

NoiroT

Tome I. N° 4

Décembre 1953

BULLETIN

édité par

LA SECTION FRANÇAISE

de

L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



105, B^e RASPAIL
PARIS - 6^e

LE ROLE DES ORGANES SENSORIELS DANS CERTAINES PHASES DU COMPORTEMENT DES TERMITES

Par G. RICHARD

Chez les Termites, l'essaimage annuel est une des principales causes de dispersion des espèces sur leurs aires de répartition géographique. Cet essaimage dépend d'un certain nombre de facteurs : les uns sont hormonaux ; les autres sont des facteurs sensoriels.

Je prendrai l'exemple du *Calotermes flavicollis*, que j'ai étudié de près à ce point de vue.

Lorsque les conditions climatologiques optimales (température, humidité, ionisation de l'atmosphère) sont réunies, les imagos de *Calotermes*, qui étaient rassemblés à la partie supérieure de la termitière, sortent de leurs galeries et s'envolent. Nous devons à M. GRASSÉ la première analyse causale de ce comportement. Dès que la sortie a été déclenchée, deux tropismes conduisent l'imago : le géotropisme et le phototropisme.

En effet, les imagos tendent à monter vers le point le plus haut qu'ils peuvent atteindre ; d'autre part, la moindre lumière les dirige.

Sur un plan horizontal (table d'expérience), lorsque l'environnement (lumière, agitation de l'air, en particulier) est homogène, 80 p. 100 des imagos sont incapables de s'envoler ; 10 p. 100 marchent en faisant des bonds qui n'aboutissent pas à un envol ; 10 p. 100 seulement s'envolent dès qu'on les a déposés sur le plan. Par contre, toute rupture du plan horizontal (bord de la table d'expériences, obstacle quelconque) provoque une chute (ou une montée suivie de chute) qui est le départ de l'envol (voir KALMUS, 1938). Le géotropisme est donc un facteur important de l'essaimage. Le phototropisme en est un autre, car on peut provoquer l'envol en éclairant le plan horizontal par-dessus (70 p. 100 des imagos parviennent alors à s'envoler). Lorsque le vol est en cours, les imagos sont parfaitement dirigés par tout faisceau lumineux qu'ils rencontrent.

Il est facile de localiser, du point de vue sensoriel, les organes responsables en grande partie de l'un ou de l'autre tropisme.

Faisons marcher des imagos sur un plan incliné à 60° par rapport à l'horizontale (fig. 1), suivant le dispositif décrit par CROZIER. Éclairons ce plan avec un faisceau de rayons parallèles rasants, d'éclairement 1 000 lux.

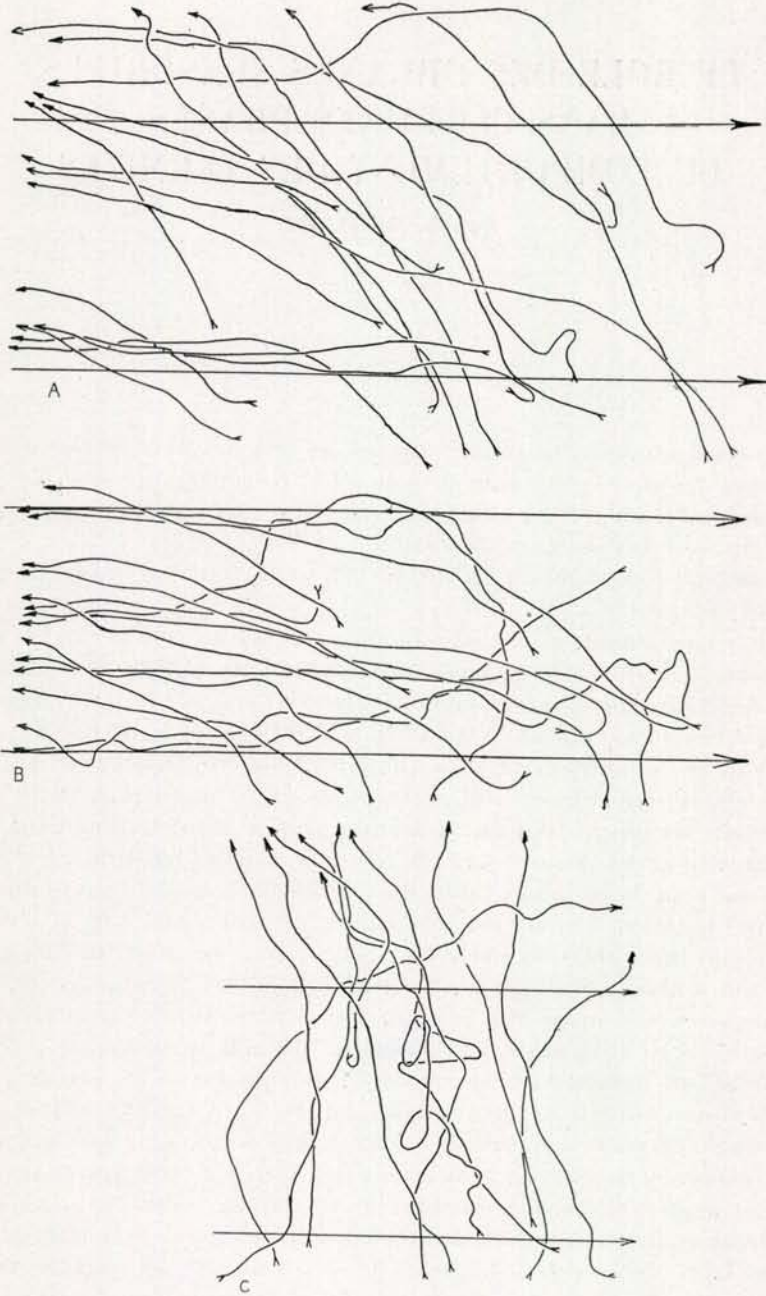


Fig. 4. — Termites soumis à l'action simultanée d'un champ de forces lumineux (faisceau parallèle d'éclairement 1 000 lux) et de la pesanteur (plan incliné à 60° sur l'horizontale); A, témoins; B, termites dont les antennes sont coupées distalement par rapport au troisième article; C, termites dont les yeux sont vernis.

Nous équilibrons sensiblement les deux champs de forces dans la partie moyenne du faisceau et la direction d'ensemble de la marche est à 45° par rapport aux deux champs de forces. Coupons les antennes distalement par rapport au troisième article. Les imagos ne sont plus soumis qu'au champ de forces lumineux. Vernissons les yeux : les imagos répondent uniquement au champ de la pesanteur.

Les organes sensoriels antennaires paraissent donc être responsables en grande partie du géotropisme ; les yeux, du phototropisme. Nous allons nous efforcer d'analyser d'un peu plus près le mécanisme sensoriel des deux tropismes.

I. — GÉOTROPISME

Tous les imagos, comme je l'ai dit précédemment, montrent un géotropisme négatif extrêmement net. Évidemment, le trajet parcouru sur un plan incliné est d'autant plus près de la ligne de plus grande pente que le plan est plus incliné sur l'horizontale.

<i>Angle du plan avec l'horizontale.</i>	<i>Angle de la piste avec la ligne de plus grande pente.</i>
90°	19°
60°	26°
45°	22°
30°	35°

D'après les travaux de PRECHT, les antennes et les tarsi antérieurs des Insectes seraient responsables de l'orientation géotropique. DARCHEN, travaillant avec *Blattella germanica*, trouve que l'ablation des antennes n'amène pas de modifications dans la courbe de réponse des Blattes à la pesanteur.

J'ai actuellement un certain nombre de résultats qui me permettent d'affirmer qu'une grande partie de la sensibilité à la pesanteur chez les Termites réside dans les excitations antennaires. Je donnerai deux exemples pris dans les notes, non encore publiées, de mes expériences en cours.

Dans une expérience, 150 Termites sont divisés en trois lots égaux : un lot témoin ; un lot à qui je coupe la moitié des antennes ; un lot à qui je coupe les antennes au niveau du quatrième article. Les Termites sont étudiés quatre heures après l'opération ; ils marchent sur un plateau incliné à 60° par rapport à l'horizontale. Les résultats sont les suivants :

<i>Termites (lot).</i>	<i>Angle de la piste avec la ligne de plus grande pente.</i>
1 (témoins).	28°
2 (antennes à demi coupées).	42°
3 (antennes coupées dans le 4 ^e article).	47°

Dans une autre expérience, conduite avec les mêmes règles générales mais où l'on fait marcher les Termites sur un plateau incliné à 30° seulement, les résultats sont les suivants :

1	32°
2	50°
3	57°

Des coupures d'antennes opérées plus près de la base affectent à un degré ou à un autre les organes chordotonaux du scape et du pédicelle, et en particulier l'organe de JOHNSTON. Le Terme est alors absolument inactif. Il ne se déplace plus que difficilement. Il ne se nourrit plus. Même replacé dans la colonie, il ne survit que peu de temps à l'ablation de l'organe de JOHNSTON.

La vie des sexués fondateurs de la colonie de Termites réalise également une expérience naturelle du point de vue qui nous occupe, puisque ces sexués se mutilent les antennes au cours de leur vie. Cette expérience pratiquée sans contrôle expérimental serait sans grande valeur, car les sexués primaires fonctionnels s'éloignent de plus en plus des essaimants au point de vue physiologique. Néanmoins, il est intéressant de constater que, comme les imagos essaimants à qui on a coupé une partie des antennes, les sexués fonctionnels montrent un géotropisme hésitant et plus ou moins indifférent.

Je ne peux pas dire actuellement de façon certaine quel est, parmi les nombreux organes sensoriels des antennes, celui qui est responsable de l'orientation géotropique. Des travaux complémentaires sur l'anatomie antennaire et sur le comportement géotropique au cours des divers stades de développement permettront peut-être de laisser entrevoir une solution.

Une des hypothèses qui peuvent se présenter à l'esprit est l'enregistrement des balancements antennaires au cours de la marche par l'intermédiaire de certains organes chordotonaux. Ceci expliquerait peut-être la variation dans la précision de la marche lorsqu'on pratique une ablation, par la variation dans la longueur du bras de levier antennaire agissant sur les organes chordotonaux.

II. — PHOTOTROPISME

L'analyse du phototropisme du *Calotermes* a pu être poussée plus loin que celle du géotropisme. Les Termites sont d'ailleurs des Insectes de choix pour une telle analyse, car on peut suivre les variations du comportement, d'une part en fonction de l'édification du système optique, d'autre part en fonction de sa régression.

J'ai dit précédemment que les imagos montrent un phototropisme positif très net. Placés dans un faisceau de rayons lumineux parallèles, ils se dirigent immédiatement vers la source lumineuse et décrivent pratique-

ment un chemin rectiligne. L'ommatidie de l'imago est semblable à celle décrite pour d'autres Termites (VON ROSEN, JORSCHKE, BERNARD) et présente un certain nombre de caractères primitifs (grosses cellules cristalliniennes, faible développement de la cornéule, etc.).

Chez les larves, le phototropisme est négatif et il se maintient ainsi jusque chez les nymphes, peu avant la mue imaginale. C'est alors qu'on assiste, probablement sous l'influence de facteurs hormonaux en rapport avec la mue, à un changement profond et progressif de la réponse phototropique, qui, de négative qu'elle était, devient positive.

Ce qui nous retiendra aujourd'hui, c'est, d'une part, l'établissement de la réponse photonégative précise en fonction de l'édification oculaire; d'autre part, la perte de la réponse photopositive précise en fonction de la régression oculaire qui intervient chez les sexués pendant leur vie de reproducteurs.

Si l'on suit l'édification de l'œil au cours des stades larvaires et qu'on le mette en rapport avec la piste décrite par les Termites dans un faisceau de rayons lumineux parallèles d'éclairement connu, on constate que :

1^o Chez les jeunes larves (1^{er}, 2^e, 3^e stades), l'œil est réduit à un petit groupe de cellules en voie d'organisation, plus grandes que les cellules hypodermiques voisines. Cette ébauche est en rapport avec le lobe optique (non divisé) du cerveau par quelques fibres nerveuses. La réponse phototropique de ces larves consiste en cercles s'éloignant très lentement de la source lumineuse. La réponse, photonégative dans son ensemble, est mal dirigée et elle est très lente.

2^o Chez les vieilles larves ou les nymphes (6^e, 7^e stades), l'œil est en voie d'achèvement. Seule la cornéule n'a pas été sécrétée et ne le sera que lors de la mue imaginale. Le lobe optique est achevé et il possède ses trois parties caractéristiques. La réponse photonégative est précise et rapide.

3^o Chez les larves du cinquième stade de développement, on assiste, dans l'ommatidie, à l'édification des cônes cristallins, organes réfringents. On peut constater que le lobe optique s'organise définitivement. Enfin, le comportement se modifie. Alors que les pistes décrites par les jeunes larves du cinquième stade sont encore mal dirigées, celles décrites par les vieilles larves sont presque rectilignes.

De ces diverses observations mises en parallèle, on peut déduire que l'œil des Termites joue un grand rôle dans leur orientation par un faisceau lumineux. Cette orientation ne devient d'ailleurs précise que lorsque les cônes cristallins, d'une part, et le lobe optique, d'autre part, sont organisés.

Nous pouvons confirmer ces observations par l'étude des régressions oculaires. Après l'essaimage, les sexués fondateurs d'une nouvelle colonie s'enterrent ou s'enfoncent dans le bois. En quelques mois, leurs yeux commencent à régresser et au bout de quelques années, si le découpage externe en ommatidies est encore visible, il ne reste plus aucune structure cellulaire à la place de l'œil. Le lobe optique lui-même régresse pour devenir très petit. Le comportement phototropique de ces vieux sexués est alors sensiblement le même que celui d'imagos essaimants à qui l'on a verni les yeux :

ils ne se dirigent plus dans un faisceau lumineux et ils tournent continuellement sans se rapprocher ni s'éloigner de la source de lumière.

Ceci met à nouveau en relief le fait que l'orientation précise dans un faisceau lumineux dépend directement de l'état des ommatidies.

L'analyse des deux tropismes : géotropisme et phototropisme, permet d'atteindre leurs mécanismes sensoriels. Je suis peut-être sorti du cadre strict de l'étude de la société de Termites, mais, d'une part, je pense que les Termites sont un matériel très favorable à beaucoup de points de vue pour l'étude des tropismes ; d'autre part, je pense qu'il faut chercher à connaître toujours mieux les organes sensoriels et l'établissement de leurs réponses pour mieux comprendre l'ensemble du comportement complexe des Insectes sociaux.

INTERVENTIONS DE M. BRIEN.

1° Y a-t-il une explication ou une hypothèse d'explication du rôle de l'appareil de JOHNSTON dans le métabolisme général ?

Réponse. — Aucune hypothèse n'a été retenue jusqu'à présent à ma connaissance. Le fait signalé pour les Termites ne se retrouve d'ailleurs pas avec la même ampleur chez tous les Insectes. Certains peuvent survivre après ablation de l'organe de JOHNSTON.

2° Quel est le déterminisme de la régression des yeux chez les vieilles femelles, et dont M. RICHARD vient de nous donner un exemple ? Y a-t-il intervention de facteurs externes ou de facteurs internes, hormonaux ou physiologiques ? Peut-on y voir une de ces expériences de la nature grâce à laquelle on pourrait entreprendre l'étude de la cécité chez les animaux hypogés ?

Réponse. — Le déterminisme n'est pas connu.

INTERVENTION DE MM. GRISON ET CHAUVIN.

1° Quelle est la nature de la piste sur le plan incliné dans les expériences de géotropisme ? Est-elle rectiligne dès le départ ?

Réponse. — La piste est d'autant plus rectiligne que le plan est plus près de la verticale. Déjà, pour un angle de 60°, la piste est presque rectiligne dès le départ.

2° L'organe sensoriel antennaire n'est sans doute pas seul en cause ; peut-être les Termites constituent-ils un cas spécial.

Réponse. — Je n'ai pas dit que seuls des organes sensoriels antennaires étaient en cause, mais l'ablation des antennes cause une perturbation importante dans le comportement géotropique des Termites. D'autre part, il est assez difficile de tester des Termites sur un plan incliné lorsqu'on a opéré des ablations de tarsi.

3° M. CHAUVIN dit que la Blatte a un comportement géotropique complexe, car d'autres stimuli (sollicitations par des odeurs, etc.) doivent intervenir. Il cite, d'autre part, les expériences de PRECHT sur *Carausius* et les ruptures de plans.

INTERVENTION DE M. AUTRUM.

Eine anatomische Veränderung, die von funktionellen Umstellungen begleitet ist, findet sich — und front in umgekehrten Sinn sowie bei den von, M. RICHARD geschilderten Termiten — bei *Æschna*. VIALLANES hat geschildert, dass sich beim Überang von der Lavie für Imago das Ganglion opticum I der Retina nähert; parallel damit ändert sich die Fusionsfrequenz von 30-60 sec. auf 160-200 sec. gemessen am Aktionpotential.
