

Reçu le 30 juillet 1947.

MISE EN ÉVIDENCE  
DE RÉACTIONS AU GRADIENT D'HUMIDITÉ  
CHEZ PLUSIEURS INSECTES

PAR

Jean LECLERCQ

*(Institut Léon Fredericq, Laboratoire de Chimie physiologique, Université de Liège)*

---

(1 figure)

---

INTRODUCTION

Certains Insectes tels les Forficules, les Bruches, les Calandres, les Ténébrions sont capables de survivre à une exposition prolongée dans toutes les conditions du gradient hygrométrique. La courbe de leur longévité en fonction de la déficience de saturation présente une zone optimale étendue non confinée au voisinage de la saturation. D'autres espèces comme les Moustiques, les Bousiers, les Taupins, les Fourmis, les Insectes endogés ou aquatiques exigent pour survivre ou se développer des conditions hygrométriques bien définies, restreintes à la saturation ou aux taux d'humidité voisins. Ces Insectes ne peuvent supporter longtemps des sécheresses supérieures à 5 millimètres de déficience de saturation, même en atmosphère modérément sèche ils doivent boire fréquemment ou prendre une nourriture bien hydratée. J'ai proposé d'appeler les premières formes peu exigeantes vis-à-vis de l'humidité : « euryhygres », les autres plus exigeantes : « sténohygres » (LECLERCQ, 1946). Ces catégories ne sont évidemment pas absolues, elles admettent des transitions et certains Insectes peuvent appartenir tantôt à l'une, tantôt à l'autre, suivant le stade de développement ou les conditions physiologiques.

On peut dire de façon générale que le fait pour un Insecte d'être sténohygre ou plus ou moins euryhygre correspond à un caractère adaptatif, en corrélation avec le type d'habitat auquel l'Insecte est inféodé. Une espèce se révèle à l'expérience *in vitro* d'autant plus sténohygre que son biotope normal est plus humide. Pareille corrélation entre écologie et résistance à la sécheresse a été retrouvée

chaque fois que l'on a comparé les données recueillies pour des espèces à biotopes différents : citons les recherches de WILLIAMS (1934) sur les Termites, celles de TALBOT (1934) et de GÖSSWALD (1938) sur les Fourmis, celles de GEISTHARDT (1937) sur les deux espèces du genre *Cimex* et les miennes (LECLERCQ, 1946) sur divers types d'Hyménoptères et de Coléoptères. Ces résultats assignent évidemment une importance primordiale à l'humidité atmosphérique parmi les facteurs qui conditionnent la distribution des Insectes et la constitution des faunules.

Le propos du présent travail est de rechercher si les Insectes sont capables de déceler les conditions hygrométriques favorables de celles qui leur sont fatales et de voir s'ils présentent une réaction au gradient d'humidité en rapport avec les normes de leur comportement et les exigences de leur physiologie. On a étudié déjà la réaction à l'humidité de certains Invertébrés terrestres, des Insectes y compris. Les études de l'école anglaise de D. L. GUNN sur la Blatte, les Cloportes, le Ver de farine, etc. ont été admirablement poussées et ont apporté des résultats précis sur la constance, l'intensité des réactions et même sur les organes jouant le rôle d'hygrorécepteurs. Sans pousser à ce point l'analyse, je me suis efforcé de déterminer la réaction au gradient d'humidité de toute une série de formes d'Insectes à écologie variée. Grâce à ces résultats et à ceux des auteurs antérieurs, je dresserai un tableau permettant de comparer les divers comportements mis en évidence chez un nombre déjà important d'Arthropodes terrestres.

## TECHNIQUES

Plusieurs appareils ont été décrits qui permettent de tester la réaction de petits Animaux au gradient d'humidité, citons ceux de MARTINI et TEUBNER (1933), MISSIROLI (1936), GUNN et KENNEDY (1936), DE MEILLON (1937), HUNDERTMARK (1938), SOKOLOV (1940) et GÖSSWALD (1940). J'ai utilisé tour à tour, suivant les cas l'appareil de GUNN et KENNEDY permettant d'étudier la réaction à des différences d'humidité et un appareil basé sur le principe des « Temperaturorgel » utilisés par les spécialistes du preferendum thermique. Ce dernier appareil est figuré ci-après, en voici d'ailleurs la description.

Une caisse vitrée de 80 centimètres de long, pouvant être fermée hermétiquement contient huit baquets rectangulaires remplis d'une



substance hygrorégulatrice. D'un bout à l'autre on dispose successivement de l'eau pure, des solutions sursaturées de KCl ( $\pm 86\%$  H. R.), de NaCl ( $\pm 75\%$  H. R.), de Ca (NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> ( $\pm 55\%$  H. R.), de MgCl<sub>2</sub> ( $\pm 41\%$  H. R.), de KAc ( $\pm 35\%$  H. R.) et de ZnCl<sub>2</sub> ( $\pm 17\%$  H. R.) et enfin du CaCl<sub>2</sub> pur anhydre. Les baquets sont couverts de toile moustiquaire fine, l'air au-dessus de cette toile présente tous les taux d'humidité relative compris entre la saturation (au-dessus de l'eau) et 10% au-dessus du CaCl<sub>2</sub> anhydre. On peut vérifier l'humidité de chacune des huit régions ainsi délimitées à l'aide d'un microhygromètre Edney, on constate que les taux indiqués ci-dessus sont maintenus constants à  $\pm 7\%$  près quand l'appareil est fermé depuis un quart d'heure. On peut rendre le gradient plus précis à l'aide

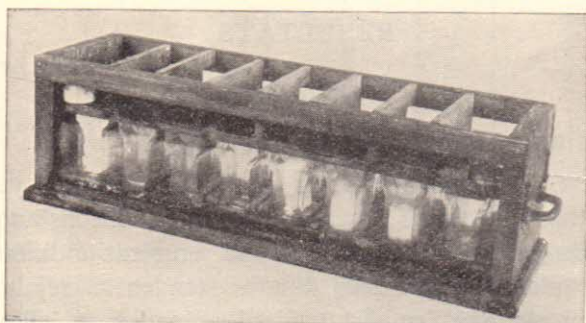


FIG. 1.

Appareil pour étudier la réaction des insectes au gradient d'humidité.

de plusieurs artifices. Par exemple on peut ajouter dans chaque espace au-dessus des baquets un petit cristalliseur contenant la même substance que le baquet en dessous, ce cristalliseur assure alors le conditionnement de l'air de la partie tout à fait supérieure de l'appareil. On peut aussi diviser l'espace expérimental par sept cloisons pourvues d'ouvertures latérales disposées en chicane. Ce dispositif permet de fixer la précision à  $\pm 4\%$  près, il présente aussi un autre avantage : offrant deux parois et des coins dans chaque compartiment il supprime l'interférence d'une réaction aux surfaces verticales et aux coins des extrémités. Ainsi conçu cet appareil s'est révélé tout à fait adéquat pour étudier le comportement des insectes marcheurs.

La plupart des essais ont été réalisés deux fois, une fois à l'obscurité, une fois en chambre éclairée modérément. Cette précaution n'est pas apparue indispensable, car aucune modification de comportement n'a pu être observée lors du passage de l'obscurité à la lumière. Chaque fois que la chose a été possible, j'ai étudié successivement la réaction d'un seul et la réaction d'un groupe de spécimens d'une même espèce. Sauf mention contraire, tous les essais ont été faits à la température du laboratoire (18 à 21° C).

**Terminologie.** — J'appellerai « *hygropositif* » un sujet qui marque une prédilection constante pour la saturation hygrométrique, « *hygronégatif* » un sujet qui préfère la sécheresse. J'utiliserai sans intention téléologique le terme « *hygropreferendum* » pour désigner le taux d'humidité où les sujets viennent séjourner le plus longtemps.

## RÉSULTATS

### ORTHOPTÈRES

#### 1) *Periplaneta orientalis* L. (*Blattidae*).

GUNN et COSWAY (1938) ont montré que les mâles de *Blattes* réagissent aux différences d'humidité de façon inconstante et peu marquée. Un certain nombre de sujets semblent indifférents aux conditions qu'on leur propose, d'autres tendent à séjourner plus longtemps en air sec qu'en air humide. La réaction est influencée par l'état physiologique, ainsi les *Blattes* qui ont été soumises à la dessiccation tendent à préférer les conditions humides, elles redeviennent indifférentes ou hygronégatives si on leur permet ensuite de se réhydrater. Dans un gradient de température, les *Blattes* sensibles aux différences d'humidité accusent un *preferendum* thermique légèrement plus chaud en milieu humide qu'en milieu sec.

Mes expériences avec des *Blattes* femelles ont confirmé les résultats de GUNN et COSWAY, en introduisant cependant une notion supplémentaire. Si l'on expérimente successivement avec 10 sujets, sortant d'un même terrarium, mais étudiés séparément, on constate en effet que leur réaction au gradient d'humidité est inconstante. Certes la plupart séjournent le plus longtemps dans les conditions hygrométriques moyennes, mais certains s'installent à 100% H. R., d'autres à 10% H. R. et il est malaisé de tirer une conclusion de la plupart des observations tant elles sont capricieuses.



Si maintenant on travaille avec 10 sujets en même temps, on observe que les réactions sont plus constantes, il se produit *un effet de groupe* et les Blattes viennent se concentrer dans des conditions bien déterminées, ainsi que le montre le tableau suivant :

TABLEAU 1

Moment des observations	10%	17%	35%	41%	55%	75%	86%	100%
6 <sup>e</sup> heure .....	—	—	1	8	1	—	—	—
24 <sup>e</sup> heure .....	—	—	—	7	3	—	—	—
30 <sup>e</sup> heure .....	1	—	—	8	1	—	—	—
48 <sup>e</sup> heure .....	—	—	—	10	—	—	—	—
54 <sup>e</sup> heure .....	—	—	1	9	—	—	—	—
72 <sup>e</sup> heure .....	—	—	—	7	3	—	—	—
78 <sup>e</sup> heure .....	—	1	—	9	—	—	—	—
96 <sup>e</sup> heure .....	—	—	—	1	8	1	—	—
102 <sup>e</sup> heure .....	—	—	—	5	4	1	—	—
120 <sup>e</sup> heure .....	—	—	—	5	1	—	—	—

Dans ces conditions, les Blattes ont montré un hygropreferendum net pour les taux de 40 à 60% H. R., il est certain que parmi ces 10 sujets, plusieurs auraient été sollicités par l'air saturé ou par l'air anhydre s'ils avaient été soumis isolément à l'expérience. En réalité, l'hygropreferendum mis en évidence ici doit toute sa constance au fait que les spécimens les plus normaux ou tout au moins les plus nombreux ont dès les premières heures choisi les taux correspondant aux conditions hygrométriques qui sont courantes dans les biotopes habituels de l'espèce, ils ont ainsi déterminé les autres à venir s'y grouper inhibant certaines tendances individuelles à un comportement hygronégatif ou hygropositif.

Des essais tentés avec d'autres séries de Blattes ont fourni les mêmes résultats. Les sujets d'une de ces séries après avoir réagi conformément aux précédents ont été soumis à l'action combinée du jeûne et de la dessiccation par une exposition de 6 jours à 7% H. R., au-dessus de CaCl<sub>2</sub> sec. Après ce traitement, leur comportement vis-à-vis du gradient d'humidité a été le suivant :

TABLEAU 2

Moment des observations	10%	17%	35%	41%	55%	75%	86%	100%
6 <sup>e</sup> heure .....	4	—	—	—	1	—	4	1
24 <sup>e</sup> heure .....	8	—	—	—	—	—	—	2
48 <sup>e</sup> heure .....	1	—	—	3	1	—	—	5
72 <sup>e</sup> heure .....	1	2	—	2	—	—	—	5
96 <sup>e</sup> heure .....	5	—	—	—	—	—	5	—
120 <sup>e</sup> heure .....	4	—	1	2	—	—	—	3
144 <sup>e</sup> heure .....	—	—	2	2	1	—	—	5
168 <sup>e</sup> heure .....	1	—	1	4	—	—	—	4
172 <sup>e</sup> heure .....	—	—	5	—	—	—	—	5
190 <sup>e</sup> heure .....	1	—	6	—	—	—	—	3
196 <sup>e</sup> heure .....	1	—	—	5	—	—	—	4
216 <sup>e</sup> heure .....	—	—	—	—	—	—	4	6
240 <sup>e</sup> heure .....	—	—	1	1	—	—	4	4
264 <sup>e</sup> heure .....	—	—	—	3	3	—	2	2
288 <sup>e</sup> heure .....	—	1	—	—	—	1	4	4
310 <sup>e</sup> heure .....	—	—	—	2	1	1	3	3
316 <sup>e</sup> heure .....	—	—	—	1	—	—	4	5
334 <sup>e</sup> heure .....	—	—	3	—	—	—	4	3
336 <sup>e</sup> heure .....	—	1	—	—	—	—	5	4
360 <sup>e</sup> heure .....	—	—	—	—	—	—	5	5

Comme on le voit, les Blattes déshydratées et influencées par un jeûne prolongé se comportent tout autrement que les Blattes normales. La tendance à l'aggrégation dans un ou deux compartiments d'humidités moyennes disparaît, certains individus restent hygro-négatifs un certain temps mais progressivement la réaction hygro-positive devient dominante et finalement générale (*klinokinèse* ou *klinotaxis* ?).

*En résumé* : les Blattes femelles, comme les Blattes mâles, réagissent faiblement au gradient d'humidité lorsqu'elles sont étudiées isolément. Étudiées en groupes, elles se réunissent dans les conditions hygrométriques moyennes et s'y maintiennent plusieurs jours sans se déplacer ; l'hygropreferendum révélé dans ce cas correspond aux conditions d'humidité habituelles dans les biotopes fréquentés normalement par l'espèce (maisons, moulins, etc.). Sous l'influence du jeûne prolongé et de la dessiccation, les tendances individuelles



se réaffirment, certains spécimens devenant hygronégatifs, d'autres hygropositifs, d'autres intermédiaires. Les réactions restent très variables et inconstantes pendant plusieurs jours mais les comportements hygronégatifs disparaissent peu à peu et finalement tous les sujets se retrouvent concentrés dans les compartiments humides de l'appareil.

De ces essais se dégage une notion importante : il apparaît que l'hygropreferendum quel qu'il soit représente une condition dans laquelle les Animaux viennent se grouper et rester pratiquement inactifs. Pareille notion, critère d'un mécanisme de réaction du type des « orthokinèses » (FRAENKEL et GUNN, 1940), a été établie déjà pour plusieurs Animaux, notamment pour *Locusta* (KENNEDY, 1937) et pour *Ptinus* (BENTLEY, 1944) qui sont deux Insectes essentiellement hygronégatifs, ainsi que pour divers Isopodes terrestres (WALOFF, 1941) et les larves d'*Agriotes* (LEES, 1943) qui sont des Animaux essentiellement hygropositifs.

### 2) *Gryllus campestris* L. (*Gryllidae*).

J'ai fait quelques expériences sur le comportement des Grillons domestiques et j'ai pu constater que ces insectes ne recherchent pas non plus une zone étroitement définie du gradient d'humidité. C'est à peine si je puis dire qu'ils séjournent un peu plus longtemps dans les compartiments secs que dans les autres. Déshydratés ils deviennent faiblement hygropositifs mais ils redeviennent hygronégatifs ou indifférents si on leur permet d'étancher leur soif. Ce matériel mériterait d'être repris pour des recherches plus poussées.

### 3) *Gryllotalpa gryllotalpa* L. (*Gryllotalpidae*).

Les Taupes-Grillons, Insectes souterrains et peu résistants à la sécheresse, réagissent de façon très régulière et très rapide au gradient d'humidité. Introduites dans l'appareil elles fuient aussitôt tous les compartiments plus ou moins secs et viennent se cantonner dans l'atmosphère saturée. La réaction est souvent obtenue en moins d'un quart d'heure, je l'ai vérifiée de nombreuses fois.

## LÉPIDOPTÈRES

GÖSSWALD (1941) rapporte qu'il a sans succès essayé de mettre en évidence une réaction définie au gradient d'humidité chez les Chenilles et les adultes de plusieurs Lépidoptères (*Lymantria*, etc.).

A vrai dire le comportement naturel de la plupart de ces Insectes est dominé essentiellement par la recherche de la nourriture, par exemple les Chenilles de *Pieris* sont attirées par les choux et constituent un très mauvais matériel pour l'étude des réactions aux facteurs climatiques, tant elles sont désorientées dès qu'elles sont retirées de leur biotope nourricier.

Mais il est un stade « vagabond » où les Chenilles quittent leur milieu nourricier, c'est le stade de préchrysalide au cours duquel les Chenilles de *Pieris* par exemple quittent définitivement le chou et circulent à la recherche d'un endroit pour la métamorphose. J'ai introduit dans mon appareil 16 Chenilles arrivées à ce stade aux fins de vérifier si une réaction quelconque pourrait être mise en évidence dans ces conditions. Les résultats furent tout à fait négatifs. Les préchrysalides circulent partout dans les différents compartiments, elles grimpent sur toutes les parois et se métamorphosent aussi bien en air anhydre qu'en air saturé. Aucune réaction à l'humidité ne paraît par conséquent intervenir dans la migration pré-nymphale et le choix du lieu de nymphose chez ces Chenilles. Je montrerai dans une note ultérieure que les préchrysalides et les chrysalides de cette espèce sont nettement euryhygres et que l'air anhydre n'affecte aucunement les pourcentages d'éclosions et la durée des développements.

## COLÉOPTÈRES

### 1) Carabides.

a) **Genre Carabus.** — Plusieurs *Carabus auratus* L. adultes ont été introduits dans mon appareil aux températures de 15 à 18° C. L'ensemble des résultats totalisant 48 observations journalières peut être présenté comme suit :

conditions très sèches :

à 10% H. R. : 7 présences.

à 17% H. R. : 5 présences.

à 35% H. R. : 0 présence.

conditions modérées :

à 41% H. R. : 14 présences.

à 55% H. R. : 4 présences.

à 75% H. R. : 5 présences.



conditions humides :

à 85% H. R. : 4 présences.

à 100% H. R. : 9 présences.

Il résulte de ces totaux que les Carabes dorés séjournent le plus longtemps en atmosphère modérément sèche, notamment à 41 % H. R. Ils se rendent périodiquement en milieu très humide mais n'y restent jamais plusieurs jours de suite sauf quand ils sont influencés par un jeûne de plus d'une semaine.

Un essai réalisé avec un *Carabus catenulatus* SCOP. montre que cette espèce réagit de façon analogue (tableau 3).

TABLEAU 3

(A noter que dans cet essai, le carabe était retiré de l'appareil tous les deux jours et réintroduit ensuite une fois au côté sec, la fois suivante au côté humide.)

Dates des observations	10%	17%	35%	41%	55%	75%	86%	100%
12-V-43.....	—	—	—	—	1	—	—	—
13-V-43.....	—	—	—	1	—	—	—	—
14-V-43.....	—	—	—	—	1	—	—	—
15-V-43.....	—	—	—	1	—	—	—	—
16-V-43.....	—	—	—	1	—	—	—	—
17-V-43.....	—	—	—	1	—	—	—	—
18-V-43.....	—	—	—	—	—	1	—	—
20-V-43.....	—	—	—	—	—	—	—	1
21-V-43.....	—	—	—	—	1	—	—	—
21-V-43.....	—	—	—	—	—	1	—	—
22-V-43.....	—	—	—	—	—	—	—	1
22-V-43.....	—	—	—	—	—	—	1	—
24-V-43.....	—	—	—	—	—	—	—	—

A noter que cette espèce forestière, plus hygrophile que *C. auratus* (N. LELEUP, in litt.), fuit davantage les fortes sécheresses.

En fin d'expérience, ce Carabe influencé par le jeûne prolongé s'est révélé hygropositif, en conditions normales il a accusé un hydropreferendum évident pour les taux moyens.

D'autres essais réalisés avec plusieurs autres sujets des mêmes espèces ont donné les mêmes résultats généraux. Il est donc aisé de conclure que l'*Ophonus* est hygropositif et ne quitte guère son hygropreferendum dès qu'il l'a découvert. *Calathus fuscipes*, contrairement aux autres Harpaliens étudiés, réagit plutôt comme les Carabes dorés, il circule dans toute l'étendue modérément sèche du gradient, il n'est guère hygropositif et semble indifférent à la sécheresse. Cependant, sous l'effet du jeûne et de la déshydratation, les *Calathus* deviennent faiblement hygropositifs.

## 2) Dytiscides et Hydrophilides.

Les adultes de ces Coléoptères aquatiques sont remarquablement hygropositifs. Dans les différents appareils, ils se rendent toujours du côté le plus humide. La réaction se produit aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité ; en général elle est définitive après quelques heures, en ce sens que les sujets se maintiennent dans le compartiment à saturation et ne montrent plus aucune velléité à en sortir. Mes essais ont porté sur les espèces suivantes : *Acilius sulcatus* L., *Colymbetes fuscus* L., *Hydraticus* sp., *Rhantus punctatus* F., *Agabus bipustulatus* DEGEER et *Hydrous caraboides* L. Les espèces de grande taille (*Dytiscus*, *Cybister* et *Hydrophilus*) ont donné de mauvais résultats, il est probable que les appareils utilisés ne convenaient guère pour les étudier.

## 3) Elatérides.

On sait déjà que les larves d'*Agriotes* sont sténohygres (LANGENBUCH, 1932 ; SUBKLEW, 1934) et qu'elles sont fortement hygropositives (LEES, 1943). J'ai pu constater que les adultes de deux espèces : *Limonius pilosus* LEACH et *Lacon murinus* L. sont également hygropositifs, ils choisissent toujours les taux les plus humides dans les « alternative chambers » de GUNN et KENNEDY, et ils viennent passer la plupart du temps dans le compartiment saturé quand on leur présente un gradient complet d'humidité.

## 4) Scarabaeides.

a) *Geotrupes stercorosus* SCRIBA. — Ce Bousier est sténohygre, j'ai donné récemment (LECLERCQ, 1946) sa courbe de longévité en fonction de la déficience de saturation. Dans un gradient d'humidité il recherche les conditions les plus humides. Bien que marcheur malhabile il réussit après quelques heures à trouver son hygro-



preferendum et il s'y maintient alors immobile, parfois durant plusieurs jours.

Il est intéressant de rappeler ici que dans sa monographie biologique des Aphodiines, SCHMIDT (1935) a été amené à considérer le vol nocturne de certains autres Bousiers comme une réaction à l'élévation du taux d'humidité de l'air. En ce qui concerne nos *Géotrupes*, nous pouvons pour le moins admettre que leur vol ne peut être que vespéral ou nocturne, étant données leur réaction à l'humidité et leur résistance insuffisante à la sécheresse.

b) *Melolontha melolontha* L. — Les Hanneçons adultes fuient la sécheresse et sont nettement hygropositifs ainsi que le montre le protocole suivant d'une expérience réalisée avec 20 sujets à 25° C.

TABLEAU 5. — *Melolontha melolontha* L.

Moment des observations	10%	17%	35%	41%	55%	75%	86%	100%
Répartition à l'installation :	4	3	3	2	2	2	2	2
2 <sup>e</sup> heure .....	2	1	1	2	2	3	4	5
24 <sup>e</sup> heure .....	—	—	—	—	2	3	6	9
28 <sup>e</sup> heure .....	—	1	—	1	2	5	6	5
48 <sup>e</sup> heure .....	—	—	—	—	—	6	6	8
72 <sup>e</sup> heure .....	2	—	1	2	3	3	5	4

Mes conclusions confirment l'opinion émise par NECHELES (1927) suivant laquelle l'activité des Hanneçons serait influencée en ordre principal par l'humidité et la température de l'air. Cet auteur avait démontré que l'activité vespérale des Hanneçons ne pouvait être mise en rapport avec un phototropisme négatif, ces insectes étant au contraire attirés par la lumière. Il est aisé de confirmer cette constatation : dans une cage humide les Hanneçons se groupent de jour, comme de nuit, sur la paroi la plus éclairée.

c) *Trichius rosaceus* L. — Les adultes de ce Scarabée anthophile réagissent toujours de la même façon au gradient d'humidité : ils circulent assez longtemps dans tous les compartiments mais viennent périodiquement s'attarder dans l'air saturé d'humidité.

Ils sont, suivant leurs besoins en eau, tantôt hygrophiles, tantôt indifférents.

### 5) Silphides

Les *Silpha* adultes (*S. obscura* L. et *S. tristis* ILL.) que j'ai mises en présence d'un gradient d'humidité se sont comportées comme la plupart des Carabides Harpaliens, elles recherchaient l'atmosphère saturée; dès qu'elles l'avaient découverte, elles s'y cantonnaient souvent plusieurs jours.

Les Nécropores sont loin de réagir de la même façon. Je n'ai pu jusqu'ici déceler chez eux aucune préférence pour une région quelconque du gradient d'humidité (espèce étudiée : *Necrophorus vespillo* L.).

### 6) Staphylinides.

*Staphylinus olens* et *Philonthus* div. sp. sont hygrophiles et tendent à rester inactifs quand ils ont découvert l'atmosphère saturée.

### 7) Dermestides.

*Dermestes lardarius* L., Insecte d'ailleurs bien connu comme euryhydre, est indifférent aux différentes régions du gradient d'humidité.

### 8) Ténébrionides.

a) **Helops laevioctostriatus** GOEZE, ténébrionide fréquent en Belgique sous les écorces et sous la mousse dans les bois, est très sensible au gradient hygrométrique. Il réagit comme les Coléoptères terricoles sténohygres et recherche activement les conditions les plus humides.

b) **Tenebrior molitor** L. — Ignorant les trois notes publiées par PIELOU et GUNN, PIELOU puis GUNN et PIELOU, dès 1940 mais introuvables en Belgique durant la guerre, j'ai entrepris en 1943 des recherches systématiques sur la réaction des adultes de *Tenebrio molitor* au gradient d'humidité et aux différences d'humidité réalisées en diverses zones du gradient. Mes résultats ne peuvent plus que confirmer simplement les résultats des auteurs anglais, je les donne ici en résumé.

Dans un gradient d'humidité, les adultes de *Tenebrio* se répartissent dans tous les compartiments présentant moins de 75% H. R.



S'ils sont déshydratés ou en état de jeûne ils se rapprochent de l'air saturé et y viennent mourir.

Si on leur présente dans une série d'alternative chambers de GUNN et KENNEDY des conditions hygrométriques différentes deux par deux, on observe qu'ils choisissent presque toujours la condition la plus sèche, surtout quand ils ont à choisir entre deux taux hygrométriques dont l'un est supérieur à 75%. Ils réagissent même à des différences d'humidité inférieures à 10% mais la réaction devient moins nette, voire même s'inverse quand ils ont le choix entre deux conditions inférieures toutes deux à 55% H. R. D'ailleurs presque tous les sujets deviennent hygropositifs lorsqu'ils sont déshydratés ou prêts à mourir.

#### HYMÉNOPTÈRES

GÖSSWALD (1941) a consacré un mémoire à l'étude du sens de l'humidité chez les Fourmis. Toutes les espèces qu'il a soumises à l'expérience réagissaient dans son « Luftfeuchtigkeitsorgel » en choisissant l'atmosphère saturée de préférence à tous les autres taux. Les Fourmis réagissent avec d'autant plus de célérité et d'autant plus de constance qu'elles appartiennent à des espèces écologiquement plus hygrophiles.

J'ai vérifié cette prédilection des Fourmis pour l'atmosphère humide dans le cas particulier des ouvrières de *Lasius niger* L. J'ai réussi au surplus l'expérience suivante qui ajoute un fait original aux données de GÖSSWALD : le 24 août 1943, j'introduis dans le compartiment le plus sec du gradient d'humidité une trentaine d'ouvrières de *Lasius niger* et une cinquantaine d'œufs, larves et nymphes. Le premier travail des Fourmis fut d'entasser en hâte la progéniture contre la paroi la plus proche, sans se préoccuper des conditions hygrométriques défavorables. Quelques ouvrières cependant firent le tour de tout l'appareil et une dizaine d'entre elles se trouvaient, après quelques heures, réunies à 100% d'humidité. Le lendemain matin, tout ce que j'avais introduit dans le compartiment sec était installé dans le compartiment le plus humide, les ouvrières ayant transporté œufs, larves et nymphes à l'endroit où les conditions hygrométriques optimales étaient réalisées.

## DISCUSSION

Considérant les résultats apportés par ce travail et y ajoutant les données de la bibliographie, on peut entreprendre de comparer la réaction au gradient d'humidité d'un nombre déjà important d'Invertébrés terrestres appartenant à des groupes taxonomiques très différents et liés à des biotopes assez variés. Partant des formes les plus hygropositives et allant progressivement vers les formes les plus hygronégatives, on peut dresser le tableau 6 qui autorise les commentaires suivants :

1) Peu de formes étudiées jusqu'ici sont indifférentes vis-à-vis des conditions hygrométriques ; quand en de bonnes conditions expérimentales on met un Insecte en présence d'un gradient d'humidité, il réagit presque toujours, qu'il soit sollicité par les taux humides, qu'il préfère la sécheresse, ou encore fuie les conditions extrêmes. Suivant la nomenclature de FRAENKEL et GUNN (1940), ces réactions appartiennent au type des « *kinèses* », pour le moins des « *orthokinèses* » (réactions à un gradient d'intensité caractérisées par une activité minimale dans les conditions du *preferendum* et aggrégation *passive* des sujets dans les zones favorisant l'inactivité). Dans certains cas au moins la réaction se complique d'« *avoiding reaction* » (« *klínokinèses* ») ou même devient nettement orientée à la façon des « *klínotaxis* ». Ce dernier type de réaction doit être le fait de ces Insectes qui poussés par la soif *se dirigent activement* à travers le gradient hygrométrique vers l'atmosphère saturée.

2) On n'ignore pas que beaucoup d'Insectes dans la nature ou *in vitro* sont attirés par l'eau liquide qui leur permet d'étancher leur soif (LECLERCQ, 1946). Les comportements dont il a été question dans ce travail sont d'une autre nature. Certes on conçoit bien qu'en certains cas une réaction hygropositive du type des *klínotaxis* peut n'être que l'opération préliminaire de la recherche d'eau. La chose a été notée plusieurs fois au cours de mes expériences, lorsque des Blattes ou des Ténébrions, normalement hygronégatifs deviennent hygropositifs sous l'effet de la déshydratation, il suffit de leur permettre d'étancher leur soif pour qu'ils retournent à leur *preferendum* primitif. Mais aussi dépendantes qu'elles soient du métabolisme de l'eau, les réactions au gradient d'humidité sont trop variées et trop complexes pour qu'on puisse songer à les réduire à des tropismes mis en branle par le simple jeu des phénomènes d'hydra-



tation et de déshydratation des milieux intérieurs. Ces réactions ont des déterminantes multiples parmi lesquelles il faut compter aussi les habitudes héréditaires en rapport avec l'éthologie et l'écologie, de même que l'influence encore mal connue des conditions hygrométriques sur l'activité des individus et sur certains organes dits hygrorécepteurs <sup>(1)</sup>.

3) Les réactions des Invertébrés au gradient d'humidité se présentent comme des caractères d'adaptation. Il y a en effet une corrélation évidente entre ces réactions et le caractère sténohygre ou euryhygre des espèces. En principe les Insectes recherchent les taux d'humidité qui correspondent aux conditions de leur habitat naturel, très généralement leur hygropreferendum coïncide avec la zone hygrométrique optimale pour leur survie. Ainsi les Coléoptères aquatiques, les Bousiers: les Fourmis, les Insectes endogés et terricoles dont on sait qu'ils sont essentiellement sténohygres, se comportent tous comme hygropositifs. Les Blattes, les Grillons, les Carabes et surtout les Vers de farine qui sont euryhygres se comportent comme hygronégatifs. Dans un même groupe d'espèces ce sont celles qui sont les plus hygrophiles naturellement qui sont les plus sténohygres, ce sont elles aussi qui sont le plus hygropositives ; l'exemple des Carabides et celui des Fourmis sont démonstratifs à cet égard. On s'étonnera cependant du cas aberrant que présentent les *Locusta* migratrices étudiées par KENNEDY (1937), celles-ci sont hygronégatives dans toutes les zones du gradient alors que la sécheresse n'est nullement l'optimum pour cette espèce que l'on considère les conditions de son développement, sa longévité ou les conditions naturelles de ses déplacements en bandes d'invasion. Mais on sait que l'écologie des Orthoptères migrants est d'une rare complexité et l'exception curieuse des *Locusta* ne peut guère diminuer la pertinence de mes conclusions.

4) On trouve les différents types de réaction au gradient d'humidité chez des espèces de tous les ordres d'Insectes qui ont fait l'objet d'investigations. On regrettera que rien ne soit connu qui concerne les ordres les plus primitifs : Collembolés, Thysanoures, Protoures. Cependant dans l'état actuel des connaissances, on peut déjà affirmer qu'il serait vain de rechercher des orthogénèses évolutives en consi-

---

(1) Des organes hygrorécepteurs ont été découverts et décrits chez les Ténébrions (PIELOU, 1940); ils sont logés dans les antennes.

TABLEAU 6  
RÉSUMÉ DES CONNAISSANCES ACTUELLES  
SUR LA RÉACTION DES INVERTÉBRÉS AU GRADIENT D'HUMIDITÉ <sup>(1)</sup>

Genres et Espèces	Ordres et Familles	Mœurs, Biotopes, Résistance à la sécheresse	Références
<i>Allobophora fetida</i>	Lombricitidae	engodé, ne vient sur le sol que par temps de pluie.	PARKER et PARSHLEY (1911)
<i>Lombricus terrestris</i>	id.	id. Très sténohygre (LECLERCQ, 1944)	HEIMBURGER (1924), WOLFF (1938)
<i>Oniscus asellus</i> , <i>Porcelio scaber</i> et <i>Armadillium vulgare</i>	Isopodes	sous les pierres, dans les caves, lieux humides. Très sténohygres	GUNN (1937), WALOFF (1941)
<i>Gryllotalpa</i>	Orth. Gryllotalpidae	creuse des galeries souterraines	data nova
<i>Abax</i> , <i>Anara</i> , <i>Anisodactylus</i> , <i>Harpalus</i> , <i>Ophonus</i> , et <i>Pterostichus</i>	Col. Carabidae Harpaliens	sous les pierres, lieux généralement humides	data nova
<i>Agabus</i> , <i>Acilius</i> , <i>Colymbetes Hydraticus</i> , et <i>Rhantus</i>	Col. Dytiscidae	aquatiques, volent le soir. Sténohygres (LECLERCQ, 1946)	data nova

1. — Réactions toujours *hygropositives*; *Hygropreferendum* = 100% H. R.

<sup>(1)</sup> Sauf mention spéciale ce sont les adultes qui ont été soumis à l'expérience.



<i>Hydrous caraboides</i>	Col. Hydrophilidae	id.	data nova
<i>Silpha obscura</i> et <i>tristis</i>	Col. Silphidae	sous les pierres, dans les cadaves	data nova
<i>Staphylinus olens</i> et <i>Philonihus</i> div. sp.	Col. Staphylinidae	sous les pierres, lieux humides	data nova
<i>Agriotes</i> (larves)	Col. Elateridae	dans le sol; sténohygres	LEES (1943)
<i>Lacón</i> , <i>Limonius</i> (adultes)	id.	fleurs et buissons	data nova
<i>Geotrupes</i>	Col. Scarabéidae	Bousier, sténohygre	data nova
<i>Melolontha</i>	id.	sur les arbres, volent le soir	data nova
Fourmis div. sp.	Hym. Formicidae	terricoles; sténohygres. Le caractère sténohygre et la réaction hygropositive sont d'autant plus accusés que l'espèce est inféodée à des habitats plus humides (GOSSWALD, 1938, 1940).	

2. — Réactions hygropositives avec « avoiding reaction » pour la saturation

<i>Anopheles maculipennis</i> , <i>gambiae</i> et <i>funestus</i> , <i>Culex pipiens</i> et <i>fatigans</i> , <i>Theobaldia annulata</i>	Dipt. Culicidae	Moustiques piqueurs	
			N. B. — L'« avoiding reaction » a surtout été mise en évidence pour <i>Culex fatigans</i> (THOMSON, 1938). Les trois races allemandes d' <i>Anopheles maculipennis</i> ont chacune un hygropreferendum différent (HUNDERTMARK, 1938). Les Moustiques sont tous sténohygres, leur réaction au gradient d'humidité est des plus sensibles : ils réagissent même parfois à des différences de l'ordre de 1% H. R. (MARTINI et TEUBNER, 1933; DE MEILLON, 1937; HUNDERTMARK, 1938; THOMSON, 1938).

TABLEAU 6 (suite)

Genres et Espèces	Ordres et Familles	Mœurs, Biotopes, Résistance à la sécheresse	Références
<p>3. — Réactions intermédiaires, avec <i>hygropreferendum</i> dans les taux moyens. Toutes ces réactions changent et deviennent <i>hygropositives</i> sous l'influence de la soif</p>			
<i>Carabus auratus</i> et <i>catenulatus</i>	Col. Carabidae	dans les champs, sous les pierres, courant parfois au soleil	data nova
<i>Calathus luscipes</i>	id.	endroits secs	data nova
<i>Gryllus campestris</i>	Orth. Gryllidae	voisinage des habitations	data nova
<i>Periplaneta orientalis</i>	Orth. Blattidae	dans les habitations	GUNN et COSWAY (1938), LECLERCQ (data nova)
<p>4. — Réactions <i>hygronégatives</i>, <i>hygropreferendum</i> dans la sécheresse. La réaction peut devenir <i>hygropositive</i> sous l'effet de la soif</p>			
<i>Pediculus humanus corporis</i>	Anoploure	Pou de l'homme	WIGGLESWORTH (1941)
<i>Ptinus tectus</i>	Col. Ptinidae	denrées alimentaires	BENTLEY (1944)



<i>Tenebrio molitor</i>	Col. Tenebrionidae	farines	PIELOU et GUNN (1940); LECLERCQ (data nova)
<i>Locustia migratoria migratoroides</i>	Orth. Locustidae	Criquet migrateur africain	KENNEDY (1937)
5. — <i>Pas de réaction ?</i>			
<i>Dermestes lardarius</i>	Col. Dermestidae	provisions d'origine animale, cadavres secs	data nova
<i>Necrophorus vesp.</i>	Col. Silphidae	cadavres secs	data nova
<i>Trichius rosaceus</i>	Col. Scarabéidae	sur les fleurs Cette espèce donne toutefois une réaction hygropositive sous l'influence de la soif	data nova
Chenilles et Papillons de diverses espèces	Lep.	sur les plantes nourricières, etc.	GÖSSWALD (1940); LECLERCQ (data nova)

dérant l'adaptation progressive des Insectes à la vie en air sec. Certes l'évolution générale des Invertébrés, comme celle des Vertébrés, a tendu apparemment à produire des groupes de plus en plus émancipés vis-à-vis du milieu aquatique. Dans certains phylums, les Isopodes par exemple, on assiste au passage progressif de la vie aquatique à la vie aérienne, mais les espèces évoluées (Oniscides) n'ont pas dépassé le stade des formes sténohygres, à comportement essentiellement hygropositif. Il en est de même chez les Annélides. Forts d'une physiologie respiratoire et d'une biochimie cuticulaire différentes, les Trachéates ont acquis dans presque tous leurs groupes systématiques des formes euryhygres, à comportement hygrogénatif ou indifférent, qui voisinent avec des formes plus ou moins aquatiques ou sténohygres. Leur adaptation à la vie en air sec est une chose très ancienne, la présence d'un bon nombre de types retournés secondairement au milieu aquatique ou spécialisés dans des biotopes humides complique singulièrement le problème. Les réactions aux conditions d'humidité pourront quelquefois venir s'ajouter à la liste des caractères morphologiques, écologiques et biochimiques qui distinguent et individualisent une famille, voire même un sous-ordre ou une race (cf. Dytiscides, Fourmis, Elatérides, Moustiques, Dermestides, etc.). Pour le reste, on ne peut guère espérer que l'étude des rapports des Insectes avec l'humidité apportera quelque lumière sur la succession phylogénétique et la parenté des groupes.

## BIBLIOGRAPHIE

1. BENTLEY, E. W. — The biology and behaviour of *Ptinus tectus* BOIE, a pest of stored products. V. Humidity reactions. *Jour. Exp. Biol.*, 1944, XX, 152.
2. DE MEILLON, B. — Some reactions of *Anopheles gambiae* and *Anopheles funestus* to environmental factors. *Publ. South Afric. Inst. Medic. Research*, 1937, VII.
3. FRAENKEL, G. et GUNN, D. L. — The orientation of animals. *Monogr. Animal Biol.*, Oxford Univ. Press, 1940.
4. GEISTHARDT, G. — Ueber die ökologische Valenz zweier Wanzenarten mit verschiedenen Verbreitungsgebiet. *Z. Parasitenkunde*, 1937, IX, 151.
5. GÖSSWALD, K. — Die Lebensdauer ökologisch verschiedener Ameisenarten unter dem Einfluss bestimmter Luftfeuchtigkeit und Temperatur. *Z. wissenschaft. Zool.*, 1938, CLI, 337.
6. GÖSSWALD, K. — Ueber den Feuchtigkeitssinn ökologisch verschiedener Ameisenarten und seine Beziehungen zu Biotop, Wohn- und Lebensweise. *Z. wissenschaft. Zool.*, 1940, CLIV, 247.
7. GUNN, D. L. — The humidity reactions of the wood-louse, *Porcellio scaber* (Latreille). *Jour. Exp. Biol.*, 1937, XIV, 178.



8. GUNN, D. L. et COSWAY, C. A. — The temperature and humidity relations of the cockroach. V. Humidity preference. *Jour. Exp. Biol.*, 1938, XV, 555.
9. GUNN, D. L. et KENNEDY, J. S. — Apparatus for investigating the reactions of land Arthropods to humidity. *Jour. Exp. Biol.*, 1936, XIII, 450.
10. GUNN, D. L. et PIELOU, D. P. — The humidity behaviour of the mealworm beetle, *Tenebrio molitor* L. III. The mechanism of the reaction. *Jour. Exp. Biol.*, 1940, XVII, 307.
11. HEIMBURGER, H. V. — Reactions of earthworms to temperature and atmospheric humidity. *Ecology*, 1924, V, 276.
12. HUNDERTMARK, A. — Ueber das Luftfeuchtigkeitsunterscheidungsvermögen und die Lebensdauer der drei in Deutschland vorkommenden Rassen von *Anopheles maculipennis* bei verschiedenen Luftfeuchtigkeitsgraden. *Z. angewandte Entom.*, 1938, XXV, 125.
13. KENNEDY, J. S. — The humidity reactions of the african migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* R. et F., gregarious phase. *Jour. Exp. Biol.*, 1937, XIV, 187.
14. LANGENBUCH, R. — Beiträge zur Kenntnis von *Agriotes lineatus* L. und *Agriotes obscurus* L. *Z. angewandte Entom.*, 1932, XIX, 278.
15. LECLERCQ, J. — Sur les conditions hygrométriques supportées par les Lombrics. *Bull. Soc. Roy. Sci. Liège*, 1944, XIII, 268.
16. LECLERCQ, J. — Influence de l'humidité sur la survie de quelques Coléoptères adultes. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 1946, 48.
17. LECLERCQ, J. — Les Hyménoptères et les conditions hygrométriques. *Bull. Soc. Entom. France*, 1946, 44.
18. LECLERCQ, J. — Comment conditionner l'humidité atmosphérique dans les milieux expérimentaux. *Natuurh. Maandblad*, 1946, XXXV, 7.
19. LECLERCQ, J. — Des Insectes qui boivent de l'eau. *Bull. Ann. Soc. Entom. Belg.*, 1946, LXXXII, 71.
20. LEES, A. D. — On the behaviour of wireworms of the genus *Agriotes* ESCH. (Coleoptera, Elateridae). I. Reactions to humidity. *Jour. Exp. Biol.*, 1943, XX, 43.
21. MARTINI, E. et TEUBNER, E. — Ueber das Verhalten von Stechmücken besonders von *Anopheles maculipennis* bei verschiedenen Temperaturen und Luftfeuchtigkeiten. *Arch. Schiffs- u. Tropenhygiene*, 1933, XXXVIII, 1.
22. MISSIROLI, A. — Influenza di alcuni fattori climatici sull' *Anopheles maculipennis*. *Riv. Malariologia*, 1936, XV.
23. NECHELES, H. — Observations on the causes of night activity in some insects. *Chinese Jour. Physiol.*, 1927, I, 143.
24. PARKER, G. H. et PARSHLEY, H. M. — The reactions of earthworms to dry and moist surfaces. *Jour. Exp. Zool.*, 1914, XI, 361.
25. PIELOU, D. P. — The humidity behaviour of the mealworm beetle, *Tenebrio molitor* L. II. The humidity receptors. *Jour. Exp. Biol.*, 1940, XVII, 295.
26. PIELOU, D. P. et GUNN, D. L. — The humidity behaviour of the mealworm beetle, *Tenebrio molitor* L. I. The reaction to differences of humidity. *Jour. Exp. Biol.*, 1940, XVII, 286.
27. SCHMIDT, G. — Beiträge zur Biologie der Aphodiinae. *Stettiner Entom. Zeitg.*, 1935, IVX, 293.
28. SOKOLOV, N. P. — An experimental hygrochamber for the study of the reactions of insects to humidity. *Izv. uzbek. Fil. Akad. Nauk. SSSR.*, 1940 82.

29. SUBKLEW, W. — Reizphysiologisches Verhalten der Larve von *Agriotes obscurus* L. *Z. vergleichende Physiol.*, 1934, XXI, 157.
30. TALBOT, M. — Distribution of ant species in the Chicago region with reference to ecological factors and physical toleration. *Ecology*, 1934, XV, 416.
31. THOMSON, R. C. M. — The reactions of mosquitoes to temperature and humidity. *Bull. entom. Res.*, 1938, XXIX, 125.
32. WALOFF, N. — The mechanisms of humidity reactions of terrestrial Isopods. *Jour. Exp. Biol.*, 1941, XVIII, 115.
33. WIGGLESWORTH, V. B. — The sensory physiology of the human louse, *Pediculus humanis corporis* DE GEER (Anoplura). *Parasitology*, 1941, XXXIII, 66.
34. WILLIAMS, O. L. — Some factors limiting the distribution of Termites. *Termites and Termite control*, Univ. California Press, 1934, chap. IV.
35. WOLF, A. V. — Studies on the behavior of *Lumbricus terrestris* L. to dehydration and evidence for a dehydration tropism. *Ecology*, 1938, XIX, 233.