

ÉTUDE DE L'ACTION SIMULTANÉE
DE LA TEMPÉRATURE ET DE L'HUMIDITÉ
SUR LE DÉVELOPPEMENT DES INSECTES
EN CLIMAT ARTIFICIEL (1)

par P. CACHAN

La température interne du corps des Insectes varie avec la température ambiante, comme chez les autres animaux poïkilothermes; leur métabolisme lui est étroitement lié et croît en même temps qu'elle. Cependant, la vie des Insectes n'est possible qu'entre certaines valeurs limites de la température, caractéristique de l'espèce et même du stade auquel elle est étudiée; tout caractère biologique varie en fonction de la température de manière à passer par un optimum pour un degré déterminé; il en est ainsi, par exemple, de la rapidité du développement, de la croissance, de la survie, de la longévité, de la fécondité, etc... Mais, lorsqu'on étudie ces variations à diverses humidités relatives, on constate qu'elles ne sont pas toujours parallèles.

La vitesse du développement est quelquefois indépendante de l'humidité (*Cimex*, *Thermobia*, *Tineola*); dans d'autres cas, elle n'en est indépendante qu'entre certaines limites thermiques (*Habrobracon juglandis*). Il arrive que les basses hygrométries retardent le développement, quelle que soit la température (*Tineola biseliella*).

Si, chez les nymphes de *Rhodnius prolixus*, les adultes de *Xenopsylla cheopsis* et *Cimex lectularius*, la chaleur entraîne la mort à une même température, quelle que soit l'humidité (quand la durée de l'expérience n'excède pas une heure), on trouve, par

(1) Reçu le 30 avril 1960.

O. R. S. T. O. M.
Collection de Référence

25 OCT. 1967

n° 11710

contre, des Insectes dont le point léthal supérieur est plus bas en air sec qu'en air humide (larves de *Xenopsylla*, adultes de *Lucilia* et *Pediculus*) et d'autres qui survivent plus longtemps en air sec; *Periplaneta* meurt à 38° C en air humide et survit à 48° C dans un air sec, un certain refroidissement étant maintenu momentanément par l'évaporation; mais cette régulation est efficace chez les individus dépassant un certain volume, car leurs réserves d'eau sont relativement importantes. La température léthale pour les petites larves de *Tenebrio* reste la même quelle que soit l'humidité, mais elle s'élève légèrement dans un air sec lorsque la larve est grande. L'air sec entraîne la dessiccation mais, durant une période plus ou moins grande, l'évaporation provoquée produit un refroidissement; l'interférence de ces deux phénomènes entraîne une régulation plus ou moins anormale (1).

Nous avons étudié, en fonction de la température et de l'humidité ambiantes, la résistance à la mort par inanition des adultes d'une espèce de Platypodes, *Platyscapulus auricomus* qui vit dans le bois des essences du genre *Macrolobium* des forêts de basse côte d'Ivoire.

MÉTHODE EXPÉRIMENTALE ET REPRÉSENTATION GRAPHIQUE

Les adultes de *Platyscapulus* ont été récoltés dans des échantillons de bois pièges relevés trois jours après leur dépôt en forêt; l'ouverture des bois a fourni un grand nombre d'adultes, mâles et femelles, ayant approximativement le même âge.

Les différentes ambiances ont été réalisées de la manière suivante : en ce qui concerne la température, nous avons utilisé des enceintes (chambres froides, salles climatisées, étuves) dont les températures étaient fixées (10°, 12°, 15°, 18°, 21°, 23°, 25°, 27°, 30°, 33° et 40°). En ce qui concerne l'humidité, nous avons disposé, dans un grand nombre de bocaux, du sable plus ou moins humidifié ou une certaine quantité de cristaux de silicagel; un équilibre était réalisé au bout de plusieurs jours. Ces bocaux étaient placés dans des enceintes thermiques dont le degré hygrothermique était proche du degré recherché afin d'éviter de grandes variations de l'humidité au moment des observations. Le degré hygrométrique a été contrôlé par des hygromètres-montres restant en permanence dans les bocaux pour éviter qu'ils subissent des changements brutaux d'hygrométrie. Ces appareils, en effet, peu précis lorsqu'ils servent à mesurer des humidités très variables, peuvent

(1). Ces faits sont rapportés par R. CHAUVIN et V.-B. WIGGLESWORTH dans leurs traités de Physiologie où sont données les références bibliographiques.

être fidèles à moins de 5 % près s'ils sont utilisés dans un faible intervalle de variation (10 à 20 %) pour lequel ils ont été préalablement étalonnés. Le degré hygrométrique que nous indiquons est la valeur moyenne des valeurs limites entre lesquelles l'humidité a varié pendant l'expérience. Par exemple, dans le cas où l'humidité

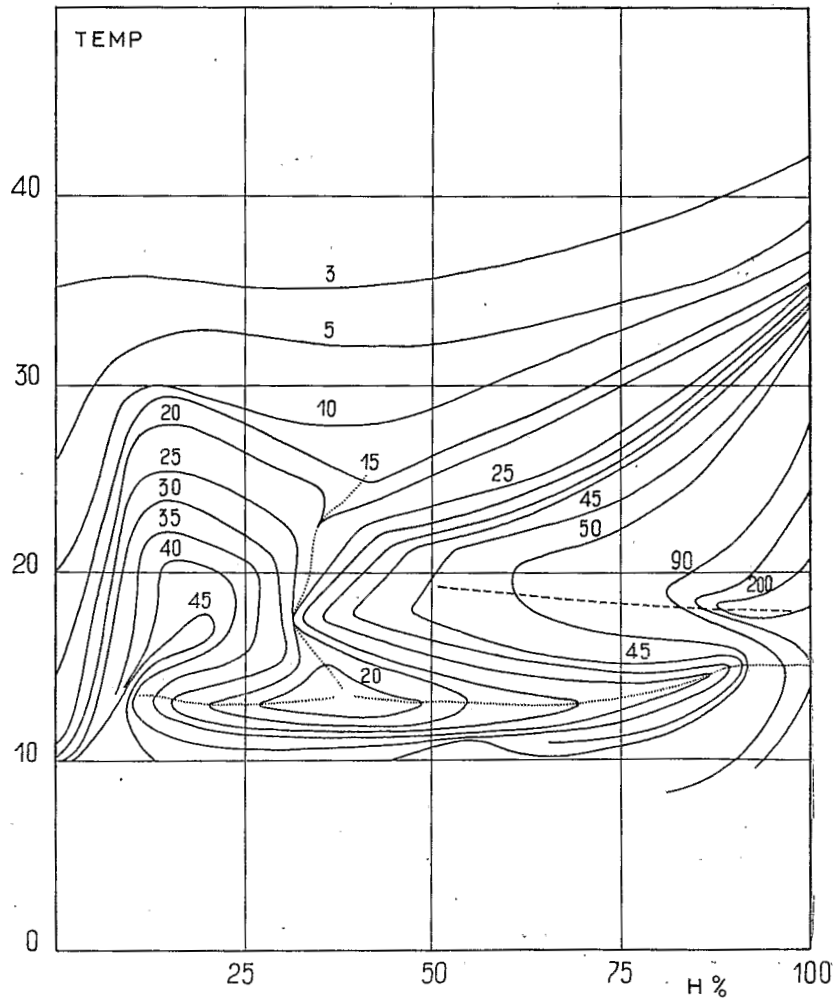


Fig. 1. — Hygrothermogramme T/H de *Platyscapulus* : variation de la résistance à l'inanition. Chaque courbe passe par des points de même temps de résistance (en heures). Les lignes pointillées séparent les trois séries concentriques de courbes. La ligne en tirets représente l'axe du cycle normal.

a varié de 17 à 23 %, nous avons indiqué 20 %, les manipulations inévitables ne pouvant permettre d'expérimenter dans des conditions rigoureusement constantes. Les hygrométries égales et inférieures à 5 % sont représentées par la valeur 5 %. Le tableau I donne l'ensemble des résultats; nous y avons ajouté le déficit de saturation correspondant à chaque ambiance.

Nous avons expérimenté dans chaque cas avec au moins 100 individus des deux sexes; nous n'avons relevé aucune différence de réactions entre mâles et femelles; périodiquement, le nombre d'individus morts était compté et le temps moyen de résistance calculé en heures en faisant la moyenne des temps de résistance individuelle.

Nous avons porté les résultats sur deux graphiques présentant en ordonnée la température et en abscisse l'humidité relative pour le premier et le déficit de saturation pour le second. En joignant les points de mêmes valeurs, nous avons obtenu des courbes de même résistance aux conditions extérieures.

Le premier graphique s'inscrit dans un rectangle (fig. 1) et le second (fig. 2) dans une figure triangulaire dont la base curviligne est représentée par les déficits de saturation maxima pour les différentes températures; mais le premier peut dériver du deuxième par un retournement et par une simple déformation géométrique menant la base curviligne du triangle perpendiculairement aux abscisses; l'opération se fait en représentant, pour une température donnée, un déficit de saturation en pourcentage du déficit maximum; la relation suivante, liant le déficit de saturation et l'humidité, la justifie :

$$\left(\frac{E - e}{E}\right) \times 100 = 100 \left(1 - \frac{e}{E}\right), \text{ autrement dit :}$$

$$\frac{\text{déf.}}{E} \times 100 = 100 - H$$

(E étant la tension maximale de la vapeur d'eau; e, la tension à la température du moment et H, l'humidité relative).

Le diagramme 1 tracé en fonction de l'humidité relative et de la température montre mieux que le second le détail des courbes dans l'air sec. Il présente trois figures concentriques distinctes : l'une, correspondant à des réactions normales, dont la température est comprise entre 15° et 35° et dont l'humidité est supérieure à 30 %; dans cette zone, les courbes sont concentriques autour d'un centre, situé sur la ligne des humidités relatives maxima aux environs de 18°-19°, pour lequel la survie est maximale. Les deux

autres aires correspondent d'une part aux hygrométries inférieures à 30 % et, d'autre part, aux basses températures. Le point critique autour duquel s'organisent ces trois systèmes de courbes concentriques a pour coordonnées approximatives 13° C et 35 %. Nous avons utilisé différemment les deux graphiques.

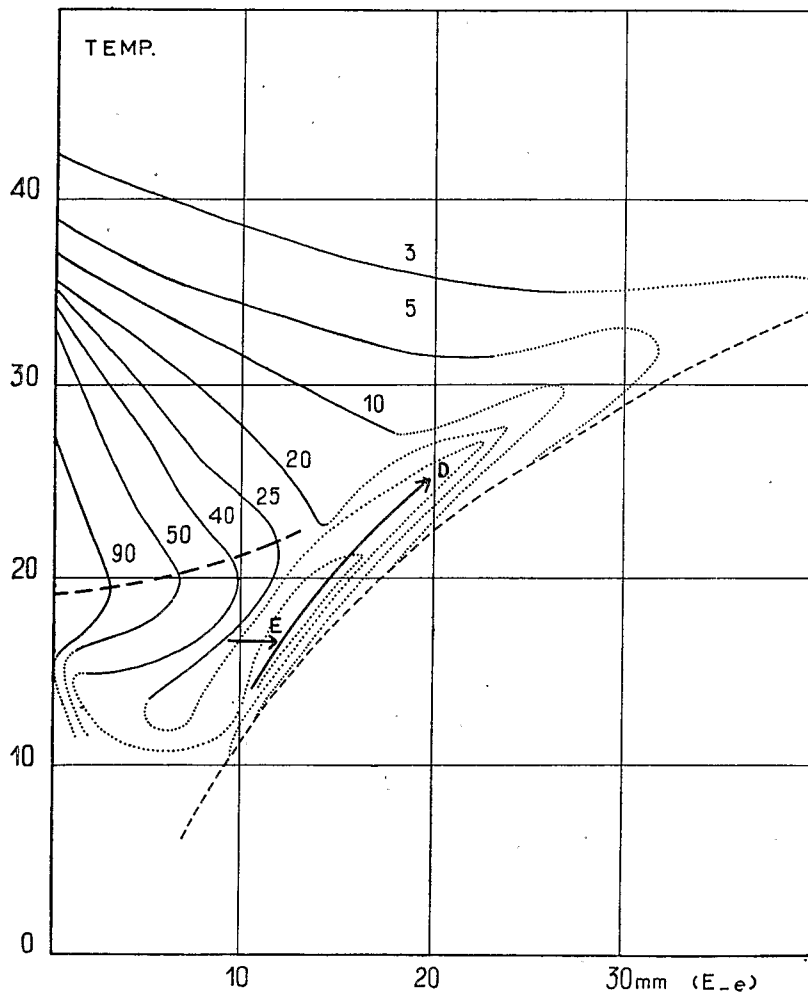


Fig. 2. — Hygrothermogramme T/(E-e) de *Platyscapulus* déduit du précédent : en pointillé, les parties des courbes correspondant à une réaction aberrante de l'insecte. La ligne interrompue représente les déficits maxima pour les différentes températures.

Etude de l'hygrothermogramme en relation avec l'évaporation.

BUXTON et MELLANBY ont montré que la perte en eau, dont le taux détermine en fait la résistance d'un insecte à la dessiccation, suit approximativement la loi de Dalton. Cette loi exprime l'éva-

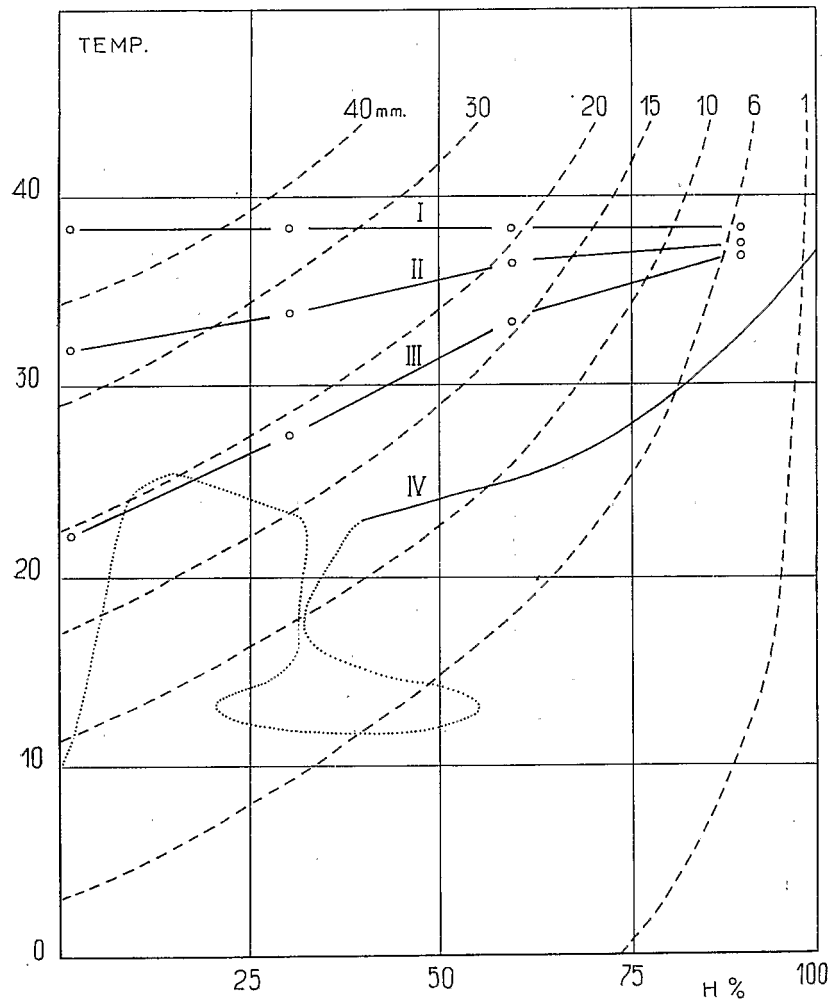


Fig. 3. — Relation entre les conditions externes (température, humidité relative, déficit de saturation) et une résistance de 24 heures pour différents insectes : I, *Xenopsylla* adulte; II, *Anopheles*; III, *Xenopsylla* larve (d'après MELLANBY); IV, *Platyscapulus* adulte.

poration en fonction directe du déficit de saturation. Le graphique 3 (d'après MELLANBY) donne les conditions simultanées de température et d'humidité relative pour lesquelles plusieurs insectes (*Xenopsylla* adultes, larves; *Anopheles*, adultes) résistent pendant 24 heures. Dans certains cas, l'obliquité des courbes est de même sens que les lignes représentatives du déficit de saturation (sans qu'il y ait parallélisme); nous avons porté sur ce graphique la courbe extraite du graphique de *Platyscapulus* correspondant à une résistance de 25 heures. Une partie seulement de cette courbe (au-dessus de 35 %) est orientée de la même manière que les courbes données par MELLANBY. Un certain nombre de travaux (1) montrent que, si l'étude est faite sur une échelle de températures suffisamment large, les réactions de l'insecte peuvent être représentées par un cycle plus ou moins fermé présentant des branches curvilignes d'obliquités différentes (voir plus loin). MELLANBY, d'après le graphique qu'il a donné, n'a expérimenté qu'au-dessus de 20°. La simplicité relative de ses courbes dépend, soit des limites restreintes de l'expérimentation au point de vue température, soit du fait que les Insectes qu'il a étudiés ont une grande plasticité à l'égard des variations de température et d'humidité. La complexité des courbes obtenues par *Platyscapulus* provient d'une part des conditions très variées réalisées expérimentalement et, vraisemblablement, d'autre part, du fait que, naturellement, cet insecte a une distribution géographique extrêmement réduite dans une contrée à climat constant; il est très sensible aux variations des conditions extérieures, plus sans doute que les insectes qui ont été expérimentés par SHELFORD, EVANS et MELLANBY et, dans des conditions anormales pour lui, il présente des réactions physiologiques aberrantes.

On peut se rendre compte directement de l'importance de ces réactions anormales et de la mesure dans laquelle le phénomène normal suit la loi de Dalton en comparant, pour diverses températures, les variations de la sensibilité de l'Insecte et du déficit de saturation. Cette sensibilité est d'autant plus forte que le temps de résistance à la mort par inanition est plus court. Si l'on considère que ce temps maximum est d'environ 200 heures, on peut convenir de définir la sensibilité de la manière suivante :

$$\text{sensibilité} = \frac{200}{\text{résistance}}$$

(1) SHELFORD (*Cydia pomonella*), JONES (*Aonidiella aurantii*), PIERCE (*Anthonomus grandis*), REAL (*Aphis leguminosae*), KIRKPATRICK (*Oxycaenus hyalinipennis*), KOJIMA (*Dendrolimus pini*), BODENHEIMER, HAMILTON (*Schistocerca gregaria*), RIVNAY (*Heliothrips hoemorrhoidalis*), ALI (*Porthetria dispar*).

la résistance étant mesurée en heures. Sur un graphique portant en ordonnée la résistance et en abscisse le déficit de saturation, on reporte, d'après le graphique 2, un certain nombre de valeurs de la résistance en fonction du déficit de saturation pour une température donnée, pour 18° et 20° par exemple (fig. 4). La courbe représentative est d'aspect hyperbolique, sauf dans les déficits élevés, mais il est remarquable qu'après l'accident, la courbe rejoint la ligne hyperbolique prolongeant la première partie

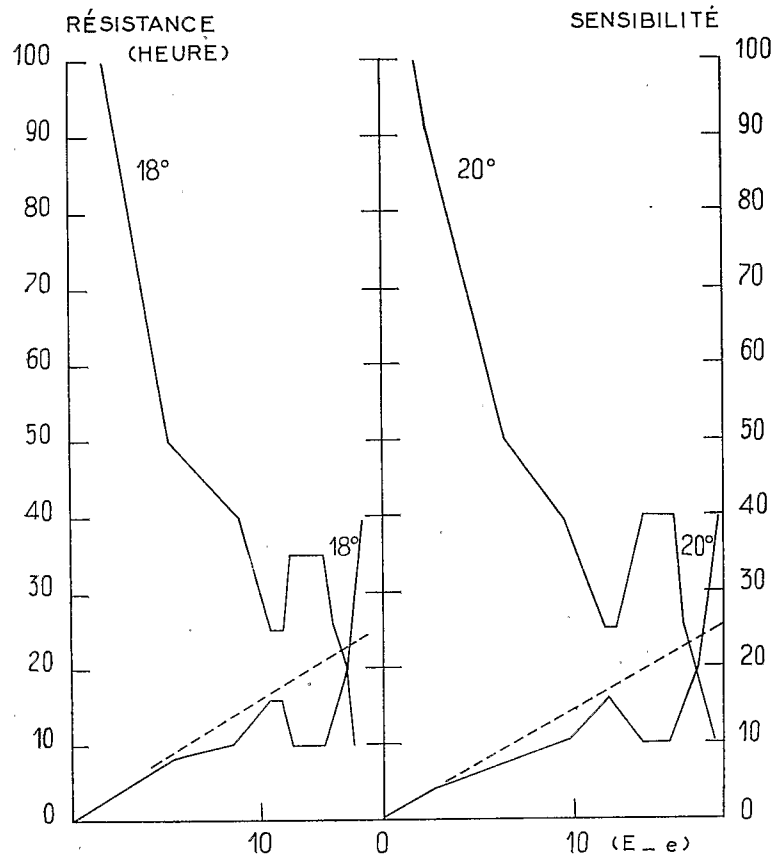


Fig. 4. — Variation de la résistance de *Platyscapulus* et de sa sensibilité en fonction du déficit de saturation pour les températures 18° et 20°; en traits interrompus, la droite théorique se superposant sur la courbe de sensibilité. Ces graphiques et ceux du même genre donnés plus loin sont tirés des hygrothermogrammes $T/(E-e)$.

de la courbe. Tout se passe comme s'il y avait perturbation momentanée dans le mécanisme normal de réaction de l'organisme à l'accroissement de l'évaporation.

La variation de la sensibilité portée sur le même graphique apparaît comme l'inverse de la courbe précédente. On peut tracer une droite d'équation $Y = a(E - e) + b$ qui se superpose approximativement à la partie de la courbe représentative de la sensibilité correspondant à une réaction normale de l'insecte; or, l'évaporation, d'après la loi de Dalton, est définie par la formule suivante :

$$Ev = a(E - e) + b.$$

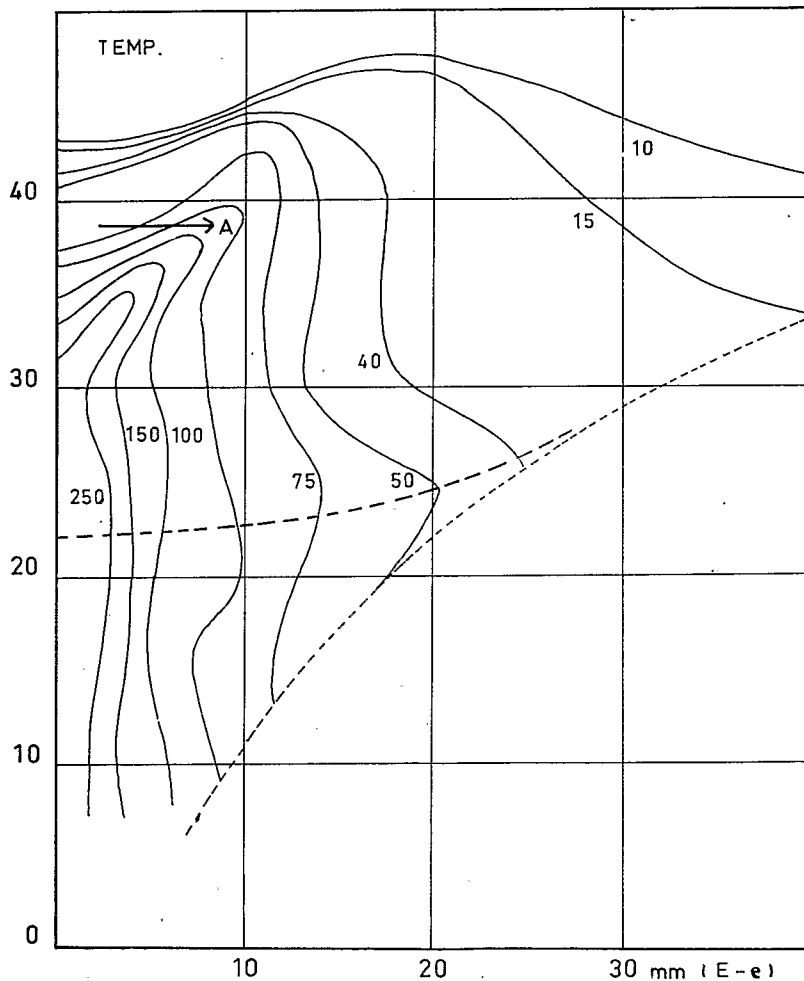


Fig. 5. — Hygrothermogramme $T/(E-e)$ de *Oxycarenus* (Temps de résistance mesuré en heures).

TABLEAU I

RÉSISTANCE A L'INANITION (MESURÉE EN HEURES)

DES ADULTES DE *Platyscapulus*

A DIFFÉRENTES TEMPÉRATURES ET HUMIDITÉS

(Pour chaque ambiance, le déficit de saturation a été calculé)

10 °C	5 %	38 h	8,91 mm	12 °C	10 %	42 h	9,44 mm
	20 %	42 h	7,34 mm		20 %	30 h	8,38 mm
	50 %	53 h	4,59 mm		40 %	20 h	6,28 mm
	70 %	51 h	2,75 mm		60 %	28 h	4,19 mm
	85 %	80 h	1,37 mm		75 %	38 h	2,62 mm
	100 %	171 h	0,00 mm		85 %	51 h	1,57 mm
					90 %	60 h	1,04 mm
					100 %	160 h	0,00 mm
15 °C	10 %	38 h	11,45 mm	18 °C	5 %	12 h	14,60 mm
	20 %	36 h	10,18 mm		10 %	34 h	13,84 mm
	35 %	21 h	8,27 mm		20 %	46 h	12,30 mm
	55 %	35 h	5,72 mm		30 %	28 h	10,76 mm
	80 %	44 h	2,54 mm		35 %	35 h	9,99 mm
	90 %	43 h	1,27 mm		55 %	48 h	6,92 mm
	95 %	85 h	0,63 mm		80 %	85 h	3,07 mm
	100 %	152 h	0,00 mm		90 %	200 h	1,53 mm
					100 %	200 h	0,00 mm
21 °C	5 %	14 h	17,57 mm	23 °C	10 %	28 h	18,79 mm
	20 %	37 h	14,80 mm		35 %	19 h	13,57 mm
	35 %	21 h	12,02 mm		50 %	27 h	10,44 mm
	45 %	37 h	10,17 mm		75 %	47 h	5,22 mm
	55 %	61 h	8,32 mm		100 %	160 h	0,00 mm
	75 %	145 h	4,62 mm				
	95 %	46 h	0,92 mm				
	100 %	90 h	0,00 mm				
25 °C	5 %	10 h	22,37 mm	27 °C	5 %	8 h	25,18 mm
	30 %	21 h	16,48 mm		25 %	19 h	19,88 mm
	40 %	15 h	14,13 mm		40 %	12 h	15,90 mm
	75 %	42 h	5,88 mm		75 %	30 h	6,62 mm
	90 %	60 h	2,35 mm		90 %	51 h	2,65 mm
	100 %	110 h	0,00 mm		95 %	77 h	1,32 mm
30 °C	10 %	9 h	28,40 mm	35 °C	10 %	4 h	37,66 mm
	40 %	8 h	18,93 mm		35 %	3 h	27,20 mm
	75 %	20 h	7,89 mm		75 %	5 h	10,46 mm
	90 %	41 h	3,15 mm		90 %	10 h	4,18 mm
	100 %	67 h	0,00 mm		100 %	26 h	0,00 mm
				40 °C	20 %	1/3 h	43,97 mm
					50 %	1 h	27,48 mm
					75 %	2 h	13,74 mm
					100 %	4 h	0,00 mm

La sensibilisation de *Platyscapulus* au dessèchement pour une température donnée, au-dessous d'une valeur limite du déficit, varie donc en fonction du déficit de saturation, comme l'évaporation. La sensibilité de l'insecte et l'évaporation ont une variation parallèle. On peut penser que les deux phénomènes sont liés par une relation de cause à effet.

TABLEAU II

TEMPS DE RÉSISTANCE (MESURÉ EN HEURES) DES *Oxycarenus*
A DIFFÉRENTES TEMPÉRATURES ET HUMIDITÉS
(d'après KIRKPATRICK)

(Pour chaque ambiance, le déficit de saturation a été calculé)

11 °C	1 %	82 h	9,72 mm	17 °C	1 %	58 h	14,31 mm
	20 %	138 h	7,85 mm		10 %	60 h	13,00 mm
	50 %	168 h	4,90 mm		20 %	78 h	11,56 mm
	60 %	170 h	3,92 mm		30 %	82 h	10,11 mm
					40 %	96 h	8,67 mm
					50 %	106 h	7,21 mm
					60 %	132 h	5,77 mm
					70 %	194 h	4,33 mm
					80 %	250 h	2,89 mm
25 °C	1 %	45 h	23,32 mm	30 °C	1 %	23 h	31,25 mm
	20 %	58 h	18,80 mm		20 %	32 h	25,24 mm
	40 %	74 h	14,13 mm		40 %	40 h	18,93 mm
	60 %	92 h	9,40 mm		60 %	56 h	12,60 mm
	80 %	228 h	4,70 mm		80 %	136 h	6,30 mm
	90 %	272 h	2,35 mm		90 %	204 h	3,15 mm
	100 %	300 h	0,00 mm		100 %	274 h	0,00 mm
35 °C	1 %	14 h	41,44 mm	40 °C	1 %	8 h	54,43 mm
	20 %	16 h	33,46 mm		20 %	11 h	43,97 mm
	40 %	26 h	25,11 mm		40 %	13 h	32,98 mm
	60 %	44 h	16,72 mm		60 %	18 h	21,96 mm
	80 %	106 h	8,36 mm		80 %	82 h	10,98 mm
	90 %	250 h	4,18 mm		90 %	62 h	5,49 mm
	100 %	158 h	0,00 mm		100 %	56 h	0,00 mm
45 °C	1 %	5,0 h	70,79 mm				
	20 %	6,5 h	57,20 mm				
	40 %	8,5 h	42,90 mm				
	50 %	9,1 h	35,75 mm				
	60 %	10,3 h	28,60 mm				
	70 %	16,4 h	21,45 mm				
	80 %	17,4 h	14,30 mm				
	90 %	6,3 h	7,15 mm				
	100 %	5,0 h	0,00 mm				

KIRKPATRICK a étudié le temps de résistance d'*Oxycarenius* à diverses températures et humidités (tableau II). D'après ses résultats, nous avons tracé un hygrothermogramme (fig. 5) et, pour différentes températures (40°, 35° et 30°), la variation de la sensibilité (1) en fonction du déficit de saturation (fig. 6). A 30°, on peut superposer une droite théorique, comme nous l'avons fait pour *Platyscapulus*. A 35°, on ne peut le faire qu'au-dessus de 4 mm de déficit et à 40° au-dessus de 11 mm. La sensibilité varie donc d'une façon directement proportionnelle au déficit de saturation (c'est-à-dire à l'évaporation) mais, plus la température s'élève, plus l'influence de l'évaporation croît et plus, dans les faibles déficits de saturation, la sensibilité vraie s'écarte de la droite théorique.

Plusieurs hypothèses (2) peuvent expliquer cette action de la température : a) le taux de diffusion s'élève avec la température; b) la perméabilité de la cuticule à l'eau s'accroît avec elle; c) l'ouverture des stigmates est plus fréquente en température élevée; d) la ventilation s'accroît dans le système trachéal lorsque la température s'élève.

Au-dessus d'une valeur critique du déficit de saturation, les courbes représentatives de la sensibilité de *Platyscapulus* au dessèchement montrent d'abord une diminution de cette dernière, puis une augmentation brusque qui la ramène approximativement au niveau normal pour le déficit de saturation maximum; la sensibilité, momentanément, n'est pas restée liée à l'évaporation par les coefficients de proportionnalité normaux pour une température donnée. Sur le graphique 4, on voit que cette valeur critique du déficit est de 11 mm pour une température de 18°, mais cette valeur varie suivant la température; elle est de 19 mm à 30°, 15 mm à 25° et 12 mm à 20°. Comme ces « accidents » surviennent pour des valeurs élevées du déficit de saturation, c'est-à-dire quand l'humidité est basse, on peut penser qu'à ce moment le taux de la perte en eau de l'organisme est inférieur à ce qu'il devrait être normalement ou que l'évaporation intense, provoquant un abaissement de température, place l'animal dans des conditions de meilleure résistance au point de vue température.

Chez les nymphes de *Chortophaga*, la proportion d'eau perdue décroît quand le déficit de saturation dépasse 20 mm de mercure;

(1) Comme pour *Platyscapulus*, la sensibilité est définie comme le rapport de la résistance expérimentale la plus longue et de la résistance pour un déficit donné, soit :

$$\frac{300}{\text{résistance}}$$

(2) Hypothèses énumérées par WIGGLESWORTH dans « The principles of insect physiology ».

on constate le même phénomène chez *Cimex* et chez les pupes de *Miliona*. WIGGLESWORTH avance deux explications, l'une physiologique : une régulation active s'établit dans les basses humidités, l'insecte maintenant ses stigmates plus vigoureusement fermés que d'ordinaire; l'autre physique : la vitesse de diffusion de l'eau à travers les parois des trachées limite la perte en eau.

Ces facteurs agissent sans doute simultanément, mais le fait que pour des valeurs du déficit de saturation proches du maximum, la sensibilité soit normale, semble indiquer qu'il s'agit plutôt de la rétention d'eau en liaison avec un mécanisme physiologique anormal provoqué par certaines valeurs critiques du déficit de saturation. A 25° par exemple, la sensibilité diminue pour des valeurs du déficit de saturation comprises entre 22 mm et 27 mm (à cette température, le déficit maximum est de 31 mm).

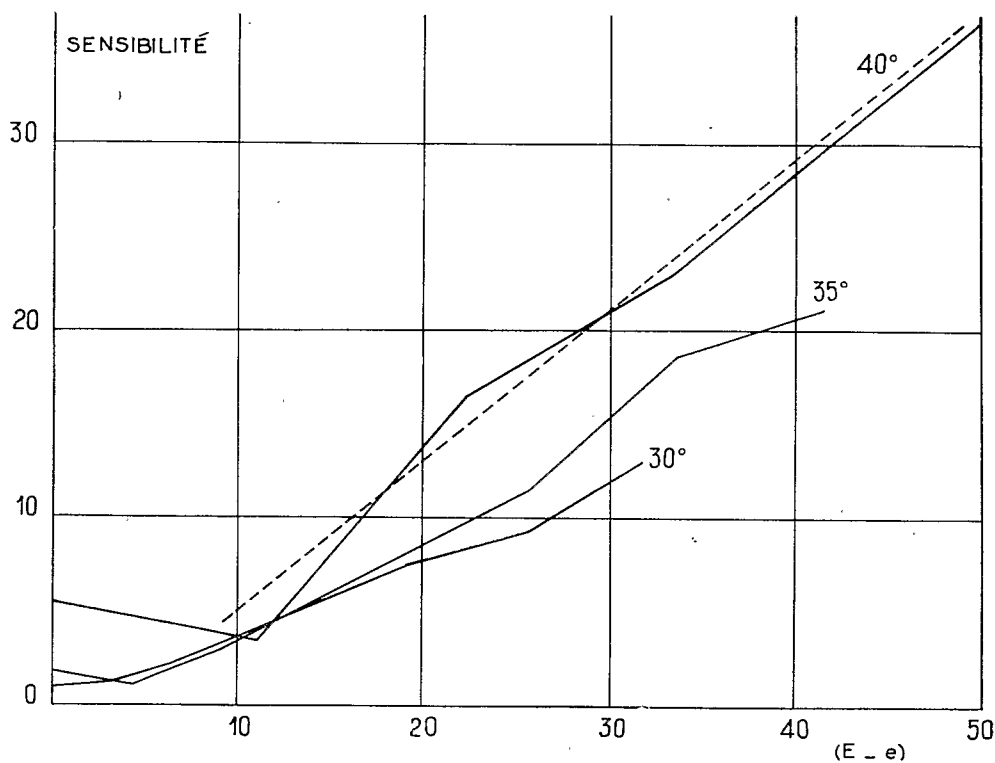


Fig. 6. — Variation de la sensibilité de *Oxycarenus* au déficit de saturation pour les températures 30°, 35° et 40°.

Au-dessous de 15°, on constate une augmentation de la résistance à la mort par inanition des adultes de *Platyscapulus*, autrement dit une diminution de la sensibilité. Les droites théoriques superposées aux courbes représentatives de la variation de la sensibilité pour les températures 14° et 12° par exemple, présentent des coefficients *a* et *b* très particuliers que nous allons comparer à ceux des droites tracées pour diverses autres températures, 35°, 30°, 25°, 20° et 18°.

Les valeurs de *a* et *b* sont très approximatives puisqu'elles ont été calculées sur des droites théoriques; mais elles donnent une idée de la variation de la pente et de la hauteur de la droite. La sensibilité est d'autant plus forte que les coefficients *a* et *b* sont plus élevés. Pour un déficit de saturation donné (par exemple 1 mm de mercure,) (1), donc pour une évaporation constante, on a la variation suivante de la sensibilité.

Températures	12°	14°	18°	20°	25°	30°	35°
a	2,50	1,75	0,79	0,71	0,76	1,32	2,25
b	1,0	2,5	0	0	2	2	6
$a(E - e) + b$ pour $(E - e) = 1$	3,5	4,25	0,79	0,71	2,76	3,32	8,25

On voit que la sensibilité est minimale pour 20°, augmente vers les hautes températures et vers les basses températures jusqu'à 14°; au-dessous, la sensibilité diminue, jusqu'à 10° tout au moins, puisque l'expérimentation n'a pas été faite plus bas.

L'insecte, dans les meilleures conditions extérieures, oppose une résistance physiologique plus forte à l'accomplissement du phénomène physique. Il est possible que les stigmates au travers desquels l'insecte perd par évaporation la plus grande partie de son eau jouent alors un rôle important; en effet, on peut admettre qu'un insecte placé dans certaines conditions de température et d'humidité ouvre ou ferme plus ou moins ses stigmates; pour une température inférieure à 14° par exemple, il pourrait les fermer complètement, ce qui entraînerait une diminution de la vitesse de la perte en eau. L'ensemble des « accidents » que présentent

(1) Nous avons pris un déficit de saturation faible car, vers les basses températures, le déficit de saturation maximum est peu élevé et la valeur pour laquelle le phénomène de résistance reste normal est plus basse encore.

les courbes du graphique 2 pourrait ainsi être expliqué par une fermeture réflexe des stigmates provoquée par un déficit de saturation ou une température critiques, ou les deux à la fois, au moment où l'insecte est placé dans une ambiance déterminée. D'autre part, au-dessous de 12° environ, l'insecte reste immobile et le ralentissement de son métabolisme lui permet peut-être de résister plus longtemps.

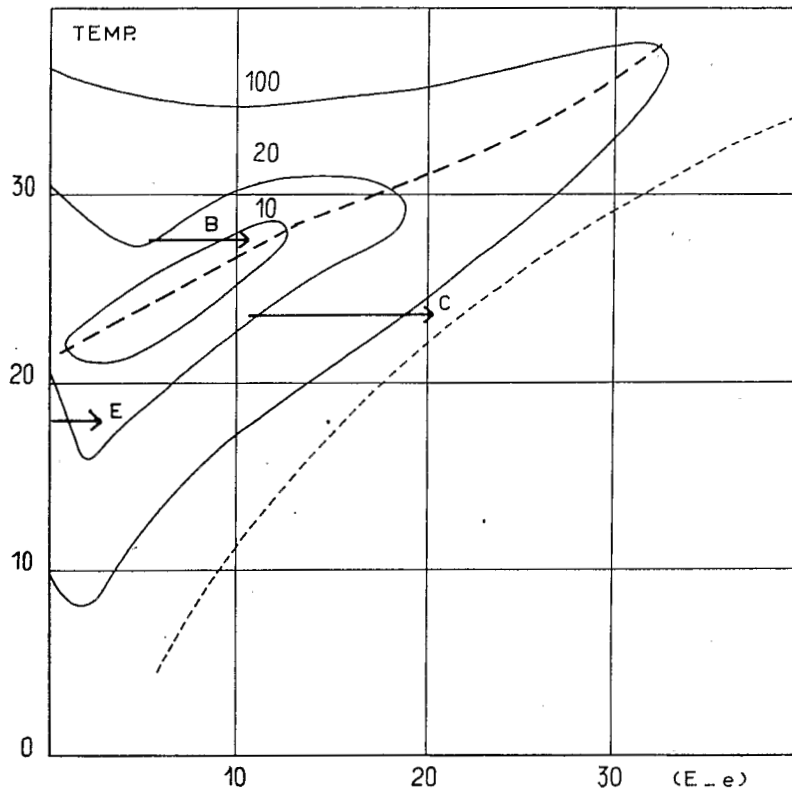


Fig. 7. — Hygrothermogramme $T/(E - e)$ de *Cydia* déduit des courbes T/H de SHELFORD (Taux de mortalité).

En résumé, la sensibilité des adultes de *Platyscapulus* au déficit de saturation suit une loi de proportionnalité par rapport à ce dernier semblable à celle que suit l'évaporation (loi de Dalton). On peut avancer que la sensibilité varie dans le même sens que l'évaporation dont elle dépend ; mais cette dernière présente une action minimale pour

la température approximative de 20° et est d'autant plus efficace que la température s'accroît au-dessus de 20° ou s'abaisse au-dessous jusqu'à 14°. Au-dessous de 14° et pour certaines valeurs du déficit de saturation proches du maximum pour une température donnée, une régulation active semble intervenir qui perturbe les réactions normales de l'insecte dont la sensibilité diminue.

Comparaison avec quelques autres cas.

Nous donnons, en fonction de la température et du déficit de saturation, la variation de la résistance de *Oxycarenus* (fig. 5),

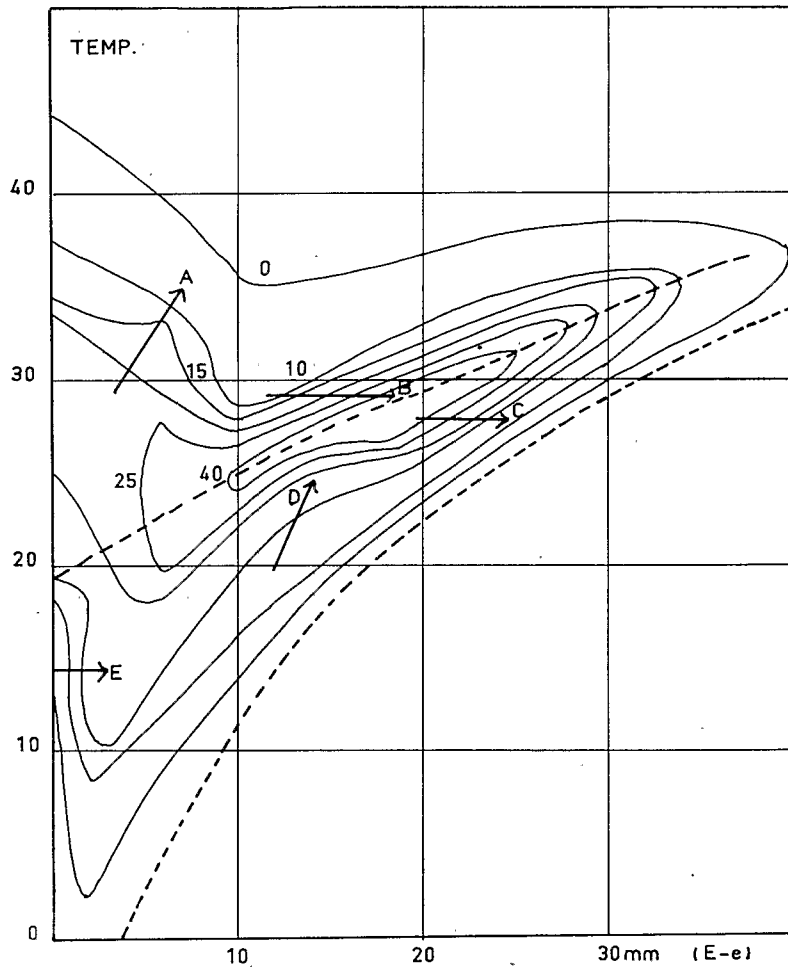


Fig. 8. — Hygrothermogramme T/(E — e) de fécondité de *Aphis leguminosae* (d'après RÉAL).

la variation de la mortalité de *Cydia pomonella* d'après l'hygrothermogramme de SHELFORD (fig. 7) et la variation de la fécondité de *Aphis leguminosae* d'après l'hygrothermogramme de RÉAL (fig. 8). Ces courbes prennent, dans les deux derniers cas, l'apparence d'un cycle plus ou moins fermé dans lequel, de part et d'autre d'une zone centrale, le caractère considéré varie dans le même sens que le déficit de saturation pour une même température, ou en sens contraire. Pour *Cydia*, à la température de 28° par exemple, pendant que, de gauche à droite, (E — e) croît, la mortalité décroît jusqu'au centre du cycle puis augmente ensuite. Le phénomène d'optimalité semble donc incompatible avec une action directe de l'évaporation. Nous avons cherché à définir les rapports des deux phénomènes par l'étude des graphiques de *Platyscapulus*, d'*Oxycarenius*, de *Cydia* et d'*Aphis* (fig. 2, 5, 7, 8).

a) Chacun de ces diagrammes est formé d'un ensemble de courbes concentriques plus ou moins fermées. Les courbes de *Oxycarenius* sont sensiblement parallèles à l'axe des températures pour les déficits inférieurs à 8 mm, c'est-à-dire que la résistance de cet insecte dans cette partie du diagramme dépend uniquement du déficit de saturation, autrement dit de l'évaporation; mais, à mesure que (E — e) croît, les courbes se déforment; progressivement l'évaporation perd de son importance alors que celle de la température augmente. Si nous considérons successivement les diagrammes de *Platyscapulus*, de *Cydia* et d'*Aphis*, nous observons une exagération de ces déformations; les courbes s'incurvent de plus en plus vers de forts déficits, faisant un angle de plus en plus fort avec l'axe des températures, ce qui indique que l'évaporation a de moins en moins d'importance. Cette déformation est traversée par un axe dont la pente et la hauteur sont caractéristiques. La pente est d'autant plus forte que la déformation est plus grande. Chez *Oxycarenius*, l'axe est presque horizontal, au moins pour les déficits peu élevés; dans les autres cas, cet axe forme un angle plus ou moins grand avec les abscisses; on peut donc essayer de préciser l'importance du phénomène de l'évaporation dans chaque cas. La direction de chaque axe, si on l'assimile à une droite entre les déficits 0 et 20 mm, est définie par l'équation $T = a(E - e) + b$ dans laquelle le paramètre a donne la pente de la droite (la tangente de l'angle avec l'axe des abscisses) et le paramètre b , la hauteur de l'intersection de l'axe avec les ordonnées. Nous avons :

Pour <i>Oxycarenius</i>	$a = 0,15$	$b = 22$
<i>Platyscapulus</i>	$a = 0,35$	$b = 18$
<i>Aphis</i>	$a = 0,45$	$b = 20$
<i>Cydia</i>	$a = 0,50$	$b = 21$

Comme la déformation est d'autant plus forte que a est plus grand, l'évaporation joue un rôle d'autant moins grand que la valeur de a est plus élevée, c'est-à-dire qu'elle est proportionnelle à $\frac{1}{a}$.

Respectivement et relativement, pour *Oxycarenus*, *Platyscapulus*, *Aphis* et *Cydia*, l'importance de l'évaporation semble être comme les valeurs : 6,6, 2,9, 2,2 et 2.

b) Vers les hautes températures, les courbes du diagramme de *Platyscapulus* restent orientées de la même manière, de telle sorte que l'on peut dire que, jusque dans les températures élevées, l'évaporation garde une certaine importance décroissant régulièrement, mais dont l'action contribue à amoindrir la résistance de l'insecte. Il n'en est pas de même chez *Oxycarenus* dans les hautes températures où l'on observe une véritable inversion des courbes; si elles devenaient horizontales, on pourrait dire que l'évaporation n'a plus aucune importance et que seule compte la température; mais elle forme un angle tel avec l'horizontale que la résistance augmente avec $(E - e)$ pour une même température (flèche A du diagramme), c'est-à-dire à l'inverse de ce qui se produit normalement. L'évaporation semble donc jouer un rôle négatif, comme si elle entraînait dans cette partie du diagramme une régulation augmentant momentanément la résistance à la température. Remarquons que les points de rebroussement des courbes sont situés sur une ligne parallèle à la base du diagramme. On trouve un accident semblable, bien que limité, dans le diagramme d'*Aphis* (voir la flèche A sur ce diagramme). Mais on peut aussi expliquer de cette façon les courbes supérieures des cycles chez *Aphis* et *Cydia*, vers les hautes valeurs du déficit de saturation où l'on constate (flèche B du diagramme) que, pour une même température, la fécondité augmente avec l'évaporation chez *Aphis*, tandis que la mortalité diminue chez *Cydia*. Ceci est l'inverse de ce que l'on rencontre sur les courbes inférieures des cycles (flèche C).

c) On observe dans le diagramme de *Platyscapulus* un rebroussement des courbes vers les basses températures (flèche D sur le diagramme) formant un cycle adjacent où, pour une même température, on observe que la résistance augmente en même temps que le déficit de saturation (flèche E). Dans ce cas également, l'évaporation semble agir négativement. On trouve dans le diagramme d'*Aphis* une amorce d'une telle perturbation (flèche D).

d) Dans les diagrammes de *Cydia* et d'*Aphis*, on rencontre également, dans les faibles températures et les faibles déficits,

des points où la fécondité s'accroît en même temps qu'augmente l'évaporation et où la mortalité décroît (flèche E). En réalité, ces parties du diagramme sont l'amorce de la fermeture virtuelle du cycle.

En résumé, pour expliquer la forme cyclique des variations des caractères biologiques en fonction de T et de $(E - e)$, il faut admettre un changement de sens progressif et cyclique de l'action de l'évaporation ou, plus exactement, une véritable régulation variable qui, dans certaines conditions de température et d'humidité, laisse l'évapo-transpiration s'effectuer normalement et, dans d'autres cas, la règlemente (*Aphis* et *Cydia*). Cette régulation chez *Oxycarenus* et *Platyscapulus* laisse, dans les conditions normales, l'évaporation jouer dans un sens positif. Dans la plupart des cas, il s'ajoute des régulations exceptionnelles dans les conditions anormales (températures élevées ou anormalement basses).

Enfin, d'après ce qui précède, on peut caractériser la forme du diagramme et, par conséquent, les réactions de l'insecte à la température et au déficit de saturation, par trois éléments :

1° L'équation de l'axe du cycle $T = a(E - e) + b$ dans laquelle l'inverse de la pente a définit l'importance de l'évaporation et b la température à laquelle l'axe coupe les ordonnées.

2° Les coordonnées du centre du cycle qui peut se trouver sur l'axe des ordonnées. Ces coordonnées sont, pour *Oxycarenus* : $T = 22$ et $(E - e) = 0$; pour *Platyscapulus* : $T = 18$ et $(E - e) = 0$; pour *Cydia* : $T = 25$ et $(E - e) = 7$; pour *Aphis* : $T = 27$ et $(E - e) = 17$.

3° Des réactions aberrantes vers les hautes températures ou vers les basses températures.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET HYGROTHERMOGRAMMES

Si, d'après le graphique de *Pl. auricomus* (fig. 1), on trace, pour chaque humidité (100 %, 95 %, 60 % par exemple) la variation de la résistance en fonction de la température, on obtient une série de courbes en cloche dont les sommets sont plus ou moins décalés les uns par rapport aux autres (fig. 9). Ces courbes sont dissymétriques, ayant une pente très faible vers les hautes températures et une pente très forte vers les basses températures; on peut dire que la zone probable de vie normale correspond aux températures supérieures à celle où passe le sommet des courbes, car les variations de la survie y sont faibles pour de faibles variations de température; par contre, pour des températures inférieures, les variations du caractère étudié sont considérables pour de petites variations de température. Il y a alors déséquilibre physiologique permanent défavorable à un développement normal.

Si l'on trace, pour quelques humidités (100 %, 75 %, 65 % et 50 %) la représentation graphique de la variation de la fécondité d'*Aphis* en fonction de la température (fig. 10), on trouve, comme pour *Platyscapulus*, des courbes en cloche dissymétriques; mais elles en diffèrent par le sens de leur pente la plus faible; en effet,

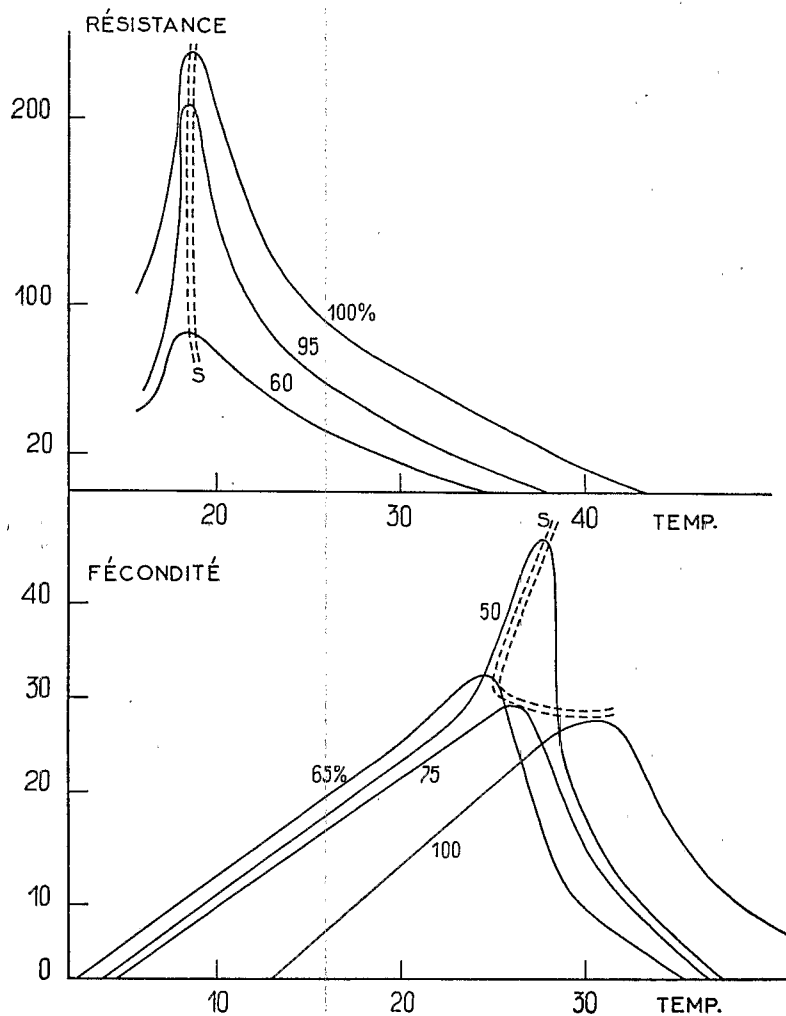


Fig. 9. — Variation de la résistance de *Platyscapulus* en fonction de la température pour diverses humidités.

Fig. 10. — Variation de la fécondité d'*Aphis* en fonction de la température pour diverses humidités.

pour *Aphis*, la pente faible se trouve vers les basses températures et la forte pente vers les hautes températures; la zone probable de vie normale correspond donc aux températures inférieures à celles où passe le sommet des courbes; pour des températures supérieures, les variations de la fécondité sont considérables pour de petites variations de température; il y a alors déséquilibre physiologique permanent défavorable à un développement normal. C'est une zone où les accidents biologiques doivent être fréquents; RÉAL en a signalé pour le Puceron.

Les courbes de fécondité d'*Aonidiella* et de mortalité de *Cydia* en fonction de la température pour quelques hygrométries sont données figure 11 et 12; on constate que celles d'*Aonidiella*

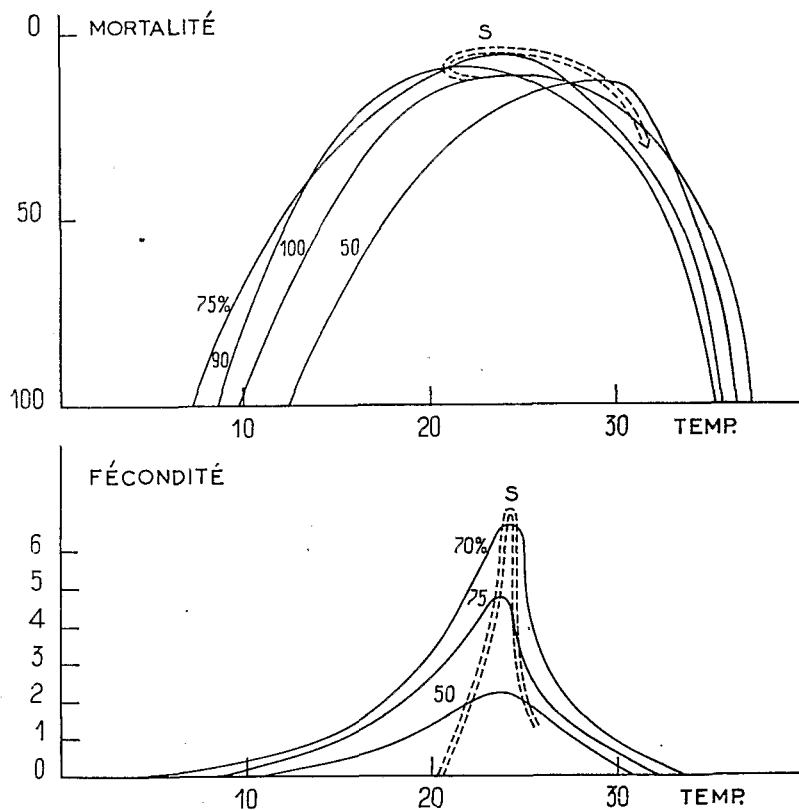


Fig. 11. — Variation de la mortalité de *Cydia* en fonction de la température pour diverses humidités.

Fig. 12. — Variation de la fécondité d'*Aonidiella* en fonction de la température pour diverses humidités.

sont dissymétriques, la pente la plus faible se trouvant vers les températures inférieures à 24°, tandis que celles de *Cydia* sont presque symétriques pour les hautes hygrométries et deviennent dissymétriques pour les basses, ayant alors la pente la plus faible vers les températures inférieures à 30° C.

Les graphiques 10 à 13 montrent qu'il est difficile de ramener à une formule mathématique générale les variations d'un caractère biologique en fonction de la température, à hygrométrie constante. L'un des obstacles à cette formulation est le fait que l'optimum ne se produit pas toujours à des températures très proches pour les diverses hygrométries. La courbe S (véritable lieu géométrique des optima à différentes températures), sur les diagrammes donnés, souligne le déplacement de cet optimum. Ce fait, parmi d'autres, explique la multiplicité des formules qui ont été proposées pour résumer l'accélération du développement en fonction de la température (COUSIN, GALLIARD, VAN'T HOFF et ARRHENIUS, HUFFAKER, NOLL, PRADHAN, DAVIDSON), chacune d'elles étant valable pour certaines espèces d'insectes seulement et la courbe représentative s'écartant souvent des résultats expérimentaux vers les températures extrêmes.

Les diagrammes que nous venons d'étudier mettent en évidence les différences de réaction entre plusieurs espèces d'insectes. Les figures 10 à 12 montrent que certains insectes ont une vie probable normale au-dessus d'une certaine température (*Platyscapulus*) et que d'autres l'ont, au contraire, au-dessous (*Aphis*, *Aonidiella*); or, le platypode est très localisé dans les zones de forêt tropicale humide et les autres espèces ont une répartition très vaste. L'*Aphis leguminosae* se rencontre sur diverses plantes, jusqu'au Turkestan; mais on ne le rencontre pas en abondance dans toutes les zones où on cultive l'arachide, entre autres dans les pays soudaniens. La comparaison des hygrothermogrammes et des écoclimatogrammes de différentes régions permet de préciser l'extension possible des insectes et, dans les régions où il peut vivre, la possibilité de pullulations.

Remarquons pour terminer que deux modes d'expérimentation peuvent être utilisés pour établir un hygrothermogramme :

a) Les variations d'un caractère « vital » : l'insecte est élevé normalement dans une ambiance où température et hygrométrie peuvent varier.

b) Les variations d'un caractère « léthal » : la mort par inanition par exemple. Lorsque la résistance d'une espèce à l'inanition est naturellement grande, les variations de la survie en fonction de la température et de l'humidité sont importantes. Ce type d'essais permet d'obtenir rapidement des mesures.

Le centre des cycles obtenus ne correspond pas nécessairement à un « optimum biologique » de l'espèce; convenons de parler de sa *vitalité*. La superposition des courbes de fécondité totale et de longévité montre généralement un décalage important du sommet des premières par rapport aux secondes : chez *Aphis leguminosae* (RÉAL), pour une même humidité relative de 60 %, l'optimum de fécondité a lieu à une température de 25° environ et celui de la longévité à 8° environ. Si l'on prend la fécondité comme caractère traduisant la vitalité de l'espèce, la longévité correspondant à l'optimum de vitalité est de valeur moyenne.

Le choix du caractère biologique est donc très important si l'on veut en tirer des conclusions d'ordre physiologique et biogéographique.

CONCLUSIONS

L'étude de la résistance à l'inanition, dans différentes conditions de température et d'humidité, de *Pl. auricomus* (*Platypodidae* xylophage) et la confrontation de nos résultats avec ceux de divers auteurs nous ont permis de préciser quelques aspects du rôle de l'évaporation dans l'écologie des insectes.

La sensibilité des adultes de *Platyscapulus* au déficit de saturation suit une loi de proportionnalité, par rapport à ce dernier, semblable à celle que suit l'évaporation (loi de Dalton).

Mais les coefficients qui lient sensibilité et évaporation varient avec la température; l'évaporation a une influence minimum pour les températures voisines de 20°. Au-dessous de 15° et pour les très basses humidités, il y a perturbation des réactions normales de l'insecte dont la sensibilité diminue. Si d'autres insectes (*Xenopsylla* et *Anopheles* par exemple) ne montrent pas de réactions anormales, c'est vraisemblablement parce qu'ils présentent, vis-à-vis des conditions extérieures, une plus grande plasticité que *Platyscapulus* qui est localisé dans une région limitée où le climat est relativement constant.

Les autres cas examinés (*Oxycarenus*, *Cydia*, *Aphis*) montrent que la loi de Dalton n'est pas applicable pour toutes les conditions auxquelles sont soumis les insectes sans que l'on puisse parler de réactions aberrantes. En effet, la notion d'optimalité intervient; de part et d'autre des conditions optimales de température et d'humidité, les réactions de l'insecte sont généralement opposées : si la loi de Dalton est applicable dans un cas, elle ne peut l'être dans l'autre.

Généralement, les courbes des hygrothermogrammes sont groupées concentriquement et forment un cycle plus ou moins

complet dont le centre correspond à des intervalles de température et de déficit de saturation très variables. Dans ce cycle, on peut tracer un axe dont la pente semble caractériser l'importance de l'évaporation dans le phénomène biologique étudié, son rôle étant d'autant plus grand que la pente est moins forte. D'autre part, des anomalies dans le tracé des courbes dans les conditions extrêmes, hautes et basses températures, fortes et faibles humidités (ou déficits de saturation), traduisent des réactions aberrantes de l'insecte qui peuvent être expliquées par une régulation physiologique active.

La construction d'hygrothermogrammes permet, non seulement d'étudier certains aspects de la physiologie des insectes, mais aussi d'aborder les problèmes de répartition géographique.

RÉSUMÉ

L'étude de la variation d'un caractère biologique d'un insecte, en fonction de la température et de l'humidité, montre qu'elle est liée au phénomène d'évaporation; mais l'importance de celui-ci dépend, dans une large mesure, de la température. Pour certaines valeurs de cette dernière, généralement anormales pour l'espèce considérée, l'insecte montre un comportement aberrant qui provient d'une régulation physiologique particulière provoquée par des conditions extérieures inhabituelles. D'autre part, chez presque tous les insectes, l'importance de l'optimalité thermique fait que la loi de Dalton ne s'applique que pour une partie de l'échelle de variation de la température. La construction d'hygrothermogrammes permet, non seulement d'étudier certains aspects de la physiologie des insectes, mais aussi d'aborder les problèmes de répartition géographique.

*Laboratoire d'Entomologie agricole,
Institut d'Enseignement et de Recherches Tropicales
O.R.S.T.O.M. — Côte d'Ivoire.*

BIBLIOGRAPHIE

- ALI (M.), 1934. — *Z. Angew. Entom.*, XX, 354-388.
ALLEE (W.-C.), EMERSON (A.-E.), PARK (O.), PARK (T.) et SCHMIDT (K.-P.), 1949. — *Principles of Animal Ecology*. W.B. Sanders Company, London.
BODENHEIMER (F.-S.), 1951. — *Citrus Entomology in the Middle East with special references to Egypt, Iran, Irak, Palestine, Syria, Turkey*. 663 p. S'Gravenhage, W. Junk.
BUXTON P.-A.), 1932. — *Parasitology*, XXIV, pp. 429-439.
— 1932. — *Biol. Rev.*, VII, pp. 275-320.
CACHAN (P.), 1957. — *Rev. Path. Veg. Ent. Agr. Fr.*, XXVI, 1 et 2, pp. 1-126.

- CHAUVIN (R.), 1956. — *Physiologie de l'Insecte*, 916 pp., Paris. INRA.
- HAMILTON (A.-G.), 1936. — *Trans. Roy. Ent. Soc.*, V, pp. 1-60.
- JONES (E.-P.), 1936. — *Mazoe Citrus Exper. Sta. Report for 1935*, Oxford, 1936, pp. 11-52.
- KIRKPATRICK (T.-W.), 1923. — *Min. Agric. Egypt. Tech. and Scient. Services Bull.* N° XXXV, pp. 107
- KOJIMA (T.), 1934. — *Z. Angew. Entom.*, XX, pp. 329-353.
- MELLANBY (K.), 1935. — *Biol. Rev.*, X, pp. 317-333.
- PIERCE (W.-D.), 1916. — *J. Agric. Res.*, V, pp. 1183-1191.
- REAL (P.), 1955. — *Rev. Path. Vég. Ent. Agr. Fr.*, XXXIV, pp. 3-122.
- RIVNAY (E.), 1935. — *Bull. Soc. Roy. Entom. d'Égypte*, pp. 119-124.
- SHELFORD (V.-E.), 1927. — *Bull. Ill. Nat. Hist. Surv.*, XVI, pp. 307-440.
- UVAROV (B.-P.), 1931. — *Trans. Entom. Soc. London*, LXXIX, pp. 1-247.
- WIGGLESWORTH (V.-B.), 1950. — *The Principles of Insect Physiology*, London, 544 pp., Methuen's monographs.

ÉTUDE DE L'ACTION SIMULTANÉE
DE LA TEMPÉRATURE ET DE L'HUMIDITÉ
SUR LE DÉVELOPPEMENT DES INSECTES
EN CLIMAT ARTIFICIEL

par P. CACHAN

Vie et Milieu, tome XII fasc. 1, 1961
paru en juin 1961

11710