

Reçu le 8 avril 1948.

INFLUENCE DES CONDITIONS HYGROMÉTRIQUES
SUR LES LARVES, LES NYMPHES ET LES ADULTES DE
« *TENEBRIOS MOLITOR* » L.

PAR

Jean LECLERCQ

(Institut Léon Fredericq, Laboratoires
de Chimie Physiologique, Université de Liège).

(3 figures)

Introduction

On sait depuis les travaux de BERGER (1907) et de BUXTON (1930) que les larves du *Tenebrio molitor* sont remarquables par leur résistance à la sécheresse : elles peuvent être maintenues en vie pendant plusieurs mois, au jeûne complet, dans une atmosphère pratiquement anhydre. Les œufs de la même espèce sont incontestablement plus sensibles à la sécheresse. Toutefois leur optimum hygrométrique situé vers 60% H. R. (MICHAL, 1931), est nettement inférieur à celui des œufs de la majorité des Coléoptères (LECLERCQ, 1948). Quant aux adultes, ils sont eux aussi typiquement euryhygres puisque c'est normalement dans les régions les plus sèches qu'ils s'installent lorsqu'on les met en présence d'un gradient d'humidité (PIELOU et GUNN, 1940; LECLERCQ, 1947). Ces résultats font considérer, à juste titre, le *Tenebrio molitor* comme un type d'Insecte très particulier, dont le métabolisme de l'eau mérite spécialement d'être réétudié. Entretenant l'étude de cette question, nous avons voulu préciser dans quelle mesure les conditions hygrométriques peuvent influencer la mortalité aux différents stades, la croissance des larves, le développement des nymphes et la longévité des adultes.

Il nous est agréable de remercier ici M. le professeur M. FLORKIN qui n'a cessé de nous prodiguer ses conseils et encouragements. Nous voulons aussi exprimer notre reconnaissance à M. le professeur Z. M. BACQ (Liège), à M. le professeur P. A. BUXTON (Londres) et à MM. les docteurs G. FRAENKEL et K. MELLANBY (Londres) qui nous ont fait profiter de leurs conseils et de l'équipement de leurs laboratoires pour nous permettre de mener à bien nos recherches.

Conditions générales d'élevage du « *Tenebrio molitor* »

La souche initiale qui a fourni tous les spécimens utilisés dans nos expériences fut une colonie de larves reçue en décembre 1945 du Pest Infestation Laboratory (Slough, Bucks). Les élevages successifs ont été réalisés dans des étuves aérées, à une température maintenue entre 25 et 28° C. Les sujets recevaient de la farine de froment non blutée, additionnée de 10% de levure (Dried Brewer's Yeast, Glaxo Lab.). Ce milieu nutritif répond aux exigences alimentaires du *Tenebrio molitor*. Il permet en outre la préparation aisée de rations bien homogènes, toujours identiques (TEISSIER, 1931 ; MARTIN et HARE, 1942).

La farine de froment a été préparée au laboratoire à partir de grains de froment toujours de même origine, débarrassés de toute impureté



FIG. 1. — Hygrostat pour l'élevage des larves à l'humidité constante de 55% H. R. (le récipient central contient une solution sursaturée de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$).

et moulus finement. Il convenait en effet d'éviter l'usage des farines du commerce qui sont généralement de pureté et de qualité fort inégales. Leur teneur en eau est variable et l'on peut rarement être sûr qu'elles n'ont subi aucune extraction préalable de son.

Cette valeur de t confère une probabilité de l'ordre de 0.03 à l'équivalence des moyennes. On peut donc conclure que les différences observées ont une valeur significative et que les larves en fin de croissance sont elles aussi retardées dans leur développement si le milieu vient à se déshydrater.

C) Influence du taux d'humidité sur la croissance pondérale. — Il est apparu que pour étudier cette question, il fallait s'adresser à des sujets strictement comparables du point de vue génétique, car il est fréquent que dans un même élevage général, on obtienne, en dépit de la constance des conditions écologiques, des nymphes très petites pesant moins de 100 mgr. et d'autres dépassant 200 mgr.

C'est pourquoi les 50 larves que nous avons mises en expérience pour obtenir les résultats du tableau II ont été choisies parmi la progéniture d'un seul couple ayant été lui-même élevé dans les conditions écologiques les plus favorables et les plus constantes.

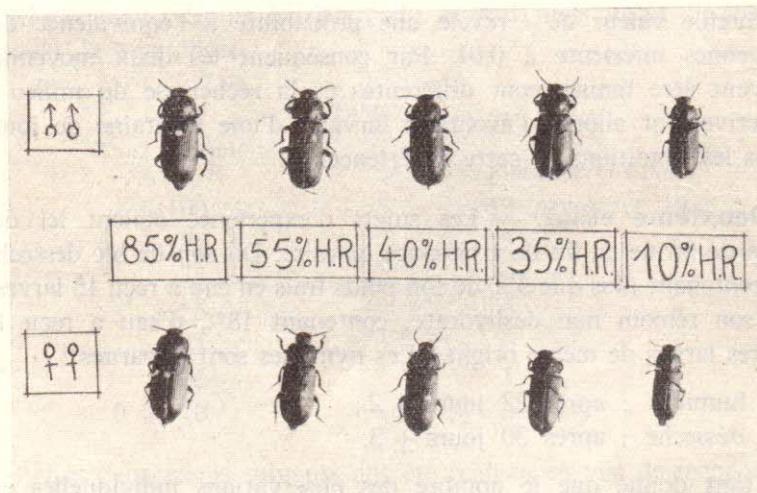


FIG. 2. — Adultes de *Tenebrio molitor* obtenus après élevage des larves à différents taux d'humidité.

Ces 50 larves furent réparties par lots de 10 dans 5 hygrostats du type de la fig. 1.

Après quelques semaines, les sujets élevés à 86% H. R. deviennent nettement plus gros que ceux que l'on maintient en atmosphère plus ou moins sèche.

Le tableau II donne les poids moyens (\pm l'erreur standard) des jeunes nymphes produites dans chaque cas. La fig. 2 représente une série d'adultes des deux sexes obtenus, dans ces élevages.

TABLEAU II

Taux d'humidité % H. R.	Poids moyen des jeunes nymphes obtenues après évolution larvaire dans des conditions d'humidité constante
86	203 mgr. (\pm 4)
55	140 mgr. (\pm 3)
40	133 mgr. (\pm 4)
35	126 mgr. (\pm 5)
0 à 10	88 mgr. (\pm 5)

D) Influence du taux d'humidité sur le développement des nymphes. — A température constante, quelle que soit l'humidité du milieu, le développement nymphal requiert toujours le même nombre de jours. A 27° C., il faut de 7 à 8 jours, de 23 à 25° C., il faut de 8 à 9 jours pour obtenir l'adulte. Les nymphes se développent aussi vite et aussi bien à 0% qu'à 100% H. R. Il faut cependant noter qu'aux conditions extrêmes de sécheresse et d'humidité, un certain nombre de nymphes donnent des adultes anormaux (fig. 3). Ces cas tétratologiques sont caractérisés par le fait que la partie antérieure du corps, tête et thorax, possède à l'éclosion tous les caractères morphologiques et pigmentaires de l'adulte, tandis que l'abdomen conserve plus ou moins l'aspect nymphal. Les ailes ne s'étendent pas normalement et restent à l'état de moignons tordus.

Notons qu'on peut encore obtenir des individus malformés tout à fait comparables en élevant les nymphes aux conditions extrêmes de température compatibles avec le développement (13° C. et 34-35° C.) (MICHAL, 1931). On en obtient aussi fréquemment dans les élevages surpeuplés où les jeunes nymphes sont constamment dérangées ou même mordues par les larves et les adultes. Enfin on peut en obtenir encore si on ligature, entre le thorax et l'abdomen, de jeunes nymphes élevées en air modérément sec, à 23-27° C., à l'abri de toute attaque de la part des autres stades de *Tenebrio* (fig. 3).



FIG. 3. — Adultes de *Tenebrio molitor* malformés (nymphes élevées dans l'air saturé, ou ligaturées).

E) Influence du taux d'humidité sur la longévité des adultes. — Le tableau III donne les moyennes que nous avons réunies en observant la longévité de deux séries d'adultes de *Tenebrio* à différents taux d'humidité. Il s'agissait d'individus exposés au taux considéré dès la fin de leur état nymphal et maintenus à ce taux jusqu'à leur mort. Les sujets de la première série ne reçurent aucune nourriture, ceux de la deuxième furent alimentés normalement. Chaque moyenne correspond à une dizaine d'observations.

TABLEAU III

Taux d'humidité % H. R.	Longévité moyenne sujets au jeûne	Longévité moyenne sujets nourris
100	13 jours	
86	24 »	environ 70 jours
75	24 »	» 65 jours
55	22 »	» 45 jours
35	16 »	
0 à 10	12 »	» 20 jours

F) Influence du taux d'humidité sur la fécondité des femelles. — Il s'est avéré difficile d'obtenir des chiffres très précis permettant de mettre en évidence un effet du taux d'humidité sur la fécondité des femelles. Tout d'abord l'importance des pontes et leur rythme varient énormément d'une femelle à l'autre ainsi que le notait déjà ARENDSEN HEIN (1920). De plus, les couples de *Tenebrio* ont l'habitude de dévorer un certain nombre de leurs œufs peu après la ponte, ainsi que font aussi les adultes de *Tribolium confusum* (PARK, 1933). Afin de réunir néanmoins quelques chiffres susceptibles d'être comparés, nous avons mis dix couples de *Tenebrio* adultes dans 10 grammes de farine chacun : cinq à 75% H. R., les 5 autres à 0-10% H. R. La farine de chaque série fut tamisée tous les 5 jours jusqu'au 20^e jour de vie adulte, et les œufs, retenus sur le tamis, furent comptés. Nous avons ainsi obtenu :

Nombre total d'œufs déposés par les 5 femelles tenues à 75% pendant 20 jours : 182.

Nombre total d'œufs déposés par les 5 femelles tenues à 0-10% pendant 20 jours : 48.

Conclusions

1. Mortalité des larves. — Dans l'atmosphère saturée d'humidité, les larves succombent en moins d'une semaine par suite de la prolifération des moisissures. Même la farine stérilisée fermente, dans cette condition par suite de l'introduction de spores que les larves de *Tenebrio* véhiculent normalement sur elles (LECLERCQ, 1948). A tous les taux d'humidité compris entre 86 et 0% H. R., les Vers de farine peuvent se développer mais la mortalité reste élevée autant à 86% H. R. qu'en air anhydre. La zone du gradient hygrométrique compatible avec une mortalité insignifiante est donc très étendue allant de 35 à 75% H. R.

Le privilège de pouvoir se développer même en air pratiquement anhydre n'est partagé que par un petit nombre d'autres Animaux, notamment les Insectes de la faune des déserts et quelques autres espèces inféodées aux denrées alimentaires sèches (BUXTON, 1932 ; LUDWIG, 1945).

2. Durée du stade larvaire. — Nous avons pu établir que les larves maintenues en atmosphère sèche mettent plus de temps pour achever leur développement que celles qui sont élevées dans

un milieu plus ou moins humide. Les larves de *Tenebrio molitor* réagissent donc à ce point de vue de la même façon que celles de plusieurs autres Insectes des produits entreposés pour lesquels la même démonstration fut faite déjà par MENUSAN (1934) (*Bruchus obtectus*), BECKER (1942) (*Anobium punctatum*) et FRAENKEL et BLEWETT (1944) (*Dermestes vulpinus* et *Ephestia kuchniella*).

3. Croissance pondérale et taille adulte. — Les chiffres du tableau II et la fig. 2 ont prouvé que les conditions hygrométriques influencent nettement le poids et la taille des nymphes ou des adultes fournis par des larves élevées en hygrostat. Plus le milieu d'élevage est humide et plus gros sont les spécimens qu'on obtient. Le *Tenebrio molitor* réagit donc, à ce point de vue, comme les *Bruchus obtectus* (MENUSAN, 1934), comme *Anthrenus* sp. (HERFS, 1936, cité par SPEYER, 1937) et comme *Ergates faber* (BECKER, 1942).

4. Développement des nymphes. — Chez les Coléoptères pour lesquels la question a été posée, on a constaté que la sécheresse du milieu tend à allonger la durée du stade nymphal (LUDWIG, 1936, pour *Popillia japonica* ; BUSNEL, 1939, pour le *Doryphore* ; EWER et EWER, 1942, pour *Ptinus tectus* ; etc...). Il en va tout autrement pour *Tenebrio molitor* dont les nymphes se développent en un nombre de jours constant, quelle que soit l'humidité de l'air.

Il reste difficile d'expliquer les anomalies que l'on observe chez les adultes issus de nymphes maintenues en air saturé aussi bien que dans l'air anhydre. Les conditions extrêmes de température et différents traumatismes amenant le même résultat, on peut considérer que ces malformations correspondent à une réaction courante des nymphes de *Tenebrio*, blessées ou dérangées au cours de leur développement. On pourrait imaginer que l'apparition de ces anomalies est en rapport avec une perturbation dans la diffusion d'une hormone produite dans la tête ou le thorax et déterminant l'apparition des caractères adultes. Malheureusement semblable hormone n'a pu être mise en évidence jusqu'ici chez aucun Insecte holométabole.

5. Longévité des adultes. — La longévité des adultes, au jeûne ou nourris, apparaît comme maximale dans les taux hygrométriques moyens, entre 40 et 86% H. R. Il est à noter que la saturation hygrométrique raccourcit la vie de moitié, tout autant

que l'air anhydre. Ce résultat est peut-être imputable, lui aussi, à la prolifération en air saturé, des spores de moisissures véhiculées par les *Tenebrio* adultes. Quoi qu'il en soit, le *Tenebrio molitor* diffère ici encore, de bon nombre d'autres Coléoptères. Nous avons montré antérieurement, en effet, que les Coléoptères adultes sont généralement beaucoup moins euryhygres et que, mis au jeûne, ils survivent beaucoup plus longtemps en air saturé qu'en atmosphère modérément sèche (LECLERCQ, 1946).

6. Fécondité des femelles. — DICK (1937) avait déjà constaté que les femelles de *Tenebrio molitor* augmentent l'importance de leurs pontes quand on les tient en milieu plus ou moins humide. Nous avons pu réunir quelques résultats qui montrent qu'il en est bien ainsi. Il semble d'ailleurs que ce soit là un phénomène général chez les Insectes vivant dans les denrées alimentaires sèches (HEADLEE, 1917 ; UVAROV, 1931 ; LUDWIG, 1945 ; RICHARDS, 1947).

BIBLIOGRAPHIE

1. ARENDSEN HEIN, S. A. — Studies on variation in the Mealworm *Tenebrio molitor*. *Jour. Genetics*, 1920, X, 227.
2. BECKER, G. — Ökologische und physiologische Untersuchungen über die holzzerstörenden Larven von *Anobium punctatum* De Geer. *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 1942, XXXIX, 98.
3. BECKER, G. — Beobachtungen und experimentelle Untersuchungen zur Kenntnis des Mulmbockkäfers (*Ergates faber* L.). *Z. angewandte Entom.*, 1942, XXIX, 1.
4. BERGER, B. — Über die Widerstandsfähigkeit der Tenebriolarven gegen Austrocknung. *Arch. ges. Physiol.*, 1907, CXVIII, 607.
5. BUSNEL, R. G. — Etudes physiologiques sur le *Leptinotarsa decemlineata* Say. 1939, *Paris, Le François*.
6. BUXTON, P. A. — Evaporation from the Mealworm and atmospheric humidity. *Proc. Roy. Soc. Lond. (B)*, 1930, CVI, 560.
7. BUXTON, P. A. — Terrestrial Insects and the humidity of their environment. *Biol. Rev.*, 1932, VII, 275.
8. DICK, J. — Oviposition in certain Coleoptera. *Ann. applied Biol.*, 1937, XXIV, 762.
9. EWER, D. F. et EWER, R. F. — The biology and behaviour of *Ptinus tectus* Boie, a pest of stored products. 3 Part. *Jour. Exp. Biol.*, 1942, XVIII, 290.
10. FRAENKEL, G. & BLEWETT, M. — The utilisation of metabolic water in insects. *Bull. Entom. Research*, 1944, XXXV, 127.
11. HEADLEE, T. J. — Some facts relative to the influence of atmospheric humidity on Insect metabolism. *Jour. economic Entom.*, 1917, X, 31.
12. LECLERCQ, J. — Comment conditionner l'humidité atmosphérique dans les milieux expérimentaux. *Naturhistorisch Maandblad*, 1946, XXXV, 7.
13. LECLERCQ, J. — Influence de l'humidité sur la survie de quelques Coléoptères adultes. *Ann. Soc. Roy. Zoolog. Belg.*, 1946, LXXVII, 48.

14. LECLERCQ, J. — Mise en évidence de réactions au gradient d'humidité chez plusieurs Insectes. *Arch. internat. Physiol.*, 1947, LV, 93.
 15. LECLERCQ, J. — Influence des conditions hygrométriques sur les œufs de *Melasoma populi* L. *Bull. Ann. Soc. Entom. Belg.*, 1948, LXXXIV, 26.
 16. LECLERCQ, J. — Enquête parasitologique sur le Ver de farine, *Tenebrio molitor* L. *Lambillionea*, XXXVIII, 1948, sous presse.
 17. LUDWIG, D. — The effect of dessiccation on survival and metamorphosis of the Japanese beetle (*Popillia japonica* Newman). *Physiol. Zool.*, 1936, IX, 27.
 18. LUDWIG, D. — The effects of atmospheric humidity on animal life. *Physiol. Zool.*, 1945, XVIII, 103.
 19. MARTIN, H. E. et HARE, L. — The nutritive requirements of *Tenebrio molitor* larvæ. *Biol. Bull.*, 1942, LXXXIII, 428.
 20. MICHAL, K. — Die Beziehung der Populationsdichte zum Lebensoptimum und Einfluss des Lebensoptimums auf das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei Mehlwurm und Stubenfliege. *Biol. Gener.*, 1931, VII, 631.
 21. PARK, T. — Studies in population physiology. II. Factors regulating initial growth of *Tribolium confusum* populations. *Jour. Exper. Zool.*, 1933, LXV, 17.
 22. PIELOU, D. P. et GUNN, D. L. — The humidity behaviour of the mealworm beetle, *Tenebrio molitor* L. I. *Jour. Exper. Biol.*, 1940, XVII, 286.
 23. RICHARDS, O. W. — Observations on grain-weevils, *Calandra*, I. General biology and oviposition. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1947, CXVII, 1.
 24. SIMPSON, G. G. et ROC, A. — Quantitative Zoology, 1939, New York, Mc Graw Hill.
 25. SPEYER, W. — Entomologie. 1937, Dresden et Leipzig, Steinkopff.
 26. TEISSIER, G. — Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 1931, IX, 29.
 27. UVAROV, B. P. — Insects and climate. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 1931, LXXIX, part. 1.
-