

ECOLOGIE ET PHYSIOLOGIE DES POPULATIONS DE *TENEBRIO MOLITOR* L.

(Insecte, Coléoptère)

par

JEAN LECLERCQ

(Laboratoire de Biochimie, Institut Léon Fredericq, Université de Liège, Belgique)

Received April 24, 1950.

Le *Tenebrio molitor* est une espèce remarquablement variable dans ses caractères tant pigmentaires (E. P. FERWERDA, 1928; J. J. SCHURMAN, 1937) que morphologiques (E. G. BAYFORD, 1947) et bionomiques (S. A. ARENDSSEN HEIN, 1920, 1923; R. T. COTTON et R. A. St. GEORGE, 1929 et G. TEISSIER, 1931). Nous poursuivons depuis 1946 une série de recherches visant à analyser la variabilité de deux caractères bionomiques qui se prêtent particulièrement à une étude statistique: la durée de l'état larvaire et le poids des nymphes. Nous avons montré précédemment que le degré hygrométrique de l'air et l'hydratation de la nourriture influencent ces deux composantes de la courbe de croissance (J. LECLERCQ, 1948). Nous envisagerons ci-après l'influence de la température, de la densité des populations, de la quantité de la nourriture et de l'hérédité.

Tous nos élevages ont été effectués avec les descendants d'une population unique d'environ 200 individus. Cette population était du type de celles que l'on rencontre couramment dans les élevages commerciaux de vers de farine mais elle ne comptait aucun individu de l'espèce voisine, *Tenebrio obscurus*, et nous avons veillé à ce qu'aucun *Tenebrio molitor* d'une autre origine n'y fut introduit au cours de nos études.

La durée totale des stades larvaires a été déterminée, suivant les nécessités, à 5 ou à 15 jours près. Les nymphes ont été pesées entre la première et la 48^e heure qui suit leur apparition; ce poids a été déterminé à 0.5 mgr. près. Sauf avis contraire, les larves ont effectué leur développement dans des milieux nutritifs ne comportant ni des oeufs, ni des nymphes, ni des adultes.

1. Recherche d'une température optimale.

Le Tableau I réunit toutes les données actuellement disponibles permettant de discuter de l'influence de la température sur la durée des stades larvaires chez *Tenebrio molitor*. On peut en conclure que l'optimum est compris entre 25 et 28° C. et que l'action de la température sur la croissance des larves obéit pratiquement à la loi de VAN 'T HOFF avec un Q_{10} voisin de 2. Tenant compte également des indications de S. A. ARENDSSEN HEIN (1920, 1923), E. P. FERWERDA (1928), K. MICHAL (1931) et F. ZACHER (1933) au sujet de l'influence de la température sur la mortalité des différents stades, nous avons adopté $\pm 27^\circ$ C. comme température optimale pour nos élevages ultérieurs. L'étuve que nous avons utilisée donne comme extrêmes exceptionnels 25 et 29° C. Nous y avons également réglé l'humidité à $\pm 75\%$ H.R. (extrêmes exceptionnels: 60 et 85 % H.R.), suivant nos résultats antérieurs (1948) relatifs à l'influence de l'humidité sur les différents états du développement.

2. Variabilité de la durée de l'évolution larvaire et du poids des nymphes dans des élevages à température et humidité optimales.

a) Durée de l'évolution larvaire.

La fig. 1 présente, groupées de 20 en 20 jours, les valeurs qui ont été obtenues en déterminant individuellement la durée de l'état larvaire pour 1187 larves élevées à $\pm 27^\circ$ C.

et $\pm 75\%$ H.R. Ces larves reçurent une nourriture qualitativement très favorable (farine de froment non blutée + 10 % de levure de brasserie sèche) mais la densité des populations et la quantité de nourriture n'ont pas fait l'objet d'un contrôle.

Il apparaît dans ces conditions que:

1°) La durée de l'évolution larvaire est un caractère très variable (entre 80 et 260 jours), moins variable cependant que dans les élevages qui s'effectuent sans qu'aucun facteur écologique ne soit contrôlé (cf. chiffres de R. T. COTTON et R. A. St. GEORGE, 1929; K. MICHAL, 1931, etc. au tableau I).

Tableau I. *Influence de la température sur la durée de l'état larvaire.*

Températures	Durée de l'état larvaire	Auteurs des observations
Non chiffrée (\pm température courante des entrepôts de céréales en Allemagne)	450 à 600 jours	MEISSNER (1907)
Non chiffrée (température des entrepôts de céréales à Washington)	281 à 629 jours (moyenne: 501 jours)	COTTON et St. GEORGE (1929)
Température du laboratoire	200 à 700 jours	MICHAL (1931)
22.5 à 27.5° (moyenne 25°C)	150 à 550 jours	ARENDSSEN HEIN (1920)
25° C. (constants)	90 à 350 jours (moyenne: 206 jours)	données originales
25 à 27° C.	180 à 240 jours	ARENDSSEN HEIN (1923)
27° C. (constants)	70 à 248 jours	données originales
28° C.	160 à 180 jours ?	LEPESME (1944)
30° C.	„développement retardé”	ARENDSSEN HEIN (1923)

2°) Les valeurs individuelles groupées de 20 en 20 jours se disposent suivant une courbe de GAUSS tout à fait typique si l'on considère l'ensemble des résultats pour les deux sexes. Il n'en est plus de même si l'on examine séparément la distribution des valeurs obtenues pour les mâles et pour les femelles. Les mâles ont une tendance marquée à se développer plus vite que les femelles, fait sur lequel nous avons déjà insisté (J. LECLERCQ 1948). Mais il semble bien aussi que la courbe des mâles soit plus irrégulière et, en tous cas, présente un sommet plus large que la courbe des femelles.

b) *Poids des nymphes.*

Les fig. 2 et 3 présentent, groupées de 10 en 10 mgr., les valeurs qui ont été obtenues en pesant individuellement 655 mâles et 490 femelles élevés jusqu'au stade nymphal à $\pm 27^\circ \text{C}$. et 75 % H.R. Il apparaît que:

1°) Malgré le contrôle de la température et de l'humidité et bien que tous les individus aient reçu une même nourriture favorable, le poids des nymphes varie entre des extrêmes très éloignés (de 60 à 290 mgr.). Cette variabilité affecte tout autant la taille des individus et on sait qu'on peut rencontrer dans le même élevage, des adultes de *Tenebrio molitor* qui sont jusqu'à 2 et 3 fois plus gros l'un que l'autre.

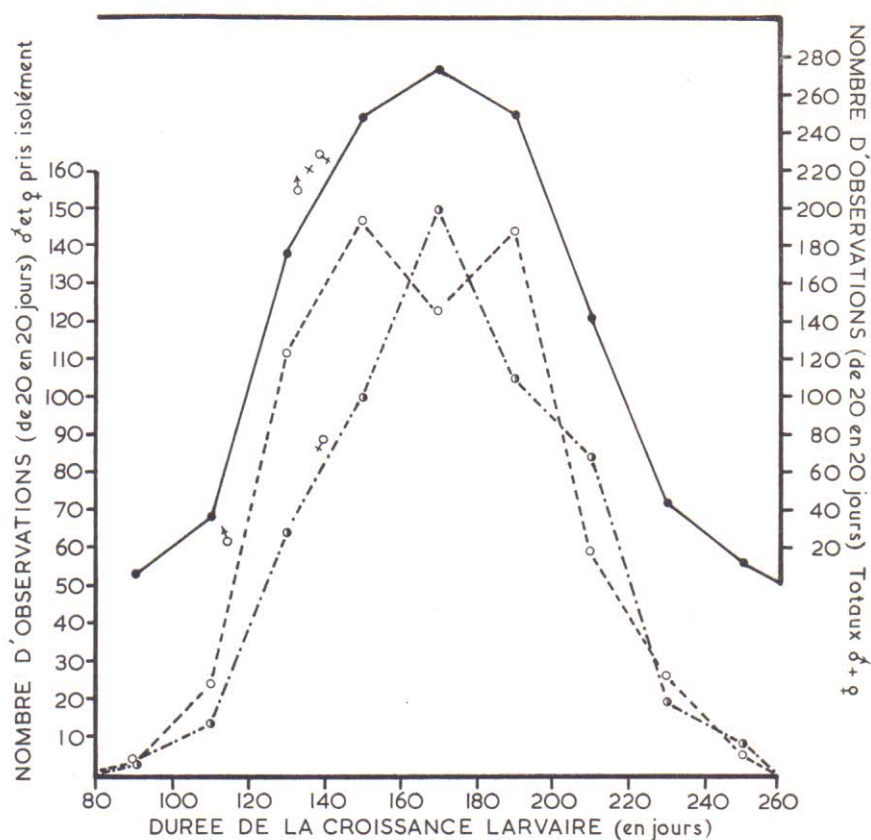


Fig. 1. Durée de l'état larvaire (résultats obtenus pour les mâles, les femelles et les mâles + femelles, à 27° C., 75 % H. R., élevages dans la farine).

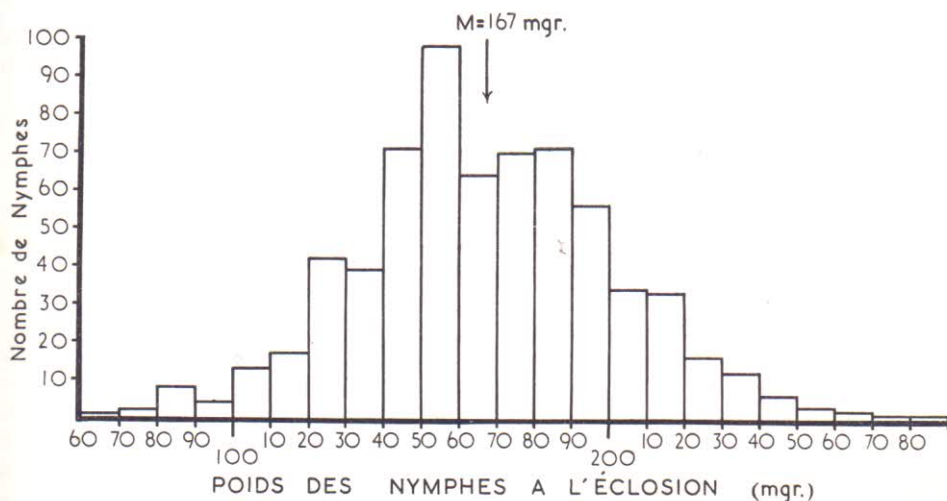


Fig. 2. Poids des nymphes mâles issues de larves élevées dans la farine, à 27° C et 75 % H.R.

2°) A l'inverse de ce que T. PARK (1936) a observé pour *Tribolium confusum*, les nymphes destinées à donner des mâles pèsent en moyenne quelques milligrammes de plus que les femelles. Cette différence ne se marque cependant que si l'on considère des lots importants de nymphes: il faut comparer au moins une cinquantaine d'individus des deux sexes pour qu'elle se traduise par une différence statistiquement significative.

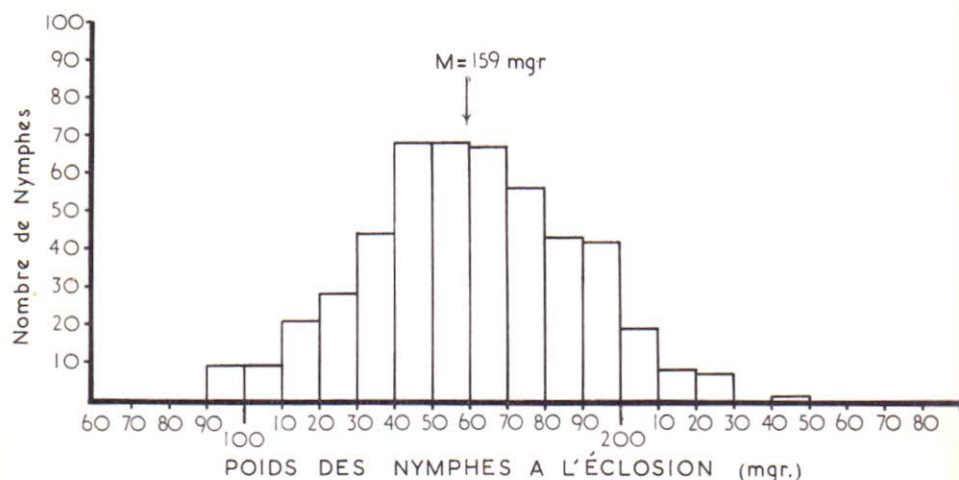


Fig. 3. Poids des nymphes femelles issues de larves élevées dans la farine, à 27° C. et 75 % H.R.

3°) Les poids obtenus pour les deux sexes se répartissent en une courbe qui tend plus ou moins vers la courbe théorique de GAUSS. Ce résultat n'exclut pas l'hypothèse suivant laquelle les populations considérées sont hétérogènes. En effet le sommet de la courbe est très large, groupant plusieurs dizaines de milligrammes. La variabilité des mâles est nettement plus grande que celle des femelles et la courbe de ces dernières est moins atypique malgré un nombre d'observations plus limité. Il a été tenu compte de ce résultat et de celui du § a) 2°) dans la discussion des résultats en sorte qu'aucune des différences relatées ultérieurement ne soit imputable à une différence dans la proportion des sexes.

3. Influence de la quantité de nourriture.

a) Durée de l'évolution larvaire.

Les résultats du tableau II démontrent que les larves de *Tenebrio molitor* effectuent leur croissance en des temps d'autant plus courts que la nourriture est plus abondante.

Tableau. II.

Conditions alimentaires	Moyennes obtenues pour la durée de l'évolution larvaire (± erreur standard)
1°) <i>Élevage de colonies peu denses, comportant de 1 à 13 individus:</i>	
2 gr. farine par sujet	159 jours (± 5 jours)
2 " " " "	150 " ± 4 "
1.5 " " " "	156 " ± 11 "
1.5 " " " "	169 " ± 2 "
1 " " " "	179 " ± 3 "
2°) <i>Élevage de colonies très denses:</i>	
1 gr. farine par sujet	197 jours (± 5 jours)
1.5 " " " "	207 " ± 4 "

b) *Poids des nymphes.*

Le tableau III donne les poids obtenus en élevant deux séries de 130 larves, l'une recevant 1 gr. de farine par sujet, l'autre $\frac{1}{2}$ gr. de farine par sujet.

Tableau III.

Densité de la population	Conditions alimentaires	Poids des nymphes obtenues		
		Minima	Maxima	Moyennes et erreur standard
130 larves	1 gr. par sujet	132 mgr.	243 mgr.	183 mgr. (± 4 mgr.)
130 larves	$\frac{1}{2}$ gr. par sujet	106 mgr.	248 mgr.	156 mgr. (± 4 mgr.)

En réduisant la quantité de nourriture disponible, on obtient donc des nymphes non seulement plus tardives mais aussi moins lourdes. On avait tout lieu de s'attendre à ce résultat identique à ce qui fut observé déjà pour *Ephestia elutella* (O. W. RICHARDS et N. WALOFF, 1946), pour *Calandra granaria* (O. W. RICHARDS, 1948) etc.; mais il faut remarquer que la diminution statistiquement significative du poids moyen n'est pas accompagnée d'une diminution des poids maxima. En d'autres termes, dans les conditions des élevages considérés, les moyennes les plus basses résultent du fait qu'un plus grand nombre d'individus donnent des nymphes moins lourdes et non de ce que les poids élevés deviendraient inaccessibles pour certains individus.

4. *Influence de la densité des colonies.*a) *Durée de l'évolution larvaire.* (Tableau 4).Tableau 4. *Elevage de larves variablement groupées mais recevant une quantité constante de nourriture (1 gr. de farine seule ou 1 gr. de farine additionnée de levure).*

Nombre de sujets mis en élevage	Nombre de nymphes obtenues	Poids moyen des nymphes et erreur standard	Durée de l'évolution larvaire
1°) <i>Larves recevant de la farine.</i>			
10	9	179 jours (± 3 jours)	
130	42	197 „ ± 5	
2°) <i>Larves recevant de la farine + levure.</i>			
200	{ ♂♂: 79 { ♀♀: 54	{ 152 jours (± 4) { 159 „ ± 5	
600	{ ♂♂: 153 { ♀♀: 137	{ 169 „ ± 2 { 171 „ ± 2	

Les différences entre les moyennes du Tableau 4 étant statistiquement significatives (probabilité à l'équivalence des moyennes inférieure à 0.10), il est évident que le grouperment des larves joue un rôle dans la détermination de la durée des stades larvaires. Les conditions dans lesquelles les élevages ont été réalisés excluent une intervention directe de la quantité de nourriture disponible. Mais on peut admettre que dans les colonies les plus denses, il y a une compétition accrue entre les individus même si la quantité de nourriture est proportionnelle au nombre d'individus. En effet, J. HAHN (1932) a montré que les larves de *Tenebrio molitor* présentent des réactions thigmotactiques et tendent à se

rassembler en groupes généralement au fond des élevoirs. Il en résulte que la densité des colonies intensifie inévitablement les dérangements mutuels et que ceux-ci diminuent le profit que la plupart des individus peuvent tirer d'une nourriture déterminée.

b) Poids des nymphes.

En général, la densité des colonies influence le poids des nymphes dans le même sens que la quantité de nourriture disponible. C'est ainsi que les larves déjà mentionnées au 2°) du Tableau 4 (nourries de farine + levure) ont fourni des nymphes pesant:

172 mgr. (\pm 5 mgr.) pour les sujets issus de la colonie comptant 200 larves au départ, et

155 mgr. (\pm 5 mgr.) pour les sujets issus de la colonie comptant 600 larves au départ.

Dans certains cas cependant, c'est l'inverse que l'on observe. Ainsi les poids moyens correspondant au 1°) du Tableau 4 (larves nourries de farine seule), se répartissent comme suit:

157 mgr. (\pm 14 mgr.) pour les sujets issus de la colonie comptant initialement 10 larves, et

168 mgr. (\pm 4 mgr.) pour les sujets issus de la colonie comptant initialement 130 larves.

Nous pourrions multiplier les exemples qui montrent que le poids moyen des nymphes est augmenté ou diminué suivant que le facteur densité des colonies est ou n'est pas associé avec une très bonne nutrition. Tout ce passe donc comme si, dans certains conditions, la densité des colonies pouvait impliquer une sorte d'effet de groupe favorisant la croissance.

Il faut aussi faire ici la même remarque que celle que nous avons formulée en étudiant l'influence de la quantité de nourriture: les moyennes varient mais la distribution des poids individuels reste comprise entre les même valeurs extrêmes.

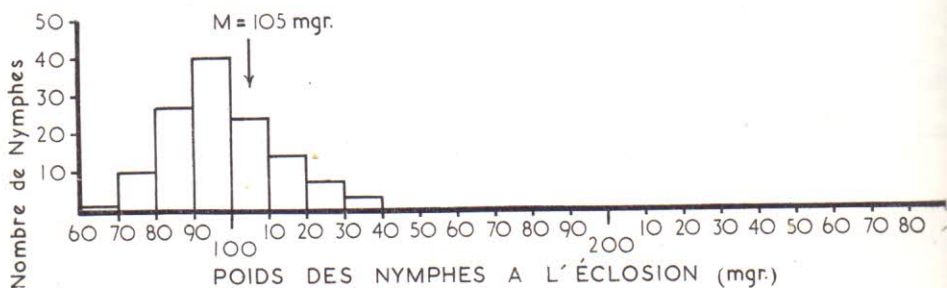


Fig. 4. Poids des nymphes issues d'une colonie surpeuplée et mal nourrie.

5. Combinaison des effets dus à la quantité de nourriture disponible et à la densité absolue des colonies.

Nous avons souligné le fait que dans les conditions des élevages précités, la densité des colonies et la quantité de nourriture influencent les valeurs moyennes, mais non la marge de variation des caractères bionomiques considérés. Il était intéressant de chercher à savoir si cette conclusion vaudrait encore pour les conditions extrêmes, c'est-à-dire pour des ensembles de résultats obtenus en élevant individuellement avec une nourriture très abondante un nombre suffisant de larves et pour des colonies surpeuplées maintenues en état de malnutrition.

En ce qui concerne la durée de l'évolution larvaire, nous pouvons simplement dire qu'en élevant des larves individuellement avec une grande quantité de farine, on obtient des nymphes qui s'échelonnent entre le 110^e et le 220^e jour après l'éclosion de l'oeuf, tandis qu'en élevant des larves en colonies surpeuplées, on obtient des nymphes qui

s'échelonnent entre le 80^e et le 260^e jour si les sujets d'expérience reçoivent un minimum de farine pendant toute leur croissance. Si ces dernières larves sont laissées pendant des périodes variables sans farine, elles peuvent prolonger leur vie larvaire pendant plus de 500 jours.

En ce qui concerne *le poids des nymphes*, l'élevage individuel de *larves abondamment nourries* donne des résultats du type suivant qu'il y a lieu de comparer aux fig. 2, 3 et 4:

Tableau 5.

Conditions alimentaires	Nombre d'observations	Minima	Poids des nymphes	
			Maxima	Moyennes et erreur standard
2 gr. par larve tous les mois	29	150 mgr.	264 mgr.	195 mgr. (± 4 mgr.)
2 gr. par larve tous les 50 jours	14	143 mgr.	223 mgr.	178 mgr. (± 5 mgr.)

Dans ces conditions, la marge de variation des poids individuels est très nettement déplacée vers les valeurs élevées.

La fig. 4 présente la distribution des poids de nymphes qui furent obtenues à partir d'une colonie surpeuplée, comportant initialement plusieurs milliers d'individus grouillant littéralement sur quelques grammes de son et de farine, mêlés de cadavres d'adultes, de nymphes dévorées, d'exuvies et d'excréments. La marge de variation des poids individuels est, cette fois, très fortement déplacée vers les valeurs minimales.

On peut donc conclure que la marge de variation des caractères bionomiques considérés peut être très sensiblement réduite si on élève les larves de *Tenebrio molitor* dans des conditions extrêmes de densité des colonies et de quantité de nourriture. Pour le poids des nymphes, la marge de variation ne s'étend en aucun cas au-delà des valeurs limites des fig. 2 et 3 qui peuvent être atteintes normalement dans les colonies maintenues en conditions modérées. Il en est de même pour la durée de l'évolution larvaire sauf dans les cas où les conditions présentées impliquent l'interférence de l'inanition.

6. Influence du cannibalisme.

Si l'on considère à nouveau les résultats du Tableau 4, on constate que la mortalité des larves de *Tenebrio* est d'autant plus élevée que la densité des colonies est forte. En effet, on a observé:

10 % de mortalité larvaire pour une colonie de 10 sujets
 63 % „ „ „ „ „ „ „ „ 130 sujets.

En réalité, il n'arrive jamais qu'une colonie de *Tenebrio* fournisse autant de nymphes qu'elle comptait initialement de larves et même dans les élevages peu denses et bien alimentés, il faut toujours s'attendre à une mortalité larvaire de l'ordre de 40 %. Cette mortalité est due, pour la plus grande part au cannibalisme des larves qui dévorent aussi, si l'occasion leur en est donnée, les exuvies de leurs congénères, les oeufs, les nymphes et les cadavres d'adultes. Une pratique aussi généralisée du cannibalisme doit avoir des répercussions sur la physionomie des colonies de *Tenebrio molitor*, non seulement parce qu'elle réduit le nombre des individus mais aussi parce qu'elle influence la nutrition des sujets qui s'y livrent. Il y avait donc lieu d'étudier l'influence du cannibalisme sur la courbe de croissance des larves et de comparer les résultats aux données exposées précédemment au sujet de l'influence de la qualité de la nourriture.

Il faut d'abord considérer que les larves bien vivantes et les nymphes de *Tenebrio*

molitor contiennent normalement de 55 à 65 % de leur poids en eau. Dans les conditions de nos élevages, la teneur en eau de la farine ne dépassant jamais 20 à 25 %, il est donc évident que le cannibalisme doit influencer la croissance en favorisant le métabolisme de l'eau (cf. J. LECLERCQ, 1948). R. SUMMER (1933, 1936) ayant montré que les Grégaires du tube digestif des *Tenebrio* activent le développement des larves, il est possible aussi que l'une des conséquences d'un comportement cannibale soit un enrichissement de la faune intestinale symbiotique lequel pourrait aussi agir sur la courbe de croissance.

Tableau 6. Elevages „ab ovo” dans différents milieux nutritifs à base de farine à 80 % d'extraction. Dix larves dans chaque condition.

	Farine seule (colonie de 10 individus)	+ poudre de <i>Tenebrio</i>	+ poudre dégraissée de <i>Tenebrio</i>	+ Exuvies larvaires de <i>Tenebrio</i>	Farine seule (colonie de 130 individus)
1°) Poids moyens successifs des larves					
24° jours	3.5 mg.	6.8 mg.	4.8 mg.	4.4 mg.	6.5 mg.
41° „	8.6 „	39.9 „	25.9 „	17.4 „	27.9 „
53° „	13.7 „	80.0 „	58.0 „	40.0 „	—
63° „	17.1 „	115.9 „	86.3 „	59.3 „	73 „
93° „	56.2 „	177.7 „	170.2 „	143.7 „	156 „
118° „	117.3 „	191.2 „	194.6 „	162.4 „	176 „
2°) Durée moyenne du développement des larves					
	179 jours	152 jours	152 jours	148 jours	197 jours
	± 3	± 14	± 10	± 6	± 5
3°) Poids moyen des nymphes					
	157 mg.	159 mg.	166 mg.	155 mg.	168 mg.
	± 12	± 7	± 10	± 13	± 4

Tableau 7. Elevages „ab ovo” dans différents milieux nutritifs à base de farine non tamisée. Dans chaque condition: 6 sujets.

	Farine non tamisée	Farine non tamisée + levure	Farine non tamisée + poudre de <i>Tenebrio</i>
1°) Poids moyens successifs des larves			
35° jours	7.2 mg.	10.3 mg.	10.1 mg.
53° „	17.6 „	46.8 „	44.4 „
73° „	59.2 „	138.8 „	128.4 „
112° „	104.0 „	240.0 „	193.0 „
2°) Durée moyenne du développement des larves			
	156 jours	116 jours	113 jours
	± 11	± 8	± 4
3°) Poids moyen des nymphes			
	136 mg.	210 mg.	179 mg.
	± 15	± 11	± 9

Au cours des expériences dont les résultats sont présentés aux Tableaux 6, 7 et 8, nous avons éliminé l'incidence de ces deux facteurs en nourrissant des séries de larves avec de la farine additionnée de poudres stérilisées et déshydratées de vers de farine adultes.

Tableau 8. *Elevages dans différents milieux à base de farine tamisée ou non tamisée. Au départ les larves étaient âgées d'une centaine de jours et pesaient en moyenne 130 mgr. (aucune plus de 140 ni moins de 120 mg.).*

	Farine non tamisée	Farine à 80 % d'extraction ?		
		seule	+ 5 % de poudre de <i>Tenebrio</i>	+ 5 % de poudre dégraissée de <i>Tenebrio</i>
Nombre d'observations .	39	45	18	13
Temps requis pour l'apparition des nymphes . . .	47 jours	65 jours	44 jours	40 jours
Poids moyen des nymphes	163 mg.	159 mg.	161 mg.	169 mg.

Conclusions.

1°) Les larves qui reçoivent avec leur nourriture de la poudre d'adultes de leur espèce tendent à accélérer leur croissance, surtout au début de leur vie larvaire (Tableaux 6 et 7), elle fournissent des nymphes hâtives (Tableaux 6, 7, 8) ou plus grosses (surtout Tableau 7).

2°) L'addition d'une poudre d'adultes de *Tenebrio* produit des effets comparables à ceux que l'on observe a) en valorisant la farine blutée par l'addition de levure (Tableau 7) ou b) en réalisant des élevages à population dense dans lesquels une forte proportion d'individus dépendent du cannibalisme pour assurer leur croissance. De même que la levure, le cannibalisme rend aux milieux nutritifs les facteurs que la levure perd au blutage.

3°) Les facteurs actifs apportés par la poudre de vers de farine ne se trouvent pas dans la fraction liposoluble du corps des adultes. Il ne peut s'agir non plus d'une source intéressante de glucides, car la farine est un aliment très riche et le corps des insectes est très pauvre en glucides. On peut donc conclure que le cannibalisme fournit aux individus qui le pratiquent deux types de substances importantes pour la croissance et les métamorphoses: des protéines et des vitamines hydrosolubles. Une dernière expérience nous a permis de vérifier définitivement cette conclusion: les jeunes larves de *Tenebrio molitor* ne peuvent croître normalement si on leur offre un mélange de caséine et de poudre d'adultes de leur espèce, ni un mélange de poudre d'adultes et de vitamines hydrosolubles; par contre on obtient une croissance satisfaisante si on leur offre un mélange de poudre d'adultes et de glucose ou d'amidon.

4°) Si on examine à la lumière des résultats précédents les constatations faites antérieurement en étudiant l'influence de la densité des colonies et de la quantité de nourriture disponible, on trouve une explication raisonnable au fait que 1°) la marge de variation des valeurs individuelles reste toujours considérable dans les élevages modérément peuplés, 2°) cette marge diminue lorsqu'on procède à des élevages individuels ou à des élevages surpeuplés, et 3°) la densité des colonies agit de façon différente suivant la qualité de la nourriture. Il faut en effet distinguer deux éléments dans l'influence de la densité des populations sur la croissance des larves. D'une part, la diminution de la nourriture disponible, la compétition et l'augmentation des dérangements mutuels tendent à retarder le développement et à faire apparaître des nymphes de poids réduit. D'autre part, la pratique du cannibalisme, d'autant plus généralisée que les colonies sont plus denses, tend à faire apparaître des nymphes précoces sinon plus lourdes. Dans les élevages vraiment surpeuplés, un troisième élément intervient: le petit nombre d'individus qui

survivent jusqu'à la métamorphose a bénéficié d'un régime relativement riche en protéines et en vitamines, mais très pauvre en glucides. Or le *Tenebrio molitor* est très sensible aux différences dans la teneur en glucides de ses aliments (J. LECLERCQ, 1948) et il s'ensuit que tous les poids sont déplacés vers les minima et que les courbes de distribution se rapprochent de la courbe théorique de GAUSS (cf. fig. 4).

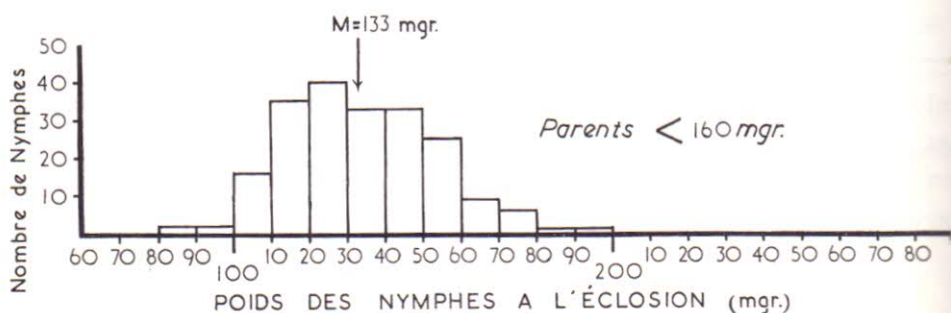


Fig. 5

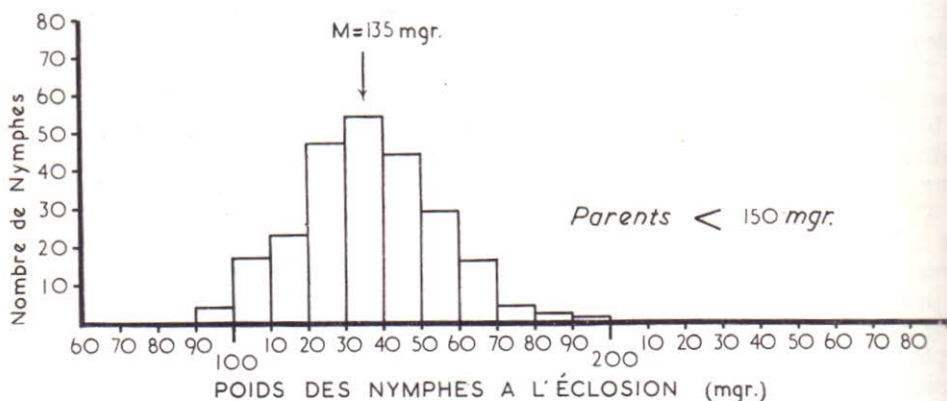


Fig. 6

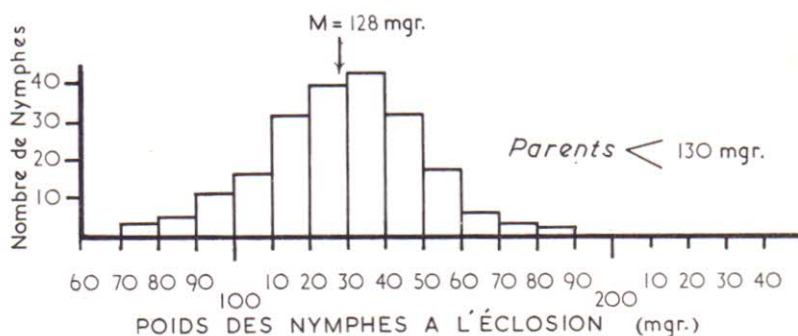


Fig. 7

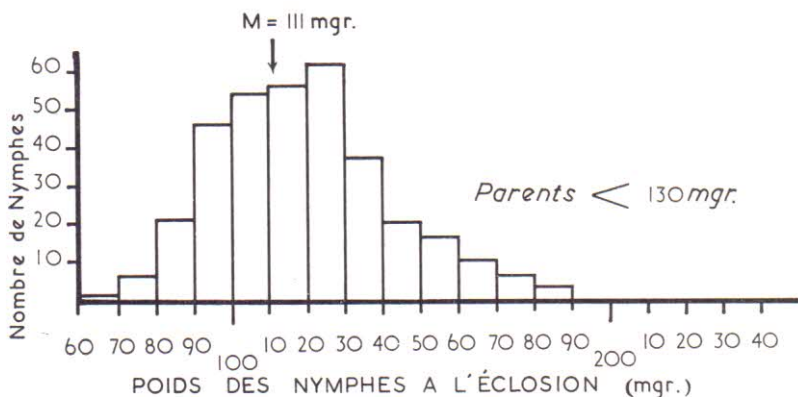


Fig. 8

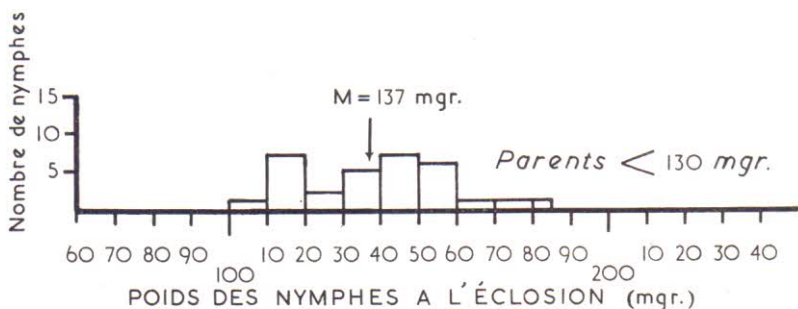


Fig. 9

Fig. 5, 6, 7, 8 et 9. Poids des nymphes issues de colonies sélectionnées (parents pesant moins de 160 mgr. pour fig. 5 et 6, moins de 130 mgr. pour fig. 7, 8, 9). Noter l'influence du surpeuplement (fig. 8) et de l'isolement des larves (fig. 9).

7. Mise en évidence de races physiologiques.

On a pu constater précédemment qu'il est impossible d'obtenir une courbe de GAUSS typique lorsqu'on réunit les poids individuels d'un très grand nombre de nymphes issues d'élevages réalisés à température et degré hygrométrique constants, dans de la farine homogène. Il s'est avéré que la quantité de nourriture disponible, la densité des colonies et le cannibalisme peuvent modifier les moyennes calculées pour le poids des nymphes et pour la durée des états larvaires, mais que, normalement, l'aire de dispersion des valeurs reste inchangée et toujours très étendue. La question se posait donc de savoir s'il n'existe pas au sein des colonies courantes de *Tenebrio molitor* des races physiologiques du type de celles découvertes par L. C. BIRCH (1944) et O. W. RICHARDS (1944) chez *Calandra oryzae* L. et par O. W. RICHARDS (1948) chez *Calandra granaria* L. Des essais de sélection massale ont été entrepris en vue de répondre à cette question.

A. Dans une première série d'élevages, nous avons éliminé d'une colonie toutes les nymphes pesant plus de 160 mgr. et nous avons permis aux autres de donner leurs adultes et de se reproduire dans de la farine additionnée de levure. La progéniture de ces nymphes de poids médiocres a fourni une première génération de nymphes de poids aussi variables que ceux des élevages sélectionnés (F_1). La même opération sélective a été répétée avec

ces nymphes, ce qui a permis d'obtenir une deuxième génération (F_2 , fig. 5) dont les poids étaient compris entre 80 et 200 mgr., avec comme moyenne 133 mgr., la distribution étant ici non seulement déplacée vers les poids inférieurs mais encore plus rapprochée de la courbe théorique de GAUSS. Enfin, une troisième et une quatrième génération (F_3 et F_4), élevées avec farine sans levure, ont permis de tracer les diagrammes plus satisfaisants encore (fig. 6 et 7), les poids s'y échelonnant entre 70 ou 80 mgr. jusqu' à 190 mgr., avec comme moyennes 135 et 128 mgr., et des distributions s'apparentant de façon indiscutable avec la courbe de GAUSS. Il existe donc, dans les colonies étudiées, un premier type génétique caractérisé par la tendance à fournir des nymphes dont le poids moyen est compris entre 125 et 135 mgr., lorsque les élevages sont réalisés dans de la farine non blutée (avec ou sans levure), les sujets étant modérément groupés et recevant une nourriture abondante.

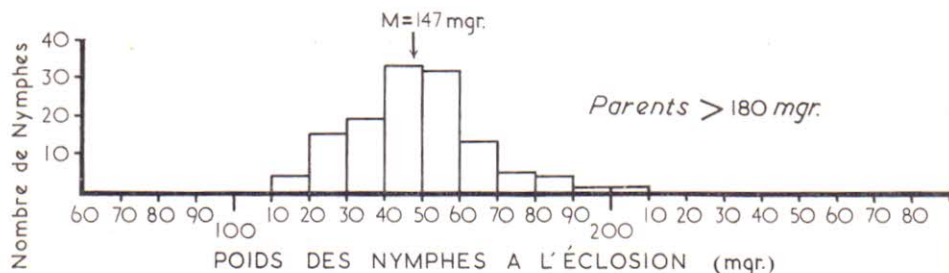


Fig. 10

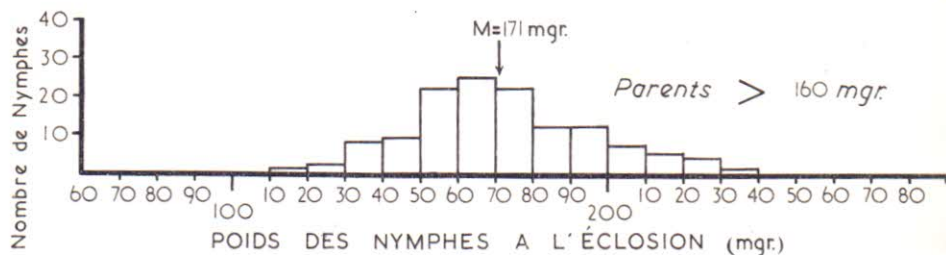


Fig. 11

B. Les expériences suivantes ont été entreprises pour déterminer la variabilité de cette race à poids faibles suivant la densité des colonies et la quantité de nourriture. A cet effet, les nymphes issues de la génération F_4 qui pesaient moins de 130 mgr. ont été sélectionnées comme précédemment et leur progéniture répartie en trois lots. Le premier lot a été élevé dans les mêmes conditions que les parents (farine non blutée abondante, colonie modérément peuplée), les nymphes qui en ont résulté pesaient en moyenne 130 mgr. et se répartissaient suivant le même histogramme que les fig. 6 et 7 des générations précédentes. Un second lot a été élevé dans de la farine non blutée mais en colonie dense (compétition alimentaire accrue et cannibalisme plus fréquent); les nymphes qui en ont résulté ont présenté les poids de la fig. 8 avec comme moyenne 111 mgr. On peut donc conclure que, sous l'influence du surpeuplement, les colonies de la race à poids faibles diminuent très sensiblement la moyenne de poids sans modifier l'étendue de la dispersion des poids individuels. Enfin les larves du troisième lot ont été élevées individuellement avec 10 grammes de farine non blutée par sujet (compétition alimentaire et cannibalisme inexistant). Les nymphes qui en ont résulté ont présenté les poids de la fig. 9 avec comme moyenne 137 mgr. et une dispersion des poids individuels sensiblement déplacée vers les poids élevés.

Dans toutes les conditions expérimentées, la race en question tend donc systématiquement

quement à donner des nymphes qui pèsent moins que la moyenne générale donnée pour l'espèce aux fig. 2 et 3; elle réagit d'une façon identique à l'influence combinée de la densité des colonies et de l'abondance de la nourriture.

C. Dans une série d'élevages parallèles au § A, nous avons éliminé d'une colonie non sélectionnée toutes les nymphes pesant moins de 180 mgr. La première génération (G_1) fut élevée dans de la farine sans levure et fournit le diagramme de la fig. 10. On remarquera que la sélection a eu pour effet de déplacer d'emblée les valeurs individuelles vers les poids élevés et d'amener la moyenne à 147 mgr. Ne disposant pas d'un nombre suffisant de nymphes pesant plus de 180 mgr., nous avons dû limiter nos efforts ultérieurs de sélection aux nymphes pesant plus de 160 mgr. Les deux générations consécutives (fille: G_2 , fig. 11, et petite-fille G_3 , fig. 12) ont fourni des moyennes plus élevées encore (171 et 161 mgr.). Ce résultat est resté constant et démontre par conséquent l'existence d'un second type génétique tendant à produire des nymphes plus lourdes. La dispersion des poids individuels est nettement déplacée vers les poids élevés, elle s'inscrit très probablement en courbe de GAUSS mais reste très étendue, s'échelonnant entre 110 et 240 mgr.

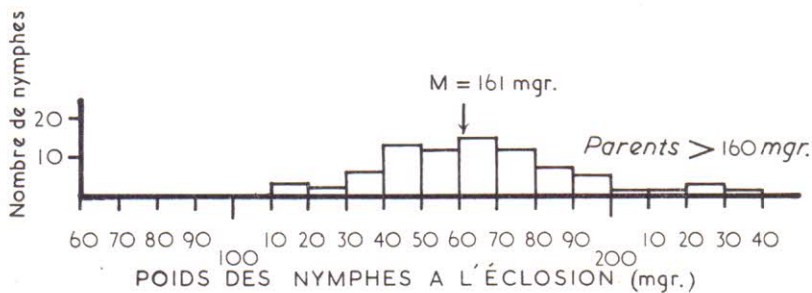


Fig. 12

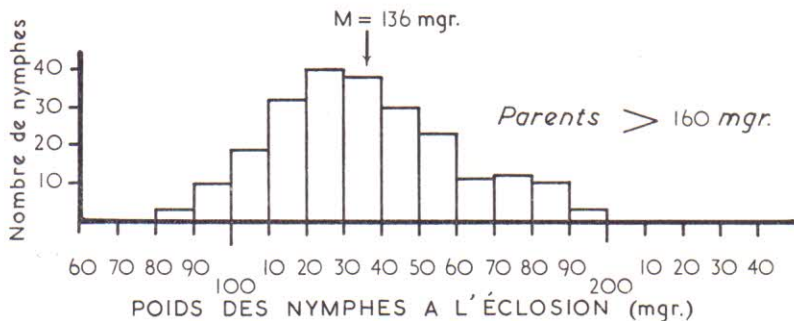


Fig. 13

Fig. 10, 11, 12, et 13. Poids des nymphes issues de colonies sélectionnées (Parents pesant *plus de 180 mgr.* pour fig. 10, *plus de 160 mgr.* pour les fig. suivantes). Noter l'influence du surpeuplement (fig. 13)

D. L'expérience suivante a été réalisée pour étudier la variabilité de cette race à poids élevés suivant la densité des colonies et la quantité de nourriture. La génération G_4 (fille de G_3 , fig. 13) a été élevée avec une densité de population forte et il est apparu que dans ces conditions, toutes les valeurs individuelles reviennent vers les poids faibles (moyenne 136 mgr.), au point qu'on pourrait aisément confondre le graphique de la fig. 13 avec ceux qui ont été obtenus pour la race à poids faibles s'il n'y avait persistance d'une proportion assez importante de nymphes qui pèsent plus de 160 mgr.

Dans les conditions expérimentées, la race sélectionnée en C tend donc à donner des nymphes de poids variables qui deviennent supérieurs à la moyenne générale donnée pour l'espèce (fig. 2 et 3) lorsque les larves disposent d'une nourriture suffisante et sont maintenues en colonies modérément peuplées.

E. Sauf dans un cas (fig. 16), la durée de l'évolution larvaire chez les deux races n'a pas fait l'objet de déterminations précises. Il apparaît toutefois que la race à poids faibles se développe plus rapidement que la race à poids élevés: elle met normalement de 3 à 6 mois pour effectuer toute sa croissance larvaire, parfois même moins de 3 mois (élevages individuels, alimentation surabondante: fig. 16), tandis que la race à poids supérieurs met généralement de 5 à 9 mois. Les deux caractères bionomiques considérés sont donc associés. *Par contre, nous n'avons trouvé aucun caractère structural externe différenciant les deux races.*

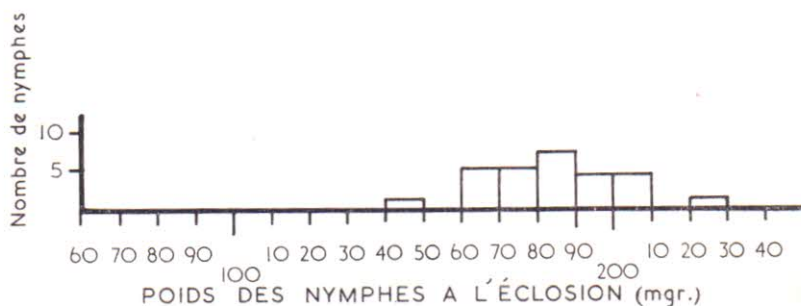


Fig. 14

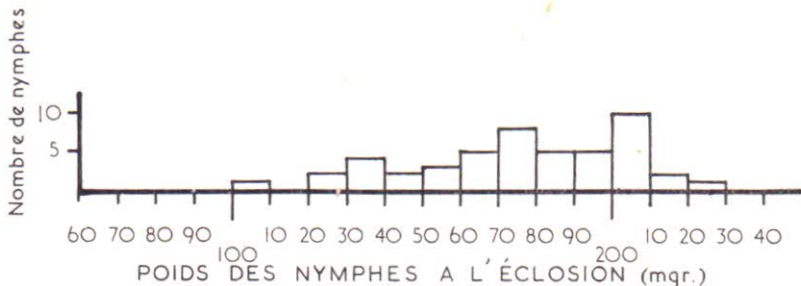


Fig. 15

Fig. 14 et 15. Poids des nymphes issues de colonies dont les parents ont été élevés dans un milieu nutritif synthétique. Larves élevées isolément (fig. 14) ou en colonie assez dense (fig. 15).

F. Nous avons montré précédemment que que l'on peut satisfaire les besoins nutritifs des larves de *Tenebrio molitor* à l'aide de mélanges artificiels à base de caséine, amidon, cholestérol, sels, vitamines hydrosolubles du groupe B (y compris acide folique) et biotine (J. LECLERCQ, 1948, 1949). Un fait particulièrement curieux est que la race à poids faibles ne convient pas pour des essais sur la nutrition au cours desquels on nourrit les larves „ab ovo” avec de tels mélanges artificiels. Avec ces milieux, on obtient presque 100 % de mortalité avec des larves de la race à poids inférieurs tandis qu'on obtient facilement 10 à 40 % de survivants avec les larves de la race à poids élevés. Or les larves qui sont élevées avec ces régimes synthétiques ne fournissent jamais que des nymphes de poids inférieurs à la moyenne spécifique (de 70 à 130 mgr., très rarement jusqu' à 150 mgr.), et l'on aurait pu penser que ce résultat est dû à une mortalité différencielle des deux races.

la race à poids élevés ne résistant pas dans les milieux nutritifs en question. C'est précisément le contraire qui se passe et les jeunes larves de la race à poids élevés produisent dans les mélanges synthétiques des nymphes de poids réduits identiques à celles que l'on obtient à partir de colonies non sélectionnées, placées dans les mêmes conditions. Il faut donc admettre que la race à poids supérieurs se distingue aussi de la race à poids inférieurs par un caractère essentiellement biochimique: la faculté de se développer „ab ovo” avec des régimes artificiels du type précité.

Afin de confirmer cette conclusion, nous avons effectué deux séries d'expériences:

1°) *Elevages individuels et „ab ovo” dans des milieux synthétiques (formule J. LECLERCQ 1948 + biotine) de larves de la race à poids faibles et de larves issues de parents déjà élevés avec des milieux synthétiques identiques.* (Tableau 9).

Tableau 9.

	Larves de race à poids faibles	Larves dont les parents furent élevés déjà avec un régime synthétique
Nombre de larves au départ des élevages	53	20
Nombre de survivantes comptées après 21 semaines . . .	21	6
„ „ 30 „ . . .	12	6
„ „ 38 „ . . .	4	5
„ „ 48 „ . . .	2	5
Pourcentage de survivantes après 48 semaines	3.7 %	25 %
Poids des survivantes après 48 semaines	5 et 7 mgr. ?	entre 12 et 37 mgr. ?

Ces résultats confirment l'incapacité relative des sujets issus de la race à poids faibles de se contenter des conditions alimentaires particulières qui leur sont faites au cours des essais entrepris en vue d'étudier les besoins nutritifs fondamentaux de *Tenebrio molitor*.

2°) *Elevages dans la farine de larves dont les parents ont été élevés dans la farine (colonie de la race à poids faibles) (fig. 9 et 16) ou dans un milieu synthétique (colonie non sélectionnée) (fig. 14, 15 et 17).*

Les élevages correspondant aux fig. 9, 14, 16 et 17 ont été réalisés avec des larves isolées et abondamment nourries (10 grammes de farine par individu). On constate que les larves issues de parents élevés dans des mélanges synthétiques ont donné des nymphes de poids très élevés (fig. 14), comparés à ceux des nymphes dont les parents provenaient de la race à poids faibles (fig. 9) et même, dans une mesure moindre, aux poids des nymphes dont les parents provenaient de la race à poids supérieurs (fig. 11 et 12). Les nymphes issues de larves dont les parents reçurent un mélange synthétique sont apparues beaucoup plus tard que celles issues de parents de la race à poids faibles (fig. 16 et 17). Ceci montre donc que la race qui fournit des nymphes de poids faibles est différente par ses caractères bionomiques des individus qui survivent au cours des expériences de nutrition dans des milieux nutritifs synthétiques.

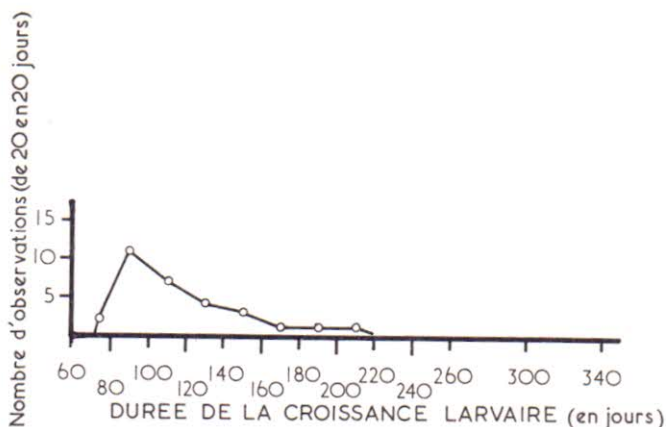


Fig. 16

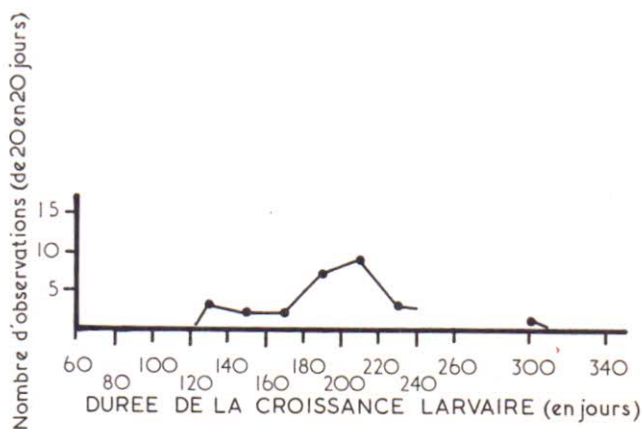


Fig. 17

Fig. 16 et 17. Durées de l'état larvaire présentées par des sujets de race à poids faibles (fig. 16) et par des sujets dont les parents furent nourris avec un régime synthétique (fig. 17). Elevages individuels, dans la farine).

On pourrait envisager l'hypothèse suivant laquelle l'élevage dans les mélanges synthétiques conduit à sélectionner une troisième race différente de la race qui donne des poids élevés dans la farine. Nous croyons devoir rejeter cette hypothèse et admettre que la race isolée au § C (poids supérieurs) est identique à la race qui résiste dans les milieux synthétiques. En effet: 1°) l'une et l'autre se développent pendant les mêmes temps, 2°) la race à poids supérieurs résiste très bien dans les milieux synthétiques, 3°) lorsque des larves issues de parents élevés dans des milieux synthétiques sont nourries en colonie, dans les conditions habituelles des élevages modérément peuplés, elles donnent des nymphes dont les poids se distribuent de façon statistiquement équivalente à ce que l'on observe pour les sujets de la race à poids élevés maintenus dans les mêmes conditions (comparer fig. 15 d'une part et fig. 11 et 12 d'autre part).

DISCUSSION.

1. Les expériences relatées ci-dessus ont montré que la durée de l'évolution larvaire et le poids des nymphes fraîches présentent une variabilité considérable chez *Tenebrio*

molitor. Même en contrôlant la température et l'humidité, on peut observer des différences allant du simple au double, au triple ou même au quadruple. La densité des colonies, la nourriture disponible, le cannibalisme et l'hérédité sont autant de facteurs qui interviennent pour déplacer les moyennes vers un extrême ou vers l'autre, pour rendre la variabilité dans une colonie maximale ou minimale, pour assurer une distribution des valeurs régulière ou irrégulière. Le degré hygrométrique et la nature de la nourriture (J. LECLERCQ, 1948, 1949) agissent aussi de la même façon. Mais aucun de ces facteurs ne permet d'obtenir des nymphoses plus rapides que le minimum qui est possible lorsque ces facteurs ne sont pas contrôlés, ni d'obtenir des nymphes pesant plus que le maximum ou moins que le minimum possibles lorsque ces facteurs ne sont pas contrôlés. Ce qui est constant et spécifique pour *Tenebrio molitor*, ce n'est pas une moyenne plus ou moins précise pour les caractères bionomiques considérés, ce n'est pas non plus une forme déterminée de la courbe de distribution des valeurs individuelles, c'est simplement la faculté de varier entre des extrêmes fixes.

2. L'espèce *Tenebrio molitor* est hétérogène du point de vue génétique. Elle comporte trois races pigmentaires qui sont toujours plus ou moins mélangées dans les élevages non sélectionnés (E. P. FERWERDA, 1928; J. J. SCHURMAN, 1937). Elle comporte aussi au moins deux races physio-bionomiques caractérisées par la faculté d'arrêter plus ou moins tôt la croissance larvaire et de fournir des nymphes plus ou moins lourdes et plus ou moins grosses. Aucun caractère de morphologie externe ne paraît associé avec ces caractères bionomiques et ces races ne paraissent avoir rien à voir avec les races pigmentaires précitées. Dans l'état actuel de nos investigations, les deux races physio-bionomiques peuvent être décrites comme suit:

a) la première tend systématiquement à donner des nymphes précoces (fig. 16) et de poids inférieurs à la moyenne générale (fig. 6 et 7); les facteurs écologiques déterminent les moyennes et les limites de la variabilité mais cette race ne donne que très exceptionnellement des nymphes tardives et pesant plus de 185 mgr. Elle est particulièrement sensible à la qualité de la nourriture: elle ne peut effectuer l'entièreté de sa croissance aux dépens d'une nourriture artificielle du type précédemment décrit (J. LECLERCQ, 1948, 1949) et on a de bonnes raisons de croire qu'elle perd de son importance numérique dans les colonies hétérogènes très mal nourries.

b) la seconde race peut varier entre les limites spécifiques et par conséquent présenter des individus aussi petits et sans doute aussi précoces que ceux de la race précédente; mais en conditions favorables, elle tend à prolonger son état larvaire et à produire des nymphes plus grosses et plus lourdes. Cette race réussit à accomplir sa croissance dans les milieux nutritifs synthétiques (à base de caséine, amidon, cholestérol, sels, vitamines hydrosolubles du groupe B, y compris acide folique, et biotine); étant plus résistante, c'est elle qui devient numériquement prépondérante dans les colonies hétérogènes en état de dénutrition.

Dans l'état actuel de nos expériences de sélection, les deux races de *Tenebrio molitor* se présentent comme interfertiles, ressemblant ainsi aux races de *Calandra granaria* isolées par O. W. RICHARDS (1948), et différant des races de *Calandra oryzae* isolées par L. C. BIRCH (1944) en Australie et par O. W. RICHARDS (1944) en Angleterre. Il est vraisemblable que l'on réussira encore à mettre en évidence l'existence de races chez de nombreuses autres espèces de ravageurs des produits entreposés. J. M. REYNOLDS (1945) a montré que chez *Tribolium destructor*, la durée du développement reste très variable et qu'il y a toujours des larves à développement accéléré et des larves retardataires dans les colonies recevant une nourriture bien homogène. Tout porte à croire que ce résultat est également imputable à la coexistence de races. J. M. REYNOLDS (1945) démontra aussi qu'il n'est pas indifférent pour les larves de *Tribolium destructor* que les parents se soient développés dans un milieu nutritif riche ou dans un milieu appauvri: la durée du développement et la vitalité de la génération consécutive s'en trouvent affectées. Il était resté difficile de

trouver une explication à ce phénomène impliquant ou bien la transmission d'un caractère bionomique déterminé par l'influence de la nourriture sur une seule génération, ou bien une action très hypothétique des conditions de nutrition sur la quantité ou la qualité des réserves des oeufs. Si, comme nous l'avons supposé, il y a plusieurs races mélangées dans les colonies de *Tribolium destructor*, et si ces races ressemblent à celles que nous avons trouvées chez *Tenebrio molitor*, les résultats de J. M. REYNOLDS peuvent trouver une explication beaucoup plus simple: il suffit que l'élevage dans une condition donnée modifie la proportion des races mélangées, voire même simplement la proportion des sexes (cf. fig. 1, 2 et 3, et aussi J. LECLERCQ, 1948) pour que la durée du développement et les autres composantes de la courbe de croissance s'en trouvent affectées.

3. On pourrait mettre la variabilité du *Tenebrio molitor* en rapports avec le fait qu'il s'agit d'une espèce devenue synanthrope, cosmopolite, presque polyphage et remarquablement résistante au jeûne et à la sécheresse¹ (J. LECLERCQ, 1948, 1949). On pourrait insister sur le fait que la plupart des espèces qui ont suivi l'homme et la civilisation sur tous les continents se présentent aussi comme très variables et ont révélé à l'expérimentation l'existence de races physiologiques, pigmentaires et physio-bionomiques (races de Moustiques, de Drosophiles, d'*Ephesia*, de *Calandra*, etc.). Cette variabilité et cette hétérogénéité génétique des espèces synanthropes pourraient sans doute trouver une explication dans le passé bouleversé des populations de ces espèces qui ont été exposées à des influences écologiques multiples et à des débuts d'isolement suivis de recroisements. Quoiqu'il en soit, les espèces synanthropes constituent actuellement un matériel favorable pour étudier la génétique et la physiologie des populations hétérogènes et pour aborder expérimentalement l'analyse de l'évolution infra-spécifique. Remarquons que dans la plupart des cas considérés et plus spécialement chez les ravageurs des denrées entreposées et chez les Moustiques, les différences d'ordre spécifique affectent les fonctions (pigments, physiologie de la croissance, biochimie de la nutrition) bien plus qu'elles n'affectent la conformation. Si, comme on peut raisonnablement le penser, ces races sont autant de tentatives de ségrégation génétique ayant une signification évolutive, on doit admettre que ce sont les phénomènes d'ordre biochimique qui entrent les premiers en jeu, avant les phénomènes morphogénétiques, dans les mécanismes de la formation des entités systématiques.

4. Les résultats de notre étude peuvent aussi apporter quelques renseignements originaux sur le problème du déterminisme de la physionomie des populations d'insectes. On sait depuis les recherches de R. N. CHAPMAN (1928) qu'une population de *Tribolium confusum* tend toujours à maintenir un nombre constant d'individus par gramme de nourriture. Si le milieu nutritif est adéquatement renouvelé, et si les conditions écologiques restent favorables, la population s'accroît jusqu'à ce „nombre stationnaire” en accord avec le „potentiel biotique” de l'espèce, et l'équilibre se maintient indéfiniment. Si la nourriture n'est plus renouvelée, la population décroît et finit par s'éteindre en suivant la partie décroissante d'une courbe de GAUSS. Les recherches de TH. PARK (1932—1945) sur *Tribolium confusum*, de A. C. CROMBIE (1942—1946) sur divers insectes des grains, etc., ont mis en évidence l'influence de la corruption du milieu nutritif, de la compétition et du cannibalisme sur la structure et l'évolution des populations unispécifiques; il est apparu que c'est l'importance croissante de ces trois facteurs qui détermine la régression des populations qui ont atteint le nombre stationnaire de R. N. CHAPMAN.

Dans les études précitées, le cannibalisme a toujours été considéré comme un facteur défavorable, amenant la diminution du nombre d'individus. Or les résultats obtenus avec *Tenebrio molitor*, qui a des mœurs très semblables à celles du *Tribolium confusum*, etc., conduisent à considérer le cannibalisme comme un élément favorable pour les individus qui le pratiquent. Il est évidemment d'une certaine importance que, dans une colonie en équilibre ou en voie de déclin, des sujets cannibales se trouvent avancés dans leur développement et puissent atteindre plus vite le stade adulte au cours duquel l'individu peut se

reproduire et chercher de nouveaux milieux à coloniser. Il n'est pas non plus sans intérêt, pour la survie de la population, que certaines larves puissent, par suite du cannibalisme, donner des adultes plus gros: il a été démontré pour plusieurs Arthropodes (*Calandra*: O. W. RICHARDS, 1947, *Ephestia*: N. WALOFF, M. J. NORRIS et E. C. BROADHEAD, 1948; Arachnides: B. PETERSEN, 1950, etc.) que la taille des femelles permet une plus grande fécondité. Ainsi donc, le cannibalisme pratiqué dans les colonies denses ou mal nourries, a pour effet de favoriser au détriment du nombre, certains individus relativement robustes, capables de sortir plus vite du milieu d'élevage et de se multiplier dans de meilleures conditions.

RESUME.

1. Plusieurs colonies de larves de *Tenebrio molitor*, issues d'une même population hétérogène initiale, ont été élevées avec de la farine, à 27° C. et 75 % d'humidité relative. Chaque nymphe a été pesée peu après son apparition et, dans un certain nombre de cas, la durée de l'évolution larvaire a été déterminée individuellement.

2. Le poids des nymphes et la durée de l'évolution larvaire sont deux caractères bionomiques dotés d'une grande variabilité. Les moyennes varient d'une façon statistiquement significative suivant la densité des colonies, la quantité et la qualité de la nourriture disponible, mais l'aire de variabilité reste habituellement inchangée.

3. Dans les colonies relativement dense, la pratique du cannibalisme devient généralisée. Les sujets cannibales trouvent dans le corps de leurs congénères des protéines et des vitamines qui leur permettent d'activer leur croissance et de produire des nymphes plus lourdes.

4. Deux races physio-bionomiques ont été sélectionnées, l'une tend à fournir des nymphes de poids faibles et ne peut s'élever dans les milieux nutritifs synthétique, l'autre tend à donner des nymphes de poids élevés lorsque les conditions nutritives sont favorables et peut effectuer sa croissance „ab ovo” dans un milieu nutritif synthétique.

SUMMARY.

1. Mealworm larvae (*Tenebrio molitor*) bred from one heterogenous population were grown in flour at 27° C. and 75 % R. H. Every pupa was weighed just after emergence and, in many cases, the duration of larval growth was estimated individually.

2. These bionomic characters (weights of pupae and duration of larval growth) are very variable. Their means vary significantly according to the population density, the quality and quantity of food, but the range of variability remains usually constant and very great.

3. In crowding conditions, cannibalism becomes a general habit. This supplies certain individuals with some proteins and vitamins which accelerate growth and produce heavier pupae. This factor is discussed as conditioning the population pictures and the opportunity for the population to remain alive and escape from poor conditions.

4. There are two genetic types in the mealworm population investigated. A first strain tends to produce light pupae and cannot grow successfully „ab ovo” in synthetic media. The second strain tends to produce heavier pupae when food conditions are favourable and can be grown „ab ovo” in synthetic media.

BIBLIOGRAPHIE.

1. ARENDSSEN HEIN, S. A., 1920. Studies on variation in the mealworm *Tenebrio molitor*. J. Genet., **10**, 227).
2. ARENDSSEN HEIN, S. A., 1923. Larvenarten von der Gattung *Tenebrio* und ihre Kultur. (Entom. Mitt., **12**, 121).
3. BAYFORD, E. G., 1947. The British species of *Tenebrio*. (Ent. mon. Mag., **83**, 205).
4. BIRCH, L. C., 1944. Two strains of *Calandra oryzae* L. (Austr. J. exp. Biol. Med. **22**, 271).
5. COTTON, R. T. and R. A. ST. GEORGES, 1929. The mealworms. (U.S. Dept. Agric. Technical Bull., no. 95).

6. CROMBIE, A. C., 1942. The effect of crowding upon the oviposition of grain-infesting insects. (J. expl. Biol., **19**, 311).
7. CROMBIE, A. C., 1943. The effects of crowding upon the natality of grain-infesting pests. (Proc. zool. Soc., London, (A), **113**, 77).
8. CROMBIE, A. C., 1944. On intraspecific and interspecific competition in larvae of granivorous insects. (J. exp. Biol., **20**, 135).
9. FERWERDA, F. P., 1928. Genetische Studien am Mehlkäfer *Tenebrio molitor*. (Genetica, **11**, 1).
10. HAHN, J., 1932. Životni prostor a jeho na vývoj *Tenebrio molitor*. vliv (Acta Soc. ent. Bohem. **3**, 176).
11. LECLERCQ, J., 1948. Enquête biogéographique sur le genre *Tenebrio* (Linné, 1758). (Bull. Mus. R. Hist. nat. Belg., **24**, no. 9).
12. LECLERCQ, J., 1948. La proportion des sexes dans les colonies de *Tenebrio molitor* L. (Bull. Ann. Soc. ent. Belg., **88**, 191).
13. LECLERCQ, J., 1948. Influence des conditions hygrométriques sur les larves, les nymphes et les adultes de *Tenebrio molitor* L. (Arch. int. Physiol., **55**, 366).
14. LECLERCQ, J., 1948. Contribution à l'étude du métabolisme de l'eau chez la larve de *Tenebrio molitor* L. (Arch. int. Physiol., **55**, 412).
15. LECLERCQ, J., 1948. Importance des glucides dans la nutrition des larves de *Tenebrio molitor* L. (Arch. int. Physiol., **56**, 28).
16. LECLERCQ, J., 1948. Sur les besoins nutritifs de la larve de *Tenebrio molitor* L. (Biochim. Biophys. Acta, **2**, 329).
17. LECLERCQ, J., 1949. La biotine, facteur de croissance pour *Tenebrio molitor* L. (Arch. int. Physiol., **57**, 67).
18. LECLERCQ, J., 1949. Nouvelles recherches sur la physiologie de l'inanition chez *Tenebrio molitor* L. (Arch. int. Physiol., **57**, 731).
19. LEPESME, P., 1944. Les Coléoptères des denrées alimentaires et des produits industriels entreposés. (Paris, Lechevalier).
20. MEISSNER, O., 1907. Einige Bemerkungen an *Tenebrio molitor*. (Entom. Jb., **16**, 162).
21. MICHAL, K., 1931. Die Beziehung der Populationsdichte zum Lebensoptimum und Einfluss des Lebensoptimums auf das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei Mehlwurm und Stubenfliege. (Biologia Generalis, **7**, 631).
22. PARK, Th., 1932. Studies in population physiology: the relation of numbers to initial population growth in the flour beetle *Tribolium confusum* DUVAL. (Ecology, **13**, 172).
23. PARK, Th., 1934. Studies in population physiology. III. The effect of conditioning flour upon the productivity and population decline of *Tribolium confusum*. (J. exp. Zool., **68**, 167).
24. PARK, Th., 1939. Analytical population studies in relation to general ecology. (Amer. Midland Nat., **21**, 235).
25. PARK, Th. and M. B. DAVIS, 1945. Further analysis of fecundity in the flour beetles, *Tribolium confusum* DUVAL and *Tribolium castaneum* HERBST. (Ann. Ent. Soc. Amer., **38**, 237).
26. PETERSEN, B., 1950. The relation between size of mother and number of eggs and young in some Spiders and its significance for the evolution of size. (Experientia, **6**, 96).
27. REYNOLDS, J. M., 1945. On the inheritance of food effects in a flour beetle, *Tribolium destructor*. (Proc. R. ent. Soc. Lond., (B), **132**, 438).
28. RICHARDS, O. W., 1944. Two strains of the rice weevil, *Calandra oryzae*. (Trans. R. ent. Soc. Lond., **94**, 187).
29. RICHARDS, O. W. and N. WALOFF, 1946. The study of a population of *Ephestia elutella* HUBNER living on bulk grain. (Trans. R. ent. Soc. Lond., **97**, 253).
30. RICHARDS, O. W., 1947. Observations on grain-weevils, *Calandra*, I. General biology and oviposition. (Proc. zool. Soc. Lond., **117**, 1).
31. RICHARDS, O. W., 1948. The interaction of environmental and genetic factors in determining the weight of grain weevils, *Calandra granaria* L. (Proc. zool. Soc. Lond., **118**, 49).
32. SCHUURMAN, J. J., 1937. Contributions to the genetics of *Tenebrio molitor* L. (Thèse Univ. Groningen, Nijhoff, La Haye).
33. SUMMER, R., 1936. Relation of Gregarines to growth and longevity in the mealworm, *Tenebrio molitor* L. (Ann. ent. Soc. Amer., **29**, 645).
34. TEISSIER, G., 1931. Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes. (Travaux Stat. Biol. Roscoff, **9**, 29).
35. WALOFF, N., M. J. NORRIS and E. C. BROADHEAD, 1948. Fecundity and longevity of *Ephestia elutella* HUBNER. (Trans. R. ent. Soc. London, **49**, 245).
36. ZACHER, F., 1933. Haltung und Züchtung von Vorratsschädlingen. (ABDERHALDEN: Handbuch biol. Arbeitsmethoden, Abt. IX, no. 7, **3**, 389).