

Reçu le 28 octobre 1953.

CONCENTRATIONS DES BASES FIXES ET TYPES DE COMPOSITION DE LA BASE TOTALE DE L'HÉMOLYPHE DES INSECTES

PAR

Ghislain DUCHÂTEAU, Marcel FLORKIN et Jean LECLERCQ

(Laboratoires de Biochimie, Institut Léon Fredericq, Université de Liège).

(1 figure)

I. — Introduction

La littérature contient une série importante de données relatives à des constituants inorganiques du sang des Insectes, et en particulier aux bases fixes. Dans beaucoup de résultats, rassemblés dans le tableau I, l'étude a porté sur un cation particulier ou sur certaines des quatre bases importantes dont la somme représente la base totale (« total base » des auteurs anglo-saxons, c'est-à-dire la somme des bases quantitativement importantes, résistant à l'incinération). De rares auteurs ont recueilli des données sur tous les constituants de la base totale : BISHOP, BRIGGS et RONZONI (1925), chez l'Hyménoptère *Apis mellifica* ; BIALASZEWICZ et LANDAU (1938), chez le Lépidoptère *Bombyx mori* ; BABERS (1938) chez le Lépidoptère *Prodenia eridania* ; PEPPER, DONALDSON et HASTINGS (1941) chez l'Orthoptère *Anabrus simplex*, l'un de nous (FLORKIN, 1943) chez le Coléoptère *Hydrophilus piceus* et LEVENBOOK (1950) chez le Diptère *Gasterophilus intestinalis*. En outre, à notre suggestion, D. LUDWIG a bien voulu, dans son laboratoire de New-York University, faire procéder à la même étude par Miss P. K. GESE (1950) sur le Lépidoptère *Samia walkeri*, et étudier lui-même le Coléoptère *Popillia japonica* (LUDWIG, 1951).

Ces données relatives à des dosages du sodium, du potassium, du calcium et du magnésium sur le même matériel, sont, avec nos propres résultats, réunis dans le tableau II, pour faciliter la discussion.

Nous avons d'autre part joint au tableau I nos propres données dans les cas où, pour des causes diverses, elles ne s'étendent pas aux quatre bases. Les auteurs qui ont discuté les résultats de l'analyse des concentrations des bases dans le sang des Insectes ont d'abord conclu, en partant des travaux de BISHOP, BRIGGS et RONZONI (1925) sur l'Abeille, de BRECHER (1929), de DRILHON (1934), de BABERS (1938) et de BIALASZEWICZ et LANDAU (1938) sur des Lépidoptères, et de PEPPER, DONALDSON et HASTINGS (1941) sur *Anabrus*, que le sang des Insectes diffère de celui de tous les autres animaux par un rapport sodium/potassium inférieur à l'unité, alors que ce rapport est, dans les autres divisions du règne animal, supérieur à l'unité. L'un de nous (FLORKIN, 1943) a mis fin à cette tentative de généralisation (encore parfois reproduite par des manuels récents) en montrant que dans le plasma sanguin de l'Hydrophile, le sodium l'emporte sur le potassium. L'année suivante, BONÉ (1944) déterminait le rapport sodium/potassium dans l'hémolymph de Insectes appartenant à divers groupes. Ce premier travail de BONÉ l'amena à conclure que : « en général, le potassium prédomine dans le liquide coelomique des Insectes végétariens tandis que la concentration en sodium dépasse celle du potassium chez les carnassiers ». Une enquête plus approfondie, tout en conservant la notion d'une certaine relation entre le régime alimentaire des Insectes et les concentrations en bases de leur milieu intérieur, devait faire rejeter la notion d'une commande relevant uniquement de la composition des aliments. BONÉ (1947) lui-même montra que si on élève des larves de *Tenebrio molitor* avec de la poudre de viande, le rapport Na/K de leur plasma sanguin reste inférieur à 1 et TOBIAS (1948b) observa que ce rapport reste supérieur à 1 chez *Periplaneta americana* et *Romalea microptera* recevant une alimentation végétale. Les concentrations relatives du sodium et du potassium apparaissent donc comme relevant de phénomènes de régulation fixés dans le génotype. Pour approfondir, dans le cas du sodium et du potassium, la nature de cette régulation, TOBIAS (1948b) étudia les teneurs en ces bases de la nourriture et du milieu intérieur chez deux Insectes à sodium prédominant sur le potassium : *Periplaneta americana* et *Romalea microptera* en les nourrissant de laitue, pauvre en sodium. Il observa que le sodium est, dans l'hémolymph de ces Orthoptères, concentré respectivement huit fois et quatre fois, tandis que le potassium est dilué environ six fois.

Chez *Bombyx mori*, TOBIAS observa d'une part une concentration en sodium approximativement égale dans l'hémolymphe et dans les feuilles de mûrier, tandis que le potassium est seulement deux fois plus dilué dans l'hémolymphe que dans la nourriture.

Il ressort donc des très intéressantes expériences de TOBIAS que chez les Orthoptères examinés par lui, la prédominance du sodium sur le potassium est le résultat d'une concentration du sodium et d'une dilution du potassium, toutes deux très efficaces. Quant à la prédominance du potassium sur le sodium chez le *Bombyx*, elle apparaît comme résultant d'un équilibre avec l'aliment peu riche en sodium, et d'une dilution beaucoup moins efficace du potassium que celle présentée par les Orthoptères étudiés par TOBIAS. BUCK (1953), considérant les valeurs des teneurs en calcium de divers milieux intérieurs, réunies par PROSSER dans un tableau de sa *Comparative Animal Physiology* (1950), admet que la teneur en calcium des hémolymphe d'Insectes est plus basse que celle des autres Invertébrés et plus élevée que celle des Vertébrés, généralisation qui ne pourrait être établie que sur la base d'un nombre beaucoup plus grand de données.

Quant au magnésium, l'un de nous (FLORKIN, 1944) a proposé de considérer sa concentration très élevée comme un caractère général du milieu intérieur des Insectes, et comme un des caractères biochimiques de leur classe.

CLARK et CRAIG (1953) admettent que les Insectes phytophages ont en général un rapport Ca/Mg moindre que l'unité. Ils observent par contre des rapports Ca/Mg très élevés chez les Insectes hématophages. Analysant le sang de Lapin qui sert de nourriture à une série d'espèces du genre *Triatoma*, et la composition de l'hémolymphe de ces dernières, ils observent une concentration du calcium allant jusqu'à sept fois celle de la nourriture, et une teneur en magnésium égale à celle de la nourriture, ou deux fois moindre.

Il est particulièrement intéressant de comparer d'une part les types (patterns) des proportions relatives des bases des différents Insectes, et d'autre part ces types avec ceux des autres animaux. Les premiers auteurs qui ont comparé à celle de l'eau de mer la composition du milieu intérieur des Invertébrés marins ont adopté les manières de faire des océanographes et ont chiffré la concentration de différents ions en fonction de celle des ions de chlorure. Ce mode d'expression a été notamment adopté par BETHE et BERGER

(1931), BIALASZEWICZ (1933), COLE (1940) et ROBERTSON (1939, 1949, 1953).

En exprimant les concentrations des différents ions en pourcentage de la concentration de l'ion Cl (qui est la plus proche de l'équilibre milieu intérieur/eau de mer), on souligne évidemment pour chaque ion le degré de concordance ou de divergence par rapport à l'équilibre complet. Par contre, dans une étude comparative des milieux intérieurs où il ne s'agit plus d'une équilibration plus ou moins complète avec l'eau de mer, il n'est plus justifié ainsi que l'un de nous (FLORKIN, 1944) l'a souligné, de prendre comme référence la teneur en chlorures, dont la part dans la couverture de la base totale est très variable. Il est aussi peu justifié, et le tableau II le montre clairement, de comparer la composition des milieux intérieurs sur la base de la concentration en sodium considérée comme égale à 100, ainsi que l'ont fait différents auteurs.

Si par contre, comme l'un de nous l'a proposé (FLORKIN, 1944) on considère comme égale à 100 la somme des équivalents (Σ cations) de la base totale on peut chiffrer clairement le type (« pattern ») de la base totale et celui de l'équilibre acide-base en affectant chaque ion, qu'il soit acide ou basique, d'un *indice* indiquant sa concentration en pourcentage de la base totale, exprimée en équivalents.

Nous ne contestons pas l'intérêt des concentrations réelles, mais les valeurs absolues déterminées pour les constituants de l'équilibre acide-base sont influencées par les degrés de rétention d'eau. Les indices par contre renseignent sur le type de composition de la base totale indépendamment de la dilution. De plus les rapports de concentration de deux ions n'ont en réalité aucune signification physico-chimique tandis que la simple comparaison de l'indice de sodium et de l'indice de potassium, ou celle de l'indice de calcium et de l'indice de magnésium, ou encore de la somme des indices de calcium et de magnésium à celle des indices de sodium et de potassium renseignent plus suggestivement, tout en conservant à l'esprit le type du milieu intérieur considéré.

Une collection de données comme celle du tableau II, où on trouve à la fois les concentrations en milliéquivalents par litre et les indices permet d'apprécier beaucoup mieux la variabilité des p

II. — Méthodes de dosage

1) Dans l'hémolymph :

Sodium. — Déprotéinisation à l'acétate d'urane qui, en même temps que les protéines, précipite les phosphates. A un volume de plasma, on ajoute deux volumes d'eau et un volume de solution d'acétate d'urane à 2,7 p. 100, contenant 3 cm³ d'acide acétique par litre. La précipitation du sodium est ensuite réalisée au moyen du réactif de KAHANE (1930). On lave le précipité selon les indications de LAMBRECHTS et DELTOMBE (1941) et on le redissout dans l'eau. On titre l'acide acétique par la soude 0.02 N en présence de phénolphtaléine (modification de la méthode de WEINBACH, 1935).

Potassium. — Incinération et dosage selon la méthode de Shohl et Bennett modifiée par FENN et COBB (1934).

Calcium. — Déprotéinisation à l'acide trichloracétique, précipitation de l'oxalate selon VAN SLYKE et SENDROY (1929), lavages par un mélange à volumes égaux d'ammoniaque à 2 p. 100, d'alcool et d'éther, et enfin titrage au permanganate.

Magnésium. — Dans le filtrat de précipitation du calcium, précipitation du magnésium sous la forme de phosphate ammoniaco-magnésien par la méthode de BRIGGS (1924). Dosage au moyen du photomètre de PULFRICH (filtre S 72) ou du colorimètre photo-électrique de KLETT-SUMMERSON.

Chlorures. — Méthode de VAN SLYKE et SENDROY (VAN SLYKE, 1923).

2) Dans les nourritures :

La composition en éléments inorganiques des végétaux a été déterminée par la méthode recommandée dans les *Official and Tentative Methods of Analysis of the A.O.A.C.* (3^e édition, 1930) à l'exception du dosage du sodium qui a été effectué sur le liquide de redissolution par le procédé indiqué ci-dessus, à propos de l'hémolymph.

En ce qui concerne l'aliment de *Galleria mellonella* on a pris un morceau de gâteau de cire usagé, contenant des restes de pollen, miel et cadavres d'Abeilles, tel qu'il est normalement attaqué par *Galleria*. On l'a séché jusqu'à poids constant, extrait au chloroforme 5 fois pendant 24 heures (Soxhlet) avant de le soumettre à l'incinération.

III. — Résultats ⁽¹⁾

Les résultats de la détermination du sodium, du potassium, du calcium et du magnésium, en méq. par litre et en indices, sont réunis dans le tableau II dans lequel on trouve aussi, comme on l'a dit dans l'introduction, une série de données de la littérature. Les différents ordres d'Insectes apparaissent dans les tableaux I et II suivant un mode de classement linéaire inspiré de MARTYNOV (1930) et de JEANNEL (1949) et traduisant aussi fidèlement que possible les connaissances de la systématique actuelle.

Dans le tableau III, on trouve les résultats d'une série de déterminations portant sur l'hémolymph d'une seule chrysalide de *Sphinx ligustri* dans certains cas, et sur des mélanges d'hémolymphes dans d'autres cas.

Le tableau IV donne à la fois, pour une série d'espèces, la valeur de la base totale en méq. par litre (à laquelle on peut se rapporter dans le tableau II) et l'indice de chlorure du même échantillon.

Dans le tableau VI sont réunies des données relatives à la concentration des bases et au type de la somme des bases, dans la nourriture des Insectes et dans leur hémolymph.

IV. — Discussion

Le tableau II montre que, chez les Insectes étudiés jusqu'à présent, les valeurs de la base totale sont comprises entre 42 et 413 méq. par litre. C'est un spectre plus étendu que celui des valeurs que la littérature fournit pour les Vertébrés (de 100 à 200 méq. par litre, sauf dans le cas des Elasmobranches, compris entre 250 et 300 méq., voir tableau dressé par l'un de nous, (M. FLORKIN) dans le volume *Vertébrés du Traité de Zoologie* de GRASSÉ). Le minimum est proche de la valeur la plus basse que donne la littérature, celle de l'Anodonte (34 méq. p. l., DUCHÂTEAU et FLORKIN, 1950) tandis que le maximum n'est pas très éloigné de la base totale de l'eau de mer (590 méq. p. l., à Millport ; ROBERTSON, 1939). Dans l'étendue de cette large distribution les différences ne résultent pas de l'hétérogénéité ontogénique du matériel (larves, nymphes ou adultes). Par exemple : les valeurs

(¹) Communications préliminaires : FLORKIN, 1949 ; FLORKIN, DUCHÂTEAU et LECLERCQ, 1949 ; DUCHÂTEAU, LECLERCQ et FLORKIN, 1953.

pour *Vespula* et pour *Bombyx* à des stades divers ne montrent pas de différences essentielles.

Lorsqu'un autre auteur a étudié la même espèce, les valeurs obtenues par nous sont proches des siennes, sauf dans un cas, celui de *Melolontha* ($Na = 16.0$ selon BONÉ, 1944, et 119.1 dans nos résultats ; $K = 49.0$ d'après BONÉ, 1944 et 16.0 dans nos mesures). Pour une base déterminée, lorsque plusieurs dosages ont été accomplis sur une même espèce, les fluctuations peuvent être importantes dans la section des concentrations, mais, fait digne de remarque, elles le sont beaucoup moins dans la section des indices. Les valeurs relatives aux Odonates dans les tableaux I et II ne montrent pas non plus de différences essentielles qui soient attribuables à l'influence de l'inanition. Dans la plupart des cas, nos dosages ont porté sur des mélanges d'hémolymphes fournis par un certain nombre d'individus. On peut mettre en doute la valeur des chiffres ainsi recueillis et se demander s'ils ont quoi que ce soit de commun avec les valeurs individuelles. Chez *Popillia japonica*, LUDWIG (1951) a fait cinq dosages de calcium et de magnésium, neuf dosages de sodium et huit dosages de potassium, dans chaque cas sur un échantillon résultant du mélange d'hémolymphes provenant d'une trentaine de larves. Les différences sont très faibles pour le magnésium et le calcium, plus grandes pour le sodium et le potassium. GESE (1950) a aussi mesuré, dans le laboratoire de LUDWIG, sur des mélanges d'hémolymphes de chrysalides du Lépidoptère *Samia Walkeri* le potassium de six échantillons différents, le sodium de dix, le calcium de neuf et le magnésium de huit. La variabilité est minime pour toutes les bases. D'autre part, les valeurs du tableau III, obtenues par nous en analysant l'hémolymphe de *Sphinx ligustri*, dans certains cas sur des échantillons provenant d'une seule chrysalide, dans d'autres provenant d'un mélange, ne montrent pas de différences significatives.

Il n'est pas nécessaire d'insister sur le fait, montré par le tableau IV, que la couverture par l'anion chlorure, de la base totale dans l'équilibre acide-base des hémolymphes d'Insectes présente une grande diversité et qu'il est donc hors de question de pouvoir prendre la teneur en chlorure comme terme de comparaison.

Considérons les bases de l'hémolymphe des Lépidoptères. La dispersion des valeurs exprimant les concentrations en sodium va de « traces » à 32.6 méq. par litre (tableaux I et II). C'est là une

région de concentrations située totalement en dessous de la limite inférieure des valeurs rapportées dans la littérature pour les animaux autres que les Insectes (à une exception près, celle de l'Anodonte, DUCHÂTEAU ET FLORKIN, 1950).

Les teneurs en magnésium des hémolymphes de Lépidoptères s'échelonnent entre 10.2 et 104 méq. par litre, zone se superposant à celle des Invertébrés marins et dont la limite inférieure se situe au-dessus des valeurs les plus élevées observées chez les Invertébrés dulcicoles ou terrestres, et chez les Vertébrés.

Quant aux concentrations en potassium, elles sont comprises entre 10 et 96.4 c'est-à-dire dans une zone de valeurs en dessous de laquelle se situent celles qu'on a recueillies, en dehors des Insectes, chez les Invertébrés ou Vertébrés qu'ils soient dulcicoles ou terrestres.

Les valeurs correspondant au calcium sont, chez les Lépidoptères, situées entre 5 et 56 méq. par litre, région dans laquelle sont situées celles des Vertébrés, des Invertébrés marins, des Crustacés dulcicoles et de certains Mollusques dulcicoles ou terrestres.

Pour conclure, on peut dire que la forte concentration du magnésium dans l'hémolymphe des Lépidoptères est tout à fait remarquable pour des formes non marines ; leur haut potassium et leur bas sodium sont nettement différents de ce qui est de règle chez tous les groupes animaux, en dehors des Insectes. Le calcium ne présente pas de caractère particulier.

Considérons maintenant le cas des Odonates. La concentration du sodium dans leur hémolymphe est comprise, dans les tableaux I et II, entre 134.7 et 179.3 méq. par litre. C'est là une concentration plus basse que celle observée chez les animaux marins, mais plus élevée que celle des Mollusques terrestres ou dulcicoles, et proche de celles des Ganoïdes, des Téléostéens dulcicoles, des Reptiles, des Mammifères et des Oiseaux.

Le potassium des Odonates est situé entre 3.8 et 9 méq. par litre, c'est-à-dire dans la même zone que celui des Vertébrés, et un peu plus bas que celui des Invertébrés marins en général. Le magnésium varie entre 4.8 et 12.3 méq. par litre, c'est-à-dire qu'il est inférieur à celui des Crustacés et Mollusques marins, et supérieur à celui des Vertébrés, qui rejoignent, dans leurs valeurs les plus élevées, celle qui marque la limite inférieure des Odonates. Quant au calcium, il va de 7.5 à 20.4 méq., zone située entre celle des Vertébrés et celle des Invertébrés marins, et dans laquelle sont aussi les Mollusques et Crustacés dulcicoles ou terrestres.

TABLEAU I.

	Stades l. larves ou chenil- les p. pupes ou chrysa- lides a. adultes	Régime alimentaire + plantes vertes o produits végétaux sans chloro- phylle — non vé- gétarien	M. éq. par litre			
			Na	K	Ca	Mg
PALÉOPTÈRES ODONATES						
<i>Agrion (Calopteryx)</i> sp.	l.	—	158.0	9.0	—	BONÉ, 1944.
<i>Aeshna</i> sp. (non alimentées)	l.	—	143.0	4.3	16.0	Orig.
<i>Libellula</i> sp. (non alimentées)	l.	—	152.0	—	16.0	Orig.
<i>Libellula</i> sp.	l.	—	—	—	7.5	CLARK et CRAIG, 1953.
POLYNÉOPTÈRES DICTYOPTÈRES						
<i>Periplaneta americana</i> (L.)	l.	o et —	100.0	15.4	3.3	TOBIAS, 1948a.
<i>Periplaneta americana</i>	a.	o et —	—	—	8.5	CLARK et CRAIG, 1953.
ISOPTÈRES						
<i>Zootermopsis angusticollis</i> (HAGEN)	a.	o	—	—	16.8	CLARK et CRAIG, 1953.

PALÉOPTÈRES ODONATES

Agrion (Calopteryx) sp.
Aeshna sp. (non alimentées)

Libellula sp. (non alimentées)

Libellula sp.

POLYNÉOPTÈRES DICTYOPTÈRES

Periplaneta americana (L.)

Periplaneta americana

ISOPTÈRES

Zootermopsis angusticollis (HAGEN)

CHELEUTOPTÈRES

Carausius morosus (BR.)

Carausius morosus

Carausius morosus

ORTHOPTÈRES

Gryllotalpa gryllotalpa (L.)

Stenopelmatus longispina

Romalea microptera

Stenobothrus stigmaticus (RAMB.)

Locusta migratoria (L.) *migratorioides* R. et F.

Locusta migratoria (L.) *migratorioides*

Locusta migratoria (L.) *migratorioides*

Tettigonia viridissima (L.)

DERMAPTÈRES

Forficula auricularia (L.)

PARANEOPTÈRES HOMOPTÈRES

Cinara cilia

<i>Carausius morosus</i> (BR.)	a.	+	21.0	25.0	—	—	BONÉ, 1944.
<i>Carausius morosus</i>	a.	+	14.0	16.0	—	—	RAMSAY, 1953.
<i>Carausius morosus</i>	a.	+	14.0	17.0	—	—	RAMSAY, 1953.
ORTHOPTÈRES							
<i>Gryllotalpa gryllotalpa</i> (L.)	a.	—	174.0	11.0	—	—	BONÉ, 1944.
<i>Stenopelmatus longispina</i>	a.	+	—	—	12.1	29.2	CLARK et CRAIG, 1953.
<i>Romalea microptera</i>	a.	+	56.5	17.9	—	—	TOBIAS, 1948b.
<i>Stenobothrus stigmaticus</i> (RAMB.)	a.	+	61.0	62.0	—	—	BONÉ, 1944.
<i>Locusta migratoria</i> (L.) <i>migratorioides</i> R. et F.	a.	+	—	—	75.0	20.0	RAMSAY, 1953.
<i>Locusta migratoria</i> (L.) <i>migratorioides</i>	a.	+	—	—	74.0	15.0	RAMSAY, 1953.
<i>Locusta migratoria</i> (L.) <i>migratorioides</i>	a.	+	—	—	102.0	22.0	RAMSAY, 1953.
<i>Tettigonia viridissima</i> (L.)	a.	+	83.0	51.0	—	—	BONÉ, 1944.
DERMAPTÈRES							
<i>Forficula auricularia</i> (L.)	a.	o et —	—	—	32.9	—	CLARK et CRAIG, 1953.
PARANEOPTÈRES HOMOPTÈRES							
<i>Cinara cilia</i>	a.	+	—	—	21.4	30.4	CLARK et CRAIG, 1953.

TABLEAU I (suite).

	Stades	Régime alimentaire	M. éq. par litre			
			Na	K	Ca	Mg
	l.	{ larves ou chemi- les				
	p.	{ pupes ou chrysa- lides				
	a.	adultes				
		— non vé- gétarien				
HÉTÉROPTÈRES						
<i>Gerris najas</i> (DEGEER)	a.	—	142.0	8.0	—	—
<i>Notonecta kirbyii</i>	a.	—	—	—	31.0	18.5
<i>Hesperocorixa larigata</i>	a.	—	—	—	7.8	3.5
<i>Rhodnius prolixus</i> (STÅL)	a.	—	158.0	6.0	—	—
<i>Rhodnius prolixus</i>	a.	—	158.0	4.0	—	—
<i>Triatoma infestans</i> (KLUG)	a.	—	—	—	40.9	1.5
<i>Triatoma megista</i>	a.	—	133.0	5.0	—	—
<i>Triatoma neotomae</i> (NEIVA)	a.	—	—	—	16.5	1.0
<i>Triatoma phyllosoma</i>	a.	—	—	—	13.3	1.2
<i>Triatoma protracta</i> (UEHLER)	a.	—	—	—	29.5	1.3
<i>Cimex lectularius</i> (L.)	a.	—	139.0	9.0	—	—
<i>Oncopeltus fasciatus</i> (SAY)	a.	+	—	—	13.9	52.1
<i>Palomena prasina</i> (L.)	a.	+	22.0	42.0	—	—
<i>Palomena viridissima</i> (PODA)	a. et l.	+	3.5	—	53.5	79.8
						BONÉ, 1944.
						CLARK et CRAIG, 1953.
						CLARK et CRAIG, 1953.
						RAMSAY, 1953.
						RAMSAY, 1953.
						CLARK et CRAIG, 1953.
						BONÉ, 1944.
						CLARK et CRAIG, 1953.
						BONÉ, 1944.
						Orig.

OLIGONÉOPTÈRES TRICHOPTÈRES

Chaetopteryx villosa (F.)

DIPTÈRES

Chironomus sp.
Tabanide sp.
Pegomya sp.
Stomoxys calcitrans (L.)
Calliphora erythrocephala (L.)

LÉPIDOPTÈRES

Cossus cossus (L.)
Ephesia kuehniella (ZELLER)
Phryganidia californica (PACK+RD)
Apamea sordens (HUFNAGEL)
Lathyrga exigua (HUEBNER)
Prodenia praefica (GROTE)
Peridroma margaritosa (HAW.)
Estigmene acrea (DRURY)
Bombyx mori (L.)
Bombyx mori
Eudia (*Saturnia*) *pavonia* (L.)
Saturnia pyri (SCHIFF.)
Antheraea (*Attacus*) *pernyi* (GUER.)
Telega polyphemus (CR.)
Samia cecropia (L.)
Sphinx ligustri (L.)

BONÉ, 1944.

BONÉ, 1944.

RAMSAY, 1953.

BONÉ, 1944.

BONÉ, 1944.

BONÉ, 1944.

Orig.

BONÉ, 1944.

CLARK et CRAIG, 1953.

Orig.

CLARK et CRAIG, 1953.

CLARK et CRAIG, 1953.

CLARK et CRAIG, 1953.

CLARK et CRAIG, 1953.

BONÉ, 1944.

TOBIAS, 1948b.

DRILHON, 1934.

DRILHON, 1934.

DRILHON, 1934.

DRILHON, 1934.

DRILHON, 1934.

DRILHON, 1934.

DRILHON, 1934.

DRILHON, 1934.

DRILHON, 1934.

DRILHON, 1934.

DRILHON, 1934.

DRILHON, 1934.

TABLEAU I (suite).

	Stades l. { larves ou chenil- les p. { pupes ou chrysa- lides a. adultes	Régime alimentaire + plantes vertes o produits végétaux sans chloro- phyllé — non vé- gétarien	M. éq. par litre			
			Na	K	Ca	Mg
<i>Sphinx ligustri</i>	l. (1 indiv.)	+	—	34.7	30.5	57.5
<i>Smernilus ocellatus</i> (L.)	p.	+	5.4	34.8	15.5	—
<i>Celerio (Deilephila) euphorbiae</i> (L.)	l.	+	—	20.0	36.0	—
<i>Celerio (Deilephila) euphorbiae</i>	p.	+	—	10-18	16-32	—
<i>Hylotus pinastri</i> (L.)	p.	+	tr.	35.0	15.0	46.0
<i>Pieris rapae</i> (L.)	l.	+	11.0	39.0	—	—
<i>Pieris rapae</i>	l.	+	—	96.4	41.0	66.6
<i>Pieris brassicae</i> (L.)	l.	+	—	19.7	16.6	92.5
<i>Pieris brassicae</i>	p.	+	—	37.4	10.6	52.9
<i>Pieris brassicae</i>	l.	+	9.0	30.0	—	—
<i>Pieris brassicae</i>	l.	+	5.0	27.0	—	—
<i>Aglais (Vanessa) urticae</i> (L.)	l.	+	22.0	43.0	—	—
<i>Junonia coenia</i> (HUEBNER)	l.	+	—	—	5.2	29.1
						Orig. DRILHON, 1934. HELLER et MOKLOWSKA, 1930 HELLER et MOKLOWSKA, 1930 BRECHER, 1929. BONÉ, 1944. Orig. BRECHER, 1929. BRECHER, 1929. RAMSAY, 1953. RAMSAY, 1953. BONÉ, 1944. CLARK et CRAIG, 1953.

COLÉOPTÈRES

<i>Cicindela maritima</i> (DEJEAN)	a.	—	162.0	9.0	—	—	BONÉ, 1944.
<i>Scaphinotus</i> sp.	a.	—	—	—	10.9	18.7	CLARK et CRAIG, 1953.
<i>Dytiscus marginalis</i> (L.)	a.	—	133.0	10.0	—	—	BONÉ, 1944.
<i>Dytiscus marginalis</i>	a.	—	traces	32.0	26.0	—	DRILHON et BUSNEL, 1943.
<i>Dytiscus marginalis</i>	a.	—	140.0	5.0	—	—	RAMSAY, 1953.
<i>Hydrophilus piceus</i> (L.)	a.	+	—	21.2	21.5	—	DRILHON et BUSNEL, 1937.
<i>Melolontha melolontha</i> (L.)	a.	+	6.0	49.0	—	—	BONÉ, 1944.
<i>Meloe strigulosus</i>	a.	+	—	—	26.6	156.7	CLARK et CRAIG, 1953.
<i>Lytta molesia</i>	a.	+	—	—	—	185.8	CLARK et CRAIG, 1953.
<i>Tenebrio molitor</i>	l.	o	86.0	45.0	—	—	BONÉ, 1944.
<i>Tenebrio molitor</i> (L.)	l.	o	77.0	32.0	—	—	RAMSAY, 1953.
<i>Tenebrio molitor</i>	l.	o	54.0	53.0	—	—	RAMSAY, 1953.
<i>Coelocnemis dilataticollis</i>	a.	o	—	—	27.1	10.0	CLARK et CRAIG, 1953.
<i>Agelastica alni</i> (L.)	a.	+	17.0	47.0	—	—	BONÉ, 1944.
<i>Timarcha tenebriosa</i> (L.)	a. + l.	+	—	40.6	42.2	117.5	Orig.
<i>Timarcha tenebriosa</i>	l.	+	—	48.1	46.4	165.0	Orig.
<i>Lepinotarsa decemlineata</i> (SAY)	a.	+	—	28.5	—	—	DRILHON et BUSNEL, 1937.
<i>Tenthredinide</i> sp.	l.	+	6.0	55.0	—	—	BONÉ, 1944.
<i>Vespula germanica</i> (F.)	l.	o et —	48.0	41.0	—	—	BONÉ, 1944.
<i>Vespula pensylvanica</i> (SAUSS.)	a.	o et —	—	—	7.1	1.0	CLARK et CRAIG, 1953.
<i>Apis mellifica</i> (L.)	l.	o	10.0	45.0	—	—	BONÉ, 1944.

HYMÉNOPTÈRES

TABLEAU II.

	Stades	Régime alimentaire	M. éq. par litre				Σ (somme des cations)	Indices (% de cations)					
			Na	K	Ca	Mg		Na	K	Ca	Mg		
	l. } larves ou chenilles p. } pupes, nymphes ou chrysalides a. } adultes	+ plantes vertes o produits végétaux sans chlorophylle — non végétarien											
PALÉOPTÈRES ODONATES													
<i>Aeshna</i> sp.	l.	—	134.7	5.4	7.5	6.0	153.6	87.8	3.5	4.9	3.8		
<i>Aeshna</i> sp.	l.	—	179.3	4.5	20.4	12.3	216.5	82.8	2.1	9.4	5.7		
<i>Libellula depressa</i> (L.)	l.	—	178.3	3.8	18.4	12.0	212.5	83.9	1.8	8.7	5.6		
POLYNÉOPTÈRES CHELEUTOPTÈRES													
<i>Carausius morosus</i> (BR.)	a.	+	8.7	27.5	16.2	145.0	197.4	4.4	13.9	8.2	73.5		
ORTHOPTÈRES													
<i>Gryllotalpa gryllotalpa</i> (L.)	a.	o, + et —	233.7	7.3	28.0	10.4	297.4	83.6	2.6	10.0	3.7		
<i>Anabrus simplex</i> (HALD.) (8)	a.	—	21.9	15.4	3.0	1.4	41.7	52.5	36.9	7.2	3.4		

<i>Locustia migratoria</i> (L.) <i>migratorioides</i> (R. et F.) *	l. et a.	+	67.4	9.0	15.2	27.0	118.6	56.8	7.6	12.8	22.8
<i>Locustia migratoria</i> (L.) <i>migratorioides</i> (R. et F.) *	l.	+	60.0	12.0	17.2	24.8	114.0	52.6	10.5	14.9	21.9
<i>Schistocerca gregaria</i> (FORSK.) *	l. (5 ^e stade)	+	81.3	5.3	17.8	34.6	139.0	58.6	3.8	12.8	24.9
OLIGONÉOPTÈRES PLANIPENNES											
<i>Myrmelcon formicarius</i> (L.)	l.	—	143.5	8.7	12.1	31.3	195.6	73.3	4.4	6.1	16.2
TRICHOPTÈRES											
<i>Phryganea</i> sp.	l.	o (— ?)	92.0	6.8	14.4	51.0	164.2	56.0	4.1	8.8	31.1
DIPTÈRES											
<i>Tipula paludosa</i> (MEIGEN) + <i>oleracea</i> (L.) **	l.	o	84.8	8.2	12.3	16.0	121.3	69.9	6.8	10.1	13.2
<i>Dictydia bimaculata</i> (L.) **	l.	o	39.6	3.7	13.8	14.5	71.6	53.3	5.2	19.3	20.2
<i>Chironomus</i> sp.	l.	—	104.3	2.1	10.5	14.6	131.5	79.3	1.6	8.0	11.1

(*) Ces insectes nous ont été fournis par l'Anti-Locust Research Centre (Londres).

(**) Larves déterminées par le Dr F. VAN EMDEN (British Museum, Natural History).

TABLEAU II (suite).

Stades	Régime alimentaire	M. éq. par litre				Σ (somme des cations)	Indices (% de cations)			
		Na	K	Ca	Mg		Na	K	Ca	Mg
l. } larves ou chenilles	+ plantes vertes	100.0	7.9	12.0	13.3	133.2	75.1	5.9	9.0	10.0
p. } pupes	o produits végétaux sans chlorophylle	206.0	13.0	7.0	38.0	264.0	78.0	4.9	2.6	10.6
p. } nymphes ou chrysalides	— non végétarien	139.6	26.1	20.8	34.3	220.8	63.2	11.8	9.9	15.6
a. } adultes										
LÉPIDOPTÈRES										
<i>Eristalomyia tenax</i> (L.)	—									
<i>Gasterophilus intestinalis</i> (DEGEER) (6)	—									
<i>Calliphora erythrocephala</i> (L.)	—									
<i>Cossus cossus</i> (L.)	o	18.4	35.4	51.5	48.0	153.3	12.0	23.1	33.6	31.3
<i>Yponomeuta evonymella</i> (L.) *	+	3.2	23.3	17.1	29.7	73.3	4.4	31.8	23.3	40.5
<i>Ephestia kuehniella</i> (ZELLER)	o	32.6	32.7	41.2	51.1	157.6	20.7	20.8	26.1	32.4
<i>Galleria mellonella</i> (L.)	o et —	26.5	36.3	24.4	33.3	120.7	22.0	30.1	20.2	27.7
<i>Phalera bucephala</i> (L.)	+	5.9	49.2	34.2	79.8	169.1	3.5	29.1	20.2	47.2
<i>Dasychira pudibunda</i> (L.)	+	3.0	51.8	33.9	74.1	162.8	1.9	31.8	20.8	45.5
<i>Euproctis chrysorrhoea</i> (L.)	+	17.9	44.5	20.6	87.9	170.9	10.5	26.0	12.1	51.4
<i>Prodenia eridania</i> (CR.) (1)	+	22.3	39.7	18.4	14.3	94.7	23.5	41.9	19.4	15.1
<i>Phlogophora meticulosa</i> (L.)	+	12.3	34.9	35.5	68.4	151.1	8.1	23.1	23.5	45.3

<i>Anathes xanthographa</i> (SCHIFF.)	l.	24.1	29.2	40.4	104.2	197.9	12.2	14.8	20.4	52.6
<i>Triphaena promba</i> (L.)	l.	16.1	35.6	56.0	70.9	178.6	9.0	19.9	31.4	39.7
<i>Cucullia absinthii</i> (L.)	p.	9.8	48.7	32.5	51.2	142.2	6.9	34.2	22.9	36.0
<i>Manestra brassicae</i> (L.)	l.	4.3	53.6	17.9	99.2	175.0	2.5	30.6	10.2	56.7
<i>Diatraxia oleracea</i> (L.)	l.	13.1	43.1	31.9	78.7	166.8	7.9	25.8	19.1	47.2
<i>Melanclira persicariae</i> (L.)	l.	10.8	40.3	19.1	79.0	149.2	7.2	27.0	12.8	53.0
<i>Hypocrita jacobaeae</i> (L.)	l.	7.3	34.6	25.0	86.7	153.6	4.8	22.5	16.3	56.4
<i>Spilosoma lutea</i> (HUFNAGEL)	l.	3.3	56.2	31.4	38.5	129.4	2.6	43.4	24.3	29.7
<i>Bombyx mori</i> (L.) (2)	l. (j. de 4 ^e mue)	6.0	39.4	15.0	88.0	148.4	4.0	26.5	10.1	59.3
<i>Bombyx mori</i> **	l. (3 ^e stade)	3.4	41.8	24.5	80.8	150.5	2.2	27.8	16.3	53.7
<i>Bombyx mori</i> **	l. (5 ^e stade)	14.6	46.1	24.5	101.0	186.2	7.8	24.7	13.1	54.2
<i>Bombyx mori</i> **	l. (encoconnées)	8.2	59.2	26.5	92.5	186.4	4.3	32.1	14.2	44.2
<i>Bombyx mori</i> **	p. (1 ^{er} jour)	21.7	54.9	29.5	87.5	193.6	11.2	28.4	15.2	45.2
<i>Bombyx mori</i> (2)	p. (16 ^e j. ap. 4 ^e mue)	11.3	41.5	24.0	69.4	146.2	7.7	27.7	16.4	47.4
<i>Bombyx mori</i> (2)	a.	14.3	36.1	14.5	44.6	109.5	13.0	32.9	13.2	40.7
<i>Antheraea mylitta</i> (DRURY)	l.	1.3	49.7	21.9	37.7	110.6	1.2	44.9	19.8	34.1
<i>Graellsia isabellae</i> (GRAELLS.)	p.	6.2	46.2	17.5	29.1	99.0	6.3	46.7	17.7	29.3
<i>Tropaea luna</i> (L.)	p.	4.4	52.8	31.4	48.8	137.4	3.2	38.4	22.9	35.5
<i>Actias selene</i> (HUEBNER)	l.	4.8	51.3	25.5	60.0	141.6	3.4	36.2	18.0	49.4
<i>Philosamia cynthia</i> (DRURY)	p.	7.5	36.9	28.5	52.1	125.0	6.0	29.5	22.8	41.7
<i>Philosamia (Samia) walkeri</i> (FELDER) (5)	p.	2.6	42.1	18.8	65.0	128.5	2.0	32.8	14.6	50.6
<i>Endromis versicolora</i> (L.)	p.	1.3	32.8	28.0	44.0	106.1	1.2	30.9	26.4	41.5
<i>Sphinx ligustri</i> (L.)	p.	2.6	52.8	16.4	49.2	121.0	2.1	43.6	12.6	40.7
<i>Sphinx ligustri</i>	p.	3.0	54.1	40.9	50.0	148.0	2.0	36.6	27.6	33.8

(*) Larves fournies par le Pest Infestation Laboratory, Slough.

(**) Matériel élevé à partir d'œufs mis à notre disposition par le Prof. G. JUCCI, Université de Pavie.

TABLEAU II (suite).

	Stades	Régime alimentaire	M. éq. par litre				Σ (som- me des ca- tions)	Indices (% de cations)			
			larves ou chenilles	+ plantes vertes	o produits végétaux sans chloro- phyllé	— non végéta- rien		Na	K	Ca	Mg
	l. } p. } a. }										
<i>Mimas tiliae</i> (L.)	p.	+	3.2	39.2	129.7	15.6	127.7	2.5	30.7	23.3	43.5
<i>Deilephila elenor</i> (L.)	p.	+	4.7	27.4	41.0	89.3	142.4	2.9	16.9	25.2	55.0
<i>Papilio machaon</i> (L.)	l.	+	13.6	45.3	33.4	59.8	152.1	8.9	29.8	22.0	39.3
COLÉOPTÈRES											
ADEPHAGA											
<i>Dytiscus marginalis</i> (L.)	a.	—	165.2	6.4	22.5	37.5	231.6	71.3	2.8	9.7	16.2
<i>Cybister</i> sp.	a.	—	143.5	7.3	38.2	51.8	240.8	59.6	3.0	15.9	21.5
POLYPHAGA											
<i>Geotrupes stercorosus</i> (SCRIBA)	a.	+	119.1	16.0	17.8	49.8	202.7	58.7	7.9	8.8	24.6
<i>Melolontha melolontha</i> (L.)	a.	+	113.0	5.8	15.3	41.3	175.4	64.4	3.3	8.7	23.6
<i>Popillia japonica</i> (NEWMAN) (?) ...	l.	o et +	20.2	9.5	15.8	38.8	84.3	24.0	11.3	18.7	46.0

<i>Cetonia aurata</i> (L.)	l.	o	51.3	18.6	22.8	80.0	172.7	29.7	10.8	13.2	46.3
<i>Hydrophilus piceus</i> (L.)	a.	+	123.7	4.3	24.5	46.8	199.3	62.1	2.1	12.3	23.5
<i>Hydrophilus piceus</i> (4)	a.	+	120.7	13.9	23.0	44.2	201.8	59.8	6.9	11.4	21.9
<i>Timarcha tenebricosa</i> (L.)	l.	+	1.6	46.9	72.2	158.0	278.7	0.6	16.8	25.9	56.7
<i>Leptinotarsa decemlineata</i> (SAY) ...	l.	+	3.5	65.1	47.5	188.3	304.4	1.1	21.4	15.6	61.9
<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	l.	+	9.6	50.3	155.0	198.0	412.9	2.3	12.2	37.6	48.0
<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	l.	+	2.0	54.9	43.4	146.9	247.2	0.8	22.2	17.6	59.4
HYMÉNOPTÈRES											
SYMPHYTA											
<i>Pteronidea ribesii</i> (SCOP.)	l.	+	1.6	43.4	17.5	60.7	123.2	1.3	35.2	14.2	49.3
ACULEATA											
<i>Formica rufa</i> (L.)	p.	o et —	14.7	50.3	14.9	21.6	101.5	14.5	49.6	14.7	21.2
<i>Vespa germanica</i> (F.)	l.	o et —	26.0	56.4	18.7	23.6	124.7	20.9	45.2	15.0	18.9
<i>Vespa germanica</i>	p.	o et —	22.8	60.8	11.2	19.0	113.8	20.0	53.4	9.9	16.7
<i>Apis mellifica</i> (L.)	l.	o	10.9	30.5	18.2	20.5	80.1	13.6	38.1	22.7	25.6
<i>Apis mellifica</i> (8)	l.	o	5.0	24.4	7.5	15.8	52.7	9.5	46.3	14.2	30.0

(1) BABERS, 1938; (2) BIALASZEWICZ et LANDAU, 1938; (3) BISHOP, BRIGGS et RONZONI, 1925; (4) FLORKIN, 1943; (5) GESE, 1950; (6) LEVENBOOK, 1950; (7) LUDWIG, 1951; (8) PEPPER, DONALDSON et HASTINGS, 1941.

TABLEAU III.
Sphinx ligustri (L.) (chrysalides)

	M. éq. par litre				Σ	Indices			
	Na	K	Ca	Mg		Na	K	Ca	Mg
a) mélange d'hémolymphe de plusieurs individus ⁽¹⁾	4.3	48.4	15.0	—					
b) idem	2.6	52.8	16.4	49.2	121.0	2.1	43.6	12.6	40.7
c) idem	3.0	54.1	40.9	50.0	148.0	2.0	36.6	27.6	33.8
d) hémolymphe d'une seule chrysalide ...	2.0	42.3	35.3	48.0	127.6	1.6	32.8	27.3	37.1
e) idem	—	34.7	30.5	57.5					

⁽¹⁾ DRILHON, 1934.

TABLEAU IV.

	Stades	Σ cations	Indice de Chlorure
	l. { larves ou chenilles p. { chrysalides a. adultes		
<i>Aeshna</i> sp.	l.	153.6	78.4
<i>Hypocrita jacobaeae</i> (L.) ...	l.	153.6	27.9
<i>Euproctis chrysorrhoea</i>	l.	170.9	13.0
<i>Sphinx ligustri</i> (L.)	p.	121.0	11.9
<i>Philosamia cynthia</i> (DRURY)	p.	125.0	10.1
<i>Tropaea (Actias) luna</i> (L.) .	p.	137.4	13.3
<i>Bombyx mori</i> (L.)	l.	150.5	9.3
<i>Bombyx mori</i>	p.	193.6	7.2
<i>Hydrophilus piceus</i> (L.)	a.	199.3	23.2
<i>Dytiscus marginalis</i> (L.) ...	a.	231.6	39.3
<i>Eristalomyia tenax</i> (L.)	l.	133.2	41.1

Dans le cadre des tableaux I et II, Odonates et Lépidoptères présentent des aspects extrêmes. L'hémolymphe des Odonates ne comporte pas de concentration en sodium moindre que 134.7 méq. par litre, tandis que les seconds ne dépassent pas 32.6 méq. de sodium par litre. Pour les autres bases, l'aire de distribution des valeurs réunies pour les Odonates finit systématiquement à peu de distance du commencement des valeurs recueillies chez les Lépidoptères.

Les spécialistes de la systématique des Insectes sont d'accord pour considérer les Odonates comme beaucoup plus anciens et beaucoup plus primitifs que les Lépidoptères. Il semble bien d'ailleurs que l'ordre des Odonates soit le plus primitif de ceux que mentionnent les tableaux I et II. On peut donc admettre que les valeurs obtenues chez les Odonates correspondent à un caractère primitif, alors que celles récoltées chez les Lépidoptères correspondent à un caractère spécialisé.

Cette opinion trouve une nouvelle justification dans les considérations suivantes :

a) les plus primitifs des Insectes figurant dans les tableaux I et II (Dictyoptères, certains Orthoptères, Trichoptères, Planipennes, Coléoptères Adéphages) se rapprochent beaucoup plus, en ce qui concerne les concentrations du sodium et du potassium, des Odonates que des Lépidoptères.

b) les concentrations des différentes bases du plasma d'hémolymphe de ces Insectes primitifs se rapprochent de celles d'un grand nombre d'autres groupes animaux, tandis que celles de l'hémolymphe des Lépidoptères et d'autres groupes plus spécialisés, sont plus particulières.

Considérons, non plus les concentrations, mais le type de composition de la base totale, exprimé par les indices des quatre constituants. Pour faciliter l'examen synoptique des résultats, la distribution des indices de chaque base a été représentée graphiquement dans la figure 1. Nous voyons que le type des Insectes primitifs énumérés plus haut est voisin de celui des Crustacés Macroures, des Cyclostomes, des Elasmobranches, des Poissons marins ou dulcicoles, des Batraciens, des Reptiles et des Mammifères (voir tableau V). Le type des Lépidoptères s'en écarte fortement et il apparaît nettement dans la figure 1 et dans la section des indices dans le tableau II, que ce type se retrouve aussi chez *Carausius*

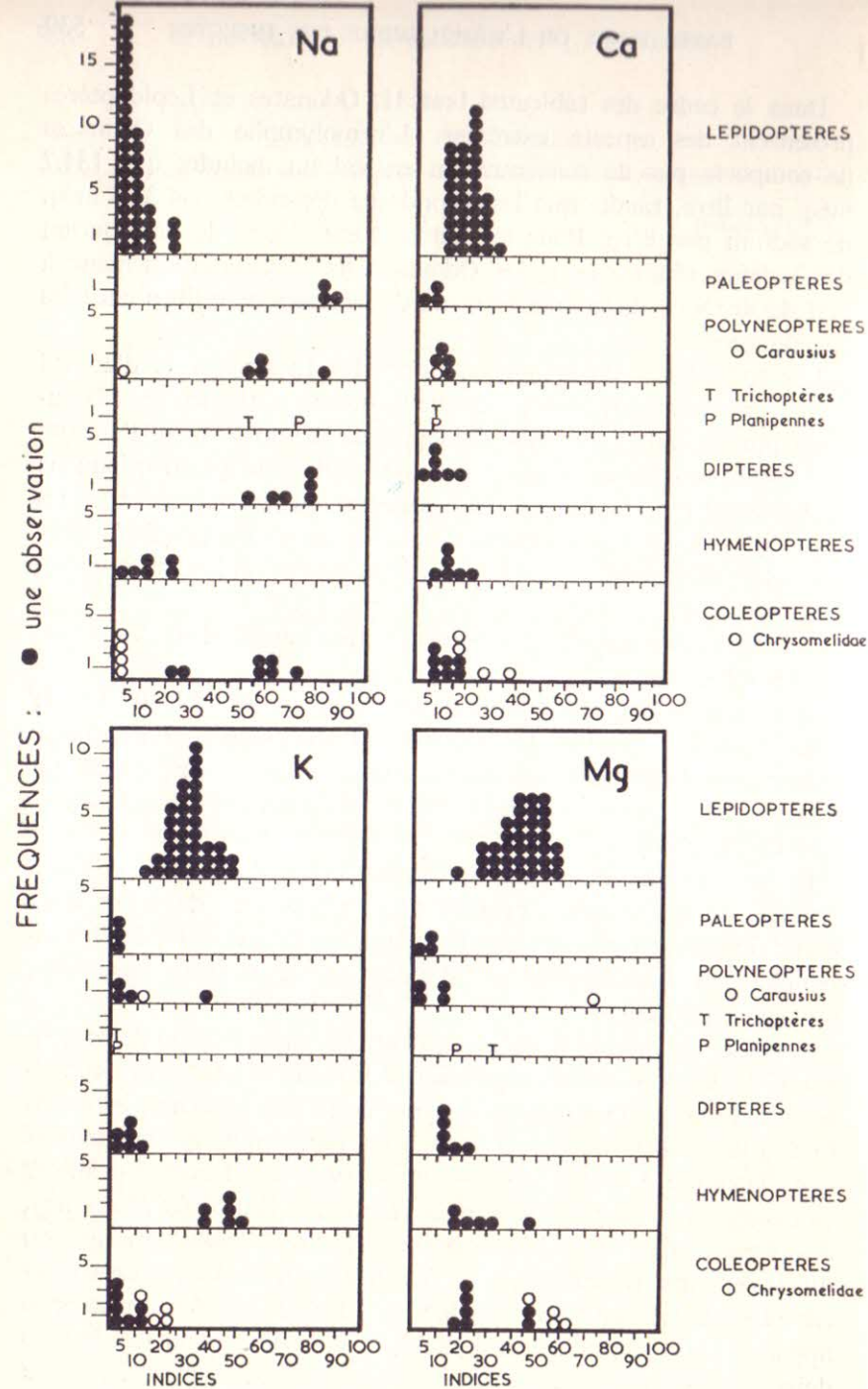


FIG. I DISTRIBUTION DES INDICES

TABLEAU V.

	Σ cations	Indices				Auteurs
		Na	K	Ca	Mg	
Rat	149.5	90.0	4.0	4.1	1.8	SMITH et SMITH, 1934.
<i>Caretta caretta</i> (Tortue)	170.0	88.8	3.9	3.6	3.4	SMITH, 1929c.
<i>Rana</i> sp.	116.3	89.2	2.4	4.9	3.7	FENN, 1936.
<i>Tinca vulgaris</i> (Téléostéen dulcicole)	148.4	91.0	2.8	4.0	2.2	PUSCHEL, 1928.
<i>Gadus callarias</i> (Téléostéen marin)	202.5	88.9	2.4	4.9	3.7	SMITH, 1929b.
<i>Raia diaphenes</i> (Elasmobranchie)	261.0	90.8	2.6	3.8	2.6	SMITH, 1929a.
<i>Lampetra fluviatilis</i> (Cyclostome)	127.3	88.4	3.8	5.6	2.2	DUCHÂTEAU et FLORKIN, orig.
<i>Homarus vulgaris</i>	567.0	89.8	2.5	5.2	2.5	ROBERTSON, 1939.

morosus, chez l'Hyménoptère *Pteronidea ribesii* et chez les Coléoptères Chrysomélides, toutes formes phytophages. Les taxonomistes considèrent les Chrysomélides comme une des familles les plus évoluées de l'ordre des Coléoptères. C'est sans doute la plus évoluée des familles de cet ordre représentées dans nos tableaux. En fait, la base de l'hémolymphe y est d'un type plus évolué que celui des autres Coléoptères (y compris *Hydrophilus* et *Melolontha* qui sont aussi des phytophages, et *Popillia* et *Cetonia* qui sont végétariens).

Trois groupes taxonomiques présents dans le tableau II, les Diptères, les Orthoptères et les Coléoptères autres que les Chrysomélides n'ont pas encore été discutés. Il est clair que les Diptères se rapprochent du type primitif de composition de la base. C'est aussi le cas pour les Coléoptères *Adephaga*. Les Coléoptères du sous-ordre des *Polyphaga* autres que les Chrysomélides sont hétérogènes et difficilement systématisables, eu égard sans doute au petit nombre des données les concernant. Quant aux Orthoptères, le type de la base chez *Gryllotalpa* correspond au « pattern » primitif. Le « pattern » des Locustides s'en écarte par un indice moindre de sodium et un indice de magnésium plus élevé.

Il importe, pour discuter efficacement les types de composition de la base de l'hémolymphe, de connaître les relations qui existent entre composition des aliments et composition du milieu intérieur. Une série de données de cet ordre est rassemblée dans le tableau VI, en même temps que les chiffres de TOBIAS. On voit que, s'il est vrai que chez *Bombyx*, comme TOBIAS l'a signalé, le sodium du milieu intérieur est à peu près en équilibre avec celui de la nourriture, ce sodium est au contraire dilué chez *Papilio machaon* et *Carausius morosus* et concentré chez *Pteronidea ribesii* et *Leptinotarsa decemlineata*. Comme chez *Bombyx mori*, le potassium, toujours en concentration très élevée dans la nourriture, est partout dilué, et c'est aussi le cas pour le calcium. Quant au magnésium, il est toujours concentré. Dans le cadre des espèces phytophages étudiées dans le tableau VI, on peut dire que le type de composition de l'hémolymphe est assuré par une dilution du potassium et du calcium, et une concentration du magnésium. Mais dans le cas du sodium, il y a concentration, dilution ou équilibre selon la teneur en sodium de la nourriture. Le résultat de l'exercice du mécanisme de régulation est le maintien du « pattern » de la base. Il est particulièrement intéressant de considérer le cas des Insectes qui ont abandonné la consommation des

feuilles vertes des végétaux, pour une alimentation végétale mais non constituée de feuilles, comme c'est le cas pour *Ephestia kuehniella*, pour *Cossus cossus* et pour *Galleria mellonella*. D'un grand intérêt est aussi la considération des Hyménoptères non phytophages, représentés dans le tableau II par *Formica rufa*, *Vespula germanica* et *Apis mellifica*. Comme le montre ce tableau, le type de la base des Lépidoptères et des Hyménoptères non phytophages se rapproche du type phytophage, mais la régulation du « pattern » prend ici des aspects particuliers. La larve d'Abeille (tableau VI) concentre dans tous les cas les bases du miel, tandis que *Cossus* et *Galleria* diluent le potassium, le calcium et le magnésium, et concentrent le sodium.

De l'ensemble de ces données sur les hémolymphe d'Insectes résulte donc la notion du caractère primitif du type de base à forte prédominance de sodium. Le type à haut potassium et à haut magnésium, plus spécialisé, se trouve chez les Lépidoptères, les Hyménoptères, les Chrysomélides et *Carausius morosus*. Parmi les Orthoptères, les Locustides présentent d'autre part un type particulier, à haut sodium et haut magnésium. Le type de base à haut potassium et haut magnésium se trouve dans des groupes dont l'individualisation dans l'évolution animale est incontestablement liée au développement des Angiospermes. Il est cependant le résultat de régulations qui peuvent être d'un caractère très différent d'une espèce à une autre, et il est conservé chez les espèces qui secondairement ont abandonné l'alimentation de type phytophage strict. D'ailleurs, chez les groupes dont le type est à haut sodium, une alimentation de caractère phytophage acquise secondairement ne modifie pas le pattern de la base, comme on le voit chez l'Hydrophile, dont la larve est carnivore, comme aussi, dans les expériences de TOBIAS, chez *Periplaneta* nourrie de laitue. Si on considère les observations de TOBIAS et les nôtres sur la comparaison de la nourriture et de l'hémolymphe des espèces à indice de sodium élevé, on voit que le type en question résulte aussi bien chez *Gasterophilus* et chez *Periplaneta* ou *Romalea*, d'une concentration du sodium et d'une dilution du potassium. En outre, chez *Gasterophilus*, calcium et magnésium, bien que présentant des indices faibles, sont concentrés dans l'hémolymphe, par rapport à une nourriture pauvre en calcium et en magnésium, le sang du Cheval.

TABLEAU VI.

	M. éq. par kg. de poids frais ou par litre d'hémolymphe				Σ cations	Indices			
	Na	K	Ca	Mg		Na	K	Ca	Mg
<i>Lectuca sativa</i> (laitue) ⁽¹⁾	43.0	87.2							
<i>Periplaneta americana</i> ⁽¹⁾ (ad.)	113.0	25.6							
<i>Romalea microptera</i> ⁽¹⁾ (ad.)	56.5	17.9							
<i>Hedera helix</i> (lierre, feuilles)	35.9	147.6	665.0	53.1	900.6	4.0	16.4	73.8	5.8
<i>Ligustrum vulgare</i> (troëne, feuilles) ...	46.4	152.1	824.5	39.9	1062.9	4.4	14.3	77.6	3.8
<i>Carausius morosus</i> (ad.)	8.7	27.5	16.2	145.0	197.4	4.4	13.9	8.2	73.5
Sang (total) de cheval ⁽²⁾	84.8	31.4	1.7	3.3	121.4	69.9	25.9	1.6	2.7
<i>Gasterophilus intestinalis</i> ⁽³⁾	206.0	13.0	7.0	38.0	264.0	78.0	4.9	2.7	14.4
<i>Populus</i> sp. (bois, tronc pourri)	16.0	126.0	1471.0	113.9	1726.9	0.9	7.3	85.2	6.6
<i>Cossus cossus</i> (l.)	18.4	35.4	51.5	48.0	153.3	12.0	23.1	33.6	31.3

Cire	12.8	347.2	257.0	215.3	832.4	1.5	41.7	30.9	25.9
<i>Galleria mellonella</i> (l.)	26.5	36.3	24.4	33.5	120.7	22.0	30.1	20.2	27.7
Mûrier, feuilles ⁽¹⁾	11.3	59.0							
<i>Bombyx mori</i> ⁽¹⁾ (l.)	12.2	35.9							
<i>Daucus carota</i> (carotte, feuilles)	25.6	176.9	214.5	35.6	422.6	5.7	39.1	47.4	7.9
<i>Papilio machaon</i> (l.)	13.6	45.3	33.4	59.8	152.1	8.9	29.8	22.0	39.3
<i>Solanum tuberosum</i> (p. de terre, feuilles)	tr.	144.5	128.6	85.9	359.0	—	40.3	35.8	23.9
<i>Leptinotarsa decemlineata</i> (ad.)	3.5	65.1	47.5	188.3	304.4	1.1	21.4	15.6	61.9
<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	2.0	54.9	43.4	146.9	257.2	0.8	22.2	17.6	59.4
<i>Ribes grossulariae</i> (groseillier, feuilles)	tr.	249.1	271.2	53.6	573.9	—	43.4	47.3	9.3
<i>Pteronidea ribesii</i> (l.)	1.6	43.4	17.5	60.7	123.2	1.3	35.2	14.2	49.3
Miel ⁽⁴⁾	4.7	13.1	2.7	1.8	22.3	21.1	58.7	12.1	8.1
<i>Apis mellifica</i> (l.)	10.9	30.5	18.2	20.5	80.1	13.6	38.1	22.7	25.6

(1) TOBIAS, 1948b; (2) ABDERHALDEN, 1898; (3) LEVENBOOK, 1950; (4) MCCANCE et WIDDOWSON, 1946.

V. — Résumé

Les résultats du dosage des constituants de la *base totale* (Na, K, Ca, Mg) de l'hémolymphe d'une série d'Insectes montrent l'existence de deux types (patterns) extrêmes. L'un, interprété comme primitif et bien caractérisé chez les Odonates, rappelle celui de nombreux autres animaux. Il est caractérisé par un indice de sodium très élevé, et par de faibles valeurs des indices de potassium et de magnésium. L'autre type, interprété comme une spécialisation biochimique, est bien caractérisé chez les Lépidoptères, les Coléoptères Chrysomélides, *Carausius morosus* et *Pteronidea ribesii*. Il est caractérisé par un faible indice de sodium et des valeurs élevées des indices de potassium et de magnésium. Les autres Insectes examinés s'apparentent plus ou moins à l'un ou l'autre de ces deux types, en fonction de leur degré d'évolution et de leur régime alimentaire. Les teneurs en bases inorganiques de la nourriture imposent un point de départ. A partir de celui-ci, l'Insecte, à des degrés divers, concentre ou dilue, et réalise son type spécifique de composition de la base, en conformité avec sa position systématique.

BIBLIOGRAPHIE

- ABDERHALDEN, E. — Zur quantitativen vergleichenden Analyse des Blutes. *Z. Physiol. Chem.*, 1898, **25**, 65.
- BABERS, F. H. — An analysis of the blood of the sixth-instar Southern Armyworm (*Prodenia eridania*). *J. Agric. Res.*, 1938, **57**, 697.
- BETHE, A. et BERGER, E. — Variationen im Mineralbestand verschiedener Blutarten. *Pflügers Arch.*, 1931, **227**, 571.
- BIALASZEWICZ, K. — Contribution à l'étude de la composition minérale des liquides nourriciers chez les animaux marins. *Arch. internat. Physiol.*, 1938, **36**, 41.
- BIALASZEWICZ, K. et LANDAU, C. — Sur la composition minérale de l'hémolymphe des vers à soie et sur les changements qu'elle subit au cours de la croissance et pendant la métamorphose. *Acta Biol. Exper.*, 1938, **12**, 307.
- BISHOP, G. H., BRIGGS, A. P. et RONZONI, E. — Body fluid of the Honeybee larva : II. Chemical constituents of the blood and their osmotic effects. *J. B. C.*, 1925, **66**, 77.
- BONÉ, G. J. — Le rapport sodium/potassium dans le liquide coelomique des Insectes. I. Ses relations avec le régime alimentaire. *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 1944, **75**, 123.
- BONÉ, G. J. — Regulation of the sodium/potassium ratio in Insects. *Nature*, 1947, **160**, 679.
- BRECHER, L. — Die anorganischen Bestandteile des Schmetterlingspuppenblutes (*Sphinx pinastri*, *Pieris brassicae*). Veränderungen an anorganischen Bestandteilen bei der Verpuppung (*Pieris brassicae*). *Biochem. Z.*, 1929, **211**, 40.
- BRIGGS, A. P. — Some applications of the colorimetric phosphate method. *J. B. C.*, 1924, **59**, 255.
- BUCK, J. B. — Physical properties and chemical composition of Insect blood. Dans : K. D. ROEDER : *Insect Physiology*. Wiley, N. Y., 1953.
- CLARK, E. W. et CRAIG, R. — The calcium and magnesium content in the hemolymph of certain Insects. *Physiol. Zool.*, 1953, **26**, 101.
- COLE, W. H. — The composition of fluids and sera of some marine animals and of the sea-warts in which they live. *J. gen. Physiol.*, 1940, **23**, 575.
- DRILHON, A. — Sur le milieu intérieur des Lépidoptères. *C. R. Soc. Biol.*, 1934, **115**, 1194.
- DRILHON, A. et BUSNEL, R. G. — Le potassium et la réserve alcaline chez quelques Coléoptères. *C. R. Soc. Biol.*, 1937, **124**, 806.
- DRILHON, A. et BUSNEL, R. G. — Excrétion azotée et minérale chez un Insecte aquatique. Le Dytique (*Dytiscus marginalis*). *Bull. Soc. Zool. France*, 1943, **68**, 21.
- DRILHON, A. et BUSNEL, R. G. — Documents sur le milieu intérieur d'un Insecte aquatique, pouvant servir à étayer une systématique biochimique. *Bull. Soc. Zool. France*, 1946, **71**, 185.
- DUCHÂTEAU, G., LECLERCQ, J. et FLORKIN, M. — Sur les constituants de la base inorganique de l'hémolymphe des Insectes. *J. de Physiologie*, 1953, **45**, 107.
- DUCHÂTEAU, G. et FLORKIN, M. — Ionorégulation du milieu intérieur de l'Anodonte dans des milieux extérieurs concentrés. *Arch. internat. Physiol.*, 1950, **57**, 459.
- FENN, W. O. — Electrolytes in muscle. *Physiol. Rev.*, 1936, **16**, 450.
- FENN, W. O. et COBB, D. M. — The potassium equilibrium in muscle. *J. gen. Physiol.*, 1934, **17**, 629.

- FLORKIN, M. — Caractères biochimiques des Vertébrés. Dans P. P. GRASSE, *Traité de Zoologie, Masson, Paris*. (en cours d'impression).
- FLORKIN, M. — Sur la composition inorganique du milieu intérieur des Invertébrés dulcicoles ou terrestres. *Bull. Soc. R. Sci. Liège*, 1943, **12**, 301.
- FLORKIN, M. — L'Evolution biochimique. *Masson, Paris*, et *Desoer, Liège*, 1944.
- FLORKIN, M. — Biochemical aspects of some biological concepts. First Internat. Congress of Biochemistry, 19-25 August 1949. *Report of opening and concluding sessions and three lectures delivered to the Congress. London, Biochemical Society*, 1950, 19.
- FLORKIN, M., DUCHÂTEAU, G. et LECLERCQ, J. — Sur les constituants inorganiques du plasma sanguin chez les Insectes. *Arch. internat. Physiol.*, 1949, **57**, 209.
- GESE, P. K. — The concentration of certain inorganic constituents in the blood of the Cynthia pupa *Samia Walkeri* FELDER and FELDER. *Physiol. Zool.*, 1950, **23**, 109.
- HELLER, J. et MOKLOWSKA, A. — Über die Zusammensetzung des Raupenblutes bei *Deilephila euphorbiae* und deren Veränderungen im Verlauf der Metamorphose. *Biochem. Z.*, 1930, **219**, 473.
- JEANNEL, R. — Les Insectes. Classification et Phylogénie. Dans P. P. GRASSE, *Traité de Zoologie, IX, Masson, Paris*, 1949.
- KAHANE, E. — Le dosage du sodium par la méthode à l'uranyle. *Bull. Soc. Chim.*, 1930, **47**, 382.
- LAMBRECHTS, A. et DELTOMBE, J. — Une méthode photométrique simple du dosage du sodium dans le plasma et dans l'urine. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1941, **23**, 411.
- LEVENBOOK, L. — The composition of Horse Botfly (*Gastrophilus intestinalis*) *Biochem. J.*, 1950, **47**, 336.
- LUDWIG, D. — Composition of the blood of the Japanese Beetle (*Popillia japonica* NEWMAN) larvae, *Physiol. Zool.*, 1951, **24**, 329.
- MCCANCE, R. A., et WIDDOWSON E. M. — The chemical composition of foods. 2nd ed. *H. M. Stationery Office, London.*, 1946.
- MARTINOV, A. B. — Etudes sur l'histoire géologique et de phylogénie des ordres des Insectes Ptérygotes. I. *Trav. Inst. Paléontol. Acad. Sci. U. R. S. S.*, 1938, **7**, fasc. 4.
- PEPPER, J. H., DONALDSON, F. T. et HASTINGS, E. — Buffering capacity and composition of the blood serum and regurgited digestive juices of the Mormon Cricket (*Anabrus simplex* HALD). *Physiol. Zool.*, 1941, **14**, 470.
- PROSSER, C. L. — Comparative Animal physiology, *Saunders, Philadelphia.*, 1950.
- PUSCHEL, J. — Blutuntersuchungen bei einem Süsswasserteleostier (*Tinca vulgaris* CUV.) *Z. vergleichende Physiol.*, 1928, **7**, 606.
- RAMSAY, J. A. — Active transport of potassium by the Malpighian tubules of Insects. *J. exper. Biol.*, 1953, **30**, 358.
- ROBERTSON, J. D. — The inorganic composition of the body fluids of three marine Invertebrates. *J. exper. Biol.*, 1939, **16**, 387.
- ROBERTSON, J. D. — Ionic regulation in some marine Invertebrates. *J. exper. Biol.*, 1949, **26**, 182.
- ROBERTSON, J. D. — Further studies on ionic regulation in marine Invertebrates. *J. exper. Biol.*, 1953, **30**, 277.
- SMITH, H. W. — The composition of the body fluids of Elasmobranchs. *J. B. C.*, 1929a, **81**, 407.

- SMITH, H. W. — The composition of the body fluids of the Goosefish (*Lophius piscatorius*). *J. B. C.*, 1929b, **82**, 71.
- SMITH, H. W. — The inorganic composition of the body fluids of the Chelonia. *J. B. C.*, 1929c, **82**, 651.
- SMITH, P. K. et SMITH, A. H. — Electrolytes in the serum of the Rat. *J. B. C.*, 1934, **107**, 673.
- TOBIAS, J. M. — Potassium, sodium and water interchange in irritable tissues and hemolymph of an omnivorous insect, *Periplaneta americana*. *J. cell. compar. Physiol.*, 1948a, **31**, 125.
- TOBIAS, J. M. — The high potassium and low sodium in the body fluid and tissues of a phytophagous Insect, the Silkworm *Bombyx mori* and the change before pupation. *J. cell. compar. Physiol.*, 1948b, **31**, 143.
- VAN SLYKE, D. D. — The determination of chlorides in blood and tissues. *J. B. C.*, 1923, **58**, 523.
- VAN SLYKE, D. D. et SENDROY, J. — Gasometric determination of oxalic acid, and calcium, and its application to serum analysis. *J. B. C.*, 1929, **84**, 217.
- WEINBACH, A. P. — A micromethod for the determination of sodium. *J. B. C.*, 1935, **110**, 95.