

Samir I. GHABBOUR, Marguerite A. RIZK,
Wafai Z. A. MIKHAIL

***Bilan hydrique
de quelques invertébrés hypogés
de la région de Mariout
(Égypte)***

Le cas du cafard des sables
Heterogamia syriaca Sauss.

Cet article est dédié à la mémoire de Wilhelm KUHNELT, professeur d'écologie animale à l'Institut de zoologie de l'université de Vienne, en Autriche, décédé en 1988, qui nous a beaucoup aidés en nous faisant partager sa grande connaissance de l'écologie des invertébrés dans les déserts.

INTRODUCTION

Le problème de la survie des êtres vivants dans les zones arides a toujours intrigué les chercheurs biologistes (EDNEY, 1977 ; CRAWFORD, 1981 ; LOUW et SEELY, 1982 ; WALLWORK, 1982). Les mécanismes de survie mis en œuvre par les vertébrés ne sont pas utilisables par les invertébrés, généralement de trop petite taille et limités dans leurs déplacements. Certaines espèces d'invertébrés profitent cependant de la sève d'une rare végétation (cas de quelques phytophages), des jus de cadavres (cas des larves de diptères) ou bien se déplacent vers des zones plus humides (cas des saute-relles). D'autres, comme les espèces détritivores qui vivent enfouies dans le sol, doivent se contenter d'une nourriture de faible valeur nutritive, éparse et peu abondante. Il s'agit généralement d'arthropodes saprophages qui se nourrissent de la matière végétale morte ; cette litière, accumulée sur le sol et exposée aux aléas du climat, est le plus souvent abritée sous la couronne des plantes désertiques. Dans ce travail, nous examinerons quelques aspects du bilan hydrique de l'un de ces arthropodes détritivores hypogés, qui habite le désert côtier méditerranéen de la région de Mariout, en Égypte septentrionale ; il s'agit d'une blatte, *Heterogamia syriaca* Sauss. (Polyphagidae, Dictyoptera) ; la femelle aptère vit enfouie dans le sable et le mâle ailé s'aventure dans la strate arbustive.

CARACTÉRISTIQUES DU MILIEU

La côte méditerranéenne occidentale d'Égypte s'étend d'Alexandrie à Salloum et, vers le sud, presque jusqu'au niveau de Ouadi El-Natroun, à mi-chemin entre Alexandrie et Le Caire. Cette zone côtière a été décrite par AYYAD et GHABBOUR (1977) et GHABBOUR *et al.* (1977). L'influence maritime se fait nettement sentir jusqu'à 10 km à l'intérieur des terres, alors qu'elle devient plus faible au-delà de cette limite et qu'elle s'atténue à 80 km plus au sud. Ces 2 parties ont été nommées (AYYAD *et al.*, 1984) :

- zone méditerranéenne aride atténuée ;
- zone méditerranéenne intérieure accentuée.

La pluviosité est faible, de l'ordre de 130 à 180 mm.an⁻¹, à seulement 100 km de la côte, et de l'ordre de 0 mm.an⁻¹, à 200 km dans le désert hyperaride du Sahara.

L'humidité relative de l'air (HR) est en moyenne de 63 % au printemps, de 61 % en automne, de 65 % en hiver, mais de 72 % en été (voire de 80 % en août) malgré l'absence de pluie. Les températures minimales de la zone côtière sont plus élevées et les écarts thermiques moins prononcés, en moyenne, qu'à l'intérieur (BOULOS, 1975). Les sols sont calcaires avec davantage d'intrusions siliceuses vers l'intérieur (ABDEL-KADER *et al.*, 1975).

La région de Mariout est caractérisée par une série de crêtes parallèles à la côte qui deviennent plus hautes et plus consolidées vers l'intérieur des terres. Elles sont séparées par une série de dépressions qui, en direction du sud, vont en s'élargissant, avec des sols de plus en plus profonds, d'origines alluviale et lacustre.

La végétation de cette zone se compose d'arbustes et de buissons ; vers le sud, ils se raréfient et, pour une même espèce, leur taille et leur volume diminuent de manière graduelle. On y rencontre la passerine (*Thymelaea hirsuta*), le rétam (*Lygos raetam*) et plusieurs Chénopodiacées avec une dominance de *Anabasis articulata* qui forme, en compagnie d'autres plantes de plus petite taille, l'essentiel du couvert végétal ligneux. En hiver, les plantes annuelles se développent avec une densité et une biomasse qui varient selon la pluviosité. Précisons que, à partir de 1975, la hauteur des pluies n'a atteint que 100 à 150 mm.an⁻¹. La végétation était normalement pâturée par des troupeaux de chèvres et de moutons.

La faune du sol dans la zone côtière de Mariout est composée principalement de protozoaires, de nématodes, de mollusques et d'arthropodes. Le cafard des sables en est l'espèce la plus importante du point de vue pondéral et il constitue entre 40 et 60 % des effectifs de la mésofaune totale (la mésofaune comprend les animaux dont la taille excède 1 mm). La faune du sol est presque entièrement dépendante des arbustes, des plantes épineuses et des buissons auprès desquels elle trouve refuge et nourriture grâce à l'accumulation de litière. Les représentants de la faune du sol ne se trouvent dans les espaces libres entre les arbustes et les buissons qu'en période d'accouplements ou après les pluies lorsque le sol est encore uniformément et suffisamment mouillé.

Les études écologiques que nous avons menées dans le cadre des projets Samdene (AYYAD et GHABBOUR, 1977 ; KASSAS, 1979) et Remdene (AYYAD, 1983) ont eu pour cadres 2 sites, l'un sur les dunes littorales à Gharbaniat, à 53 km à l'ouest d'Alexandrie et l'autre dans la dépression non saline entre la troisième et la quatrième crêtes à 10 km au sud de la côte, et à 20 km plus à l'ouest. Le premier site appartient à la zone dite «aride atténuée» et le second se trouve dans la zone dite «aride accentuée». Le site de Gharbaniat est aujourd'hui un village touristique, tandis que le site d'Omayed est devenu Réserve de la biosphère dans le cadre du programme Mab (*Man and Biosphere*) de l'Unesco en 1981 ; il a été déclaré Zone naturelle protégée par décret du Premier ministre en 1986 (AYYAD et GHABBOUR, 1986).

PROTOCOLES EXPÉRIMENTAUX ET MESURES EFFECTUÉES

Des travaux menés aux États-Unis sur une espèce proche de cafard des sables, *Arenivaga investigata*, ont montré que cette blatte possède la capacité d'absorber de la vapeur d'eau lorsque l'humidité relative de l'air est de 82 % (EDNEY et MC FARLANE, 1974) ; d'autres recherches révélaient que l'espèce d'Égypte, *Heterogamia syriaca*, équilibrait sa balance hydrique corporelle vers 75 % d'humidité relative (VANNIER et GHABBOUR, 1983). On peut trouver dans cette étude écophysiological l'habitus d'un exemplaire femelle de cette espèce, face dorsale et face ventrale, montrant la forme du corps en bouclier parfaitement adaptée à la vie désertique xérophile.

Les individus de *Heterogamia syriaca* ont été récoltés dans les 2 sites de Gharbaniat et d'Omayed. Ils étaient ensuite conservés vivants dans des boîtes de Petri pendant plusieurs jours afin de les acclimater à la vie en captivité. D'autres individus, aussitôt capturés, étaient directement introduits dans les dispositifs expérimentaux.

Perte et gain d'eau à humidité relative constante

L'humidité relative de l'air a été maintenue constante à l'aide de solutions d'acide sulfurique à concentration variable dans des ballons de verre à fond plat (fig. 1). Le tableau I montre les concentrations d'acide sulfurique qui permettent d'obtenir différentes humidités relatives à 20 °C (d'après ABEL, 1956). La tension de vapeur d'eau à l'équilibre est atteinte après 24 heures et les animaux, introduits par 2 à l'intérieur du ballon, sont enfermés dans un filet de nylon suspendu au-dessus de la solution hygroscopique sans contact avec le liquide. Le chlorure de calcium déshydraté a été utilisé pour obtenir une atmosphère desséchée (0 % HR) (fig. 1). Les animaux ont été pesés avant leur introduction dans le dispositif expérimental, puis à la fin de l'expérience. Les animaux trouvés morts mais en bon état ont été déshydratés à 70 °C, puis pesés pour obtenir leur poids sec. Les flacons expérimentaux étaient placés à une température de 20 ± 2 °C, en été, et à 29 ± 2 °C, en hiver. SOLOMON (1951) avait constaté que les variations d'humidité relative à l'intérieur de volumes semblables n'oscillaient que de 0, 5 % entre 20 et 30 °C. Les pelotes fécales produites par les blattes au cours des expériences ont été ramassées et pesées pour en déduire la masse du poids frais initial. Les animaux qui décédaient ou qui muiaient au cours des expériences n'étaient pas pris en compte dans les résultats.

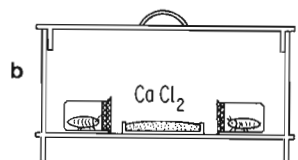
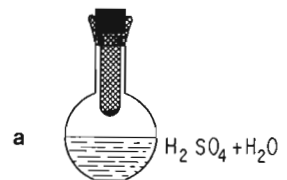


FIGURE 1 - Dispositifs expérimentaux pour l'établissement du bilan hydrique des cafards des sables : (a) utilisation des solutions d'acide sulfurique, (b) utilisation du chlorure de calcium.

Tableau I - Concentration des solutions d'acide sulfurique et les humidités relatives correspondantes à 20° C

Volume acide sulfurique	% HR à 20°C	% HR approximée
2,5	97,2	97,0
5,0	95,5	96,0
10,0	90,0	90,0
15,0	82,3	82,0
20,0	71,6	72,0
25,0	60,2	60,0
30,0	48,2	48,0
35,0	36,5	37,0
40,0	25,6	26,0
35,0	15,0	15,0
50,0	6,2	6,0
60,0	2,5	3,0
70,0	0,75	0,88
80,0	0,75	0,2
90,0	0,08	0,1

Pour un volume de 100 ml, d'après ABEL (1956).

Variation de la teneur en eau corporelle chez les animaux transférés d'une hygrométrie à l'autre

Après déshydratation partielle dans une atmosphère à fort déficit hygrométrique, les animaux étaient ensuite transférés dans une ambiance plus riche en vapeur d'eau pour tester leur capacité d'absorption de vapeur d'eau, selon la méthode de VANNIER (1976). Dans presque tous les cas, les poids secs ont été déterminés à la fin des expériences. Des manipulations de transferts en sens inverse ont été également effectuées.

Absorption de vapeur d'eau par les cadavres

Des cafards ont été délibérément sacrifiés par déshydratation totale au-dessus d'un bain d'acide sulfurique pur ou de chlorure de calcium à la température de 20 °C pendant 24 heures et leur teneur en eau initiale a été calculée. Puis ils ont été placés au-dessus d'un volume d'eau pure qui engendrait une tension de vapeur saturante et ils ont été pesés à intervalles réguliers. Le taux d'absorption de vapeur d'eau a été calculé en admettant que le cadavre possède la même surface corporelle que l'animal vivant car la déshydratation complète ne provoque pas de rétraction du corps selon EDNEY (1977). La surface tégumentaire a été calculée en fonction du poids frais d'après la formule allométrique :

$$S = KW^{2/3}$$

où :

S = surface corporelle

W = poids frais

K = constante dimensionnelle.

Chez *Arenivaga investigata*, la constante K est égale à 12 selon EDNEY et MC FARLANE (1974) et nous avons pris la même valeur pour *Heterogamia syriaca* qui possède les mêmes mensurations. L'utilisation de cette formule a été précédemment expliquée par VANNIER (1975).

Mesure de la température critique

Au-dessus d'une certaine température de l'air ambiant, la perte d'eau corporelle s'accélère brutalement. L'explication généralement admise de ce phénomène réside dans la dissociation de la couche cireuse épicuticulaire qui sert de frein au transfert hydrique corporel dans les conditions climatiques normales (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1967). Mais il arrive dans certains cas que la destruction de cette couche protectrice se manifeste en plusieurs phases (TOOLSON, 1978). Pour déterminer cette température critique chez *Heterogamia syriaca*, des individus ont été placés à l'intérieur de bocaux en présence de chlorure de calcium pendant une période de trois à quatre heures ; ils ont été ensuite soumis à des températures qui passaient de 20 à 70 °C, en utilisant pour chaque niveau thermique des spécimens différents. Des pesées ont été effectuées à intervalles réguliers : de 5 en 5 °C entre 25 et 60 °C et de 2,5 °C entre 60 et 70 °C. Les pelotes fécales, quand elles étaient produites, ont été pesées pour soustraire leur masse du poids frais initial. Tous les individus ainsi testés ont été déshydratés à 70 °C pendant 16 heures afin d'obtenir leur poids sec.

RÉSULTATS

Comportement du cafard des sables vis-à-vis de l'humidité dans son milieu naturel

Les populations de cafard des sables ont été échantillonnées tous les mois, entre 1975 et 1977, dans les 2 sites étudiés, à Gharbianat et à Omayed ; dans les 2 sites, l'humidité du sol a été mesurée simultanément à la surface et à des profondeurs de 20 cm et de 50 cm. A cette dernière profondeur, GHABBOUR et MIKHAIL (1977) avaient constaté que la composition chimique du milieu intérieur des cafards était étroitement liée à l'humidité actuelle. Les mêmes auteurs avaient constaté un rythme saisonnier particulier chez *Heterogamia syriaca* : (1) hiver, décembre-mars ; (2) printemps, avril-mai ; (3) été, juin-septembre ; (4) automne, octobre-novembre. Ce découpage du cycle annuel a été utilisé pour composer le tableau II. GOMAA *et al.* (1978) ont établi la correspondance des valeurs de pF et des humidités actuelles. Auparavant, VANNIER (1971) avait montré la signification écologique des valeurs remarquables du pF par rapport aux valeurs de l'humidité relative de l'air dans les interstices du sol. Dans un article de synthèse paru en 1987, cet auteur a reconnu le sol et tous les corps poreux comme milieux de transition entre l'hydrosphère et l'atmosphère qui permettent à la biosphère de conquérir les milieux terrestres aériens (notion de porosphère).

Pendant la période d'échantillonnage, on se rend compte que le cafard des sables ne subit presque jamais un déficit de saturation de l'atmosphère du sol. Il est curieux d'ailleurs de constater que les périodes d'humidité relative inférieure à 100 % ne se rencontrent qu'à Gharbianat, site pourtant considéré comme le plus humide, puisqu'il est le plus proche de la mer, mais dont le sol présente une granulométrie plus grossière. Pour les 2 sites et durant la période d'échantillonnage, la figure 2 montre les densi-

Tableau II - Évolution de l'état hydrique du sol à 50 cm de profondeur dans les 2 sites entre 1975 et 1977 (% humidité)

SAISON	N	MOYENNE %	ÉCART-TYPE	MIN.	MAX.	pF	% HR
A. Gharbaniat							
hiver 75	8	5,4	0,6	1,3	4,6	-2,5	100
print. 75	12	3,4	1,2	1,9	5,5	2,5-4,2	100
été 75	19	1,8	1,0	0,0	3,2	4,7-5,0	93-100
aut. 75	18	3,2	0,4	2,7	4,0	2,5-4,2	100
hiver 76	42	3,4	1,4	0,9	8,0	2,5-4,2	100
print. 76	6	1,9	1,1	0,6	2,9	4,7-5,0	93-100
été 76	24	1,8	0,9	0,7	2,9	4,7-5,0	93-100
aut. 76	6	3,1	0,2	2,9	3,5	2,5-4,2	100
hiver 77	24	4,8	2,0	2,1	8,3	2,5-4,2	100
print. 77	6	3,5	1,5	1,1	4,7	2,5-4,2	100
été 77	6	3,3	0,6	2,9	4,6	2,5-4,2	100
aut. 77	6	3,0	0,3	2,7	3,5	2,5-4,2	100
Relations état hydrique (%) du sol et pF : 1 % = 6 ; 1,5 % = 5 ; 1,7 % = 4 ; 2,3 % = 4,2, 5,2 % = 2,5							

B. Omayed							
hiver 75	6	4,9	0,8	3,8	6,2	4,2-4,7	100
print. 75	12	3,3	1,7	1,1	6,7	do	100
été 75	24	1,4	0,8	0,3	2,9	do	100
aut. 75	18	2,2	0,8	1,0	3,7	do	100
hiver 76	42	1,8	1,0	0,5	3,8	do	100
print. 76	6	1,8	0,7	1,1	2,8	do	100
été 76	18	1,3	0,6	0,3	2,6	do	100
aut. 76	6	2,3	0,8	1,4	3,2	do	100
hiver 77	24	1,5	0,4	0,9	2,2	do	100
print. 77	6	2,1	0,7	0,8	2,8	do	100
été 77	6	2,6	1,0	1,3	4,2	do	100
Relations état hydrique (%) du sol et pF : 1 % = 4,7 ; 6,5 % = 4,2							

% HR correspondants à différents pF :
 pF > 6 = HR < 48 %
 pF 5 à 6 = 48 % HR
 pF 4,7 à 5 = 93 % HR
 pF 4,2 à 4,7 = 100 % HR
 pF 2,5 à 4,2 = 100 % HR
 pF < 2,5 = 100 % HR

tés et les biomasses estimées, par hectare, de cafards des sables ; pour plus de détails sur la méthode de prélèvement et d'étude-calcul, voir GHABBOUR *et al.* (1977) ; non seulement on peut constater l'absence de synchronisation entre l'évolution des populations dans les 2 sites, mais au contraire, lorsque l'une est en hausse, il apparaît que l'autre est en baisse. Cette alternance démographique semble bien significative. C'est l'humidité du sol qui règle ce décalage car ses variations ne sont elles-mêmes pas synchrones dans les 2 sites prospectés (tabl. I). Dans les 2 sites, la relation linéaire entre la densité de cafards des sables et l'humidité du sol à 50 cm de profondeur est significative (fig. 3) ; on constate que la population d'Omayed, site le moins humide, réagit plus

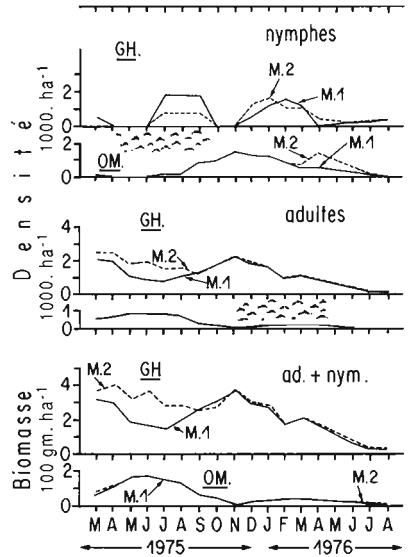


FIGURE 2 - Densités et biomasses des peuplements de cafards des sables *Heterogamia syriaca* dans les deux sites de Gharbaniat et Omayed, entre 1975 et 1977, exprimées en termes de populations par hectare (voir GHABBOUR et al., 1977 pour plus de détails sur la méthode).

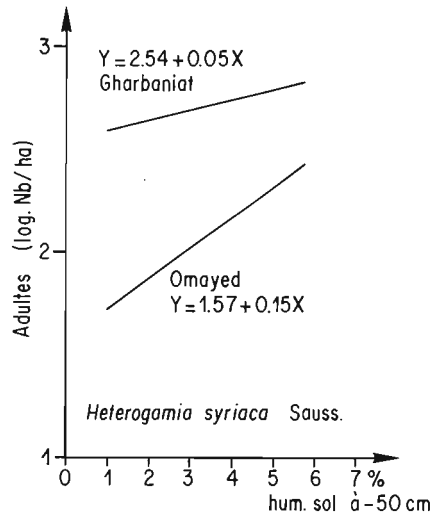


FIGURE 3 - Droites de régression linéaire de la densité des peuplements de cafards des sables (estimée par hectare), par rapport à l'humidité du sol à 50 cm de profondeur, dans les 2 sites, Gharbaniat et Omayed, durant la période 1975-1977.

rapidement aux variations de l'humidité du sol que celle de Gharbaniat. Ceci peut s'expliquer probablement par le fait que les contraintes écologiques sont beaucoup plus sévères à Omayed et que les cafards des sables sont davantage sensibilisés par les variations climatiques. Les fluctuations mensuelles de poids frais, de poids secs et de teneurs en eau corporelle (population en provenance de Gharbaniat) décrivent une courbe sinusöidale (fig. 4). La régression linéaire poids frais-poids secs évolue d'une saison à l'autre (fig. 5).

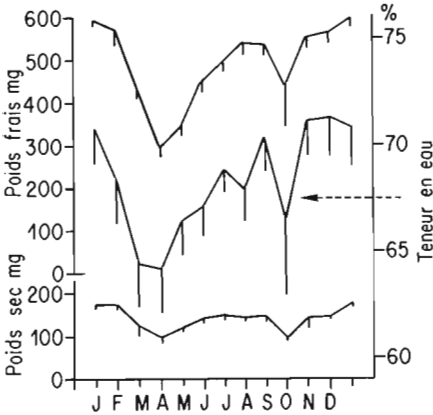


FIGURE 4 - Évolution mensuelle des moyennes des poids frais, des poids secs, et de la teneur d'eau corporelle, des cafards des sables non acclimatés. Les lignes verticales représentent les amplitudes des observations. La plupart de ces effectifs proviennent du site de Gharbaniat.

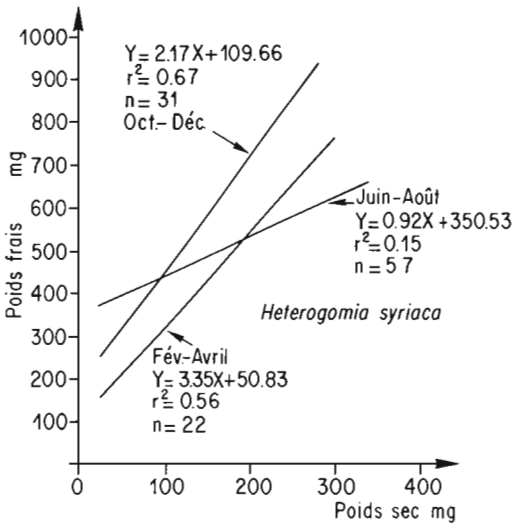


FIGURE 5 - Droites de régression linéaire entre poids frais et poids secs des cafards des sables provenant directement du milieu naturel, au cours de trois saisons différentes.

Perte ou gain d'eau à hygrométrie constante

Pour une période donnée, la perte hydrique d'un animal par rapport au taux initial d'eau corporelle est d'autant plus importante que le déficit hygrométrique de l'air est prononcé (fig. 6).

Après un jour d'expérience à 97 % HR, les animaux perdent seulement 1 % de leur eau initiale, mais ils peuvent en gagner 2 % au bout de trois jours. Dans une atmosphère à 82 %, ils perdent 2 % de leur eau initiale après un jour d'expérience et continuent à en perdre jusqu'à 6 % au bout du troisième jour. Le premier jour, ceux qui sont placés dans une ambiance à 72 % HR perdent 5 % de leur eau initiale et ceux qui sont placés à 60 % HR, jusqu'à 10 %. Confrontées à des humidités relatives de 37 %, 15 %, 6 %, 0,8 %, 0,2 % et 0 % (chlorure de calcium), les blattes ont perdu de 7 à 40 % de leur eau initiale au bout du premier jour, mais elles ont mieux résisté pendant

FIGURE 6 - Moyennes des taux de pertes ou de gains d'eau des cafards des sables maintenus dans des atmosphères à humidité relative (HR) constante, exprimées en pourcentages de la teneur initiale d'eau corporelle. Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre d'individus testés, et les chiffres romains représentent les mois où s'est déroulée l'expérience.

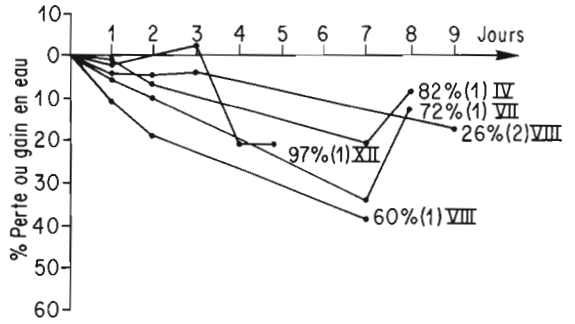


FIGURE 7 - Même légende que pour la figure précédente, mais pour des HR(s) plus basses.

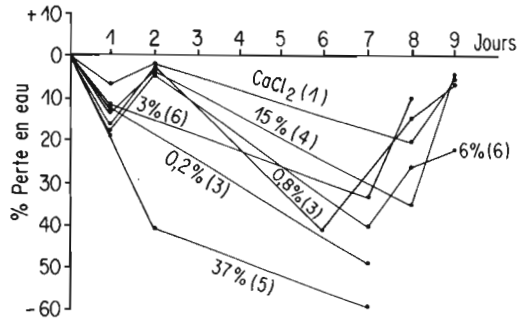
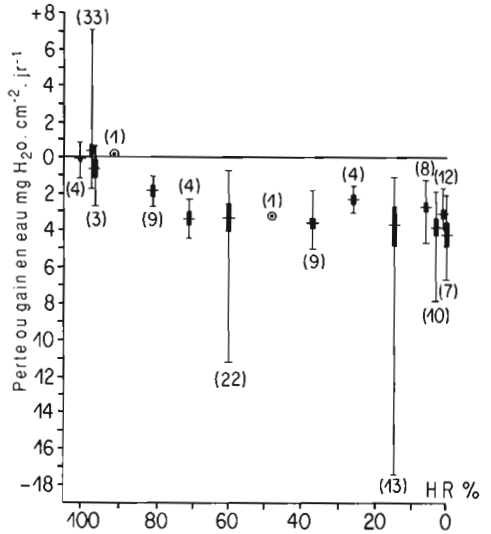


FIGURE 8 - Moyennes des taux de pertes ou de gains d'eau des cafards des sables maintenus dans des atmosphères d'HR constante, exprimées en terme de flux : $\text{mg H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{j}^{-1}$. Les lignes verticales représentent les amplitudes des observations, les bandes verticales, les écarts-types, et les lignes horizontales les moyennes. Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre des individus testés et les chiffres romains le mois de l'expérience. Les observations sans chiffre ont été faites durant plus d'un mois.



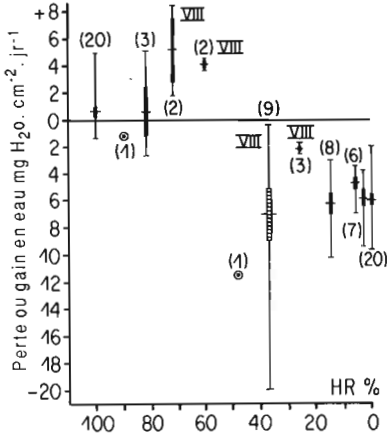


FIGURE 9 - Môme légende que la figure précédente, mais pour des cafards des sables placés dans une atmosphère d'HR constante immédiatement après leur capture sur le terrain, sans acclimation préalable au labo.

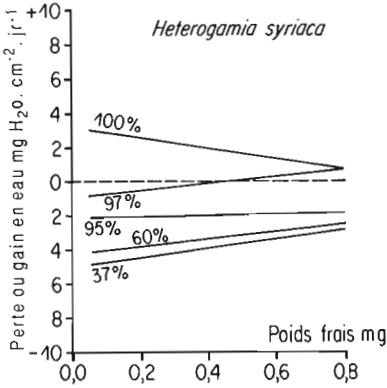


FIGURE 10 - Droites de régression linéaire des pertes ou des gains d'eau des cafards des sables par rapport aux poids frais, à humidité relative constante. Les valeurs en % placées sur chaque droite indiquent l'humidité relative.

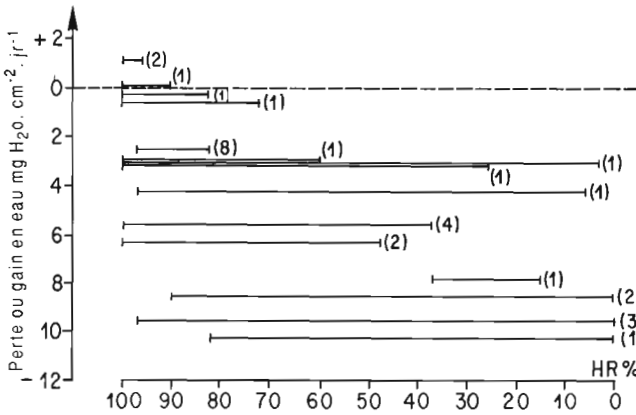


FIGURE 11 - Moyennes des taux de pertes ou de gains d'eau des cafards des sables transférés d'une HR élevée à une HR plus basse. Les lignes horizontales représentent l'HR initiale (à gauche) et finale (à droite). Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre d'individus testés.

les deux jours suivants (fig. 7), ce qui peut traduire une sorte de régulation physiologique au cours de cette seconde période. Dans tous les cas examinés, les pertes hydriques sont peu importantes, par comparaison avec d'autres animaux de taille semblable comme les cloportes. Ceci témoigne de la forte résistance à la sécheresse des cafards des sables à l'intérieur de la porosphère pendant un certain nombre de jours.

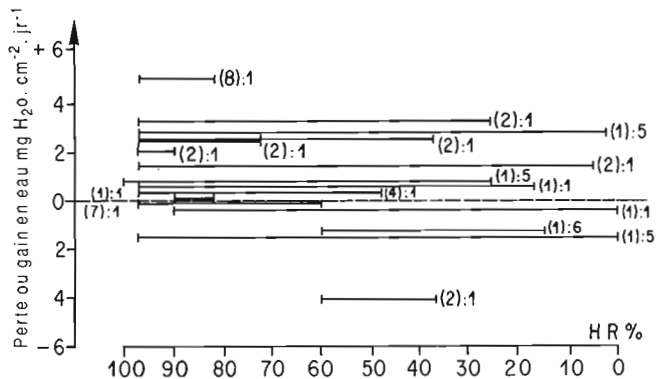
Si la perte et le gain d'eau sont mesurés en terme de flux hydrique par unité de surface corporelle ($\text{mg H}_2\text{O}\cdot\text{cm}^2\cdot\text{j}^{-1}$), on constate que les animaux sont capables de contrôler leurs échanges hydriques vers l'atmosphère à raison de 2 à 4 $\text{mg H}_2\text{O}\cdot\text{cm}^2\cdot\text{j}^{-1}$ pour le premier jour, pour des exemplaires préalablement équilibrés dans les boîtes de Petri (fig. 8), à toutes les humidités relatives entre 0 et 80 %. De plus, on vérifie l'existence d'un équilibre à 100 % HR et même un gain de 0,3 $\text{mg H}_2\text{O}\cdot\text{cm}^2\cdot\text{j}^{-1}$ à 97 % HR.

Lorsque les cafards sont traités en provenance directe du terrain sans passer par une période d'acclimatation, on constate 2 phénomènes bien contrastés ; entre 0 % et 5 % HR, la perte d'eau au bout d'un jour est de 6 à 7 $\text{mg}\cdot\text{cm}^2\cdot\text{j}^{-1}$, tandis qu'entre 50 et 100 % HR, les cafards semblent gagner de l'eau atmosphérique à raison de 0,5 à 5 $\text{mg}\cdot\text{cm}^2\cdot\text{j}^{-1}$. Le gain hydrique entre 60 % et 72 % HR est remarquablement élevé surtout quant il s'agit d'individus récoltés en août. Les pertes et les gains d'eau sont plus marqués chez les jeunes immatures que chez les adultes de plus grande taille (fig. 10).

Variations de la teneur en eau corporelle chez les animaux transférés d'une humidité relative à l'autre

Après acclimatation à humidité relative élevée, les cafards sont placés ensuite dans une atmosphère à faible humidité relative et vice versa. Les individus acclimatés entre 90 % et 100 % HR maintiennent leur gain hydrique entre 0,1 et 1 $\text{mg H}_2\text{O}\cdot\text{cm}^2\cdot\text{j}^{-1}$, mais pour les individus acclimatés dans une atmosphère à humidité relative inférieure à 90 %, les pertes d'eau corporelle sont très importantes et peuvent atteindre 10 $\text{mg H}_2\text{O}\cdot\text{cm}^2\cdot\text{j}^{-1}$ (fig. 11). Chez les animaux acclimatés aux humidités relatives basses, puis transportés dans des ambiances à humidités relatives plus élevées (fig. 12), le gain hydrique devient important pour atteindre une valeur de 5 $\text{mg H}_2\text{O}\cdot\text{cm}^2\cdot\text{j}^{-1}$. S'il existe des pertes hydriques, elles n'excèdent pas 4 $\text{mg H}_2\text{O}\cdot\text{cm}^2\cdot\text{j}^{-1}$. Quand il y a un gain, celui-ci est un peu inférieur à celui obtenu chez l'animal mort, qui est de l'ordre de 5 $\text{mg H}_2\text{O}\cdot\text{cm}^2\cdot\text{j}^{-1}$ à 100 % HR et de 6 $\text{mg H}_2\text{O}\cdot\text{cm}^2\cdot\text{j}^{-1}$ à 97 % HR (cf. *infra*).

FIGURE 12 - Moyennes des taux de pertes ou de gains d'eau des cafards des sables transférés d'une HR faible à une HR élevée. Les lignes horizontales représentent l'HR initiale (à droite) et finale (à gauche). Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre des individus testés, et faisant suite, le nombre de jours de l'expérience.



Absorption de vapeur d'eau par les cadavres

Les animaux morts ont été déshydratés dans une atmosphère à 0 % HR (chlorure de calcium), puis ils ont été placés dans une ambiance à 97 % ou à 100 % HR (tabl. III et fig. 13). Le taux d'absorption d'eau atmosphérique à 97 % HR est plus élevé, de presque 25 %, qu'à 100 % HR. Les cadavres de 220 mg de poids frais en moyenne ont gagné jusqu'à 37 % de leur poids à 97 % HR, avec un taux d'absorption de 6,3 mg H₂O .cm².j⁻¹, tandis que les cadavres de 196 mg de poids frais n'ont gagné que 30 % de leur poids à 100 % HR, avec un taux d'absorption de 5,0 mg H₂O.cm².j⁻¹. Il faut noter que ces gains ne sont pas forcément dus à l'absorption mais aussi à l'adsorption. Dans le contexte de notre étude, nous n'avons pas pu distinguer ces 2 phénomènes de fixation d'eau corporelle chez *Heterogamia syriaca*.

Tableau III - Perte hydrique en atmosphère desséchée et gain par le corps de l'animal mort en ambiance humide chez *Heterogamia syriaca*

JOUR	N	MOYENNE MG POIDS FRAIS	ÉCART- TYPE	% CHANGEMENT
Initial	7	501,6	54,2	--
1 ^{er}	7	360,8	47,8	- 28,1
2 ^e	7	280,6	35,5	- 22,2
7 ^e	7	155,9	7,3	- 8,9
14 ^e	7	154,1	7,1	- 0,2

Transfert à une atmosphère d'humidité relative élevée				
1 ^{er}	2*	219,9	27,1	+ 31,9
1 ^{er}	5**	195,7	5,8	+ 29,4

* Transfert à 97 % HR

** Transfert au-dessus de l'eau pure (ca. 100 % HR)

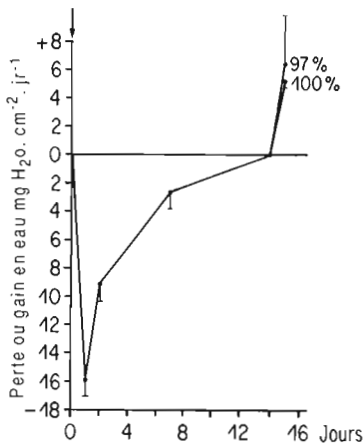


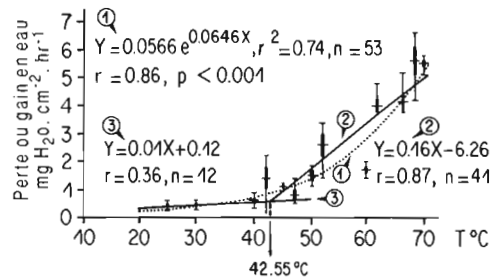
FIGURE 13 - Moyennes des taux de pertes des cafards des sables sacrifiés par déshydratation au-dessus du chlorure de calcium, et des taux de gains lorsqu'ils étaient placés dans des atmosphères d'HR de 97 % et de 100 %. Les lignes verticales représentent l'écart-type de la moyenne.

Mesure de la température critique

La figure 14 montre la perte d'eau corporelle du cafard des sables en fonction de l'évaluation de la température ambiante. Ces insectes perdent $0,01 \text{ mg H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{heure}^{-1}$ chaque fois que la température de l'air augmente de 1°C entre 20 et 40°C ; pendant cette période, la perte hydrique n'a pas dépassé $1 \text{ mg H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{h}^{-1}$. En revanche, les animaux perdent leur eau corporelle de manière significative à partir de 40°C avec un flux de $0,16 \text{ mg H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{heure}^{-1}$ (pour un croît de 1°C jusqu'à 70°C , le flux atteint la valeur de $5 \text{ mg} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{h}^{-1}$). La courbe de variation de flux est ajustée à 2 droites de régression linéaire qui se coupent à $42,5^\circ\text{C}$. Ce point de rupture peut être considéré comme la température critique à laquelle la couche épicuticulaire cireuse se modifie. Au-delà de cette limite, le flux s'accroît brutalement pour atteindre $6 \text{ mg H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{h}^{-1}$. La température critique est proche de la température létale qui se définit comme la limite thermique où 50% des individus meurent dans un délai de 30 min à 24 h . Chez *Heterogamia syriaca*, la mortalité est de 25% à 40°C , de 50% à 42°C , de 100% à 45°C . Notons que l'on a enregistré une faible perte hydrique à 60°C malgré les conditions léthales pour l'espèce.

Par ailleurs, VANNIER et GHABBOUR (1983), en utilisant une méthode microgravimétrique, ont trouvé que la couche cireuse de *Heterogamia syriaca* conserve son rôle protecteur jusqu'à une température de 56°C . Il est donc probable que cette couche lipidique se dissocie en plusieurs phases sous l'effet de la chaleur avant de perdre ses propriétés d'imperméabilité à la diffusion de la vapeur d'eau. Cette période de fusion de la couche cireuse correspond d'ailleurs à la phase d'activité motrice des cafards des sables, qui a été mesurée dans la plage thermique de 40 à 56°C (VANNIER et GHABBOUR, 1983). Il est possible que la chaleur puisse rythmer la vie des cafards dans le désert, surtout à la surface du sable qui peut parfois atteindre la température critique quand le soleil est au zénith.

FIGURE 14 - Droites de régression linéaire illustrant les deux phases de perte d'eau corporelle des cafards des sables exposés à des températures de 20 à 70°C . Les lignes verticales représentent les amplitudes des observations, les bandes verticales l'écart-type en plus ou en moins des moyennes, et les lignes horizontales les moyennes. Les deux droites se croisent à $42,5^\circ\text{C}$. Toutefois, la courbe exponentielle est aussi représentée. Chaque droite ou chaque courbe est représentée par son équation avec son coefficient de corrélation.



DISCUSSION

En évoquant la vie animale dans les zones arides, et en particulier au Sahara, on distingue 2 types d'adaptation, l'une à la sécheresse, l'autre à la chaleur. Il vient aussi à l'esprit la présence de 2 grands groupes d'animaux désertiques :

- le premier (insectes et reptiles) comprend des espèces « préadaptées », pourvues de téguments imperméables et de mécanismes néphridiens particuliers ;
- le second (mammifères et oiseaux) est représenté par des espèces « non adaptées », qui se sont néanmoins adaptées à la vie désertique après un long apprentissage et au prix d'une forte sélection naturelle.

En réalité, ces 2 groupes ne concernent qu'un petit nombre d'espèces par rapport à l'ensemble de celles qui représentent ces classes zoologiques. En effet, la vie dans les déserts exige des adaptations très poussées que l'on rencontre chez les fourmis et chez les coléoptères (surtout les Ténébrionides), ces 2 groupes de loin les plus abondants dans les zones arides. Les coléoptères peuvent équilibrer leur balance hydrique corporelle grâce à la forte épaisseur de leur tégument, en particulier au niveau de leurs élytres, et à leur capacité de récupérer l'eau de rosée au cours d'un nyctémère. Les fourmis maintiennent leur bilan hydrique grâce à ce que l'on appelle une «physiologie sociale» qui leur permet d'entretenir un degré hygrométrique élevé et constant à l'intérieur de leur fourmière, quelles que soient les variations climatiques extérieures. Les cafards des sables ont recours à d'autres moyens pour se maintenir et se développer dans le désert côtier méditerranéen d'Égypte où le climat est très inhospitalier :

- ils utilisent leur réserve de graisse qui, au cours de la lipolyse, leur fournit de l'eau de synthèse en quantité suffisante pour supporter la saison chaude et sèche ;

- ils exercent un contrôle de leur perte d'eau transpiratoire lorsque l'humidité relative de l'air diminue ;

- ils possèdent la capacité d'absorber de l'eau atmosphérique aussi longtemps que le degré hygrométrique de l'air ambiant est égal ou supérieur à 75 %. Ce phénomène d'absorption de vapeur d'eau est d'ailleurs amplifié chez les formes immatures, comme les nymphes (fig. 10) ;

- leur température létale est élevée, de sorte qu'ils peuvent conserver le contrôle de leur perte hydrique corporelle jusqu'à 40 °C ; au-delà de cette limite thermique, l'efficacité de leur couche épicuticulaire cireuse pour freiner le passage de la vapeur d'eau se manifeste encore jusqu'à 56 °C ;

- la forme circulaire et bombée du corps, qui ressemble à un bouclier pourvu d'une frange de poils à sa périphérie, contribue à renforcer son adaptation à la vie désertique ; VANNIER et GHABBOUR (1983) ont montré que *Heterogamia syriaca* perdait moins d'eau face dorsale que face ventrale.

Malgré ces remarquables adaptations et d'autres qui restent encore à découvrir, *Heterogamia syriaca* est incapable de s'aventurer dans les zones hyperarides du Sahara comme le font les fourmis et les ténébrionidés. Les cafards des sables sont donc limités aux régions où l'humidité relative de l'air dans la porosphère est compatible avec leur physiologie. Ils trouvent un confort hydrique relatif en profondeur car ce sont des insectes inféodés aux sables non consolidés. Lorsque le sol devient compact et que la porosphère régresse, les cafards des sables se raréfient. C'est précisément le cas là où le pâturage est contrôlé ou interdit (CANCELA DA FONSECA *et al.*, 1984). On peut donc conclure que *Heterogamia syriaca* est une espèce fousseuse, caractéristique des biotopes de la zone xéro-méditerranéenne à couvert végétal formé d'arbustes et d'épineux, soumis au surpâturage, avec un sol sableux, pauvre en matière organique, meuble, qui offre une porosphère volumineuse, sous un climat qui permet le maintien d'une humidité relative de l'air, à l'intérieur du sol, entre 75 et 80 %, pour satisfaire l'équilibre de la balance hydrique corporelle des individus.

REMERCIEMENTS

Les auteurs sont heureux de remercier monsieur le professeur AYYAD de l'université d'Alexandrie, directeur des projets Samdene et Remdene, et toutes les instances qui ont prêté leur concours à ces deux projets, l'université d'Alexandrie, l'académie de la Recherche scientifique et technologique, la US/Epa et la Fondation Ford. Nous remercions aussi MM. VANNIER et Le FLOC'H pour le soin pris au perfectionnement de notre manuscrit, et M. TARIK LABIB pour son aide précieuse.

BIBLIOGRAPHIE

- ABDEL-KADER (F. H.), GEWAIFEL (I.) et EL-ZAHABY (M. N.), 1975. - A study of calcium carbonate in a toposequence at Bourg El Arab Area, Egypt. *Egypt. J. Soil Sci.*, 15 : 1-10.
- ABEL (W. O.), 1956. - Die Austrochnungsresistenz der Laubmoose. *S. B. Akad. Wiss., math., nat., K.*, 1, 165 : 619-707.
- AYYAD (M. A.), 1983. - The experience of Samdene and Remdene Projects. Paper presented at : 3rd Symp. Environmental Sciences in Developing Countries, Cairo, Egypt, Apr. 1983, 20 p.
- AYYAD (M. A.), ABDEL-RAZIK (M.) et MEHANNA (A.), 1984. - Climatic and vegetational gradients in the Mediterranean desert of Egypt. *Bull. Soc. bot. France*, 131 : 129-143.
- AYYAD (M. A.) et GHABBOUR (S. I.), 1977. - Systems Analysis of Mediterranean Desert Ecosystems of Northern Egypt (Samdene). *Environ. Conserv.*, 4 : 91-101.
- AYYAD (M. A.) et GHABBOUR (S. I.), 1986. - The Omayed Biosphere Reserve : History and future prospects. Paper presented at : Atelier sur les réserves de la biosphère en région méditerranéenne, Réserve de la biosphère des Cévennes, Florac, France, sept. 1986 : 20 p.
- BOULOS (L.), 1975. - L'Étage saharien en Égypte : ses divisions et ses caractéristiques écologiques et floristiques. *Publ. Cairo. Univ. Herbarium*, 6 : 7-14.
- CANCELA DA FONSECA (J. P.), GHABBOUR (S. I.) et HUSSEIN (A. K.), 1984. - Characterization of soil mesofauna in a xero-Mediterranean ecosystem after a 3-year grazing management. *Ecol. Mediterr.*, 10 : 121-131.
- CLOUDSLEY-THOMPSON (J. P.), 1967. - *Microecology*, Studies in Biology 6, Arnold, London, 49 p.
- CRAWFORD (C. S.), 1981. - *Biology of Desert Invertebrates*. Springer-verlag, Berlin, 282 p.
- EDNEY (E. B.), 1977. - *Water Balance in Land Arthropods*. Springer-Verlag, Berlin, 282 p.
- EDNEY (E. B.) et MC FARLANE (J.), 1974. - The effect of temperature on transpiration in the desert cockroach *Arenivaga investigata*, and in *Periplaneta americana*. *Physiol. Zool.*, 47 : 1-12.
- GHABBOUR (S. I.), 1988. - La réserve de la biosphère d'Omayed : problèmes et propositions pour réhabilitation. Séminaire sur l'application du «Plan d'action pour les réserves de la biosphère», en région méditerranéenne, Barcelone, Espagne, oct. 1988, (en préparation).
- GHABBOUR (S. I.) et MIKHAIL (W. Z. A.), 1977. - Variations in chemical composition of *Heterogamia syriaca* Sauss. (Polyphagidae, Dictyoptera) ; a major component of soil fauna in the Mediterranean coastal desert of Egypt. *Rev. Biol. Ecol. Méditerr.*, 4 : 89-104.
- GHABBOUR (S. I.), MIKHAIL (W. Z. A.) et RIZK (M. A.), 1977. - Ecology of soil fauna of Mediterranean desert ecosystems in Egypt. I.- Summer populations of soil mesofauna associated with major shrubs in the littoral sand dunes. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 14 : 429-459.
- GOOMA (A. M.), FATHI (A.), EL-ZAHABY (E. M.), MOUKABEL (M.) et NAGIB (M.), 1978. - Morphological, chemical and hydrophysical soil characteristics. *Samdene Progress Report*, 4, 3, ch. 5, 55 p.
- KASSAS (M.), 1979. - *Analysis and management of Mediterranean desert ecosystems*. Proc. Int. Samdene Workshop, Alexandria, Egypt, jan. 1979, University of Alexandria, 178 p.
- LOUW (G. N.) et SEELY (M.), 1982. - *Ecology of desert organisms*. Longmans, London, 194 p.
- SOLOMON (M. E.), 1951. - Control of humidity with potassium hydroxide, sulphuric acid, or other solutions. *Bull. Entomol. Res.*, 42 : 543-554.
- TOOLSON (E. C.), 1978. - Diffusion of water through the arthropod cuticules : Thermodynamic considerations of the transition phenomenon. *J. Thermal Biol.*, 3 : 69-73.
- VANNIER (G.), 1971. - Signification de la persistance de pédofaune après le point de flétrissement permanent dans les sols. *Rev. Écol. biol. sol.*, 8 : 343-365.
- VANNIER (G.), 1975. - Étude de la rétention hydrique chez l'insecte collembole *Tetrodontophora bialensis*. *Pedobiologia*, 15 : 68-80.

- VANNIER (G.), 1976. - Principaux modes d'étude de la balance hydrique chez les acariens. *Acarologia*, 18 : 3-19.
- VANNIER (G.), 1987. - The porosphere as an ecological medium emphasized by Professor Ghilarov's work on soil animal adaptations. *Biol. Fert. Soils*, 3 : 39-44.
- VANNIER (G.) et GHABBOUR (S. I.), 1983. - Effects of rising ambient temperature in the cockroach *Heterogamia syriaca* Sauss. from the Mediterranean coastal desert of Egypt. In : Ph. Lebrun et al. (eds.), *New Trends in Soil Biology*, Louvain-la-Neuve, Belgique : 441-453.
- WALLWORK (J. A.), 1982. - *Desert Soil Fauna*. Praeger, New York, 296 p.