l'exposition directe au rayonnement solaire, la partie du thermomètre émergeant de la surface du sol était entourée de trois couches de carton ondulé. Les prélèvements de gaz et les lectures des thermomètres ont eu lieu, les jours de mesure, à 8, 14, 20 et 2 heures.

Deux lots d'expériences eurent lieu: le premier où les termitières restaient exposées au rayonnement direct (nous n'avons pas retiré le couvert de graminées), et le second où une fine couche de paille était répandue à quelques centimètres au-dessus du nid et du sol avoisinant.

Dans les figures 19 et 20, nous représentons les résultats de quatre expériences: A et B avec exposition au rayonnement direct, C et D avec protection par de la paille. Nous disposons d'autres résultats, mais les données sont incomplètes, les expériences ayant été interrompues par des orages ou n'ayant pu se poursuivre par suite de la disparition des aiguilles et des thermomètres emportés par un rôdeur malveillant.

Avant d'aborder l'examen des figures, il faut émettre des réserves sur la qualité des échantillons d'air provenant du sol. Celui-ci étant sablonneux, il arrive que l'aiguille bouge latéralement lors du prélèvement, créant un appel d'air atmosphérique qui vient diluer l'échantillon. Nous avons tenté de remédier à cette dilution possible en garnissant l'aiguille d'une rondelle de caoutchouc de trois centimètres de diamètre en contact direct avec le sol.

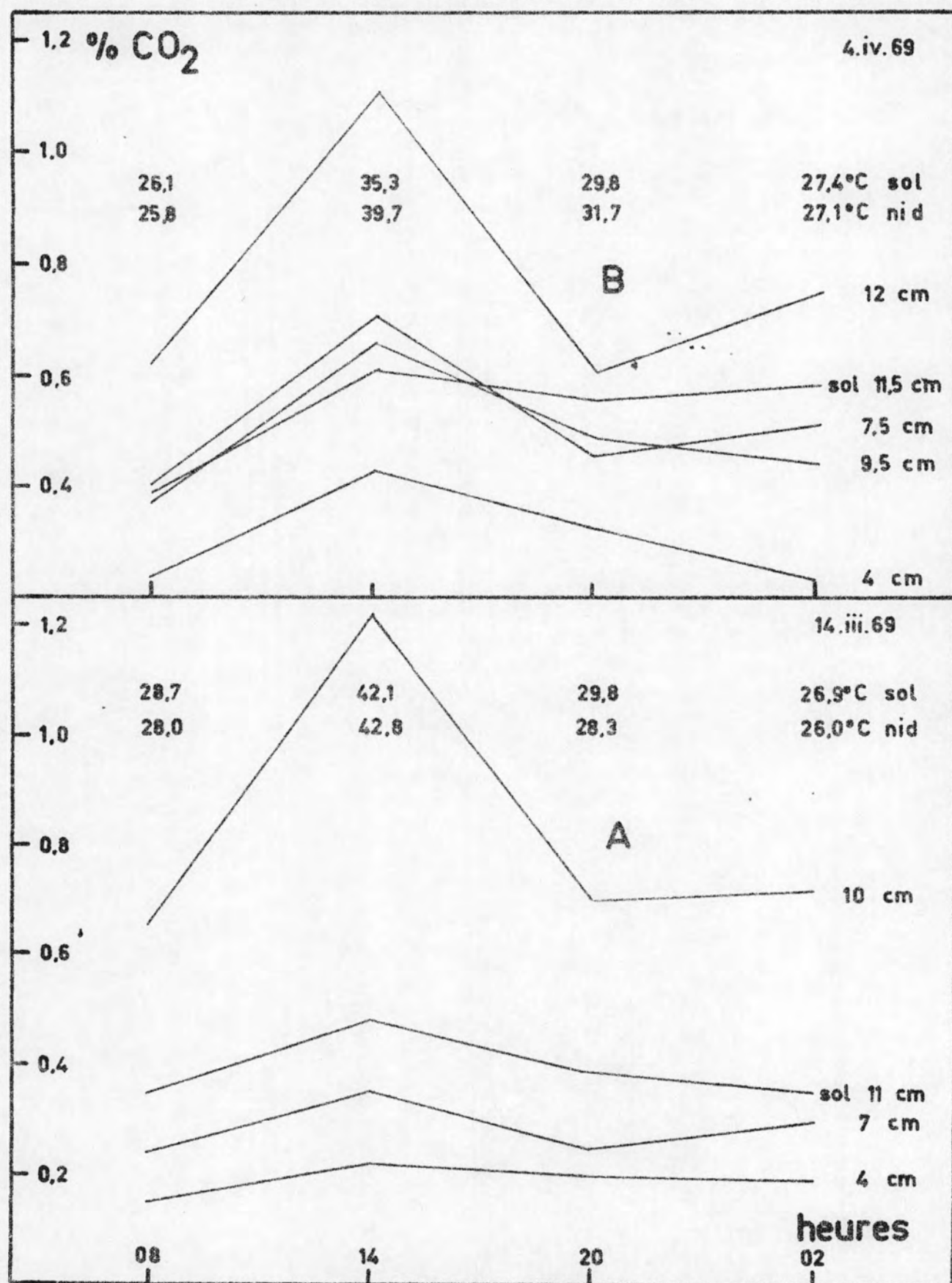


Figure 19

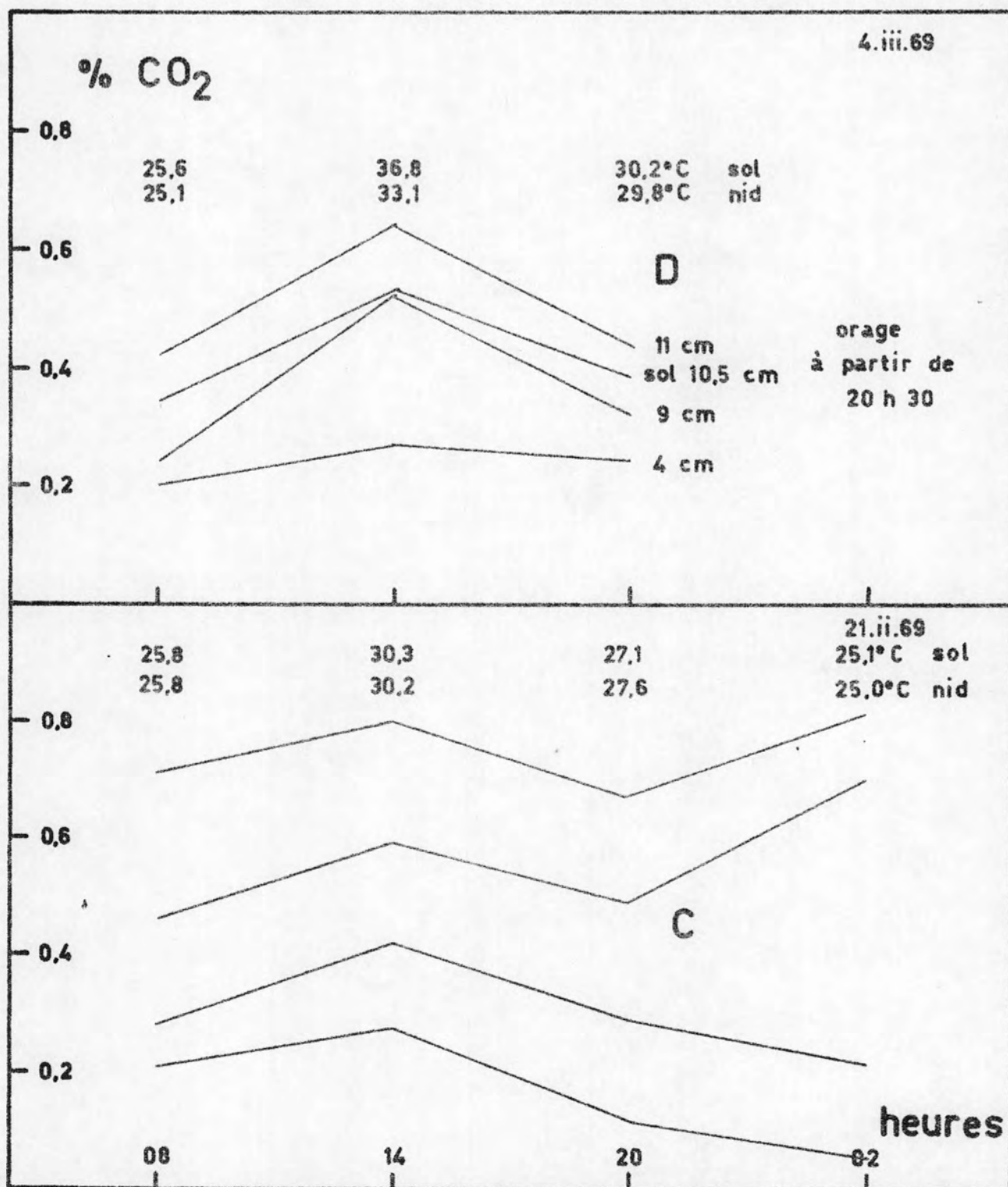


Figure 20

Les graphiques suggèrent des différences entre nids couverts ou non. Les ensembles A et B montrent aussi une nette différence entre la partie la plus profonde du nid et les parties superficielles. A 14 heures, la teneur en CO_2 est la plus élevée dans la profondeur du nid; par contre, dans la même zone, elle devient minimale le matin et le soir, et remonte légèrement durant la nuit. Dans les parties du nid les plus proches de la surface et dans le sol environnant, l'amplitude des variations de la teneur en CO_2 est beaucoup moins importante; dans le schéma B néanmoins, on remarque une augmentation à 14 heures.

Lorsque le nid et le sol avoisinant sont protégés de l'insolation directe, le pourcentage de CO_2 de l'atmosphère du nid varie beaucoup moins fort; son évolution est parallèle à celle dans le sol.

Les valeurs obtenues sont du même ordre que celles enregistrée par EMERSON (1956) dans un nid de *Cubitermes intercalatus* à Kinshasa: dans les néoconstructions: 0,052% à 15,5 cm au-dessus du sol et 15,2 cm de profondeur. 0,162% à 3,5 cm au-dessus du sol et 15,2 cm de profondeur; dans le nid: 0,920% à 15 cm au-dessus du sol et 7,5 cm de profondeur.

La concentration en CO_2 dans le nid varie au cours de la journée; cette variation est la plus forte dans la partie profonde du nid. La teneur en CO_2 est élevée vers 14 heures, elle diminue le soir, remonte un peu durant la nuit pour redescendre le matin. L'amplitude de la variation diminue si le nid est protégé de l'insolation directe par une claie de paille.

Cette variation journalière du CO_2 dans le nid rejoint les observations de DAY (1938) sur *Nasutitermes exitiosus*: par la mesure de la teneur de ce gaz aux différentes heures de la journée dans la "nursery" (portion du nid où l'on rencontre le couvain), il observe un maximum de CO_2 vers 16 heures; un autre sommet moins marqué apparaît au cours de la seconde moitié de la nuit.

C. Mesures en laboratoire chez d'autres espèces d'Isoptères.

Au cours des expériences de respirométrie, nous avons aussi utilisé des portions importantes de termitières de *C. sankurensis*, provenant d'une zone de terrain voisine de celle d'où provenait les termitières de *C. exiguus*. La taille beaucoup plus élevée de ces nids n'a pas permis des mesures globales analogues à celles faites sur *C. exiguus*.

Ces mesures, portant sur la partie souterraine du nid, ont révélé la même rythmicité respiratoire que chez *C. exiguus*; les sommets et les creux des courbes de consommation d'oxygène étaient situés aux mêmes moments du jour et de la nuit.

Des mesures furent également effectuées sur des termitières de *Noditermes* sp. et d'*Anoplotermes* sp. provenant d'un lambeau de forêt près du quartier résidentiel de l'Université Lovanium; là aussi nous avons constaté un rythme respiratoire très proche de celui des *Cubitermes* de savane.

Seule la mesure de la consommation d'oxygène chez un fragment de nid de *Thoracotermes macrothorax* n'a pas montré de rythme respiratoire; des phénomènes étrangers à la biologie des termites ont pu jouer, notamment le délai trop long entre la récolte et la mise en expérience.

Une étude comparative des rythmes respiratoires chez les Isoptères serait du plus haut intérêt.

II. RYTHME SAISONNIER.

Le rythme respiratoire circadienne qui vient d'être décrite ne se manifeste pas de la même façon tout au long de l'année. D'expérience à expérience, on observe des variations d'intensité totale et d'amplitude de la courbe entre les termitières étudiées.

Nous avons repris aux figures 21 et 25 les courbes moyennes de consommation d'oxygène de sociétés de *C. exiguus* aux

différentes époques de l'année; la date figurant chaque fois en haut de la courbe est celle du jour de récolte et du début des mesures qui ont en général duré trois jours. A l'examen de ces figures, on constate une diminution de l'amplitude de la variation journalière en saison sèche: les courbes sont fortement aplaties.

Le rythme circadien se manifeste différemment suivant les saisons. Cette variation peut être d'origine interne et externe, comme nous le verrons au cours des chapitres suivants.

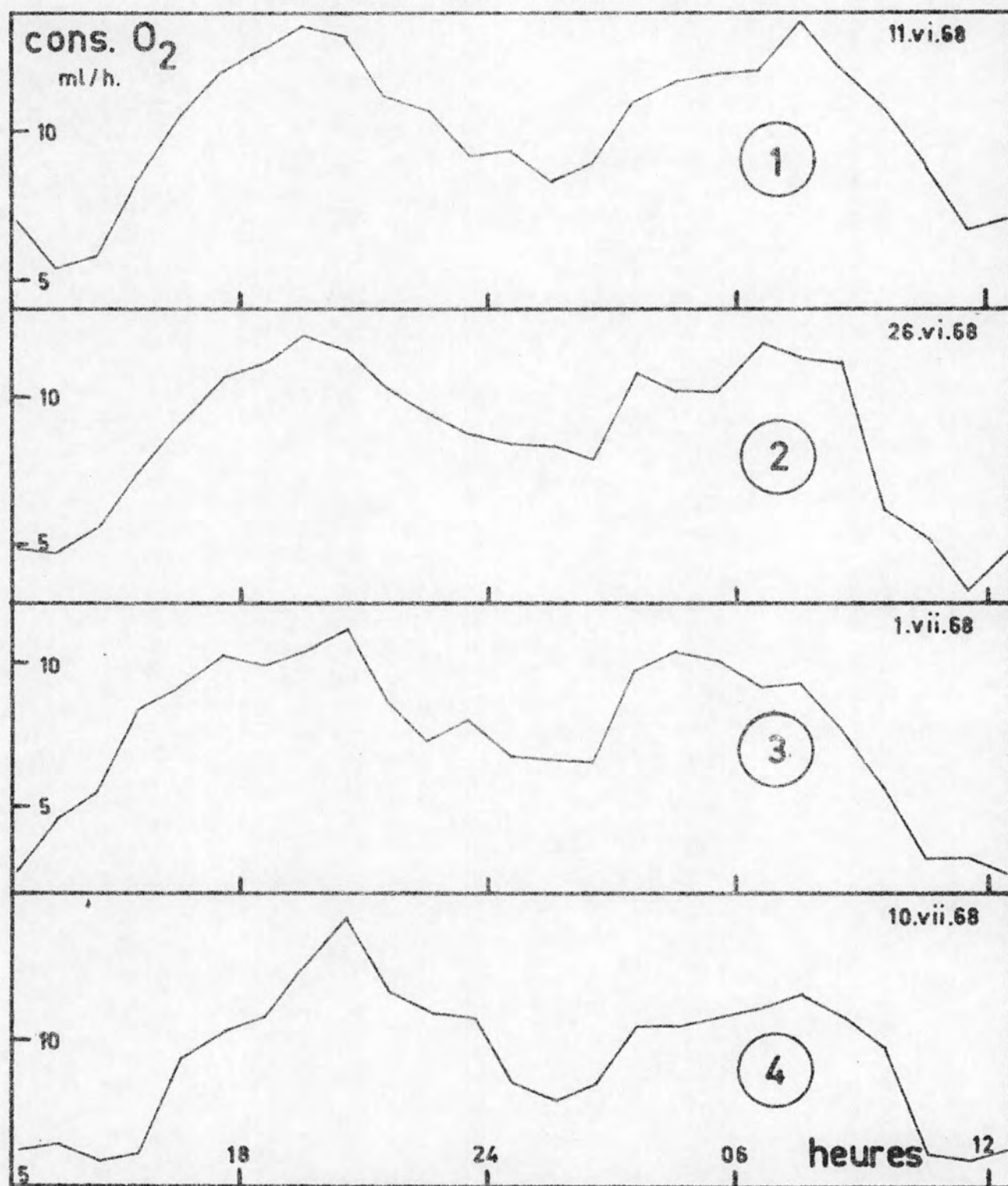


Figure 21

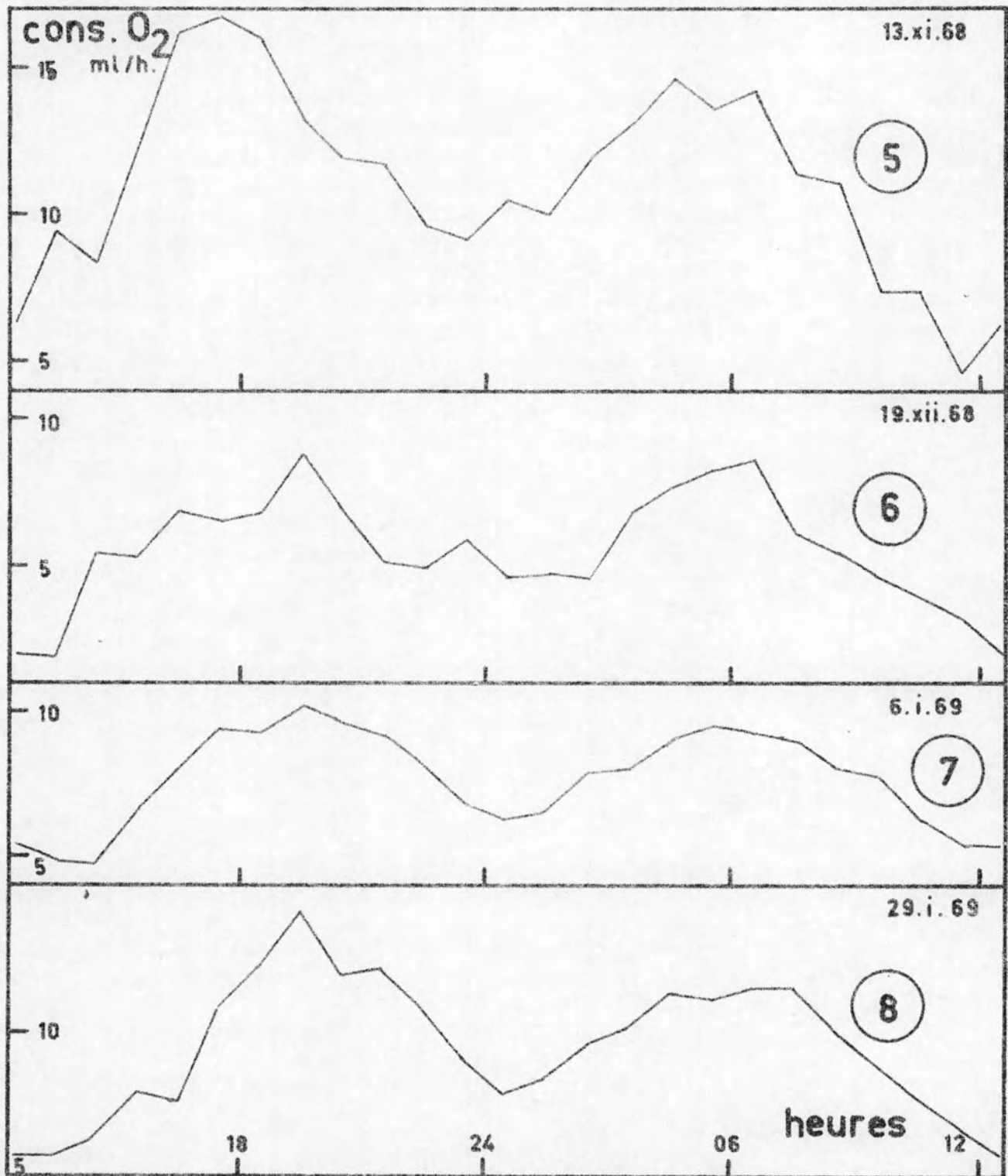


Figure 22

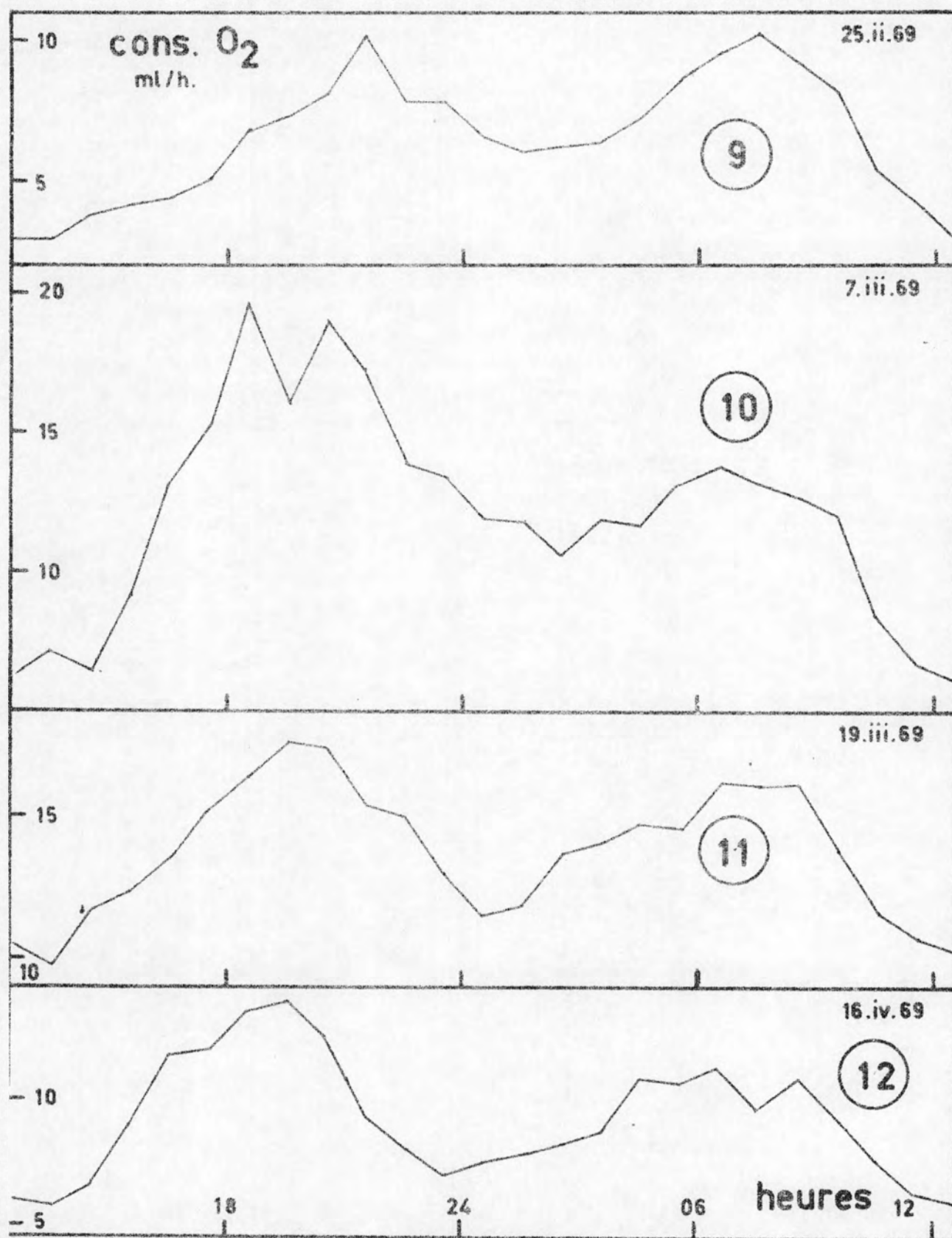


Figure 23

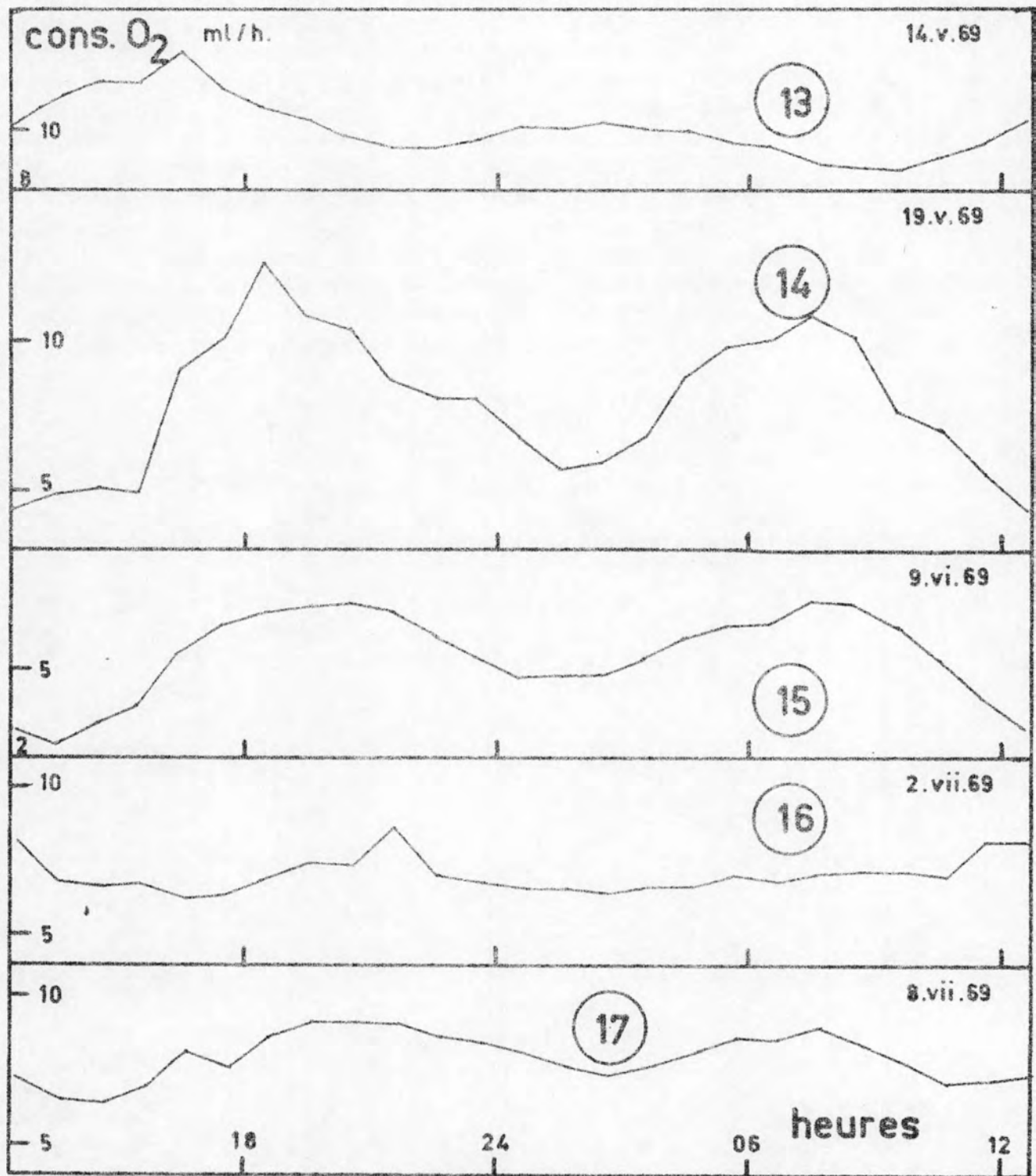


Figure 24

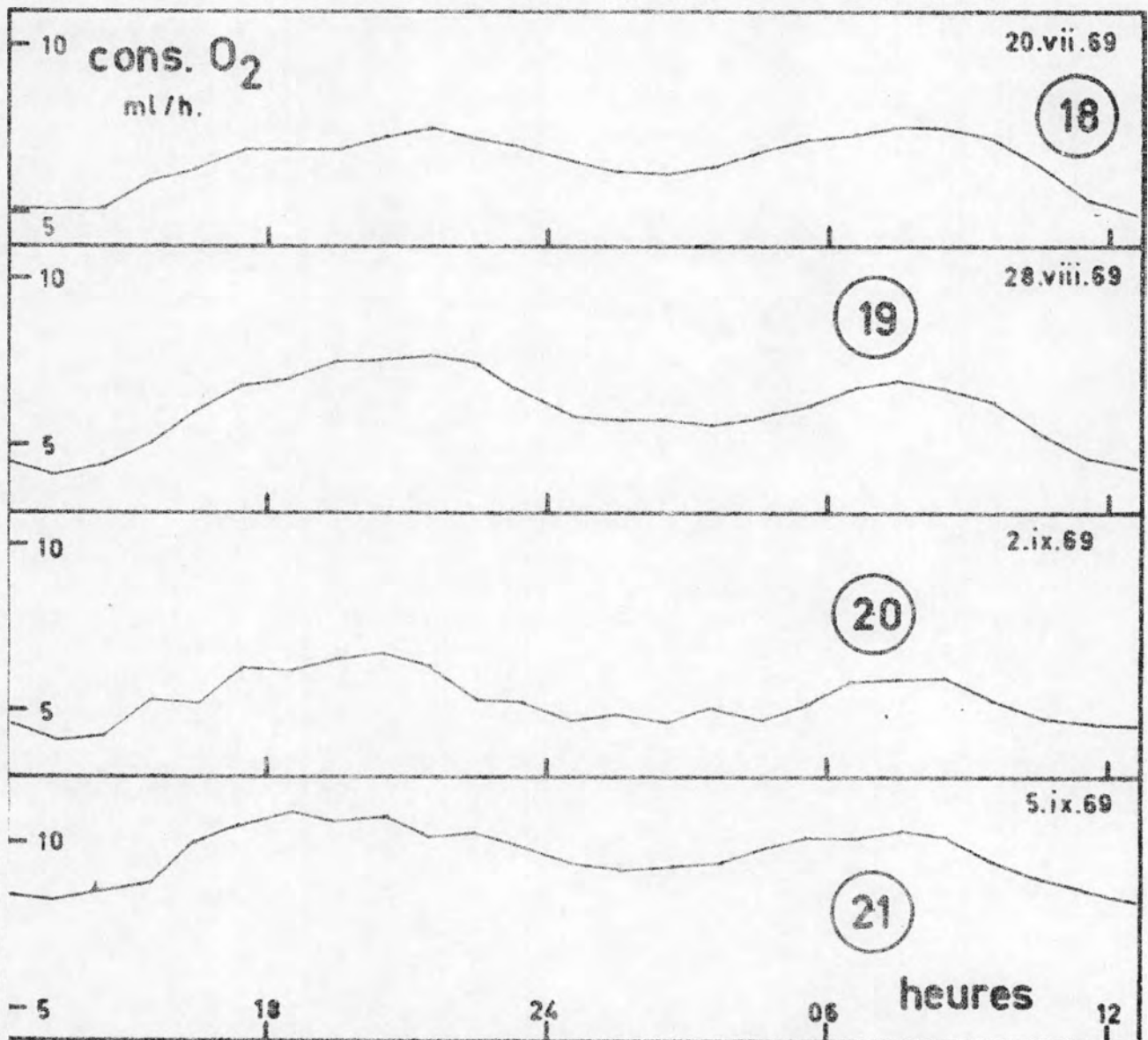


Figure 25

Chapitre deuxième.

VARIATIONS CONCOMITANTES AUX RYTHMES A L'INTERIEUR DU NID ET DANS LE MILIEU ENVIRONNANT.

1. Des rythmes biologiques en général.

Les rythmes d'activité sont connus depuis longtemps chez les êtres vivants en général et leur étude a porté sur de nombreux organismes différents. La terminologie utilisée n'est pas homogène: on parle de rythmes, de cycles, de périodicités à propos de phénomènes survenant à intervalles réguliers; les épithètes de diurne, nycthéméral, journalier, circadien, qualifient une période d'environ 24 heures. Nous conformant à l'usage qui tend à se généraliser, nous utilisons le terme de "rythme circadien" introduit par HALBERG en 1959 et qui qualifie une manifestation dont la période correspond environ à une journée (KAYSER & HEUSNER, 1967).

Un rythme peut être d'origine endogène ou exogène suivant qu'il continue à se manifester ou non en environnement constant (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1961). La nature endogène du rythme doit répondre à une série de conditions établies par PITTEDRIGH en 1954:

- le rythme doit persister en environnement constant;
- la phase du rythme peut être déplacée par un traitement adéquat et cette nouvelle phase doit pouvoir être conservée lorsque l'organisme est remis en conditions constantes;
- le rythme peut être déclenché par une simple stimulation;
- la phase peut être décalée lorsque le métabolisme est interrompu (milieu anaérobique, par exemple);
- la période du rythme ne doit pas être exactement de 24 heures.

Précisons tout de suite que l'ensemble de ces conditions est loin d'être universellement admis (WILKINS, 1968).

Un certain nombre d'auteurs tendent à affirmer la nature strictement endogène de la majorité des rythmes circadiens. Ils se basent sur des arguments comme ceux-ci:

- l'apparition du rythme au cours de l'ontogenèse dès que l'animal approche de sa forme définitive (KAYSER & HEUSNER, 1967);
- le maintien du rythme chez des animaux soumis à une illumination constante durant plusieurs générations (BUNNING, 1967);
- les expériences de croisement entre lignées possédant des rythmes de périodes différentes et l'examen de la rythmicité des générations suivantes (BUNNING, 1967);
- la persistance de rythmes circadiens chez des animaux cavernicoles de longue date (JEGLA & POULSON, 1968);
- les études biochimiques au niveau subcellulaire surtout des synthèses de RNA et d'enzymes (HASTINGS & KEYNAN, 1965; WILKINS, 1968) et au niveau histologique des systèmes neurosécréteurs (HARKER, 1964).

On considère généralement les rythmes circadiens comme des oscillations au sens physique du mot. La fréquence de l'oscillation peut dépendre du milieu environnant, mais elle est surtout une propriété intrinsèque du système biologique ("free-running rhythms"). Les systèmes auto-oscillant peuvent avoir leur fréquence naturelle en interférence avec celle d'agents externes (lumière, température...) qui provoquent un déplacement de phase; ces agents sont appelés oscillateurs, facteurs d'entraînement, "Zeitgebers". La fréquence naturelle ne peut être connue que lorsque le système biologique est placé en conditions rigoureusement constantes (ASCHOFF, 1963, 1965, 1965a).

D'autres auteurs s'opposent à cette théorie de l'origine endogènes des rythmicités biologiques. Ils affirment qu'il est impossible de maintenir un organisme en conditions constantes; même si la température, la lumière, l'humidité relative, la pression barométrique sont gardées à un même niveau pendant de longues périodes, d'autres facteurs plus subtils agissent encore, tels que le rayonnement cosmique, des phénomènes géophysiques ou autres (durée du jour lunaire p. ex.), les champs ma-

gnétique et électrique terrestres... On connaît à peine les réactions des êtres vivants en général à de tels facteurs. BROWN (1964; in WEBB & BROWN, 1961), un des principaux défenseurs de cette théorie, envisage en outre la notion de "autophasing": les organismes ont des moments d'activité et de latence dans leur sensibilité; placé dans un environnement constant, ils conservent leur cycle d'activité parce que les facteurs d'environnement, malgré leur constance, jouent un rôle de stimulus au moment où la sensibilité est active. Remarquons que cette notion d'autophasing reconnaît implicitement une rythmicité d'origine endogène. Mais il ne nous appartient pas de trancher dans pareille question.

L'étude mathématique des rythmes biologiques s'est fortement développée: on parle actuellement de "chronobiologie" et de "rythmométrie" (HALBERG, 1969). Les analyses sont toutefois assez délicates: les courbes enregistrées ne sont pas de simples ondes sinusoïdales, leurs paramètres (amplitude, phase, période) sont assez variables et leur détermination malaisée sur des courbes polymorphes (KAYSER & HEUSNER, 1967).

La manifestation des rythmes circadiens varie au cours des saisons; de plus certains phénomènes tels que la reproduction, la diapause, la croissance et la migration sont liés généralement à un rythme circannuel (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1961; BECK, 1963; DANILEVSKI, 1965). L'indépendance de celui-ci vis à vis de conditions extérieures (photopériode, température...) semble avoir été mise en évidence dans certains cas (KAYSER & HEUSNER, 1967).

Chez les insectes, la courbe du rythme circadien reflète l'activité diurne ou nocturne; ces courbes peuvent être monophasique ou polyphasiques. Ce dernier cas a été observé pour la courbe de consommation d'oxygène de *Dytiscus marginalis* qui montre deux sommets, le premier à 21 heures et le second à 5 heures (EDWARDS, 1953), pour le rythme d'éclosion de *Musca domestica nebulosa* d'Inde, pour les repas des moustiques au Danemark,

pour l'activité des Drosophiles en Californie et en Angleterre (CLOUDLEY-THOMPSON, 1961). En règle générale, les courbes des rythmes circadiens s'aplatissent durant l'hiver et l'intensité des phénomènes étudiés décroît parfois de moitié.

2. L'activité journalière et saisonnière dans la termitière.

L'existence de rythmes circadiens d'activité chez les termites est connue depuis longtemps. ANDREWS & MIDDLETON (1911), chez *Nasutitermes morio* de la Jamaïque, observent les déplacements des individus dans les galeries d'exploitation au cours de la journée; les maxima de déplacements ont lieu entre 9 et 11 heures et entre 22 et 2 heures, les minima entre 13 et 21 heures et entre 3 et 8 heures; si on considère les entrées et les sorties, les individus quittent le nid de 13 heures jusque 1 heure; ils le regagnent dans les heures suivantes avec un maximum vers 11 heures.

Plus récemment, BOUILLON & LEKIE (1964) ont étudié la répartition de la population dans les nids de *Cubitermes sankuensis* en saison des pluies et en saison sèche. A partir de récoltes faites toutes les heures pendant une journée, ils constatent que la densité de population dans le nid est la plus faible entre 23 et 2 heures; elle s'accroît ensuite pour atteindre un maximum entre 13 et 15 heures, puis redescend régulièrement. Ils en concluent que l'activité au dehors est nettement nocturne et atteint son sommet vers 1 heure. Ces auteurs notent en outre des déplacements de haut en bas et de bas en haut parallèles aux sorties et aux rentrées. L'occupation la plus dense ne se situe jamais dans l'extrémité supérieure du nid (le chapeau), mais dans la racine et dans la tige.

MATHOT (1964a) a étudié l'état de réplétion du tube digestif des ouvriers de *C. exiguus* aux différentes heures de la journée en fin de saison des pluies. Il observe que le pourcentage d'individus à jabot plein est le plus élevé à 4 heures et le plus bas vers 18 heures; les heures intermédiaires sont

caractérisées par une décroissance régulière de ce pourcentage pendant le jour et une croissance pendant la nuit. Cette variation est davantage marquée chez les individus récoltés dans les galeries de ravitaillement; là le maximum de réplétion est atteint vers 10 heures et le minimum à la tombée de la nuit. Les observations sont moins nettes en ce qui concerne l'intestin et le rectum. Par analyse des poids secs des ouvriers, cet auteur note que les ouvriers des galeries et du nid ont un poids plus élevé la nuit que le jour; à la fin de la nuit, les ouvriers sont plus lourds que ceux du nid; cette situation s'inverse durant la journée.

A la lumière des observations de ces auteurs et des nôtres en laboratoire et sur le terrain, il est possible de définir un rythme circadien d'activité chez les deux espèces de *Cubitermes*, les principaux événements étant les suivants:

- le soir, déplacements de population au sein du nid; début des sorties des récolteurs qui vont en s'accroissant; dans le nid, il y a augmentation de la consommation d'oxygène due à l'agitation des individus; le taux de CO_2 est très bas;
- durant la nuit, la densité de population est minimale dans le nid; la consommation d'oxygène a diminué, le taux de CO_2 s'est relevé légèrement; les activités de récolte sont en cours à l'extérieur du nid;
- fin de la nuit et début de la matinée, retour des récolteurs, le jabot plein de nourriture; déplacements de population au sein du nid; accroissement de la consommation d'oxygène; nouvelle diminution du taux de CO_2 ;
- durant la journée, retour à la stagnation qui atteint sa valeur optimale vers le début de l'après-midi; accroissement du taux de CO_2 , surtout dans la partie profonde du nid où la population semble s'être réfugiée; minimum de consommation d'oxygène; vers la fin de l'après-midi, remontée de la consommation d'oxygène qui prélude aux activités vespérales.

Un rythme circadien existe: en nature, il est manifeste au niveau des déplacements de population, de l'état de réplétion du jabot des ouvriers et de la teneur en CO_2 de l'atmosphère du nid; il se maintient "in vitro" sous conditions de température, d'humidité et de pression barométrique constante et est décelé par une variation de la consommation d'oxygène. Est-il la manifestation d'un "free-running rhythm" se déroulant en synchronisme avec la variation d'éléments climatiques externes ? Ce cycle perdure lorsque la société est dans le nid, même lorsque celui-ci est fragmenté. Si la société est soigneusement isolée de son nid, elle manifeste un état de "stress" par une évaporation intense et une poussée rapide de la mortalité: nous sommes en présence d'un état pathologique dont une des conséquences est la suppression du rythme respiratoire. Le nid, structure élaborée par la société, fait partie intégrante du "super-organisme" en tant que garant de l'homéostasie physiologique.

Le rythme respiratoire atteint un maximum d'amplitude en saison des pluies. Son atténuation en saison sèche témoigne de l'interférence de fluctuations saisonnières externes et internes. L'évolution annuelle de la termitière montre une succession d'évènements liée à celle des saisons. Cette évolution se marque au niveau des activités exercées et au niveau de la composition de la société.

Au niveau de l'activité exercée interviennent surtout les phénomènes d'accroissement du volume du nid et de renforcement de ses structures par la construction. Celle-ci a lieu surtout vers la fin de la saison des pluies et le début de la saison sèche chez *C. exiguus* (BOUILLON, in MATHOT, 1964a). Chez une autre espèce de savane, *C. severus* en Côte d'Ivoire, BODOT (1967) remarque que l'activité constructrice a lieu surtout durant les mois de juin et de septembre, époques de grande pluviosité dans ces régions. Cette activité constructrice doit avoir une grande influence sur les récoltes effectuées par les ouvriers, la quantité de matériau pour la construction s'ajoutant à la nourriture

indispensable à l'ensemble de la société. Chez les espèces où l'accumulation de nourriture est importante, comme chez *Trinervitermes eberianus* (SANDS, 1965), on peut distinguer entre périodes de récolte intensive et périodes de construction. La chose est moins nette chez les *Cubitermes*.

La composition de la société est soumise à une régulation annuelle. Au début de la saison des pluies, après l'essaimage, elle ne contient pas de représentant de la caste sexuée, sauf exception d'imagos tardifs. Les premières nymphes apparaissent vers la fin du mois de janvier chez les *Cubitermes* que nous étudions. Néanmoins il arrive que des nids récoltés avant cette période contiennent quelques nymphes, même assez avancées. La composition de la société se modifie notablement lors de l'apparition des stades nymphaux âgés (N4 et N5) qui deviennent nombreux, puis lors de l'apparition des imagos. Ceux-ci sont visibles dans les sociétés vers la fin juillet ou durant le mois d'août. Ils d'y maintiennent jusqu'au moment de l'essaimage dont la date est assez variable et se situe au début de la saison des pluies. La composition de la société, l'importance relative des castes au point de vue nombre de métabolisme subit des variations au cours de l'année, variations qui se répercutent sur les activités à accomplir par les ouvriers.

L'atténuation du rythme circadien en saison sèche est due à l'interaction de plusieurs facteurs. Parmi ceux-ci, les facteurs climatiques sont importants. Mais les phénomènes résultant de la composition des sociétés peuvent aussi tamponner la courbe journalière de consommation d'oxygène. La société, en saison sèche, comporte une proportion appréciable de nymphes âgées et d'imagos, comme nous l'avons déjà dit ci-dessus. Cette quantité d'individus, ne se livrant pas aux activités de récolte et de construction, peut ne pas intervenir de façon marquée dans le rythme circadien de respiration de la société et son métabolisme relativement constant dans le temps masquer les variations dues à celui des ouvriers: il est difficile d'établir la chose, étant donné le caractère douteux de mesures de longue durée pratiquées sur des individus et lots d'individus.

Cette atténuation de la courbe de consommation d'oxygène journalière peut être due aussi à un étalement dans le temps des moments d'activité de la société; elle serait dans ce cas plus directement liée aux modifications de la variation climatique journalière au gré des saisons.

3. Les fluctuations journalière et saisonnière du climat.

Nous entreprenons ici un survol des fluctuations climatiques journalière et saisonnière dans les savanes des environs de Kinshasa. Nous nous attacherons surtout aux variations de température et d'humidité relative, ces deux facteurs agissant en interaction dans l'écologie des organismes cryptiques.

La lumière n'a pas d'action directe sur le comportement des termites: ceux-ci vivant cachés en permanence, sauf au moment de l'essaimage (1). Mais indirectement elle joue un rôle par la durée et l'intensité de l'insolation journalière. D'autre part la pression barométrique est quasi constante dans les régions tropicales: sa variation journalière n'excède que rarement dix millibars.

La température au Congo a été étudié dans un ouvrage déjà ancien (VANDENPLAS, 1947). Cet auteur remarque que la variation diurne de la température dans les régions tropicales est très grande, comparée à sa variation annuelle. La température minimale est enregistrée entre 5 et 6 heures, peu avant le lever du soleil, dès qu'a diminué l'importance du rayonnement provenant du sol. La température de l'air à proximité du sol augmente avec la hauteur du soleil jusqu'au début de l'après-midi. Si la quantité de rayonnement provenant du soleil atteint son point culminant vers midi, le maximum de température se produit plus

(1) Si l'on s'en tient aux données de la littérature, un bref stimulus lumineux peut provoquer l'apparition d'un rythme circadien chez des animaux maintenus à l'obscurité pendant plusieurs générations. Le passage court des essaimants de termites à la lumière du jour suffirait alors à déclencher le rythme circadien dans les nouvelles sociétés (DE BONT, comm. pers.).

tard, lorsque le rayonnement immédiat devient plus faible que le rayonnement terrestre. A ce moment, la température commence à diminuer, d'abord rapidement, ensuite plus lentement durant la nuit pour atteindre son minimum vers l'aurore. Nous reproduisons à la figure 26 des courbes journalières de température de l'air sous abri à Kinshasa, provenant de mesures faites durant les années 1936 à 1939 (schéma emprunté à VANDENPLAS, 1967); quatre mois de l'année y sont représentés: janvier, avril, juillet et octobre.

DUPONT & SCHÜEPP (1954), dans une étude consacrée au rayonnement solaire à Kinshasa, constatent que le maximum de rayonnement global a lieu entre 13 et 14 heures; celui du rayonnement du ciel a lieu à 11 heures. Ces auteurs attribuent le déphasage entre le maximum du rayonnement du ciel et celui du rayonnement global au caractère de la nébulosité qui est plus épaisse le matin et diminue fortement le rayonnement direct du soleil tout en augmentant l'intensité du rayonnement du ciel; l'après-midi, le rayonnement direct est plus fort, mais une nébulosité plus faible rend le rayonnement diffus moins fort que le matin.

Pendant la journée, le sol emmagasine de l'énergie provenant du rayonnement du soleil et du ciel. Il la restitue dès que ce rayonnement décroît. L'amplitude de sa réaction en fonction du rayonnement reçu diminue avec la profondeur; d'autre part, avec celle-ci s'accroît le retard de réaction. A la figure 27 sont représentées les courbes de températures du sol mesurées à l'aide de géothermomètres durant la journée du 16 au 17 juin 1967; les mesures eurent lieu toutes les nonantes minutes simultanément dans des sols de savane et de forêt près de l'Université Lovanium (données aimablement communiquées par J. RUELE que nous remercions ici). En savane, les mesures furent faites à 7,5 et 26 centimètres de profondeur; en forêt à 12,5 et 24,5 cm de profondeur. On remarque tout de suite que l'amplitude de la variation est beaucoup plus élevée en savane, même à 26 cm de profondeur. En forêt, la couche de feuilles sur le sol et le

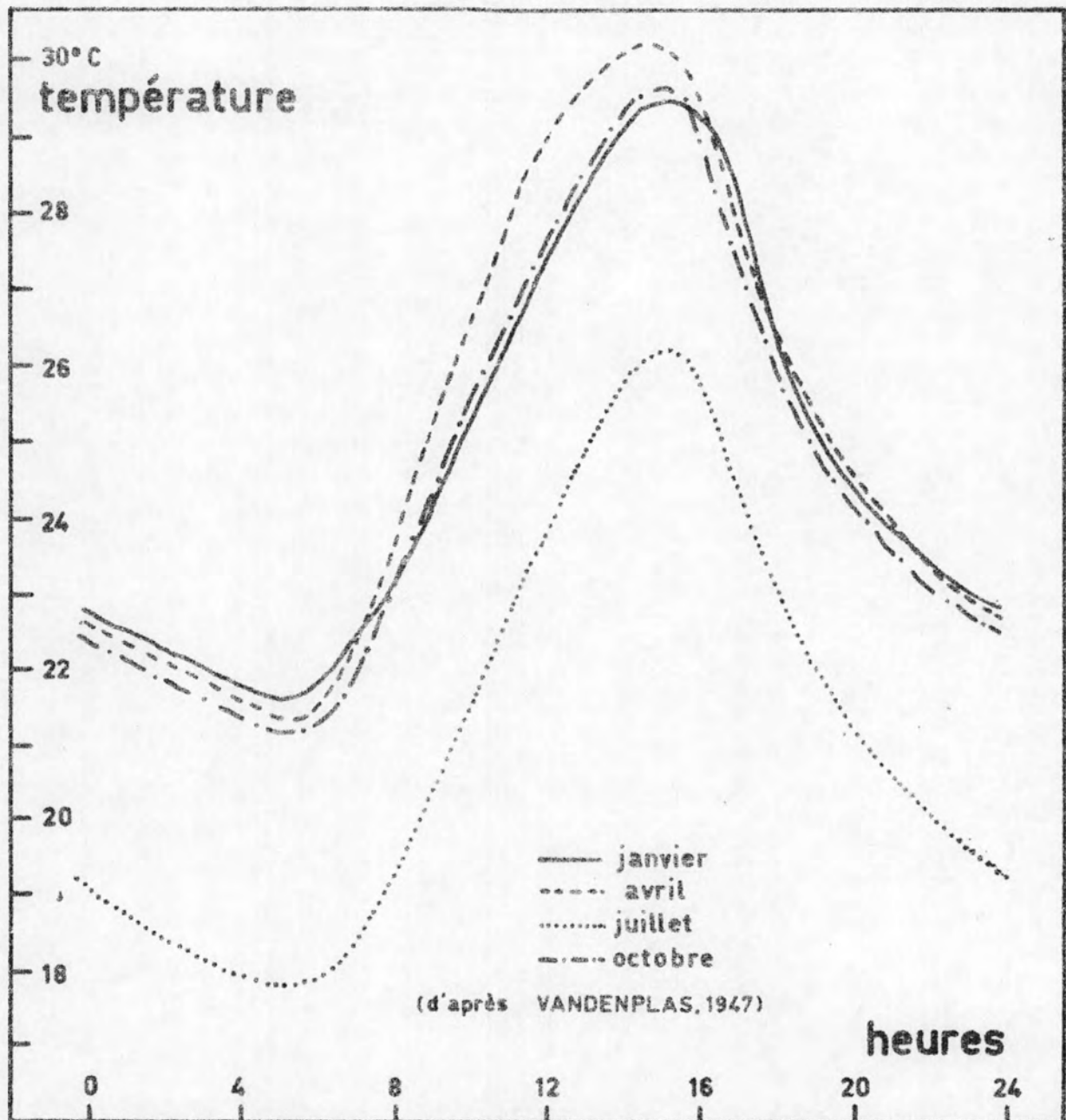


Figure 26

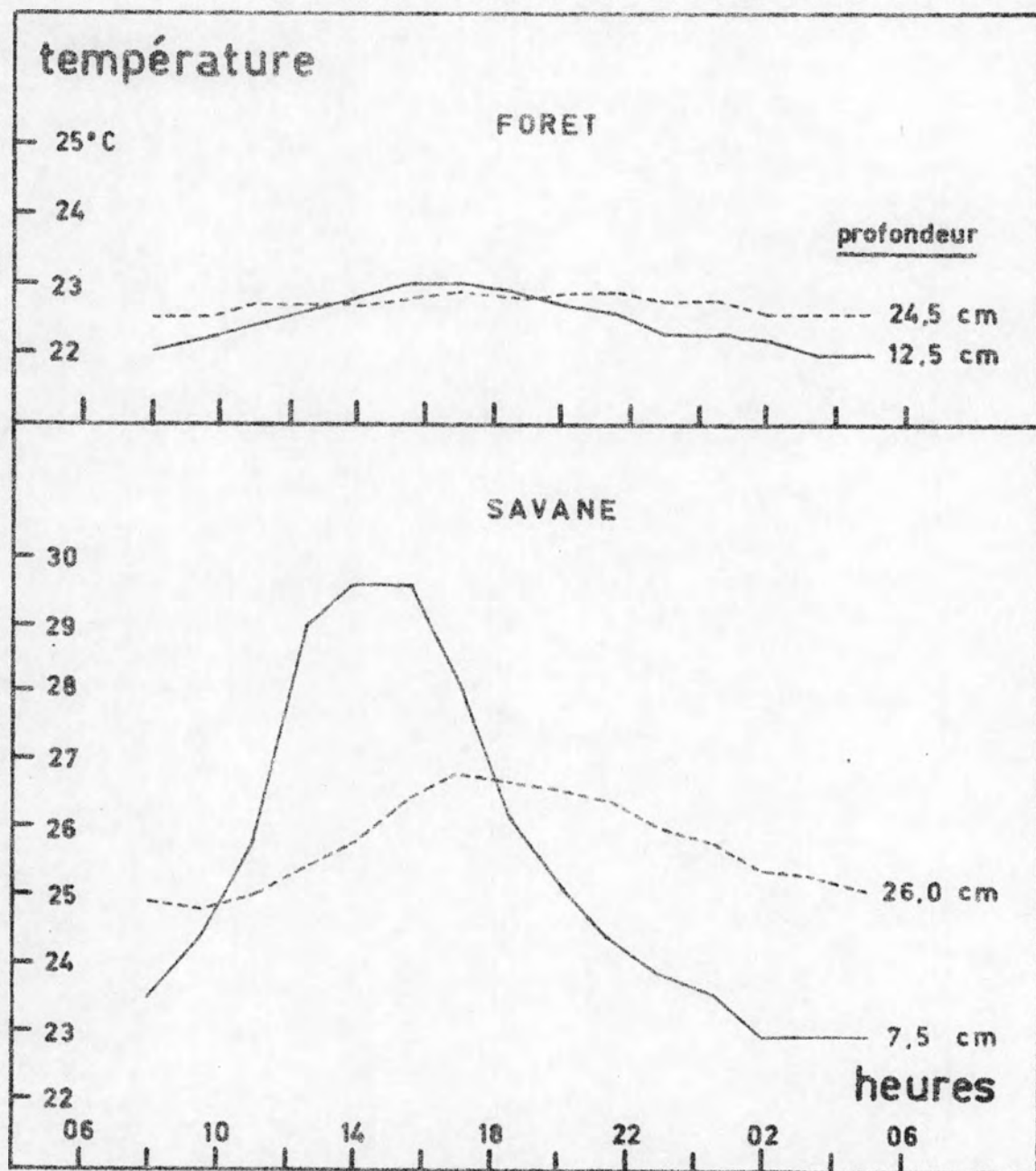


Figure 27

couvert végétal plus abondant et plus étagé en hauteur amortissent considérablement l'impact thermique du rayonnement solaire et par conséquent l'accumulation de chaleur dans le sol. La variation journalière en forêt avait une amplitude de 1°C à 12,5 centimètres de profondeur et de 0,5°C à 24 centimètres. Par contre, en savane, l'amplitude maximale était de 6,5°C à 7,5 centimètres de profondeur et de 2°C à 26 centimètres. On peut aussi se référer aux données de températures figurant aux figures 19 et 20 dans le premier chapitre de la présente partie.

Variant corrélativement avec la température, l'humidité relative diminue pendant le jour et augmente durant la nuit. Des relevés d'humidité relative de l'air sous abri dans la région de Kinshasa, par la technique des thermomètres secs et humides, montrent que le matin, durant la saison des pluies, elle est voisine de 96 ou 97%; elle décroît ensuite régulièrement pour atteindre son minimum dans l'après-midi (entre 60 et 65% vers 15 heures) et remonte à la tombée du jour pour atteindre son maximum durant la nuit.

Nous ne disposons pas de données d'humidité dans les sols de la région de Kinshasa. La mesure de cette donnée et de sa variation journalière se heurte à des difficultés techniques, relevant du temps de réponse de l'instrument de mesure, de l'intimité et de l'équilibre de son contact avec le sol (DEACON *et al.*, 1958), de sa nécessité parfois d'être ventilé, de son impossibilité de pratiquer la mesure en un point précis (GEIGER, 1957). La mesure dépend aussi de la quantité de matières organiques contenues dans le sol et de la texture des éléments qui varie avec la profondeur (STEWART & ADAMS, 1968).

La quantité d'eau présente dans le sol dépend de l'équilibre de plusieurs facteurs: précipitations, rétention, évaporation, transpiration, drainage... Certains de ces facteurs dépendent à leur tour de l'épaisseur du couvert végétal interceptant le rayonnement solaire. L'évolution journalière de l'humidité du sol peut être très variable et pas seulement reliée à celle de

l'humidité relative de l'air. Néanmoins, dans les savanes sablonneuses où la perte par évaporation peut être très importante, à cause de la texture relativement grossière du sol, l'augmentation du déficit de saturation de l'air peut se répercuter sur la couche supérieure du sol; ce phénomène affecte notamment la maigre couche "humifère" dont les termites tirent l'essentiel de leur ravitaillement. Cette dessiccation se trouve aussi amplifiée par l'accumulation d'énergie thermique provenant du rayonnement solaire.

Nous pouvons donc envisager de la façon suivante la variation journalière de température et d'humidité au niveau du sol. Pendant la journée, il se produit un accroissement de la température passant par un maximum vers 14 heures et une évolution en sens inverse de l'humidité qui passe par un minimum dans l'air vers la même heure. A la tombée de la nuit, il y a une chute progressive de la température et un relèvement de l'humidité qui tendent toutes deux vers un point extrême durant la nuit, minimal pour la première et maximal pour la seconde. Au lever du jour, la situation s'inverse avec un accroissement de la température et une diminution de l'humidité. Les valeurs de ces deux composantes climatiques passent par une étape matinale à peu près de la même valeur que l'étape vespérale. Le soir et le matin existent des moments aux caractéristiques semblables de température plus faible et d'humidité relativement élevée. Les sommets de l'activité des termites sont synchronisés avec ces valeurs matinale et vespérale. Sont-ce là les "Zeitgebers" de leur rythme circadien ?

L'évolution climatique annuelle dans les régions tropicales se caractérise par l'alternance de saisons des pluies et de saisons sèches. Cette alternance est liée aux mouvements apparents du soleil en hauteur durant l'année. La localisation des saisons dans le temps dépend de la latitude.

Dans la région de Kinshasa, la saison des pluies commence au début du mois d'octobre pour se terminer vers la mi-mai.

Elle est coupée d'une petite saison sèche d'importance variable d'après les années (8 à 20 jours) et survenant durant le mois de janvier. La grande saison sèche s'étend de juin à septembre. Les dates de début et de fin des saisons sont assez fluctuantes (BULTOT, 1954).

La saison sèche se caractérise par une absence presque totale de précipitations durant quatre mois, une nébulosité dense pendant presque toute sa durée, un accroissement du régime des vents (surtout aux mois de juillet et d'août) et une légère baisse de la température et de l'humidité relative de l'air.

La saison des pluies connaît de nombreux orages, espacés par des périodes pouvant aller jusqu'à 10 jours. Toutefois une portion importante des pluies est fournie par un nombre très limité de fortes averses, donnant en quelques heures 100 à 120 mm d'eau (ROBERT, 1955). Ces averses provoquent un ruissellement intense, surtout dans le paysage des collines du Bas-Congo. La nébulosité générale est plus faible qu'en saison sèche, la température et l'humidité relative plus élevées.

A titre d'exemple de l'évolution annuelle du climat, nous indiquons au tableau 22 les données de température et d'humidité relative de l'air sous abri à Kinshasa durant l'année 1960. Ces données nous ont été aimablement communiquées par la direction de la Station Météorologique de Binza; pour chaque mois figurent les moyennes de température, d'humidité relative et de déficit de saturation mesurés à 6, 9, 12, 15 et 18 heures, ainsi que les températures maximale et minimale moyennes mensuelles.

On remarquera que l'amplitude des variations journalières de température est relativement constante durant l'année; par contre le rayonnement global est plus élevé en saison des pluies qu'en saison sèche (DUPONT & SCHUEPP, 1954). Le déficit de saturation et les changements d'humidité relative sont davantage marqués aux mois de juillet, août et septembre. Le pouvoir desséchant du climat (déterminé par l'évaporation journalière d'une nappe d'eau libre ou d'une surface saturée d'eau) diminue au

Mois	06			09			12		
	T°C	HR	DS	T°C	HR	DS	T°C	HR	DS
Jan	21,5	95,3	1,2	23,8	87,7	3,6	26,0	77,5	7,8
Fév	21,3	96,0	0,9	23,5	87,4	3,7	26,2	76,5	8,4
Mars	21,1	95,5	1,1	24,3	83,7	5,0	27,5	70,3	11,1
Avr	21,6	95,6	1,1	24,2	85,8	4,4	27,4	71,9	10,5
Mai	21,2	96,9	0,7	23,7	87,6	3,6	26,5	75,9	8,5
Juin	19,5	96,6	0,8	21,3	90,3	2,4	23,9	79,4	6,2
Juil	20,2	93,5	1,4	22,9	86,5	3,2	23,9	71,4	8,6
Août	19,0	87,3	1,9	21,0	81,4	4,7	24,9	66,1	11,0
Sept	20,3	92,5	1,8	22,6	81,8	5,1	25,2	70,6	9,9
Oct	21,4	93,4	1,6	23,9	81,1	5,8	27,0	69,8	11,0
Nov	21,1	96,4	0,8	23,8	86,6	4,0	26,9	74,7	9,2
Déc	21,7	96,1	0,9	24,5	85,8	4,4	26,7	78,0	8,0

Mois	15			18			T _M	T _m
	T°C	HR	DS	T°C	HR	DS		
Jan	27,1	70,6	11,1	25,6	78,4	7,4	28,5	20,4
Fév	28,8	63,4	15,0	26,2	75,6	8,7	29,6	20,1
Mars	28,6	65,6	13,9	26,0	75,2	8,7	30,2	20,0
Avr	29,4	61,2	16,1	25,8	76,3	8,3	30,3	20,3
Mai	28,3	66,6	13,1	25,3	82,2	5,8	28,9	20,2
Juin	26,1	74,0	9,2	24,1	84,5	4,7	26,4	19,2
Juil	26,9	58,9	15,2	25,0	69,6	9,8	27,1	17,6
Août	27,2	52,7	16,2	25,2	62,5	11,0	27,9	18,2
Sept	26,6	64,0	13,6	25,6	68,8	10,8	28,4	19,4
Oct	28,8	60,6	16,1	26,6	70,2	10,8	29,6	20,6
Nov	28,7	63,2	15,0	26,0	77,0	8,0	29,4	20,5
Déc	28,0	67,7	12,7	25,3	81,9	6,1	29,2	20,8

TABLEAU XXII

Relevé des moyennes mensuelles de température (T°C), d'humidité relative en % (HR) et de déficit de saturation en millibars (DS) aux différentes heures de la journée, ainsi que des températures maximale et minimale moyennes, pour l'année 1960 à Kinshasa (station de Binza).

début de la saison sèche: une chute importante de l'évaporation est provoquée à cette époque par la décroissance de la radiation globale incidente; mais dès le mois d'août, un accroissement du déficit de saturation et des vents entraîne une hausse de l'évaporation (BULTOT, 1954).

La saison sèche se caractérise par une diminution de l'humidité du sol en surface provoquée par une absence de pluies, une augmentation du déficit de saturation de l'air et des valeurs moindres de rayonnement global. C'est à cette époque que se manifeste l'atténuation de l'amplitude de la courbe de consommation d'oxygène journalière des termitières entières.

4. Conclusion.

Si l'on connaît relativement bien les phénomènes se déroulant dans la termitière, la question demeure de savoir quel est le facteur externe ou la combinaison de facteurs externes qui jouent un rôle déterminant dans la variation journalière et saisonnière de l'activité respiratoire des termites humivores de savane.

La pluie ne semble guère agir directement. Elle n'intervient que lors du déclenchement de l'essaimage (RUELLE, 1962) et, en saison des pluies, pour empêcher toute activité de récolte pendant et après un gros orage qui a imbibé complètement le terrain. Son rôle, important dans l'activité des vertébrés en région tropicale (OWEN, 1966), est assez effacé ici.

Il apparaît plutôt que l'activité des termites humivores est sous la dépendance du rayonnement global et de l'humidité du milieu. Ces deux facteurs agissent en interaction. Mais nous pensons que le second, partiellement conséquent au premier, joue un rôle peut-être limitant. L'atmosphère des termitières possède une humidité très proche de la saturation. Lorsque les termites en sont extraits, ils réagissent par une forte évaporation et un abaissement du quotient respiratoire. Lors de la construction de leurs galeries, ils préfèrent un terrain humide, même

peu nutritif (BOUILLON, 1964). Il est dès lors inconcevable de les voir exploiter naturellement un milieu sec ou passant par une phase de sécheresse journalière ou saisonnière. L'équilibre du bilan hydrique doit conditionner l'ensemble de la réponse de ces insectes aux modifications du milieu extérieur. Leur minimum d'activité survient au moment le plus sec de la journée. En saison sèche, le rythme journalier se modifie en diminuant d'amplitude, probablement par étalement des moments de récolte à la suite de la diminution du rayonnement global, comme nous le verrons au chapitre suivant.

Chapitre troisième.

CALCUL DU BILAN METABOLIQUE DE LA SOCIETE.

1. Conditions expérimentales.

Avant d'aborder les problèmes quantitatifs de l'activité respiratoire des sociétés entières dans leur nid, il est bon de définir les conditions dans lesquelles la mesure de la consommation d'oxygène a été effectuée.

a. Température.

Toutes les données exposées ici ont été obtenues à 30°C, sauf celles relatives à l'influence de la température sur la consommation d'oxygène. Cette température de 30°C est plus élevée que la température moyenne journalière de l'air sous abri; elle est certainement inférieure à la température du sol durant la journée, surtout en saison des pluies.

b. Atmosphère du respiromètre.

En vue d'absorber le CO_2 émis lors de la respiration, 200 cc de KOH à 5% ont été placés dans un récipient situé dans le fond de la chambre respiratoire; cette solution était agitée en permanence. De ce fait l'atmosphère du respiromètre était exempte de CO_2 , ce qui la différencie de celle du nid qui peut en contenir des quantités appréciables (voir premier chapitre de cette partie).

La tension de vapeur au-dessus de cette solution de KOH équivaut à une humidité relative de 95%, donc proche de la saturation. La concentration en oxygène de cette atmosphère était toujours à son niveau optimal, le principe de l'appareil consistant en effet à remplacer l'oxygène consommé par celui provenant de chambres à électrolyse. Il n'y a pas à craindre une diminution

progressive de la teneur de ce gaz dans l'atmosphère du respiromètre, alors que c'est le cas pour d'autres techniques.

c. Etat de la société.

Le nid introduit dans le respiromètre était débarrassé de ces galeries. Il pouvait rester trois jours dans cette enceinte close, sans la fourniture de nourriture. A la fin de l'expérience, on observait que tous les orifices provoqués par la récolte avaient été rebouchés et des galeries avaient été construites partant de la base du nid: les termites avaient commencé à explorer la chambre respiratoire.

Après expérience, la population était extraite du nid et mise en conservation dans de l'alcool, son dénombrement étant effectué plus tard. Les données de composition de sociétés obtenues à la fin des expériences étaient-elles semblables à celles des populations avant expérience ? Il est impossible de le savoir: la population ne peut être extraite, comptée, et puis réintroduite dans son nid avant toute mesure des échanges gazeux. Force est de nous contenter de la numération de la population après trois jours en respiromètre sans approvisionnement en nourriture. Nous ignorons si du cannibalisme et de l'oophagie se sont manifestés; s'il y en a eu, cela n'a pas dû être très important: il est courant de rencontrer des quantités appréciables d'oeufs et de larves à la fin d'une expérience sur la termitière entière; par contre, comme nous l'avons dit plus haut, lorsque les essais sont pratiqués sur la population isolée du nid, les nombres de larves et d'oeufs sont réduits, si pas nuls, lors du dépouillement de la société.

d. Diffusion à travers le nid.

On pourrait craindre que le nid, de par l'épaisseur de ses parois, ne ralentisse les échanges respiratoires et en diminue l'intensité.

Il semble que cette paroi soit assez perméable aux gaz. La consommation d'oxygène d'une société dans son nid est en général supérieure à celle obtenue à partir des données individuelles multipliées par la quantité de population (voir plus loin).

La variation journalière de la concentration en CO_2 dans l'atmosphère du nid en nature tend à souligner aussi la perméabilité de la paroi aux gaz. Celle-ci est d'ailleurs plus mince et plus friable dans sa partie supérieure, les parois latérales et internes étant plus épaisses et plus compactes; la majorité des échanges gazeux pourrait s'effectuer par la portion tangente à la surface du sol.

2. Bilan métabolique.

Pour chaque expérience sur une termitière entière de *C. exiguus*, nous disposons de données moyennes de consommation d'oxygène, établies à partir de la courbe journalière moyenne; ces données sont les suivantes :

- consommation journalière
- maximum horaire vespéral
- minimum horaire nocturne
- maximum horaire matinal
- minimum horaire nocturne.

La première est exprimée en millilitres par jour, les autres en ml par heure.

Le dénombrement de la population nous a permis de calculer la biomasse de la société (en grammes) à partir des poids individuels (voir tableau XVII) multipliés par le nombre d'individus de chaque caste et stade. Cette façon de déterminer la biomasse est entachée d'une certaine erreur: il eut été plus avantageux de peser la population elle-même. Mais les opérations d'extraction et de triage sont très longues et une erreur tout aussi considérable eut entaché la détermination directe de la biomasse. Nous avons préféré utiliser une valeur calculée à partir des don-

nées individuelles. De plus cette biomasse est celle de la société en fin d'expérience; nous ne pouvons savoir si elle diffère notablement de celle au début de l'expérience.

Au tableau XXIII se trouvent les données de biomasse et de consommation d'oxygène d'expériences sur des termitières entières de *C. exiguus*; ce sont celles des courbes reproduites aux figures 21 à 25 (voir premier chapitre de cette partie). Pour trois d'entre elles, les données de poids manquent, les populations ayant été ensuite utilisées pour d'autres essais. Ces expériences ont eu lieu à différents moments de l'année; nous indiquons chaque fois la date de récolte, les mesures ayant commencé le jour même.

Entre ces différentes valeurs de consommation d'oxygène et la biomasse, nous avons effectué les calculs de la droite de régression, le test de "t" pratiqué sur le coefficient "b" afin de déterminer si ce dernier est significativement différent de zéro, les coefficients de corrélation et de détermination. Une remarque s'impose à propos de ces deux coefficients: si, dans une population bivariée, l'équation de la droite de régression permet de prédire une variable à partir de l'autre, la corrélation s'attache à mesurer l'intensité de la relation qui unit ces variables. Son coefficient est le quotient de deux variations, l'une la covariance des deux variables, l'autre la moyenne géométrique de leurs deux écarts-type; c'est un nombre pur mesurant le degré d'association entre les deux variables. Dans le cadre d'un problème de régression, le carré du coefficient de corrélation, valeur appelée coefficient de détermination, exprime la part de la variance de la variable prédite qui est "expliquée" par la régression (SNEDECOR & COCHRAN, 1968).

Les résultats de ces calculs sont les suivants :

- consommation d'oxygène journalière :

$$\begin{aligned} O_2 &= 93,3305 + 3,1455 \cdot \text{Biomasse} & t &= 2,8178 \text{ (S.)} \\ r &= 0,5832 & r^2 &= 0,3401 \end{aligned}$$

N°	Date	ml/j	M.v.	m.n.	M.m.	m.d.	Biom.
1	11.06.68	246,3	13,6	8,3	13,7	5,4	44,54
2	26.06.68	210,5	12,0	7,8	12,8	4,5	34,32
3	01.07.68	183,5	11,1	6,5	10,3	2,7	32,21
4	10.07.68	227,9	14,2	8,0	11,6	5,9	42,31
5	13.11.68	271,1	16,7	9,2	14,7	4,6	27,61
6	19.12.68	134,5	8,8	4,6	8,6	1,9	44,82
7	06.01.69	185,4	10,2	6,3	9,5	4,7	40,52
8	29.01.69	226,2	14,2	7,9	11,6	5,7	-
9	25.02.69	158,5	10,2	6,1	10,3	2,9	30,95
10	07.03.69	294,4	19,5	10,6	13,8	6,2	56,02
11	19.03.69	335,7	17,8	11,6	16,4	9,7	56,29
12	16.04.69	224,8	13,5	7,2	11,1	6,1	22,08
13	14.05.69	243,3	12,6	9,5	10,7	8,7	-
14	19.05.69	192,3	12,7	5,7	10,8	4,4	-
15	09.06.69	133,5	7,2	4,7	7,3	2,5	24,32
16	02.07.69	167,6	8,6	6,4	8,1	6,2	33,83
17	08.07.69	189,9	9,1	7,3	8,8	6,4	29,04
18	20.07.69	159,1	7,6	6,2	7,7	5,1	32,75
19	26.08.68	146,5	7,7	5,7	6,9	4,1	21,99
20	02.09.69	127,8	6,7	4,7	6,0	4,0	21,97
21	05.09.69	231,9	10,9	9,2	10,4	8,2	24,03

TABLEAU XXIII

Consommation d'oxygène en ml/j et à différents points de la courbe journalière (maximum vés-péral: M.v.; minimum nocturne: m.n.; maximum matinal: M.m.; minimum diurne: m.d.) en ml/h. ainsi que la biomasse en gr. pour des termites expérimentées à des dates différentes.

- maximum vespéral :

$$\begin{aligned} O_2 &= 3,9174 + 0,2177 \cdot \text{Biomasse} & t=3,2270 \text{ (S.S.)} \\ r &= 0,6279 & r^2 = 0,3942 \end{aligned}$$

- minimum nocturne :

$$\begin{aligned} O_2 &= 3,8057 + 0,0999 \cdot \text{Biomasse} & t=2,6335 \text{ (S.)} \\ r &= 0,5501 & r^2 = 0,3026 \end{aligned}$$

- maximum matinal :

$$\begin{aligned} O_2 &= 4,8302 + 0,1631 \cdot \text{Biomasse} & t=3,0714 \text{ (S.S.)} \\ r &= 0,6090 & r^2 = 0,3709 \end{aligned}$$

- minimum diurne :

$$\begin{aligned} O_2 &= 3,1094 + 0,0967 \cdot \text{Biomasse} & t=1,3094 \text{ (N.S.)} \\ r &= 0,3109 & r^2 = 0,0967 \end{aligned}$$

Avec 16 degrés de liberté, le coefficient de corrélation est significativement différent de zéro au niveau de 5% s'il dépasse la valeur 0,468, et au niveau de 1% s'il dépasse 0,590.

De ces résultats, il apparaît qu'il y a corrélation entre la biomasse estimée de la façon décrite plus haut et la consommation d'oxygène journalière. Lorsqu'on analyse les points caractéristiques des courbes journalières, la corrélation est encore plus significative entre les maxima, vespéral et matinal, et la biomasse; pour le minimum nocturne, elle l'est faiblement, il n'y a aucune corrélation entre la biomasse et le minimum diurne.

Un élément qui n'a pas été abordé, est la présence de sociétés inquilines dans un grand nombre de nids de *C. exiguus*. Ceux-ci contiennent souvent de petites sociétés d'autres espèces de termites, surtout *Microcerotermes* sp. et *Noditermes* sp.; il arrive même qu'on les rencontre simultanément dans une termitière de *C. exiguus*. Les individus de ces espèces inquilines sont petits et en nombres relativement faibles. Leur consommation d'oxygène ne doit pas être très importante, mais elle influe cependant sur la consommation d'oxygène de l'ensemble. De même, dans la consommation d'oxygène de la termitière entière interviennent les échanges gazeux des microorganismes du nid.

Quoiqu'il en soit, dans la courbe journalière de consommation d'oxygène de la termitière entière, seules les périodes de forte intensité peuvent être reliées à la biomasse de la population; les périodes de faible intensité doivent en plus dépendre d'autre chose. L'intensité de la consommation d'oxygène et l'amplitude de sa variation journalière sont fonction d'un complexe de facteurs internes et externes. Les premiers ont déjà été énumérés: outre l'importance de la société interviennent son âge, son histoire, les événements qu'elle a subi, la période du cycle annuel de régulation. Les facteurs externes sont surtout d'origine climatique (insolation, nébulosité, précipitations, rayonnement, humidité relative...), ensemble de conditions dont l'impact au niveau "microlocal" est difficilement mesurable; lorsque la termitière est placée en respiromètre, elle peut manifester une réaction de dimension variable en fonction notamment des événements qui ont précédé la récolte. L'interaction de tous ces facteurs crée une résultante mesurée en laboratoire; cette résultante semble affecter davantage les valeurs minimales du rythme journalier.

Si les facteurs microclimatiques de l'environnement sont difficilement mesurables, on peut néanmoins considérer qu'ils sont sous la dépendance du macroclimat et que leur variation est parallèle à la variation de celui-ci. Nous avons tenté d'évaluer l'influence des conditions climatiques générales sur l'amplitude de la courbe journalière de consommation d'oxygène. Pour celle-ci, nous avons considéré une amplitude maximale, qui est la différence entre les points maximal et minimal extrêmes de la courbe moyenne, et une amplitude minimale, qui est la différence entre le maximum extrême et le minimum nocturne, ces valeurs étant exprimées en ml/h. Les données météorologiques utilisées nous ont été aimablement fournies par la station météorologique de Binza et par la station de l'Institut de Philosophie St. Canisius de Kimwenza (à 5 km de l'Université Lovanium) qui disposent d'un poste d'observation.

Ces données sont les suivantes:

- rayonnement global en $\text{cal/cm}^2/24 \text{ h.}$ mesuré à Binza
- température maximale et minimale journalières à Kimwenza en $^{\circ}\text{C}$
- durée journalière de l'insolation à Binza en dixièmes d'heure
- précipitations en mm par jour à Kimwenza.

Les données d'humidité relative à Kimwenza ont été écartées, leur mesure s'étant effectuée à 6 heures, moment où l'humidité relative est toujours très élevée. De ces données climatiques, nous avons calculé la moyenne pour la période de 5 jours précédant chaque expérience.

A partir de ces deux groupes de valeurs, de climat d'une part, d'amplitude de courbe d'autre part (Tableau XXIV), nous avons effectué les calculs des droites de régression, du test de t sur le coefficient "b", ainsi que les coefficients de corrélation et de détermination. Les résultats de ces calculs sont représentés au tableau XXV. Les valeurs les plus significatives sont celles pour le rayonnement global, la température et les précipitations, la dernière étant la plus élevée. Le phénomène est constaté pour les deux types d'amplitude; de plus la température minimale montre une influence sur l'amplitude minimale. Par la méthode des régressions multiples, nous avons calculé la relation entre les deux types d'amplitude et les données de rayonnement global, de température maximale et de précipitations (tableau XXV). Ces données climatiques sont évidemment reliées entre elles et avec d'autres facteurs du climat: un rayonnement global intense a toutes les chances de provoquer une valeur plus élevée de température maximale. L'intérêt de ces équations est de pouvoir prédire un ordre de grandeur d'amplitude pour la courbe de consommation d'oxygène à partir de certaines données climatiques.

L'activité respiratoire de la société peut être reliée aux événements du climat qui se sont déroulés pendant la période de cinq jours précédant la récolte. En effet les corrélations avec les données climatiques de la seule journée précédant la récolte ne donnent pas de résultat significatif. Ces animaux,

N°	A.M.	A.m.	R.G.	T.M.	T.m.	Ins.	Pr.
1	8,3	5,4	306	26,8	18,7	41,4	-
2	8,3	5,0	326	26,9	17,4	58,2	-
3	8,4	4,6	418	28,2	16,6	90,2	-
4	8,3	6,2	350	25,9	15,2	68,2	-
5	12,1	7,5	331	29,6	20,8	36,0	11,6
6	6,9	4,2	386	29,9	20,1	47,0	0,6
7	5,5	3,9	273	29,6	20,8	26,6	7,9
8	8,5	6,3	195	29,7	20,3	24,4	6,2
9	7,4	4,2	377	30,7	21,3	43,4	5,5
10	13,3	8,9	493	32,8	21,7	74,0	20,7
11	8,1	6,2	392	30,8	23,0	40,4	14,8
12	7,4	6,3	485	32,5	21,8	71,0	19,0
13	3,9	3,1	360	30,6	20,7	53,6	0,1
14	8,3	7,0	266	28,2	20,9	36,6	10,7
15	4,7	2,6	289	29,0	21,3	50,2	-
16	2,4	2,2	218	27,1	17,8	33,6	-
17	2,7	1,8	295	24,7	17,2	55,6	-
18	2,6	1,5	289	27,1	17,1	56,8	-
19	3,6	2,0	222	26,9	18,7	22,8	-
20	2,7	2,0	296	27,9	18,4	31,0	-
21	2,7	1,7	315	29,0	17,8	52,6	-

TABLEAU XXIV

Amplitude maximale (A.M.) et amplitude minimale (A.m.) des courbes journalières moyennes de consommation d'oxygène ainsi que les données moyennes de rayonnement global (R.G.), de température maximale (T.M.) et minimale (T.m.), de durée journalière d'insolation (Ins.) et de précipitations (Pr.) des cinq jours précédant la récolte pour les termitières du tableau XXIII.

1. Régressions (Y = a + bX) et corrélations.

<u>X</u>	<u>a</u>	<u>b</u>	<u>test T</u>	<u>signif.</u>	<u>r</u>	<u>r²</u>
<u>Y = amplitude maximale</u>						
Rayonnement global	- 0,037	0,020	2,523	S.	0,501	0,251
Température maximale	-12,944	0,675	2,198	S.	0,450	0,203
Température minimale	- 4,161	0,548	1,705	N.S.	0,364	0,132
Durée de l'insolation	4,251	0,046	1,172	N.S.	0,260	0,0676
Précipitations	5,118	0,295	3,663	S.S.	0,643	0,413
<u>Y = amplitude minimale</u>						
Rayonnement global	0,146	0,013	2,322	S.	0,470	0,221
Température maximale	-10,226	0,509	2,429	S.	0,487	0,237
Température minimale	-4,348	0,451	2,077	S.	0,430	0,185
Durée de l'insolation	3,206	0,025	0,895	N.S.	0,201	0,040
Précipitations	3,302	0,240	4,950	S.S.	0,751	0,564

(valeurs seuil de r pour 19 degrés de liberté: 0,433 à 5% et 0,549 à 1%)

2. Régressions multiples.

Y_1 = amplitude maximale; Y_2 = amplitude minimale; X_1 = rayonnement global;
 X_2 = température maximale; X_3 = précipitations.

$$Y_1 = 9,604 + 0,011X_1 - 0,279X_2 + 0,291X_3$$

$$Y_2 = 8,638 + 0,005X_1 - 0,242X_2 + 0,266X_3$$

TABLEAU XXV

Analyses sur les données du tableau XXIV.

comme bien d'autres, sont plus sensibles à des variations lentes qu'à des variations journalières: ils "accumulent" l'effet du climat plutôt qu'ils ne répondent à une variation momentanée.

Nous pouvons "caractériser" le rythme circadien de la façon suivante :

- les valeurs absolues des maxima vespéral et matinal dépendent davantage de la dimension de la population que les valeurs minimales, surtout diurnes;
- ces dernières dépendent aussi de la biomasse de la société, mais en même temps elles manifestent l'impact de conditions climatiques;
- ces conditions climatiques jouent un rôle dans l'écart entre les deux types de valeurs de la courbe de consommation d'oxygène journalière.

Cette variation climatique se déroule en même temps que la variation de composition de la société, le minimum d'amplitude de la courbe de consommation d'oxygène survenant lors de la saison sèche, au moment où de nombreux représentants de la caste sexuée sont présents dans les sociétés. L'amplitude de la courbe est le reflet de ces deux influences, et les assertions ci-dessus ne valent que si toute la population d'une termitière déploie une activité comparable à certains moments de la journée durant toute l'année. En effet, dans une société comportant simultanément 200 nymphes 5 et 200 imagos, la respiration de cette masse d'individus sexués est d'environ 3,5 ml d'oxygène à l'heure; si leur activité est plus constante dans le temps, cette quantité d'oxygène tend à amortir fortement l'amplitude de la variation journalière de la société entière.

Notre "caractérisation" est rudimentaire. Elle ne tient nullement compte des variations entre sociétés au même moment de l'année et durant l'année. Ces variations ont leur influence sur la biomasse et sur l'activité respiratoire, ainsi que sur l'appétit de réaction aux facteurs de l'environnement; en déterminer l'importance dans l'activité respiratoire des sociétés entières risque d'être une opération très longue et très laborieuse.

3. Comparaison avec les bilans obtenus par les mesures individuelles.

A la fin de la deuxième partie, nous avons établi la droite de régression liant le logarithme de la consommation d'oxygène journalière et le logarithme du poids, cela pour des sociétés entières à partir de données individuelles. Cette relation nous permettait de prédire la consommation d'oxygène de toute une société, connaissant sa biomasse; elle s'énonçait comme suit :

$$\log O_2 = 0,435 + 1,118 \log P.$$

Le calcul de la droite de régression entre le logarithme de la consommation d'oxygène mesurée sur une termitière et le logarithme de sa biomasse estimée par les données de dénombrement et de poids individuels (à partir des données du tableau XXIII) nous donne une équation différente :

$$\log O_2 = 1,577 + 0,468 \log P.$$

Au tableau XXVI figurent les données de biomasse (estimée par les poids individuels et le nombre d'individus rencontrés) et la consommation journalière moyenne, observée lors des mesures au macrorespiromètre à électrolyse, pour des sociétés, ces données étant reprises du tableau XXIII; en outre figurent la consommation d'oxygène attendue pour ces sociétés à partir des mesures individuelles, les différences entre consommation observée et consommation attendue ainsi que le pourcentage de la valeur observée par rapport à la valeur attendue.

On remarque que, sauf dans un cas, la consommation d'oxygène observée est toujours supérieure à la valeur attendue; les pourcentages d'accroissement variant entre 17 et 195% par rapport à la valeur présumée, le pourcentage moyen est de 61,6%.

Il y a corrélation significative entre les valeurs présumées et les valeurs observées ($r = 0,590$; S.S.). Le calcul de la droite de régression ($Y = a + bX$) entre la consommation

N°	Biom.	O ₂ obs.	O ₂ prév.	Diff.	%
1	44,54	246,3	149,5	96,8	64,7
2	34,32	210,5	122,8	87,7	71,4
3	32,21	183,5	115,0	68,5	59,6
4	42,31	227,9	144,7	83,2	57,5
5	27,61	271,1	95,7	175,4	183,3
6	44,82	134,5	153,9	- 19,4	- 12,6
7	40,52	185,4	160,4	25,0	15,6
9	30,95	158,5	107,1	51,4	48,0
10	56,02	294,4	190,6	103,8	54,5
11	56,29	335,7	209,7	126,0	60,1
12	22,08	224,8	76,2	148,6	195,0
15	24,32	133,5	83,2	50,3	60,5
16	33,83	167,6	115,3	52,3	45,4
17	29,04	189,9	116,2	73,7	63,4
18	32,75	159,1	130,0	29,1	22,4
19	21,99	146,5	90,9	55,6	61,2
20	21,97	127,8	109,5	18,4	16,8
21	24,03	231,9	153,1	78,8	51,5

TABLEAU XXVI

Comparaison entre la consommation d'oxygène des termitières entières (données du tableau XXIII) et leur consommation d'oxygène prévue à partir des mesures individuelles, la différence étant exprimée en pourcentage de la consommation d'oxygène prévue.

d'oxygène observée (Y; en ml/j) et la consommation d'oxygène attendue (X; en ml/j) s'énonce :

$$Y = 77,188 + 0,964.X.$$

Par la mesure de son intervalle de confiance à 95%, on voit que b est compris entre 1,662 et 0,265. Pour X = 100, Y a une valeur de 173,563 pouvant être comprise entre 141,763 et 205,363; pour X = 200, Y a une valeur de 269,943 comprise entre 244,790 et 295,095.

Mais le coefficient a de la droite de régression ci-dessus ne différant pas significativement de 0 (t = 1,571; 17 deg. de liberté) (BLISS, 1967; SNEDECOR & COCHRAN, 1968), il est permis de considérer une nouvelle droite de régression de la forme $Y = b_0 X$ où b_0 a une valeur de 1,521 comprise entre 1,714 et 1,328. Pour X = 100, Y est alors de 152,1 compris entre 132,817 et 171,373; pour X = 200, Y est de 304,2 compris entre 265,654 et 342,746.

La consommation d'oxygène d'une société entière dans son nid est plus élevée que celle présumée à partir des données individuelles; c'est dû au fait que cette société respire dans des conditions plus naturelles que lors de mesures sur des individus au Warburg et au Scholander. Elle est dans son nid, dont la structure a une influence sur le comportement des termites; les contacts et échanges sociaux ne sont pas bouleversés; l'humidité relative de l'atmosphère n'est pas modifiée.

Le nid ne semble pas constituer une barrière aux échanges gazeux: la supériorité des valeurs obtenues au macrorespiromètre sur celles présumées tend à le démontrer.

4. Caractéristiques de température.

Il est intéressant de connaître la réaction de termitières entières à diverses températures. Ceci permet de déterminer leurs caractéristiques de température énumérées lors de la seconde partie de ce travail: Q_{10} et énergie d'activation.

La variation considérable entre les termitières ne permet pas d'opérer des mesures continues sur des sociétés différentes pour chaque température de la gamme faisant l'objet d'une investigation: une termitière peut avoir la même intensité respiratoire à 25°C qu'une autre à 35°C. Le problème ne pourrait être résolu qu'en se livrant à un grand nombre d'expériences dont les valeurs permettraient de calculer les caractéristiques recherchées.

Une autre voie d'approche consiste à soumettre une même société à une gamme de température et à mesurer alors les différences d'intensité des échanges gazeux. Nous avons opéré ainsi en plaçant une termitière en respiromètre à 20°C le premier jour, à 25°C le deuxième, à 30°C le troisième et à 35°C le quatrième jour.

Cette méthode se heurte aussi à plusieurs objections. La première est de savoir si l'exposition de la termitière à une température de 20°C pendant une vingtaine d'heures n'influencera pas sa réaction à 25°C, si, à leur tour, les expositions à 20°C, puis à 25°C, ne vont pas influencer la réaction à 30°C... Le problème demeure si on travaille en commençant par une température élevée pour descendre graduellement à une température faible. COOK & SMITH (1942) avaient noté une influence de l'exposition prolongée à une température déterminée sur la courbe de consommation d'oxygène en fonction de la température chez *Zootermopsis angusticollis*. Rien n'interdit de penser qu'il en est de même chez *C. exiguus* par exemple.

Ceci rejoint la deuxième objection: l'influence des facteurs climatiques en particulier et écologiques en général. Nous avons vu que la courbe journalière de consommation d'oxygène peut être fonction de la quantité de rayonnement reçue par le nid pendant quelques jours. Cet "état physiologique" momentané interfère avec la réponse métabolique à une série de températures. Pour diminuer cette influence, les essais en fonction de la température ont été menés en saison sèche.

Enfin la troisième objection a trait aux variations de l'état de la termitière durant l'expérience. Lors de la mesure du quatrième jour, la société se trouve dépourvue de tout ravitaillement depuis 72 heures. Si un état de famine a peu de chance de se produire le premier jour, sa probabilité augmente au cours des jours suivants. Il va aussi influencer le degré de réaction de la termitière.

Deux essais ont été menés à quatre températures successives; ils ont donné les résultats suivants :

	ml O ₂ consommés en 17 heures		t°C
	I	II	
	35,3	61,6	20
	49,1	76,0	25
	70,1	95,9	30
	98,4	127,9	35
Biomasse	20,45 gr	22,31 gr	
Q ₁₀	1,99	1,61	
Energie d'activation	12.250 cal.	8.600 cal.	

Les caractéristiques de température ont des valeurs plus faibles que celles observées chez les ouvriers par des mesures individuelles. Ces caractéristiques peuvent sans doute atteindre des valeurs plus élevées chez d'autres termitières. Nous voyons ici une assez forte différence chez deux termitières de biomasse sensiblement égale et mesurées durant le même mois.

5. Le quotient respiratoire.

La détermination du quotient respiratoire par la méthode directe n'est guère possible lorsqu'on utilise un macrorespiromètre à électrolyse:

- il est nécessaire de travailler avec deux appareils de mesure;
- le matériel respirant dans ces deux appareils doit être de même dimension et en même quantité. Même si nous disposons de l'instrumentation adéquate, la variation entre termitières

est telle qu'il ne serait pas possible de relier valablement les données fournies par les deux appareils.

Nous avons entrepris de mesurer la quantité totale de CO_2 émise par la société au moyen de la technique de précipitation du BaCO_3 , technique utilisée pour la récupération du CO_2 lors d'expérience sur des tissus avec des substrats marqués.

Quelques minutes avant le début des mesures, 200 cc de KOH à 5 % sont introduits dans la partie inférieure de la chambre respiratoire; cette solution a été thermostatisée en même temps que l'ensemble de l'appareil. Pendant toute la durée des mesures, elle est agitée par une barre magnétique dont l'aimant et le moteur d'entraînement sont situés sous le bain. A la fin de l'expérience, la chambre respiratoire est retirée du bain; la solution de KOH en est extraite et déversée dans un erlenmeyer de 1 litre contenant 100 cc de BaCl_2 0,5 M. De l'eau distillée est ajoutée et l'erlenmeyer hermétiquement bouché. Après 24 heures de décantation du BaCO_3 , on siphonne le surnageant et on le remplace par de l'eau distillée. L'opération est répétée cinq fois: elle a pour but d'éliminer tout le KOH restant afin d'éviter l'introduction de CO_2 parasite (provenant de l'atmosphère du laboratoire et de la respiration de l'expérimentateur). Le précipité est alors filtré sur papier taré et séché à 120°C sous vide durant 24 heures; il est ensuite pesé. S'il s'avère contenir du sable et des matériaux tombés du nid, on le détruit à l'HCl dilué, on sèche et on pèse le restant, la différence de poids donnant la quantité exacte de BaCO_3 . Il est alors facile de calculer à quelle valeur de CO_2 à 0°C et 760 mm Hg cette quantité correspond. L'ensemble de l'opération est également pratiquée sur un blanc afin de corriger les résultats obtenus.

En règle générale, nous avons constaté des valeurs de quotient respiratoire très proches de l'unité. Les quantités de CO_2 étaient toujours légèrement supérieure à celles de l'oxygène, fort probablement à cause d'une légère accumulation de CO_2

durant la thermoéquilibration malgré la mise en communication de la chambre respiratoire avec l'atmosphère extérieure. Ce quotient respiratoire unitaire témoigne d'un métabolisme d'oxydation des glucides. Il diffère de celui enregistré lors de mesures individuelles, où des valeurs de 0,6 à 0,7 avaient été relevées. Il correspond aux valeurs indiquées dans les études faites sur les espèces de termites inférieurs (voir partie consacrée au quotient respiratoire dans la deuxième partie).

Lors d'expériences sur des populations isolées de leur nid, le quotient respiratoire a atteint des valeurs très variables, allant de 0,9 à 1,2. Ces résultats aberrants doivent être reliés aux fermentations se développant sur les nombreux cadavres. Il est difficile de faire la part exacte des termites dans les échanges gazeux ainsi mesurés.

QUATRIEME PARTIE

ESSAI D'EVALUATION DU FLUX ENERGETIQUE ANNUEL.

Au terme de ce travail, nous entreprenons une évaluation du flux énergétique annuel chez les termites humivores étudiés, cela à partir des données de population et de consommation d'oxygène que nous avons rassemblées. Cette évaluation concerne surtout *Cubitermes exiguus* qui s'est prêté le mieux aux investigations de métabolisme global.

1. Dimension de la population et classification des sociétés.

Dans la première partie, nous avons cité des chiffres de densité à l'hectare pour *C. exiguus*: ils étaient respectivement de 652, 510 et 213 nids vivants. Ces recensements n'ont pas tenu compte des jeunes termitières encore souterraines.

Dans les études de productivité secondaire, le point suivant consiste à établir des classes d'âges dans la population. Le problème s'avère délicat: s'il est relativement facile, pour un insecte donné, de déterminer son âge par son état de développement larvaire ou, chez l'adulte, par certains caractères tels que le degré d'usure des mandibules ou l'aspect des gonades, nous ne pouvons distinguer des critères similaires à l'examen d'une société de termites. Tout au plus peut-on constater si cette société est adolescente ou adulte par l'absence ou la présence de la caste sexuée et si elle contient son couple royal initial ou des sexués de remplacement. Nous sommes donc dans l'obligation de remplacer une classification en catégories d'âges par une autre en dimensions ou en poids des sociétés.

Pour cela, nous avons eu recours à des dénombrements de sociétés que le Professeur A. BOUILLON a aimablement mis à notre disposition. Il s'agit de termitières récoltées à raison de deux à quatre par semaine pendant un an, d'octobre 1963 à octobre 1964. Les données de 38 d'entre elles ont été publiées et, par ailleurs, utilisées dans ce travail (voir 1^o partie et chapitre 3 de la 2^o partie). D'un ensemble de 92 sociétés retenues, nous avons établi la biomasse de chacune en multipliant les chiffres de dénombrement par les poids individuels du tableau XVII. La figure 28 reprend ces données en histogramme dont les intervalles de classe sont de quatre grammes.

Ignorant actuellement l'étendue de la variation entre sociétés au point de vue poids et respiration dans l'espace et dans le temps, nous posons donc un postulat en considérant cet ensemble de données comme représentatif d'une variation spatio-temporelle intégrée: peu importe le mois de l'année, nous rencontrerons toujours le même éventail de biomasses et de consommations d'oxygène. Ce postulat est évidemment invérifiable sans le recours à de nombreuses expériences ayant pour but d'établir les paramètres exacts des distributions de ces deux variables.

Les fréquences relatives de la distribution des poids des 92 sociétés considérées sont les suivantes :

<u>Classe</u>	<u>poids moyen</u>	<u>fréquence relative en %</u>
0 - 4 gr.	2 gr.	1,1
4 - 8 gr.	6	2,2
8 - 12	10	7,5
12 - 16	14	15,1
16 - 20	18	16,1
20 - 24	22	21,5
24 - 28	26	14,0
28 - 32	30	6,5
32 - 36	34	6,5
36 - 40	38	4,3
40 - 44	42	3,2
50	52	2,0

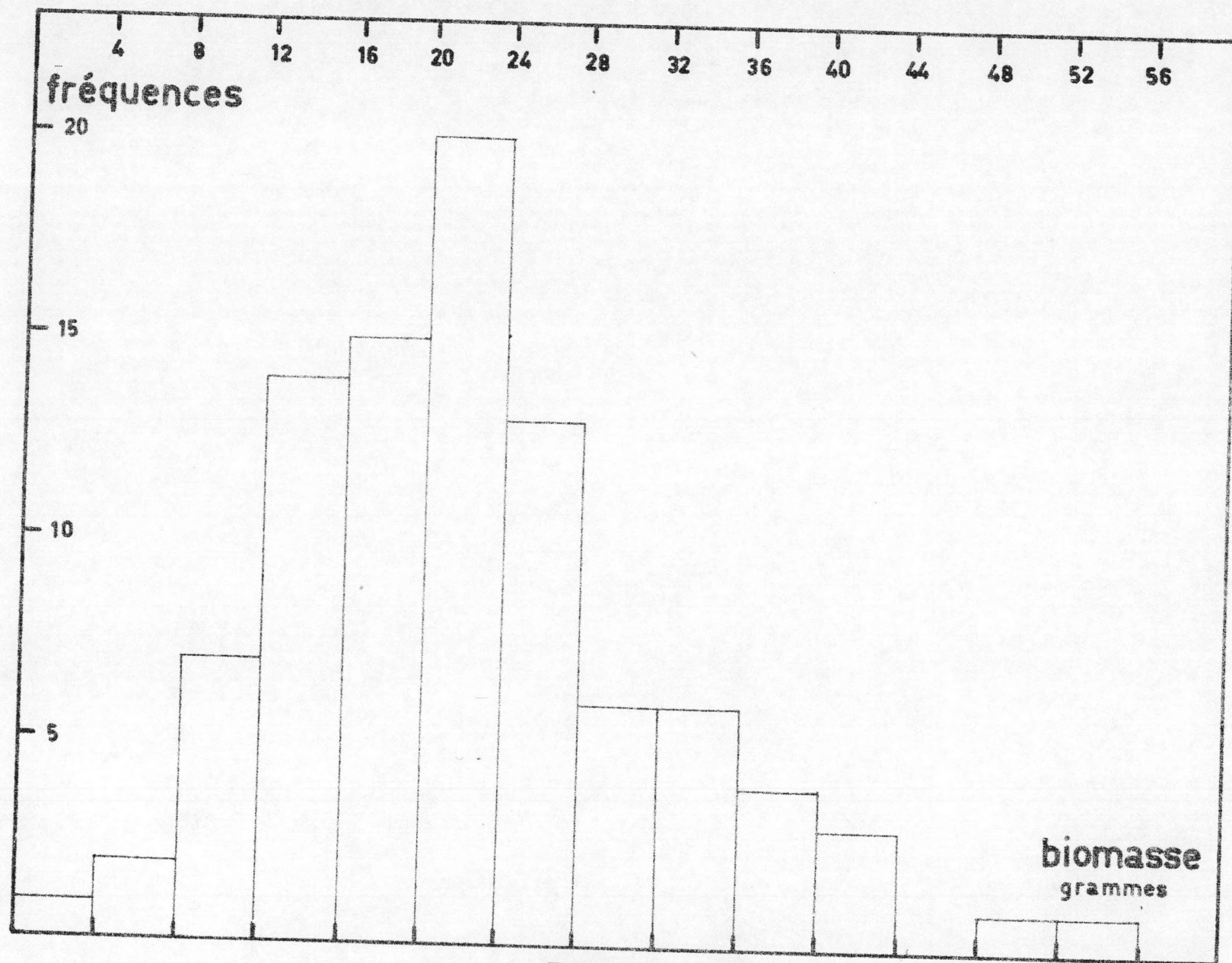


Figure 28

2. Calcul du flux énergétique.

L'étude du bilan métabolique des sociétés entières (voir chap. III de la 3^e partie) nous a permis de calculer la relation entre la consommation d'oxygène et la biomasse d'une société pour une température de 30°C. L'équation en est :

$$\log O_2 = 1,577 + 0,468 \log P.$$

Cette relation permet d'évaluer la consommation d'oxygène prévisible pour les biomasses moyennes des catégories ci-dessus. Les valeurs sont les suivantes :

<u>Biomasse</u>	<u>ml/jour</u>	<u>ml/an</u>
2 gr	52,2	19.053,0
6	87,4	31.901,0
10	111,0	40.515,0
14	129,9	47.413,5
18	146,1	53.326,5
22	160,5	58.582,5
26	173,5	63.327,5
30	185,6	67.744,0
34	196,8	71.832,0
38	207,3	75.664,5
42	217,3	79.314,5
52	240,1	87.636,5

Appliquant ces données de consommation d'oxygène aux densités de populations citées plus haut, celles-ci ayant fait l'objet d'une répartition en classes de biomasses suivant la distribution relative établie au premier paragraphe, nous obtenons :

- pour la première population (densité de 652 nids à l'hectare) une consommation d'oxygène de 103,5 litres/ha/jour, soit 37.782,2 litres par an pour une biomasses évaluée à 14,6 kgr;
- pour la deuxième population (510 nids à l'hectare), une consommation d'oxygène de 71 litres/ha/jour, soit 25.902 litres par an pour une biomasse estimée de 11,5 kgr;

- pour la troisième population (213 nids à l'hectare), une consommation d'oxygène de 33,8 litres/ha/jour, soit 12,343 litres par an pour une biomasse estimée de 4,8 kgr.

Il est alors possible de calculer l'énergie dissipée au cours des phénomènes respiratoires. Le Q.R. mesuré sur des termitières entières était voisin de l'unité; dans ce cas, l'équivalent calorique du litre d'oxygène est de 5,05 kcal (SOUTHWOOD, 1966). Nous obtenons une valeur de 190.800,11 kcal/ha/an pour la première population, de 130.805,10 kcal/ha/an pour la deuxième population et de 62.332,15 kcal/ha/an pour la troisième population.

Dans la suite de l'exposé, nous nous tiendrons surtout à la deuxième valeur, cette surface d'un hectare ayant fait l'objet d'un recensement complet: ramené au mètre carré, le flux énergétique est de 13,1 kcal. MALDAGUE (1967), pour un ensemble d'espèces de termites en forêt tropicale, avait évalué à 3.290.000 kcal/ha/an le flux énergétique attribuable à la respiration pour une biomasse estimée de 100 à 120 kgr; cela correspondrait, selon cet auteur, à la combustion totale d'environ 6 tonnes de matières organiques par hectare et par an. Ces chiffres doivent être cités avec quelques réserves. Si la détermination de la biomasse a été effectuée avec précision, encore que l'auteur se soit limité à récolter uniquement les termitières épigées, la consommation d'oxygène a été évaluée à partir des échanges gazeux de fourmis canadiennes; de plus l'équivalent calorique utilisé pour un litre d'oxygène est de 4,7 kcal, ce qui correspond à un quotient respiratoire de 0,82.

Il nous est difficile de comparer nos résultats à d'autres: les études énergétiques sur les invertébrés de savane sont encore à leurs premiers balbutiements. A notre connaissance, les seuls travaux complets ont eu lieu chez des mammifères herbivores tels que les éléphants par PETRIDES & SWANK (ENGELMANN, 1966) et sur le cob (BUECHNER & GOLLEY, 1967) en Uganda. Dans le premier cas, le métabolisme de maintien est évalué à 23 kcal/m²/an pour une ingestion de nourriture correspondant à 71,6 kcal/m²/an et

une production nette de $0,34 \text{ kcal/m}^2/\text{an}$; dans le second, le flux énergétique total est de $62,4 \text{ kcal/m}^2/\text{an}$ pour une biomasse de $3,1 \text{ kcal/m}^2$ (alors que celle de l'éléphant est de $7,1 \text{ kcal/m}^2$); en outre le cob est responsable de la destruction de 10% de la production primaire au niveau de la strate arbustive de ces savanes.

Pour les invertébrés, nous devons nous contenter d'une étude de GILLON & GILLON (1967) qui ont estimé la biomasse de différents groupes d'Arthropodes sur des surfaces variables de savane en Côte d'Ivoire: en ramenant leurs données à l'hectare, nous obtenons 1,867 kgr pour des Acridiens, 1,045 kgr pour les Blattes, 856 gr pour les Sauterelles, 678 gr pour des Myriopodes et 11,425 kgr d'Arthropodes non déterminés. Les chiffres les plus faibles concernent les Tétrigides (50 gr), les Coréides (98 gr), les Homoptères (168 gr) et les Lygeides 219 gr. Il s'agit là de biomasses de groupes d'espèces ou même d'ordres dont par ailleurs le menu est très différent de celui des termites humivores. Citons également un travail d'évaluation des faunes d'Acaréens et de Collembolles du sol en Uganda (BLOCK, 1969).

Faute de pouvoir disposer d'informations concernant le flux énergétique chez les invertébrés de savane, nous opposerons nos données à celles obtenues pour les divers biotopes des régions tempérées, où les travaux ont été plus nombreux. Au tableau 27 sont repris les chiffres de plusieurs auteurs et notamment les données globales fournies par MACFADYEN (1966). Il est difficile à l'heure actuelle de recenser de façon exhaustive les résultats obtenus dans les études de productivité secondaire: il existe en effet une grande diversité des habitats inventoriés, des méthodes et des unités de mesure utilisées ainsi que des espèces analysées au point de vue distribution, densité et métabolisme. A première vue, la respiration de *C. exiguus* se situe dans le même ordre de grandeur que les valeurs générales du tableau XXVII; comparée à celle d'espèces particulières, elle semble très élevée, mais il reste à savoir si l'importance de la biomasse et de la consommation d'oxygène chez ces espèces peut être valablement opposée aux valeurs trouvées chez *C. exiguus*.

Groupe ou espèce	Biomasse		Respiration		Site	T°C	Aut.
	g/m ²	kcal/m ²	kcal/m ² /an	id/gr			
PROTOZOA	38		113	2,97	Prairie	22,5	(1)
NEMATODA	12		355	29,6	Prairie	16	(1)
MOLLUSCA	10		62	6,2	Prairie	28	(1)
MYRIAPODA	12,5		96	7,7	Prairie	19	(1)
<i>Narceus americanus</i>			1,63(ass.) 2,20(ass.)		Forêt	5-40	(2)
LUMBRICIDAE	120		180	1,5	Prairie	16	(1)
ENCHYTRAEIDAE	12		160	13,3	Prairie	16	(1)
	10,8		147,1	13,6	Forêt	8,4-20	(11)
ISOPODA	5		38	7,6	Prairie	19	(1)
<i>Oniscus asellus</i>			0,026 ⁺		Forêt(?)		(3)
<i>Ligidium japonicum</i>			1,52		Forêt		(13)
OPILIONES	0,4		5	12,5	Prairie	19	(1)
<i>Mitopus morio</i>			0,430-0,496		?	16	(4)
<i>Oligolophus tridens</i>			0,910-0,986		?	16	(4)
<i>Leiobonum rotundum</i>			0,504		?	16	(5)
ACARI Parasites	1,0		64	64	Prairie	16	(1)
Oribates	2,0		30	15	Prairie	14	(1)
	5,4		21,5	3,98	Forêt	0-15	(6)
ARANEAE	6,0		34	6,7	Prairie	19	(1)
DIPLOPODA							
<i>Japonaria laminata</i> <i>armigera</i>			1,51		Forêt		(13)

TABLEAU XXVII (1^o partie)

Groupe ou espèce	Biomasse		Respiration		Site	T°C	Aut.
	g/m ²	kcal/m ²	kcal/m ² /an	id/gr			
COLEOPTERA	1,0		8	8	Prairie	13	(1)
DIPTERA	1,0		6	6	Prairie	13	(1)
COLLEMBOLA	5,0		15,3	3,1	Prairie	16	(1)
	0,6		31,5	18,9	Prairie	13	(12)
<i>Onychiurus procampatus</i>	5,2		276,8	53,2	Forêt	13	(12)
	0,217		2,63	12,1	Forêt(?)	15	(7)
ORTHOPTERA		1	21,6		Old field		(9)
		0,16	0,86		Old field		(9)
		3,8	19		Marais		(9)
FORMICIDAE		0,22	30,9		Old field		(9)
HOMOPTERA		0,14	0,80		Old field		(9)
		24,1	205		Marais		(9)
ISOPTERA	12		329	27,42	Forêt		(10)
<i>Cubitermes exiguus</i>	1,15		13,8	12,0	Savane	30	(8)
<i>C. sankurensis</i>	2,15		21,5	10,0	Savane	30	(8)

TABLEAU XXVII (2° partie)

Données de biomasse et de respiration chez différents animaux du sol.

LEGENDE:

- T°C: température à laquelle ont été effectuées les mesures des échanges gazeux.
- (ass.): donnée d'assimilation totale, l'auteur n'ayant pas mesuré la respiration.
- +: en kcal/gr/j.
- Auteurs: (1) MACFADYEN, 1966; (2) O'NEILL, 1968; (3) PHILLIPSON, 1967; (4) idem, 1962; (5) idem, 1963; (6) BERTHET, 1964; (7) HEALEY, 1967; (8) le présent travail; (9) WIEGERT & EVANS, 1967; (10) MALDAGUE, 1967; (11) O'CONNOR, 1963; (12) HALE, 1967; (13) SAITO, 1969.
- Sites: tous de la zone tempérée sauf pour les Isoptères.

Notre détermination de l'énergie dissipée lors de la respiration est sujette à plusieurs critiques que voici:

- 1) Contrairement aux recommandations de MACFADYEN (1967), nous n'avons pas corrigé nos données de consommation d'oxygène en fonction des facteurs climatiques régnant en nature: nos évaluations sont basées sur des mesures faites à 30°C. Nous avons toute raison de penser que cette température n'est guère éloignée de la température moyenne annuelle dans la couche supérieure du sol. De plus les fluctuations annuelles de température ne sont pas très élevées dans les régions tropicales. La majorité des auteurs de travaux sur les flux énergétiques chez les invertébrés mesurent la consommation d'oxygène en fonction de la température et ensuite établissent les bilans énergétiques prévisibles en fonction des températures moyennes mensuelles souvent mesurées dans l'air sous abri. Outre son imprécision, cette façon de procéder ne tient pas compte d'autres facteurs du climat qui agissent en complexe étroit avec la température. La tentative la plus élaborée à notre connaissance est celle de O'NEILL (1968) qui évalue le flux énergétique chez un millipède en tenant compte de la température et de l'humidité relative du milieu ainsi que de l'humidité de la nourriture (souches d'arbres en décomposition).
- 2) Notre évaluation n'inclut pas les jeunes termitières encore souterraines et les sociétés agonisantes.
- 3) Les données de consommation d'oxygène des sociétés ont été reliées aux biomasses totales, celles-ci étant calculées à partir des dénombrements de populations multipliés par les poids individuels moyens pour chaque caste et stade. Il eut été plus élégant de pratiquer une relation avec les diverses valeurs de composition de société. Mais on se heurte alors à une énorme variation liée non seulement aux fluctuations d'importance des sociétés dans l'espace et dans le temps, mais aussi aux proportions relatives des différents stades et castes à l'intérieur de chacune.

Nous ne disposons pas de données suffisamment précises pour évaluer le flux énergétique chez *C. sankurensis*; néanmoins il est possible d'en établir un ordre de grandeur. Nous avons vu, à la fin de la deuxième partie, que pour une biomasse moyenne de 39 grammes par société, on pouvait s'attendre à une consommation d'oxygène de 130,9 ml/jour à partir des mesures pratiquées sur les individus. On peut supposer que la mesure de la consommation d'oxygène sur des sociétés entières aurait été plus élevée de 62% en moyenne, comme chez *C. exiguus*, ce qui nous donne 212 ml par jour et par société. Partant d'une densité de 550 nids à l'hectare (voir, dans la première partie, le recensement pratiqué au Plateau des Bateke), nous arrivons à une consommation d'oxygène annuelle de 42.559 litres à l'hectare, soit une dissipation de 214.993 kcal pour un quotient respiratoire unitaire. En exprimant ces données par mètre carré, nous obtenons 21,5 kcal/an pour une biomasse de 2,145 gr. Ces valeurs doivent être légèrement surévaluées, car, si l'on procède de la sorte sur les données de *C. exiguus*, on constate que l'estimation trouvée est supérieure d'environ 10 % pour la biomasse et de 12 % pour la respiration à celles détaillées plus haut.

Est-il possible de compléter les données de respiration chez *C. exiguus* par des valeurs de production afin de calculer l'assimilation chez ces insectes ? Durant l'année, la société élabore un certain nombre d'individus, de la caste sexuée et de la caste neutre. Les premiers apparaissent en contingent annuel destiné à quitter le nid lors de l'essaimage et l'évaluation de leur quantité est possible. Les seconds viennent remplacer les individus morts et accroître la partie "végétative" de la société; la mesure de cet accroissement ne peut être résolue par des dénombrements après récolte qui représentent un "instantané" dans l'existence de la société. Nous calculerons donc une valeur de production basée uniquement sur les quantités d'imagos. Vingt sociétés récoltées durant les semaines précédant l'essaimage (BOUILLON, 1965) contenaient 11.878 imagos, soit 594 individus par société. En considérant un poids de 6 mgr par imago, ailes comprises, cela

représente une biomasse de 3,6 grammes par société. Supposant ce chiffre valable pour l'ensemble d'une population de 510 nids par hectare, nous obtenons un total de 1,84 kgr, soit 736 grammes de matière sèche si l'on s'en réfère au pourcentage d'eau perdue à l'évaporation lors d'analyses sur des sexués (voir chapitre deuxième, deuxième partie). Nous ne connaissons pas l'équivalent calorique des imagos, mais, à l'instar de HEALEY (1967), nous utilisons le chiffre de 6,3 kcal/gr. de poids sec trouvé par WIEGERT (1964) chez des Homoptères et nous évaluons à 4.420 kcal l'équivalent énergétique de cette masse d'imagos. Quant à la production totale de la société, nous pouvons raisonnablement supposer qu'elle est le double de cette valeur, une quantité de neutres au moins égale à celle des imagos étant développée annuellement. L'assimilation, somme de la respiration et de la production, est alors d'environ 140.000 kcal/ha/an pour 510 termitières, le rapport respiration/production ayant une valeur de 17,5.

En fait les chiffres de production calculés plus haut pour les imagos représentent une valeur globale, la production nette, c-à-d. la quantité d'imagos fondant une nouvelle société, est beaucoup plus faible: le jour de l'essaimage, de nombreux imagos deviennent immédiatement la proie de prédateurs divers parmi lesquels figurent surtout des oiseaux (DE BONT, 1964); le nombre de nouvelles sociétés fondées n'est nullement en rapport avec la quantité d'imagos produite; s'il y a équilibre, une nouvelle termitière remplace une autre agonisante.

3. Action des termites humivores sur les sols de savane.

C. exiguus et *C. sankurensis* ne sont pas les seuls termites de savane. BOUILLON & MATHOT (1964) publient une liste d'autres espèces rencontrées dans le même biotope:

Apicotermes gurgulifex

Macrotermes bellicosus

Pseudacanthotermes militaris

Odontotermes Snyderi

Microcerotermes parvus.

Cette liste n'est pas exhaustive. En outre ces auteurs citent *Noditermes* sp. et *Microcerotermes* sp. qui pratiquent l'inquilinisme dans les termitières vivantes de *Cubitermes*, et *Microtermes* sp. qui occupe les nids morts d'*A. gurgulifex*. Signalons enfin quelques *Anoplotermes* sp. et *Foraminitermes* sp. trouvés sous des racines de graminées.

Certaines de ces espèces sont humivores. Il n'existe actuellement aucune donnée sur les quantités de sol qu'elles exploitent. Quant aux transformations provoquées dans le sol lors de cette exploitation, les seules indications fournies par la littérature concernent les différences minéralogiques et chimiques entre le nid et le milieu environnant, nid dont les matériaux retournent au sol après décès de la société. Au cours de l'introduction, nous avons énuméré ces indications pour le genre *Cubitermes*.

Dans les savanes occupées par ces termites, une étude de la productivité primaire a été effectuée par MUAMBI (1968). S'attachant uniquement à la strate herbacée, cet auteur trouve des valeurs de 4.285 kgr/ha/an pour un paysage de plaine, de 3.752 kgr pour les collines et de 5.218 kgr pour le plateau. Le second de ces chiffres nous intéresse le plus. En outre MUAMBI signale des données recueillies par d'autres auteurs, notamment dans une savane à *Imperata* au Ghana où une production totale de 13.200 kgr/ha/an se répartissait comme suit :

organes aériens (ensemble des strates)	4.200 kgr
litière morte	600 kgr
organes souterrains	8.400 kgr

On constate que la partie aérienne représente la moitié de la partie souterraine. Il n'est pas interdit de penser qu'il en serait de même dans les savanes d'où proviennent les termites étudiés. Malheureusement nous ignorons dans quelle mesure cette production primaire souterraine affecte la quantité de nourriture accessible aux termites humivores.

Les données de flux énergétique calculées plus haut peuvent nous permettre une évaluation grossière de la quantité de sol exploitée par *C. exiguus* pour les besoins de son métabolisme. Cette évaluation ne peut se faire qu'en posant un certain nombre de postulats peu vérifiables pour le moment.

L'estimation de l'assimilation donnait un total de 140.000 kcal/ha/an. Puisque le quotient respiratoire des sociétés entières est de 1, il est possible de calculer la quantité d'hydrates de carbone brûlée complètement pour fournir une telle énergie. Un gramme de glucide dégageant environ 4,2 kcal lors de sa combustion en calorimètre (OSER, 1965), cette quantité de 140.000 kcal correspond à environ 33,5 kgr par hectare et par an pour 510 nids.

On peut ensuite supposer que ces hydrates de carbone sont constitués presque exclusivement de cellulose et d'hémicellulose. Leur intervention dans la matière organique des sols est d'environ 11,4 % d'après la moyenne des chiffres fournis par DEMOLON (1960). Le taux de carbone organique des sols de savane où se rencontrent les nids de *C. exiguus* demeure à un niveau relativement faible. Dans un terrain peu vallonné du Plateau des Bateke, MATHOT (1965) avait observé des valeurs oscillant entre 1 et 3,5%; mais, sur les pentes plus fortes où ont été récoltées les termitières de *C. exiguus*, nous avons rencontré des chiffres allant de 0,35 à 0,9 %. Le problème se complique en outre d'une microdistribution du carbone: par dosage sur des échantillons de sol prélevé à 40 et 20 centimètres d'un nid et juste à côté de celui-ci (méthode de WALKLEY & BLACK; CROEGAERT, 1958), on décèle un accroissement du taux de carbone passant progressivement de 0,3 à 0,7 %. Il est dès lors possible que dans un terrain où la teneur moyenne en carbone soit de 0,5 %, les termites exploitent uniquement les endroits où cette teneur est plus élevée (entre les racines de graminées par exemple). Dans l'ignorance où nous sommes de la teneur exacte en carbone des endroits exploités, nous postulons une valeur de 1 %. La concentration en matière organique s'obtient en multipliant ce chiffre par le facteur

empirique de 1,72 qui suppose une teneur de 58 % en carbone dans la matière organique du sol (CROEGAERT, 1958). Le carbone représentant 44,4 % de la cellulose, on trouve ainsi une fraction de 0,09 % de carbone d'origine cellulosique dans le sol de savane ou une valeur de 2 grammes de cellulose et d'hémicellulose par kgr. de sol.

La consommation de 33,5 kgr de cellulose et d'hémicellulose suppose alors l'exploitation de 17 tonnes de sol/ha/an. Ce chiffre est surévalué dans la mesure où les termites s'attaquent à un milieu plus riche en matière organique et dans la mesure où des constituants autres que la cellulose et l'hémicellulose sont également consommés. Par contre il est sousévalué quand il suppose l'oxydation complète de ces substances glucidiques. Nous ne disposons pas d'information concernant le rendement lors de la nutrition chez les termites humivores: une bonne partie de la matière assimilable peut simplement transiter dans le tube digestif et passer dans les déjections sans avoir été digérée, d'où un certain "gaspillage" de la nourriture. La chose n'est pas neuve. BERTHET (1964) avait observé un rendement alimentaire de 13 à 14 % chez les Oribates de forêt tempérée; ses chiffres ne s'éloignent guère de ceux d'autres auteurs. En supposant un rendement de 15 % chez *C. exiguus*, l'exploitation possible serait alors de 113 tonnes de sol/ha/an. Cette valeur est évidemment hypothétique. Certains auteurs (RESCIA, 1960) ont remarqué une stricte économie alimentaire de l'azote chez les termites, économie allant jusqu'au cannibalisme. Vivant dans un milieu fort pauvre comparé à celui occupé par les organismes édaphiques de forêt ou par les termites moissonneurs de savane, ces isoptères pourraient pratiquer une économie de la nourriture et avoir un rendement alimentaire beaucoup plus élevé. De plus le passage de la nourriture non digérée ou partiellement digérée dans les déjections ne constitue pas une perte nette pour la société: une bonne partie, si pas l'intégralité, des matières fécales est incorporée dans les structures du nid (GRASSE, 1959) dont nous avons vu le rôle important dans la survie de la société.

Le terme d'"exploitation" utilisé tout au long de ce paragraphe ne signifie pas que les quantités de sol évaluées ont traversé le tube digestif des termites. Ceux-ci ont procédé par soustraction des éléments nécessaires pour leur alimentation et la construction du nid; ils ont ainsi modifié la composition chimique et la texture du sol. Des informations insuffisantes ne nous permettent pas d'établir l'importance de leur action et de vérifier la vieille hypothèse de DRUMMOND (1887) reprise par KUBIENA (1955) selon laquelle ils joueraient, dans les régions tropicales, un rôle analogue à celui du ver de terre dans les prairies de région tempérée, en remaniant et en stabilisant la structure du sol.

CONCLUSION

Ce travail est loin de résoudre l'intégralité des problèmes abordés et de fournir des chiffres précis de flux énergétique. Nous nous sommes heurté à un certain nombre de difficultés liées principalement à l'imprécision de certaines techniques de mesure, à une information insuffisante dans la littérature et à la complexité du matériel étudié, complexité relevant surtout de l'organisation sociale et de l'éthologie particulière de ces insectes.

Ces difficultés apparaissent

- au niveau de la dimension de la population par la variation entre sociétés au point de vue composition et importance,
- au niveau de la mesure métabolique sur les individus extraits du nid par les réactions qu'ils manifestent notamment contre la modification du degré hygrométrique de l'environnement,
- au niveau de la mesure sur des sociétés entières dans leur nid par l'existence d'un rythme circadien dont les caractéristiques dépendent à la fois de l'importance de la société et des conditions d'environnement qu'elle a subi.

Elles tendent à rendre approximative une évaluation du flux énergétique. Nos données pourraient être utilement complétées par des informations sur la nutrition (utilisation de terre marquée au Scandium 46 par exemple) et sur la vitesse d'accroissement des nids, et éclairées par une connaissance plus approfondie de la physiologie des Isoptères.

Deux aspects, qui semblent avoir été négligés dans les études antérieures à la nôtre sur le métabolisme des termites, sont l'organisation sociale et l'importance du nid. EMERSON (1956) écrit : "... The homeostatic regulation of both physical and biotic factors within the nest has evolved for million of years and is closely associated with the reciprocal evolution of the

social system and the interspecies biocoenosis. Not only is the individual organism a unit in evolution, but the intraspecies supraorganism, the interspecies biocoenosis and the ecosystem are evolutionary entities that have developed homeostasis."

Sans partager les vues de cet auteur sur les notions de biocénose et d'écosystème, nous sommes d'accord avec lui quant à l'importance du "supraorganisme" et la nécessité de l'étudier dans son ensemble. Au sein de la société, il y a division du travail, intégration et spécialisation entre les castes, avec les neutres analogues aux cellules somatiques de l'organisme individuel et les sexués comparables aux gamètes; le nid sert de barrière aux prédateurs et maintient un environnement interne dont l'autorégulation est partiellement indépendante de l'environnement externe (KRISHNA, 1969). Ne pas considérer ces aspects lors d'études sur les termites conduit à des erreurs considérables lors d'évaluations globales.

Lors de sa constitution à Paris en novembre 1967 dans le cadre du Programme Biologique International, le groupe de travail consacré aux Insectes Sociaux avait proposé un certain nombre de thèmes de recherches sur les termites parmi lesquels figuraient l'étude des populations, celle du flux énergétique et de l'action sur le sol. En juin 1970 a lieu à Varsovie une réunion internationale sur les "Méthodes de mesure de la Productivité des Insectes Sociaux et le Rôle de deux-ci dans les écosystèmes". Il est prématuré de tirer des conclusions de cette réunion. Mais par ce travail nous pensons apporter une modeste contribution à la connaissance de ces problèmes.

APPENDICE.

APPAREILS UTILISES POUR LA MESURE DES ECHANGES GAZEUX.

1. *Respiromètre microvolumétrique de SCHOLANDER.*

Cet appareil a été décrit par SCHOLANDER *et al.* (1952) et amélioré par SCHOLANDER & IVERSEN (1958). La version utilisée provient de la MARK Company, Randolph, Mass. et a été modifiée par nous (HEBRANT, 1964) en vue d'en renforcer l'étanchéité.

Ce respiromètre fonctionne à pression constante: deux chambres, l'une respiratoire, l'autre de compensation, sont séparées par un liquide manométrique se déplaçant dans un capillaire marqué d'un repère; toute modification de pression dans la chambre respiratoire entraîne une migration du liquide manométrique afin de rétablir l'équilibre de pression entre les chambres. Ce liquide est ramené à son niveau initial par le déplacement d'une tige d'acier de section constante dans l'espace communiquant avec la chambre respiratoire. La différence de la hauteur de la partie émergente de la tige, mesurée au pied à coulisse, multipliée par la section, fournit immédiatement la mesure du volume d'oxygène consommé. Celui-ci doit être corrigé en fonction des conditions ambiantes pour le ramener à température et à pression normales.

Un ensemble de dix respiromètres est supporté par un ratelier rotatif (agitation d'amplitude et de fréquence réglables) dans un bain dont la thermostatisation est assurée par un "THERMOMIX BRAUN" éventuellement couplé à un refroidisseur "MAMMUTH KUHLANLAGEN LFK 5-20". Dans la suite, nous avons fabriqué des supports adaptables au bain de thermostatisation de l'appareil de Warburg.

Ce type de respiromètre possède une erreur à vide d'environ $2 \mu\text{l}$ à l'heure. Il a été employé pour les mesures sur des groupes d'ouvriers et sur les couples royaux. Les termites sont placés soit sur un papier-filtre déposé sur le fond de la chambre respiratoire, soit dans une cellule de treillis de cuivre fermée par des bouchons en plastique. Dans le premier cas, l'absorption du CO_2 est assurée par un peu de solution de KOH dans une cupule de plastique; dans le second, le KOH imbibe un papier-filtre entourant la cellule de treillis de cuivre.

2. Ultramicrorespiromètre de Warburg.

Pour la mesure sur des individus isolés ou en petits nombres, nous avons employé l'appareil de Warburg (BRAUN, Melsungen, modèle Z 85) en version "ultramikro-doppelkapillar-manometer".

Cette version diffère de la version classique par les points suivants :

- deux cents graduations au lieu de trois cents; repère à la graduation 50;
- chambre respiratoire de 1 à 2 ml de volume faisant corps avec le manomètre et fermée par un robinet qui peut permettre le passage de gaz en cas de mesures en atmosphères modifiées;
- immersion complète du manomètre et de la chambre respiratoire dans le bain thermostatisé; seuls dépassent les tubes mettant l'appareil en communication avec l'extérieur; en raison de cette immersion, le réservoir en caoutchouc contenant le liquide de Brodie est coudé et commandé à distance par un système de tringles métalliques.

L'erreur de cet appareil est de l'ordre du dixième de microlitre à l'heure. Nous avons suivi les principes d'utilisation exposés par DIXON (1951) et UMBREIT *et al.* (1964). Dans les chambres respiratoires, le dispositif était le suivant :

- les individus sont enfermés dans une capsule de gélatine perforée de tous les côtés et suspendue à un crochet de Nickel-chrome fixé au robinet;

- la solution de KOH imbibe un papier-filtre déposé sur le fond de la chambre.

Le bain thermostatisé de l'appareil Z 85 comprend un aquarium dont les vitres sont à faces rigoureusement parallèles, un dispositif de support des respiromètres (12) avec agitation à amplitude et fréquence variables et un système de thermostatisation. Il est possible de raccorder l'appareil à un système refroidissant.

3. Macrorespiromètre à électrolyse.

Plusieurs types de respiromètres à électrolyse fonctionnant à pression constante ont été décrits dans la littérature. Nous nous sommes surtout inspiré de celui de HEUSNER & STUSSI (1964).

L'appareil se compose :

- d'une chambre respiratoire
- d'une chambre de compensation
- d'un manomètre à contact.

La première chambre est constituée d'un dessiccateur d'environ 6,5 l et contient le récipient à KOH (200 ml à 5%) dans sa partie inférieure, et, reposant sur une grille au-dessus de ce récipient, la termitière et les cellules à électrolyse. Celles-ci renferment une solution largement saturée de CuSO_4 et deux électrodes, l'une de cuivre et l'autre de platine.

Par le bouchon de la chambre respiratoire passent :

- un robinet de mise en communication avec l'extérieur,
- les câbles de raccordement des cellules à électrolyse,
- un tuyau obturable pour l'introduction du KOH,
- un tube menant au manomètre à contact situé dans la chambre de compensation.

Le manomètre à contact est formé d'un tube en U dont une branche communique avec la chambre respiratoire tandis que l'autre est ouverte dans la chambre de compensation. Il contient,

en guise de liquide manométrique, une solution faiblement électrolytique. A sa base est soudé un fil de platine possédant un contact franc avec la solution; dans la branche ouverte, un second fil de platine est centré de façon à toucher le liquide manométrique lorsque l'ensemble de l'appareil se trouve en communication avec l'extérieur.

La chambre de compensation se compose de deux bouteilles de 5 l. interconnectées. La première contient le manomètre à contact, la seconde possède un robinet pour la mise en communication avec l'extérieur.

L'ensemble de la verrerie est immergé dans un bain thermostatisé par un THERMOMIX, couplé éventuellement à un ensemble préthermostatisé MAMMUTH et ULTRATHERMOSTAT HAAKE pour des mesures à des températures différentes. Toutes les tuyauteries sont faites de tube à vide; la partie des câbles électriques passant dans l'eau du bain est soigneusement isolée par des tubulures en verre.

L'installation électrique comprend :

- une minuterie à moteur synchrone
- un enregistreur provenant d'un "MULTIFLEX GALVANOMETER B. LANGE, BERLIN" dont on utilise uniquement l'élément mobile: le tambour supportant le papier et entraîné par un moteur synchrone dont la vitesse peut être modifiée par un jeu d'engrenages; l'élément inscripteur avec moteur à courant continu et interrupteur inverseur sous la plume;
- une alimentation à courant stabilisé 30 V - 1 A pour l'électrolyse;
- un bloc de commande comprenant :
 - tous les circuits logiques
 - l'amplificateur du signal provenant du manomètre à contact
 - les alimentations des moteurs de l'enregistreurs.

L'ensemble de cette installation est raccordée à un stabilisateur automatique de tension CRAFT délivrant du 220 V.

Le fonctionnement de l'appareil est le suivant. Après thermoéquilibration, le KOH est introduit, son agitation par barre magnétique mise en route (moteur d'entraînement sous le bain) et les robinets de mise en communication avec l'extérieur sont fermés. La dépression due à la respiration provoque une montée du liquide dans la branche du manomètre à contact en relation avec la chambre respiratoire. Après une heure, la minuterie envoie un signal au bloc de commande qui déclenche la mise en marche des cellules à électrolyse, du moteur du tambour d'enregistrement et du moteur de la plume inscriptrice qui déplace celle-ci de sa position de repos à la position d'inscription. L'oxygène dégagé par électrolyse entraîne un déplacement du liquide manométrique vers sa position initiale; la mise en circuit des deux fils de platine du manomètre à contact déclenche un relais qui provoque l'arrêt de l'électrolyse, le retour de la plume inscriptrice à sa position de repos et la mise en marche d'un circuit à retard qui arrêtera le tambour quelques secondes plus tard de façon à espacer les enregistrements sur le papier.

Au cours d'une électrolyse, la quantité d'électrolytes formés est fonction du courant appliqué et de la durée de l'électrolyse. Celle-ci se déroulant à courant constant, la mesure de la longueur du papier ayant défilé sous la plume inscriptrice permet de calculer cette donnée, connaissant la vitesse de rotation du tambour. Nous avons travaillé avec deux cellules à électrolyse montées en série et alimentées par un courant de 1 ampère (contrôlé par un ampèremètre étalonné), la tension aux bornes des cellules était de 3,5 V. Dans le liquide manométrique passait un courant de quelques micro-ampères, ceci afin d'éliminer des électrolyses parasites du liquide manométrique. L'erreur de l'ensemble du respiromètre est de 0,1 à 0,2 ml par heure.

L'installation électrique a été conçue et partiellement réalisée par M. Luc BONNET, Ingénieur-Technicien A.I.T.Ms qui a en outre veillé au bon fonctionnement et à l'entretien des divers appareils.

4. *Analyseur de gaz de Scholander.*

Ce type d'analyseur a été décrit par SCHOLANDER (1947). Nous avons utilisé la version fabriquée par la firme ERGOMETRI (Oslo) et appartenant au Laboratoire de Physiologie Appliquée de l'Université Lovanium.

Le principe de cet appareil est le même que celui du respiromètre de cet auteur: un équilibre de pression existe entre deux chambres, l'une d'analyse, l'autre de compensation, séparées par un capillaire dans lequel migre une goutte de liquide manométrique. A la base de la chambre d'analyse se trouve du mercure dont le niveau peut être changé en actionnant un comparateur de Palmer, la tige de celui-ci servant de piston. Les réactifs sont contenus dans des branches latérales et introduits dans la chambre d'analyse par inclinaison de l'appareil. L'ensemble de la verrerie est immergé dans un bain destiné à homogénéiser la température.

Le CO_2 est absorbé par une solution de KOH contenant un peu de $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$, l'oxygène par une solution basique de thiosulfate de Na et d'enthraquinone beta sulfonate de Na. Les échantillons de gaz sont prélevés et stockés dans des seringues ULTRAFIT de 50 ml munies d'un robinet.

Cet appareil conçu de façon originale permet l'analyse d'un échantillon de gaz en six minutes avec une précision de 0,02 %.

5. *Divers.*

En plus des appareils de mesures et de détermination des échanges gazeux, des appareils de thermostatisation et des balances, nous avons eu recours aussi à une étuve HERAEUS à vide (max. 180°C) raccordée à une pompe à vide PFEIFFER Pharma type PH 3, à une centrifugeuse EGCO, à des loupes stéréoscopiques BAUSCH & LOMB et SPENCER (American Optical Company).

BIBLIOGRAPHIE

- ALBRITTON, E.C., 1954.
Standard values in nutrition and metabolism.
Saunders, London, 380 pp.
- ALIBERT, J., 1963.
Echanges trophallactiques chez un termite supérieur. Contamination par le phosphore radio-actif de la population d'un nid de *Cubitermes fungifaber*.
Ins. Soc., 10, 1-12.
- ALLEE, W.C., EMERSON, A.E., PARK, O., PARK, T., SCHMIDT, K.P., 1963.
Principles of animal ecology.
Saunders, Philadelphia, 837 pp.
- ALTMAN, P.L., & DITTMER, D.S., 1964.
Biology Data Book.
Federation of American Societies for Experimental Biology, Washington, 633 pp.
- ALTMAN, P.L., & DITTMER, D.S., 1966.
Environmental Biology.
Federation of American Societies for Experimental Biology, Bethesda, Maryland, 693 pp.
- ANDREWARTHA, H.G., 1961.
Introduction to the study of animal populations.
Univ. Chicago Press, Phoenix Science Series, Chicago, 281 pp.
- ANDREWARTHA, H.G. & BIRCH, L.C., 1954.
The distribution and abundance of animals.
Univ. Chicago Press, Chicago, 782 pp.
- ANDREWS, E.A. & MIDDLETON, A.R., 1911.
Rhythmic activity in termite communities.
Circ. John Hopkins Univ., n.s., 2, 26-34.
- ANSCOMBE, F.J., 1950.
Sampling theory of the negative binomial and logarithmic series distributions.
Biometrika, 37, 358-382.
- ASCHOFF, J., 1963.
Comparative physiology: diurnal rhythms.
Ann. Rev. Physiol., 25, 581-600.

- ASCHOFF, J., 1965.
Response curves in circadian periodicity.
in ASCHOFF, J., ed.: *Circadian clocks*. North-Holland, Amsterdam, pp. 95-111.
- ASCHOFF, J., 1965a.
The phase-angle difference in circadian periodicity.
Idem, 262-276.
- BACHELIER, G., 1966.
Mesure *in situ* du dégagement de gaz carbonique des sols à l'aide de l'ampoule de Koepf.
Cahiers O.S.T.O.M., série Pédologie, 4, 93-97.
- BECK, S.D., 1963.
Animal photoperiodism.
Holt, Rinehart & Winston, New York, 124 pp.
- BECKER, G., 1942.
Der Einfluss verschiedener Versuchsbedingungen bei der "Termitenprüfung" von Holzschutzmitteln unter Verwendung von *Calotermes flavicollis* als Versuchstier.
Wiss. Abh. Dtsch. Mat. PrüfAnst. (II), 3, 55-56.
- BECKER, G., 1965.
Feuchtigkeitseinfluss auf Nahrungswahl und Verbrauch einiger Termiten-Arten.
Ins. Soc., 12, 151-183.
- BERTHET, P., 1964.
L'activité des Oribatides (Acari; Oribatei) d'une chênaie.
Mém. Inst. R. Sci. Nat. Belgique, n° 152, 152 pp.
- BERTHET, P. & GERARD, G., 1965.
A statistical study on microdistribution of Oribatei (Acari).
I. The distribution pattern.
Oikos, 16, 214-227.
- BIRCH, L.C., 1960.
The genetic factor in population ecology.
Amer. Natur., 94, 5-24.
- BLACKITH, R.E., 1958.
Nearest-neighbour distance measurements for the estimation of animal populations.
Ecology, 39, 147-150.
- BLISS, C.I., 1967.
Statistics in Biology.
McGraw-Hill, New York, Vol.I, 558 pp.
- BLOCK, W., 1969.
Micro-arthropods in some Uganda soils.
in PHILLIPSON, J., ed.: *Methods of study in soil ecology*.
U.N.E.S.C.O., I.B.P., Paris, 195-202.

- BODOT, P., 1964.
Etudes écologiques et biologiques des termites dans les savanes de Basse Côte d'Ivoire.
in BOUILLON, A., éd.: *Etudes sur les termites africains*, Masson, Paris, 251-262.
- BODOT, P., 1967.
Etude écologique des termites des savanes de Basse Côte d'Ivoire.
Ins. Soc., 14, 229-258.
- BOUILLON, A., 1964.
Préférences en matière de sol chez *Cubitermes exiguus* MATHOT et rôle de guide joué par un *Microcerotermes* associé.
in BOUILLON, A., éd.: *Etudes sur les termites africains*, Masson, Paris, 285-294.
- BOUILLON, A., 1965.
Influence du milieu sur la composition et la régulation des sociétés de *Cubitermes* WASMANN (Isoptera; Termitinae).
C.R. V^o Congr. U.I.E.I.S., Toulouse, 93-105.
- BOUILLON, A., 1969.
Les études de populations des Termites éthiopiens.
Rev. Ecol. Biol. Sol, 4, 469-482.
- BOUILLON, A., 1970.
Termites of the ethiopian region.
in KRISHNA, K. & WEESNER, F.M., ed.: *Biology of termites*. Academic Press, New York, Vol. II, 153-280.
- BOUILLON, A. & LEKIE, R., 1964.
Populations, rythme d'activité diurne et cycle de croissance du nid de *Cubitermes sankurensis* WASMANN (Isoptera; Termitinae).
in BOUILLON, A., éd.: *Etudes sur les termites africains*, Masson, Paris, 197-213.
- BOUILLON, A. & MATHOT, G., 1964.
Observations sur l'écologie et le nid de *Cubitermes exiguus* MATHOT. Description de nymphes-soldats et d'un pseudimago.
Idem, 215-230.
- BOUILLON, A. & MATHOT, G., 1965.
Quel est ce termite africain ?
Zooléo, 1, 115 pp.
- BOUILLON, A. & MATHOT, G., 1966.
Quel est ce termite africain ?
Zooléo, 1, suppl. 1, 23 pp.
- BOUILLON, A. & MATHOT, G., 1970.
Quel est ce termite africain ?
Zooléo, 1, suppl. 2, en préparation.
- BOYER, P., 1955.
Premières études pédologiques et bactériologiques des termitières.
C.R. Acad. Sci., Paris, 240, 569-571.

- BOYER, P., 1956.
Relations entre la flore intestinale de *Bellicositermes natalensis* et celle du sol.
6° Congr. Int. Sci. Sol., (C), 100, 95-103.
- BRIAN, M.V., 1957.
Caste determination in social insects.
Ann. Rev. Entomol., 2, 107-120.
- BROWN, F.A., 1965.
A unified theory for biological rhythms.
in ASCHOFF, J., ed.: *Circadian clocks*. North-Holland, Amsterdam, 231-261.
- BROWN, B. & SMITH, R., 1954.
The relationship of the concentration of acetic in normal and defaunated termites.
Mendelian, 25, 19-20.
- BUECHNER, H.K. & GOLLEY, F.B., 1967.
Preliminary estimation of energy flow in Uganda kob (*Adenota kob thomasi* NEUMANN).
in PETRUSEWICZ, K., ed: *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, Polish Academy of Science, I.B.P., Varsovie, Vol. I, 243-254.
- BULTOT, F., 1954.
Saisons et périodes sèches et pluvieuses au Congo Belge et au Ruanda-Urundi.
Publ. I.N.E.A.C., Bruxelles, 70 pp.
- BUNNING, E., 1967.
The physiological clock.
Springer-Verlag, New York, 167 pp.
- BURSELL, E., 1964.
Environmental aspects: Temperature. Humidity.
in ROCKSTEIN, M., ed.: *The physiology of Insecta*. Academic Press, New York, Vol. I, 283-361.
- CARPENTER, J.R., 1956.
An ecological glossary.
Hafner, New York, 306 pp.
- CLARK, P.J. & EVANS, F.C., 1954.
Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations.
Ecology, 35, 445-453.
- CLARK, L.R., GEIER, P.W., HUGHES, R.D. & MORRIS, R.F., 1967.
The ecology of insect populations in theory and practice.
Methuen, Londres, 232 pp.
- CLEVELAND, L.R., 1923.
Symbiosis between termites and their intestinal Protozoa.
Proc. Nat. Acad. Sci., Washington, 9, 424-428.

CLEVELAND, L.R., 1924.

The physiological and symbiotic relationships between the intestinal Protozoa of termites and their host with special reference to *Reticulitermes flavipes* KOLLAR.

Biol. Bull., 46, 178-201.

CLEVELAND, L.R., 1925.

The effects of oxygenation and starvation on the symbiosis between the termite *Termopsis* and its intestinal flagellates.

Biol. Bull., 48, 455-468.

COLLINS, M.S., 1969.

Water relations in termites.

in KRISHNA, K. & WEESNER, F.M., ed.: *Biology of termites*, Academic Press, New York, Vol. I, 433-458.

COLLINS, M.S. & RICHARDS, A.G., 1963.

Studies on water relations in North American termites. I. Eastern species of the genus *Reticulitermes* (Isoptera, Rhinotermitidae).

Ecology, 44, 600-604.

COLLINS, M.S. & RICHARDS, A.G., 1966.

Studies on water relations in North American termites. II. Water loss and cuticular structure in eastern species of the Kalotermitidae (Isoptera).

Ecology, 47, 328-331.

COOK, S.F., 1932.

The respiratory gas exchange in *Termopsis nevadensis*.

Biol. Bull., 63, 246-257.

COOK, S.F., 1943.

Non-symbiotic utilisation of carbohydrates by the termite *Termopsis angusticollis*.

Physiol. Zool., 16, 123-128.

COOK, S.F. & SMITH, R.E., 1942.

Metabolic relations in the termite-Protozoa symbiosis: temperature effects.

J. Cell. Compar. Physiol., 4, 95-110.

CROEGAERT, J., 1958.

Analyse des sols.

I.N.E.A.C., Yangambi, document miméographié.

DAMASCHKE, K. & BECKER, G., 1964.

Korrelation der Atmungsintensität von Termiten zu Änderungen der Impulsfolgefrequenz der Atmospherics.

Z. Naturforschung, 19b, 157-160.

DANILEVSKI, A.S., 1965.

Photoperiodism and seasonal development of insects.

Oliver & Boyd, Edimbourg, 283 pp.

DAVIS, C., 1963.

On questions of production and productivity in ecology.

Arch. Hydrobiol. Polska, 59, 145-161.

- DAY, M.F., 1938.
Preliminary observations on the environment of *Eutermes exitiosus* HILL (Isoptera).
Australian J. Coun. Sci. Indust. Res., 11, 317-327.
- DEACON, E.L., PRIESTLEY, C.H.B. & SWINBANK, W.C., 1958.
Evaporation et bilan hydrique.
Climatologie, C.R. de recherches, U.N.E.S.C.O., Paris, 9-39.
- DE BONT, A.F., 1964.
Termites et densité d'oiseaux.
in BOUILLON, A., éd.: *Etudes sur les termites africains*, Masson, Paris, 274-283.
- DELIGNE, J., 1965.
Caractères adaptatifs au régime alimentaire dans la mandibule des termites (Insectes, Isoptères).
C.R. Acad. Sci., Paris, 263, 1323-1325.
- DEMOLON, A., 1960.
Dynamique du sol.
Dunod, Paris, 520 pp.
- DIXON, M., 1951.
Manometric methods.
Univ. Press, Cambridge, 167 pp.
- DRUMMOND, H., 1887.
On the termite as the tropical analogue of the earthworm.
Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 13, 137-146.
- DUPONT, G. & SCHÜEPP, W., 1954.
Le rayonnement solaire à Léopoldville.
Mém. Inst. R. Colon. Belge, Section Sci. Nat. Méd., tome XXV, fasc. 4, 58 pp.
- DUVIGNEAUD, P., 1953.
Les savanes du Bas-Congo. Essai de phytosociologie topographique.
Lejeunia, Rev. Bot., mém. 10, 192 pp.
- EDWARDS, G.A., 1953.
Respiratory metabolism.
in ROEDER, K.D., ed.: *Insect Physiology*. Wiley, New York, 96-146.
- EMERSON, A.E., 1928.
Termites of the Belgian Congo and the Cameroon.
Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 57, 401-574.
- EMERSON, A.E., 1949.
Termite studies in the Belgian Congo.
Rapp. Ann. I.R.S.A.C., Bruxelles, 149-160.
- EMERSON, A.E., 1956.
Regenerative behaviour and social homeostasis of termites.
Ecology, 37, 248-258.

- EMERSON, A.E., 1962.
Vestigial characters, regressive evolution and recapitulation among termites.
Proc. Int. Symp. Termites in the Humid Tropics, U.N.E.S.C.O., New Delhi, 17-30.
- EMERSON, A.E., 1968.
A revision of the fossil genus *Ulmeriella* (Isoptera, Hodotermitidae, Hodotermitinae).
Amer. Mus. Novitates, 2332, 22 pp.
- ENGELMANN, M.D., 1966.
Energetics, terrestrial field studies and animal productivity.
Adv. Ecol. Res., 3, 73-115.
- ERNST, E., 1957.
Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf Lebensdauer unter verhalten verschiedener Termitenarten.
Acta Tropica, 14, 97-156.
- EYRING, H., BOYCE, R.P. & SPIKES, J.D., 1960.
Thermodynamics of living systems.
in FLORKIN, M. & MASON, H.S., ed.: *Comparative biochemistry*. Academic Press, New York, Vol. I, 15-73.
- FISHER, R.A. & YATES, F., 1953.
Statistical tables for biological, agricultural and medical research.
Oliver & Boyd, Londres, 126 pp.
- FYTE, R.V. & GAY, E.J., 1938.
The humidity of the atmosphere and the moisture conditions within mounds of *Eutermes exitiosus* HILL.
Austr. J. Coun. Sci. Indus. Res., Pamph. 82, 22 pp.
- GEIGER, R., 1957.
The climate near the ground.
Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 494 pp.
- GEIGY, R. & ERNST, E., 1951.
Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer verschiedener Termitenarten im Hungersversuch.
Rev. Suisse Zool., 58, 414-420.
- GERARD, G. & BERTHET, P., 1966.
A statistical study of microdistribution of Oribatei (Acari). Part II. The transformation of data.
Oikos, 17, 142-149.
- GHIDINI, G.M., 1939.
Studi sulle termiti. 6. Ricerche sul quoziente respiratorio nelle diverse caste di *Reticulitermes lucifugus*.
Riv. Biol. Colon., 2, 385-399.
- GILLON, Y. & GILLON, D., 1967.
Méthodes d'estimation des nombres et des biomasses d'Arthropodes en savane tropicale.
in PETRUSEWICZ, K., ed.: *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*. Polish Academy of Science, I.B.P., Varsovie, Vol. II, 519-543.

- GILMOUR, D., 1940.
The anaerobic gaseous metabolism of the termite *Zootermopsis nevadensis* HAGEN.
J. Cell. Compar. Physiol., 15, 331-342.
- GRASSE, P.P., 1942.
L'essaimage des termites. Essai d'analyse causale d'un complexe instinctif.
Bull. Biol. France et Belgique, 76, 347-382.
- GRASSE, P.P., 1949.
Ordre des Isoptères ou Termites.
in GRASSE, P.P., dir.: *Traité de Zoologie*. Masson, Paris, tome IX, 408-544.
- GRASSE, P.P., 1959.
La reconstruction et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La théorie de la stimergie: essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs.
Ins. Soc., 6, 41-83.
- GRASSE, P.P. & JOLY, P., 1941.
La teneur en matière organique de quelques terres de termitières.
Bull. Soc. Zool. France, 66, 57-62.
- GRASSE, P.P. & NOIROT, C., 1947.
Le polymorphisme social du termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.) Les faux-ouvriers ou pseudergates et les mûes régressives.
C.R. Acad. Sci., Paris, 224, 219-221.
- GRASSE, P.P. & NOIROT, C., 1958.
Le comportement des termites à l'égard de l'air libre. L'atmosphère des termitières et son renouvellement.
Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim., Sér. 11, 20, 1-28.
- GRASSE, P.P. & NOIROT, C., 1959.
L'évolution de la symbiose chez les Isoptères.
Experientia, 15, 365-372.
- HALBERG, F., 1969.
Chronobiology.
Ann. Rev. Physiol., 31, 675-725.
- HALE, W.G., 1967.
Collembola.
in BURGESS, A. & RAW, F., ed.: *Soil Biology*. Academic Press, New York, 397-412.
- HARKER, J.E., 1964.
The physiology of diurnal rhythms.
Cambridge Univ. Press, 115 pp.
- HARRIS, V.W. & SANDS, W.A., 1965.
The social organization of termite colonies.
Symp. Zool. Soc. London, 14, 113-131.

- HASTINGS, J.W. & KEYNAN, A., 1965.
Molecular aspects of circadian systems.
in ASCHOFF, J., ed.: *Circadian clocks*. North-Holland, Amsterdam, 167-182.
- HEALEY, I.N., 1967.
The energy flow through a population of soil Collembola.
in PETRUSEWICZ, K., ed.: *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*. Polish Academy of Science, I.B.P., Varsovie, Vol. II, 695-708.
- HEBRANT, F., 1964.
Mesures de la consommation d'oxygène chez *Cubitermes exiguus* MATHOT (Isoptera, Termitinae).
in BOUILLON, A., éd.: *Etudes sur les termites africains*. Masson, Paris, 153-173.
- HEBRANT, F., 1964a.
Observations sur les oeufs de *Cubitermes exiguus* MATHOT (Isoptera, Termitinae).
Idem, 139-151.
- HEBRANT, F., 1965.
Etude 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).
C.R. V^o Congr. U.I.E.I.S., Toulouse, 107-115.
- HEBRANT, F., 1969.
Rythme journalier d'activité respiratoire chez les colonies entières de *Cubitermes exiguus* MATHOT (Isoptera, Termitinae).
C.R. VI^o Congr. U.I.E.I.S., Berne, 57.
- HEBRANT, F., 1970.
Circadian rhythm of respiratory metabolism in whole colonies of the termite *Cubitermes exiguus*.
J. Ins. Physiol., 16, 1229-1235.
- HENDERSON, J.C., 1941.
Studies of some amoebae from a termite of the genus *Cubitermes*.
Univ. California Publ. Zool., 43, 357-378.
- HESSE, P.R., 1955.
A chemical and physical study of the soils of termite mounds in East Africa.
J. Ecol., 43, 449-461.
- HEUSNER, A. & STUSSI, T., 1964.
Métabolisme énergétique de l'abeille isolée: son rôle dans la thermorégulation de la ruche.
Ins. Soc., 11, 239-266.
- HOAR, W.S., 1966.
General and comparative physiology.
Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J., 815 pp.

- HUNGATE, R.E., 1936.
Studies on the nutrition of *Zootermopsis*. I. The role of bacteria and molds in cellulose decomposition.
Zentralbl. Bakter., Ser. 11, 94, 240-249.
- HUNGATE, R.E., 1938.
Studies on the nutrition of *Zootermopsis*. II. The relative importance of the termite and the Protozoa in wood digestion.
Ecology, 19, 1-25.
- HUNGATE, R.E., 1938a.
Some products of the cellulose dissimilation by the termite Protozoa.
Anat. Rec., Philadelphia, 72, 53.
- HUNGATE, R.E., 1939.
Experiments on the nutrition of *Zootermopsis*. III. The anaerobic carbohydrate dissimilation by the intestinal Protozoa.
Ecology, 20, 230-245.
- HUNGATE, R.E., 1943.
Quantitative analyses on the cellulose fermentation by the termite Protozoa.
Ann. Ent. Soc. Amer., 34, 467-489.
- HUNGATE, R.E., 1946.
The symbiotic utilization of cellulose.
J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 62, 9-24.
- JEGLA, T.C. & POULSON, T.L., 1968.
Evidence of circadian rhythms in a cave crayfish.
J. Exp. Zool., 168, 273-282.
- KAYSER, C. & HEUSNER, A., 1967.
Le rythme nycthéméral de la dépense d'énergie. Etude de physiologie comparée.
J. Physiol., Paris, 59, 3-117.
- KEISTER, M. & BUCK, J., 1964.
Respiration: some exogenous and endogenous effects on rate of respiration.
in ROCKSTEIN, M., ed.: *The physiology of insecta*. Academic Press, New York, Vol. III, 617-658.
- KEMP, P.B., 1955.
The termites of the north-eastern Tanganyika: the distribution and biology.
Bull. Ent. Res., 46, 113-136.
- KLEE, O., 1960.
Über der Einfluss der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit auf die toxische Wirkung organischsynthetischer Insektizide.
Z. Angew. Entomol., 47, 73-76.
- KNIGHT, A.W. & GAUFIN, A.R., 1966.
Oxygen consumption of several species of stoneflies (Plecoptera).
J. Ins. Physiol., 12, 347-355.

- KOECHLIN, J., 1961.
La végétation des savanes dans le sud de la République du Congo (capitale Brazzaville).
O.R.S.T.O.M., Inst. Rech. Sci. Congo, Brazzaville, 310 pp.
- KREBS, H.A., 1951.
The use of " CO_2 -buffers" in manometric measurements of cell metabolism.
Biochem. J., 349-359.
- KRISHNA, K., 1961.
A generic revision and phylogenetic study of the family Kalotermitidae (Isoptera).
Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 122, 303-408.
- KRISHNA, K., 1969.
Introduction. What are termites ?
in KRISHNA, K. & WEESNER, F.M. ed.: *Biology of termites*. Academic Press, New York, Vol. I, 1-18.
- KUBIENA, W.L., 1955.
Animal activity in soils as a decisive factor in establishment of humus forms.
in KEVAN, K.D., ed.: *Soil Zoology*. Butterworths, Londres, 72-82.
- LAIDLER, K.J., 1958.
The chemical kinetics of enzyme action.
Clarendon Press, Oxford, 419 pp.
- LAVETTE, A., 1967.
Recherches sur les constituants cytoplasmiques des flagellés termiticoles et sur la digestion du bois.
Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim., 9, 457-528.
- LINDEMANN, R.L., 1942.
The trophic-dynamic aspect of ecology.
Ecology, 23, 399-418.
- LÜSCHER, M., 1955.
Der Sauerstoffverbrauch bei Termiten und die Ventilation des Nests bei *Macrotermes natalensis* (HAVILAND).
Acta Tropica, 12, 289-307.
- LÜSCHER, M., 1956.
Die Luftneuerung im Nest der Termiten *Macrotermes natalensis* (HAVILAND).
Ins. Soc., 3, 273-276.
- LÜSCHER, M., 1955.
Air-conditioned termite nests.
Sci. Amer., 205, 138-145.
- LÜSCHER, M., 1964.
Die spezifische Wirkung männlicher und weiblicher Ersatzgeschlechtstiere auf die Entstehung von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termiten *Kalotermites flavicollis* (FABR).
Ins. Soc., 11, 79-90.

- MACFADYEN, A., 1966.
Animal ecology. Aims and methods.
Pitman, Londres, 344 pp.
- MACFADYEN, A., 1967.
Methods of investigation of productivity of invertebrates in terrestrial ecosystems.
in PETRUSEWICZ, K., ed.: *Secondary productivity of terrestrial ecosystems.* Polish Academy of Science, I.B.P., Varsovie, Vol. II, 383-412.
- MACFADYEN, A., 1968.
The measurements of climate in studies of soil and litter animals.
in WADSWORTH, R.M., ed.: *The measurement of environmental factors in terrestrial ecology.* Blackwell, Oxford, 59-67.
- MALDAGUE, M., 1959.
Analyses de sols et matériaux de termitières du Congo Belge.
Ins. Soc., 6, 343-359.
- MALDAGUE, M., 1967.
Aspects faunistiques de la fertilité des sols forestiers et spécialement des sols forestiers tropicaux.
Th. Doct., Louvain, 265 pp.
- MATHOT, G., 1964.
Description d'une nouvelle espèce de *Cubitermes* du Congo (Isoptera, Termitinae). *Cubitermes exiguus*, n. sp.
in BOUILLON, A., éd.: *Etudes sur les termites africains.* Masson, Paris, 15-21.
- MATHOT, G., 1964a.
Rythme de nutrition chez *Cubitermes exiguus* MATHOT (Isoptera, Termitinae).
Idem, 263-271.
- MATHOT, G., 1965.
Premier essai de détermination de facteurs écologiques corrélatifs à la distribution et l'abondance de *Cubitermes sankurensis* WASMANN (Isoptera, Termitidae, Termitinae).
C.R. V^o Congr. U.I.E.I.S., Toulouse, 117-129.
- MILNE, A., 1962.
On a theory of natural control of insect populations.
J. Theor. Biol., 3, 19-50.
- MUAMBI, F., 1968.
Phytosociologie et bioproduktivité des savanes des environs de Kinshasa.
Mém. Lic., Kinshasa, 102 pp.
- NAT. COUNC. RES. U.S.A., 1928.
International critical tables of numerical data, physics, chemistry and technology.
McGraw-Hill, New York, 7 volumes + index.

- NICHOLSON, A.J., 1958.
Dynamics of insect populations.
Ann. Rev. Entom., 3, 107-136.
- NOIROT, C., 1955.
Recherches sur le polymorphisme des termites supérieurs (Termitidae).
Ann. Sci. Nat. Zool., 17, 399-595.
- NOIROT, C., 1969.
Formation of castes in the higher termites.
in KRISHNA, K. & WEESNER, F.M., ed.: *Biology of termites*. Academic Press, New York, Vol. I, 311-350.
- NUTTING, W.L., 1969.
Flight and colony foundation.
Idem, Vol. I, 233-282.
- O'CONNOR, F.B., 1963.
Oxygen consumption and population metabolism of Enchytraeidae.
in VAN DER DRIFT, J. & DOEKSEN, J., ed.: *Soil organisms*. North-Holland, Amsterdam, 32-48.
- ODUM, E.P., 1964.
Fundamentals of Ecology.
Saunders, Philadelphia, 546 pp.
- O'NEILL, R.V., 1968.
Population energetics of the millipede, *Narceus americanus* (Beauvois).
Ecology, 49, 803-809.
- OSER, B.L., 1965.
Hawk's physiological chemistry.
McGraw-Hill, New York, 1.472 pp.
- OSMAN, M.F.H. & KLOFT, W., 1961.
Untersuchungen zur Insektiziden Wirkung der verschiedenen Bestandteile des Giftes der kleinen rote Waldameisen *Formica polyctena* FOERST.
Ins. Soc., 8, 383-395.
- OWEN, D.F., 1966.
Animal ecology in tropical Africa.
Oliver & Boyd, Edinburgh, 122 pp.
- PARDEE, A.B., 1949.
Measurements of oxygen uptake under controlled pressures of carbon dioxide.
J. Biol. Chem., 179, 1085-1091.
- PENCE, R.J., 1957.
The prolonged maintenance of the western subterranean termite in the laboratory with moisture gradient tubes.
J. Econ. Entom., 50, 238-240.

- PHILLIPSON, J., 1962.
Respirometry and the study of energy turnover in natural systems with particular reference to harvestspiders (Phalangida).
Oikos, 13, 311-322.
- PHILLIPSON, J., 1963.
The use of respiratory data in estimating annual respiratory metabolism with particular reference to *Leiobonum rotundum*.
Oikos, 14, 212-223.
- PHILLIPSON, J., 1967.
Secondary productivity in invertebrates reproducing more than once in a life time.
in PETRUSEWICZ, K., ed.: *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*. Polish Academy of Science, I.B.P., Varsovie, Vol. II, 459-475.
- PIMENTEL, D., 1961.
Animal population regulation by the genetic feed-back mechanism.
Amer. Natur., 95, 65-79.
- POCHON, J. & DE BARJAC, H., 1958.
Traité de microbiologie des sols.
Dunod, Paris, 685 pp.
- PRECHT, H., CHRISTOPHERSEN, J. & HENSEL, H., 1955.
Temperatur und leben. Springer Verlag, Berlin, 514 pp.
- RESCIA, G., 1960.
Rivista sintetica. Discussione sul metabolismo delle termiti.
Boll. Ist. Pat. Libro A. GALLO, 19, 8-25.
- RICHARDSON, H.B., 1929.
The respiratory quotient.
Physiol. Rev., 9, 61-125.
- ROBERT, M., (1955).
Le climat du Congo Belge.
in : *Encyclopédie du Congo Belge*, Bielefeld, Bruxelles, Vol. I, 269-304.
- RUELLE, J., 1962.
Etude de quelques variables du microclimat du nid de Macrotermes natalensis (HAV.) (Isoptera, Termitidae) en rapport avec le déclenchement de l'essaimage.
Th. Doct., Kinshasa, 120 pp.
- RUELLE, J., 1970.
A revision of the termites of the genus *Macrotermes* from the Ethiopian region (Isoptera, Termitidae).
Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Entom., 24, 365-444.
- SAITO, S., (1969).
Methods for the study of production by macro-arthropods.
in PHILLIPSON, J., ed.: *Methods of study in soil ecology*.
U.N.E.S.C.O., I.B.P., Paris, 215-223.

- SANDS, W.A., 1965.
Mound population movements and fluctuations in *Trinervitermes eberianus* SJSTEDT (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae).
Ins. Soc., 12, 49-58.
- SCHOLANDER, P.F., 1947.
Analyzer for accurate estimation of respiratory gases in one-half cubic centimeter samples.
J. Biol. Chem., 167, 235-250.
- SCHOLANDER, P.F. & IVERSEN, O., 1958.
New design of volumetric respirometer.
Scandinav. J. Clin. & Lab. Invest., 10, 429-431.
- SCHOLANDER, P.F., LLOYD CLAFF, C., ANDREWS, J.R. & WALLACH, D.F., 1952.
Microvolumetric respirometry. Methods for measuring O₂ consumption and CO₂ production by cells and enzymic fractions.
J. Gén. Physiol., 35, 375-395.
- SEN-SARMA, P.K., 1964.
The effects of temperature and relative humidity on the longevity of pseudoworkers of *Kaloterms flavicollis* (FABR.) (Isoptera) under starvation conditions.
Proc. Nat. Inst. Sci. India, 30 B, 300-314.
- SEN-SARMA, P.K. & CHATTERJEE, P.N., 1966.
The effect of preconditionning on the humidity reactions of workers of *Microcerotermes beesoni* SNYDER (Isoptera, Termitidae).
Ins. Soc., 13, 267-276.
- SKAIFE, S.H., 1955.
Dwellers in darkness. An introduction to the study of termites.
Longmans Green, Londres, 134 pp.
- SNEDECOR, G.W. & COCHRAN, W.G., 1968.
Statistical methods.
Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa, 593 pp.
- SNYDER, T.E., 1949.
Catalog of the termites (Isoptera) of the world.
Smithsonian Miscellaneous Collection, Washington, 112, 490 pp.
- SOUTHWOOD, T.R.E., 1966.
Ecological methods.
Methuen, Londres, 391 pp.
- SPECTOR, W., ed., 1956.
Handbook of biological data.
Saunders, Londres, 584 pp.
- STEWART, V.I. & ADAMS, W.A., 1968.
The quantitative description of soil moisture states in natural habitats with special reference to moist soils.
in WADSWORTH, R.M., ed.: *The measurement of environmental factors in terrestrial ecology.* Blackwell, Oxford, 161-173.

- STOOPS, G., 1964.
Application of some pedological methods to the analysis of termite mounds.
in BOUILLON, A., éd.: *Etudes sur les termites africains*. Masson, Paris, 379-398.
- STRICKLAND, M., 1950.
Differences intoleration of drying between species of termites (*Reticulitermes*).
Ecology, 31, 373-385.
- STUART, A.M., 1969.
Social behavior and communication.
in KRISHNA, K. & WEESNER, F.M., ed.: *Biology of termites*. Academic Press, New York, Vol. I, 193-232.
- SYS, K., 1961
Het verband tussen morfologie en genetische opbouw van het bodemprofiel in de Hoge Katanga.
Th. Doct., Gent, 177-184.
- THOMPSON, H.R., 1956.
Distribution of distance to nth neighbour in population of randomly distributed individuals.
Ecology, 37, 391-394.
- TURNER, F.B., 1960.
Size and dispersion of a Louisiana population of the cricket frog, *Acris gryllus*.
Ecology, 41, 258-268.
- UMBREIT, W.W., BURRIS, R.H. & STAUFER, J.F., 1964.
Manometric techniques.
Burgess Publ. Cy, Minneapolis, 305 pp.
- VANDEL, A., 1964.
Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles.
Gauthier-Villars, Paris, 619 pp.
- VANDENPLAS, A., 1947.
La température au Congo Belge.
Min. Colon., Dir. Agric., Bruxelles, 193 pp.
- WALOFF, N. & BLACKITH, R.E., 1962.
The growth and distribution of the mounds of *Lasius flavus* (FABRICIUS)(Hym. Formicidae) in Silwood Park, Berkshire.
J. Anim. Ecology, 31, 421-437.
- WASMANN, E., 1911.
Zur Kenntnis der Termiten und Termitengäste vom Belgischen Congo.
Rev. Zool. Bot. Afric., 1, 91-117, 145-176.
- WEBB, M.H. & BROWN, F.A., 1961.
Seasonal variations in O₂ consumption of *Uca pugnax*.
Biol. Bull., 121, 561-571.
- WEESNER, F.M., 1960.
Evolution and biology of termites.
Ann. Rev. Entomol., 5, 153-170.

- WEESNER, F.M., 1969.
The reproductive system.
in KRISHNA, K., & WEESNER, F.M., ed.: *Biology of termites*.
Academic Press, New York, Vol. I, 125-160.
- WIEGERT, R.G., 1964.
Population energetics of meadow spittlebugs (*Philaenus spumarius* L.) as affected by migration and habitat.
Ecol. Monogr., 34, 217-241.
- WIEGERT, R.G., 1965.
Energy dynamics of the grasshopper populations in old field and alfalfa ecosystems.
Oikos, 16, 161-176.
- WIEGERT, R.G. & EVANS, F.C., 1967.
Investigations of secondary productivity in grasslands.
in PETRUSEWICZ, K., ed.: *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*. Polish Academy of Science, I.B.P., Varsovie, Vol. II, 499-518.
- WIGGLESWORTH, V.B., 1965.
The principles of insect physiology.
Methuen, Londres, 741 pp.
- WILLIAMS, R.M.C., 1959.
Flight and colony foundation in two *Cubitermes* species (Isoptera, Termitidae).
Ins. Soc., 6, 203-218.
- WILLIAMS, R.M.C., 1966.
The East African termites of the genus *Cubitermes* (Isoptera, Termitidae).
Trans. R. Entom. Soc. London, 118, 73-118.
- WOLVEKAMP, H.P. & WATERMAN, T.H., 1960.
Respiration.
in WATERMAN, T.H., ed.: *The physiology of Crustacea*. Academic Press, New York, Vol. I, 35-100.
- ZEUTHEN, E., 1953.
Oxygen uptake as related to body size in organisms.
Quart. Rev. Biol., 28, 1-12.
-