

NOUVELLES RECHERCHES SUR LA VARIABILITÉ
DES *TENEBRIO MOLITOR* L. ET *OBSCURUS* F.
(INSECTES, COLÉOPTÈRES) ÉLEVÉS EN COLONIES

par
JEAN LECLERCQ

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

(Reçu le 5 Juillet, 1953)

J'ai pu montrer précédemment (J. LECLERCQ, 1950) que dans une population de *Tenebrio molitor* maintenue pendant cinq ans dans les mêmes conditions de température, d'humidité et d'alimentation, le poids des nymphes et la durée de l'état larvaire restent deux caractères très variables. Cette population put être scindée en deux races l'une tendant à fournir des nymphes de poids relativement faibles, l'autre tendant à donner des nymphes de poids élevés, au moins lorsque les conditions nutritives sont optimales.

Les recherches exposées ici ont eu pour objets: *a.* de vérifier la stabilité des deux races précitées, *b.* de chercher à savoir s'il y a une corrélation entre le poids des nymphes et la durée de l'état larvaire, et *c.* d'entreprendre l'étude comparative de colonies de *Tenebrio obscurus* soumises aux mêmes conditions que celles de *Tenebrio molitor*.

I. MÉTHODE D'ÉLEVAGE

Les colonies de *Tenebrio molitor* et *obscurus* ont été maintenues dans les mêmes conditions que celles qui ont été adoptées précédemment pour sélectionner les deux races ($\pm 27^\circ \text{C.}$, extrêmes exceptionnels: 25 et 29°C. ; $\pm 75\%$ H.R., extrêmes exceptionnels: 60 et 85% H.R.; nourriture abondante consistant en farine de froment non blutée, remplacée tous les mois)¹⁾.

Pour réduire au minimum les effets du surpeuplement et du cannibalisme, les nymphes ont été retirées des colonies dès leur apparition et les larves élevées à raison d'une cinquantaine au plus dans des bocalux contenant environ 250 cm^3 de farine.

Désignation des races: comme précédemment la race qui fournit des nymphes de poids inférieurs est désignée par la lettre *F* avec un indice spécifiant à quelle génération on a affaire; la race qui fournit normalement des nymphes de poids élevés est désignée par la lettre *G*. Les élevages qui font l'objet du présent travail compren-

¹⁾ Dans aucun cas traité ici, la farine n'a été additionnée de levure comme ce fut le cas dans plusieurs élevages présentés en 1950.

nent les générations F_8 à F_{15} (de la race „poids inférieurs”) et les générations G_5 à G_8 (de la race „poids élevés”). Les élevages qui firent l'objet du premier travail publié en 1950 avaient trait aux générations F_1 à F_5 et G_1 à G_4 ; les générations intermédiaires F_6 , F_7 n'ont pas été recensées systématiquement mais elles furent soumises aux mêmes traitements que celles qui les ont précédées et suivies.

Comme pour les générations antérieures, les nymphes pesant plus de 130 mgr. ont été éliminées des colonies F et les nymphes pesant moins de 160 mgr. ont été éliminées des colonies G.

II. COMPARAISON DES POIDS DES NYMPHES FORMÉES DANS LES COLONIES F_8 — F_{15} ET G_5 — G_8

Les résultats obtenus sont présentés graphiquement aux Fig. 1—3.

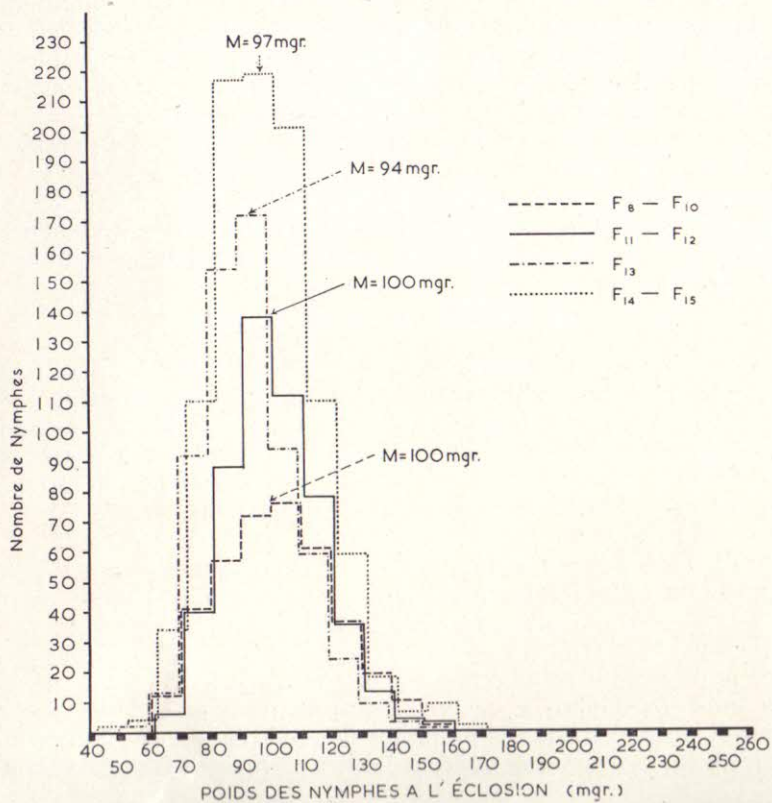


Fig. 1. *Tenebrio molitor*. Poids des nymphes issues des colonies de la race F pendant 8 générations consécutives. (M = moyennes arithmétiques).

On constate que les deux races ont leurs poids nymphaux distribués suivant des courbes de GAUSS suffisamment typiques et que chaque race possède une courbe bien caractéristique.

Si on compare ces histogrammes à ceux qui ont été figurés pour les générations antérieures des deux races (J. LECLERCQ, 1950, fig. 5—9 et 10—13), on constate que:

a. Les nymphes de F_8 — F_{15} ont pesé sensiblement moins que celles des générations précédentes. Les poids supérieurs à 150 mgr. sont devenus exceptionnels; ceux inférieurs à 90 mgr. sont devenus fréquents; les poids dotés des fréquences les plus grandes sont compris entre 80 et 110 mgr. alors qu'ils étaient compris entre 100 et 150 mgr. pour les colonies résultant des premières expériences de sélection. Les moyennes qui étaient précédemment comprises entre 125 et 135 mgr. se sont abaissées à 95—100 mgr., c'est-à-dire à des valeurs inférieures à ce que fournissaient les générations antérieures dans le cas particulier d'élevages surpeuplés.

On peut donc conclure que les premières colonies sélectionnées (F_1 — F_4) n'avaient pas encore atteint leur stabilité raciale. Celle-ci paraît acquise désormais car les différences qu'on peut observer sur les quatre histogrammes de la Fig. 1 sont minimes et sans signification statistique.

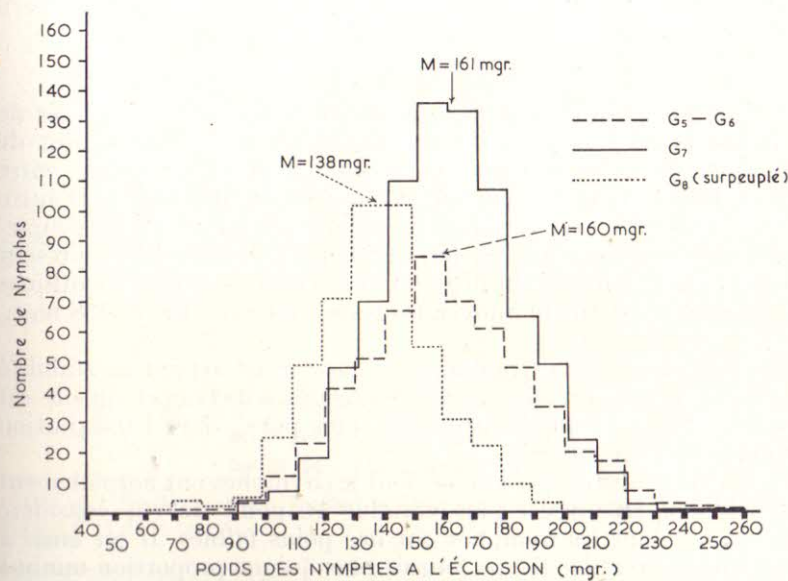


Fig. 2. *Tenebrio molitor*. Poids des nymphes issues des colonies de la race G pendant 4 générations consécutives. (Noter l'influence du surpeuplement sur G_8 .)

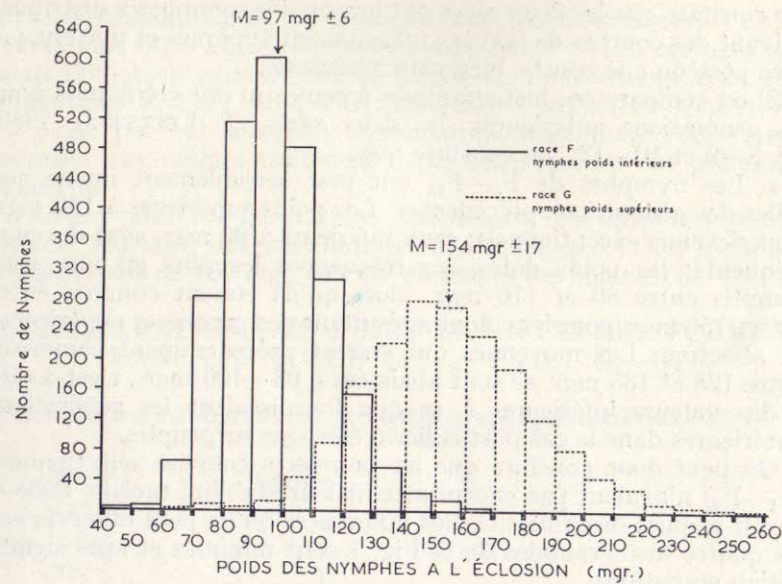


Fig. 3. *Tenebrio molitor*. Poids des nymphes issues des colonies de la race F et de la race G: sommation des valeurs des Fig. 1 et 2.

b. Les nymphes de G_5 — G_8 ont présenté des poids distribués de la même façon que ceux de G_2 — G_4 (pouvant atteindre plus de 200 mgr., avec les fréquences les plus grandes comprises entre 120 et 180 mgr. et les moyennes proches de 160 mgr.). D'autre part, la génération G_8 soumise aux mêmes conditions de surpeuplement que la génération G_4 (cf. 1950, p. 173, Fig. 13 et présent travail Fig. 2) a fourni un histogramme en tous points identiques à celui de cette dernière (moyennes respectivement 136 et 138 mgr., etc.).

On peut donc admettre que cette race avait atteint sa stabilité génétique dès les premières expériences de sélection et qu'elle est devenue, plus vite que l'autre, une „race pure” dans l'acceptation courante de l'expression.

c. Il s'est confirmé que la race dont les nymphes ont normalement des poids supérieurs est plus variable au point de vue considéré que la race dont les nymphes ont des poids faibles. Il est aussi à noter que la première (F) ne fournit plus qu'une proportion minimale de nymphes de poids supérieurs à ceux qu'on élimine par la sélection, tandis que la seconde (G) continue à fournir au moins 50% de nymphes qui pèsent moins que leurs parents, grands-parents, etc.

III. DURÉE DE L'ÉTAT LARVAIRE DANS LES COLONIES F_8 — F_{15} ET G_5 — G_8

Ce caractère n'avait fait l'objet que d'observations préliminaires lors du précédent travail (J. LECLERCQ, 1950, p. 174): il semblait que la race F se développe plus rapidement que la race G.

La Fig. 4 présente les résultats obtenus au cours des élevages considérés¹). On constate que:

a. La race F admet une proportion importante de développements rapides (60 à 120 jours), ce qui n'est pas le cas pour la race G.

b. Toutefois les deux races ont la même valeur extrême (280 jours) comme durée maximale de l'état larvaire et la partie descendante des deux courbes distribuant les valeurs observées est identique pour les deux races.

Il faut donc conclure que les deux caractères bionomiques poids nymphal et durée de la vie larvaire sont interdépendants et que la sélection portant sur le premier a entraîné la sélection de l'autre. Contrairement à ce qui a été obtenu pour le poids nymphal, c'est la race F qui conserve la plus grande variabilité au point de vue de la durée de l'état larvaire.

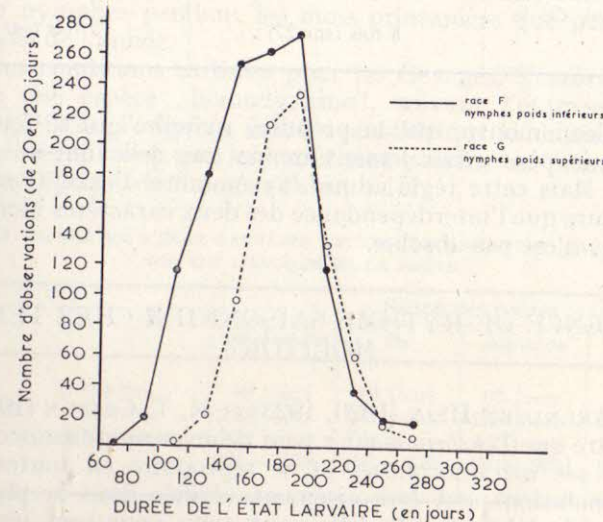


Fig. 4. *Tenebrio molitor*. Durées de l'état larvaire présentées par les sujets de la race F et de la race G.

¹) Les données de la Fig. 4 totalisent un moins grand nombre d'observations individuelles que celles des poids (Fig. 3) parce que je n'ai retenu que les résultats des colonies dont l'âge exact (date de l'éclosion des oeufs) était connue (à ± 5 jours près).

On pouvait se demander si l'interdépendance des deux caractères est absolue, c'est-à-dire si les larves qui atteignent l'état nymphal dans les délais les plus courts sont nécessairement et toujours celles qui donnent les nymphes de poids inférieurs. Le Tableau I permet de comparer les poids des 27 nymphes les plus précoces et des 27 nymphes les plus tardives de la race F ainsi que les poids des 20 nymphes les plus précoces et des 20 nymphes les plus tardives de la race G¹⁾.

Tableau I. POIDS DES NYMPHES LES PLUS PRÉCOCES ET LES PLUS TARDIVES DANS 27 COLONIES DE LA RACE F ET DANS 20 COLONIES DE LA RACE G

	RACE F		RACE G	
	Précoces	Tardives	Précoces	Tardives
Minimum observé .	68 mgr.	76 mgr.	115 mgr.	129 mgr.
Maximum observé .	125 mgr.	152 mgr.	203 mgr.	224 mgr.
Moyenne ($\pm \sigma_m$) .	89 mgr. ± 3	111 mgr. ± 4	148 mgr. ± 5	159 mgr. ± 6
La dernière nymphe avait un poids inférieur à celui de la première	5 fois (sur 27)		7 fois (sur 20)	

Ce tableau montre que la première nymphe qui se forme dans une colonie pèse généralement moins que celle qui se forme la dernière. Mais cette règle admet bon nombre d'exceptions, ce qui fait conclure que l'interdépendance des deux caractères bionomiques considérés n'est pas absolue.

IV. ABSENCE DE RYTHME SAISONNIER CHEZ TENEBRIO MOLITOR?

S. A. ARENDSSEN HEIN (1920, 1923) et R. T. COTTON (1927, 1929) ont montré que *Tenebrio molitor* peut achever sa croissance larvaire, effectuer ses métamorphoses et se reproduire en toutes saisons. Cette conclusion peut être aisément vérifiée dans la plupart des élevages „de laboratoire”. Elle vaut aussi pour tous les élevages que j'ai entrepris avec les descendants d'une même souche, depuis janvier 1946 (Tableau II):

¹⁾ Par „nymphe la plus précoce”, entendre celle qui apparut la première dans une colonie; par „nymphe la plus tardive”, entendre celle qui apparut la dernière dans les mêmes colonies.

Tableau II. NOMBRES DE NYMPHES FORMÉES DANS TOUS LES ÉLEVAGES ANALYSÉS DEPUIS LE 1^o JANVIER 1946 JUSQU'AU 1^o JANVIER 1953 GROUPÉS PAR MOIS ET PAR TRIMESTRES

Mois	1946—1949	1950—1952	Total	Regroupement trimestriel
janvier	344	845	1189	3235
février	715	505	1220	
mars	549	277	826	
avril	232	318	550	2045
mai	245	351	596	
juin	359	540	899	
juillet	384	409	793	3173
août	318	814	1132	
septembre	551	697	1248	
octobre	390	1133	1523	3774
novembre	221	892	1113	
décembre	207	931	1138	
Total			12227 nymphes	

Il semblerait cependant que les colonies tendent à produire moins de nymphes pendant les mois printaniers que pendant les autres mois de l'année.

Dans les conditions utilisées pour les élevages, *Tenebrio molitor* est donc une espèce „homodyname”, suivant l'expression d'E. ROUBAUD (1922). Toutefois, il reste possible que la durée de l'état larvaire varie suivant que les œufs sont pondus au printemps ou à une autre époque de l'année (Tableau III):

Tableau III. DURÉE DE L'ÉTAT LARVAIRE DE TENEBRIO MOLITOR (RACES F ET G) SUIVANT L'ÉPOQUE DE LA PONTE

		Saison des pontes			
		printemps	été	automne	hiver
Race F (1047 observations)	Minima	88 jours	84 jours	93 jours	73 jours
	Maxima	285 jours	271 jours	255 jours	260 jours
	Moyennes	179 jours (N = 205)	164 jours (N = 279)	160 jours (N = 300)	153 jours (N = 263)
Race G (791 observations)	Minima	100 jours	130 jours	123 jours	108 jours
	Maxima	278 jours	221 jours	207 jours	275 jours
	Moyennes	216 jours (N = 192)	177 jours (N = 175)	169 jours (N = 122)	178 jours (N = 302)

Les moyennes de ce tableau sont affectées d'une erreur standard (σ_m) de l'ordre de 10. La probabilité à l'équivalence de ces moyennes

est donc relativement faible, surtout dans le cas de la race G. Toutefois ce résultat devrait être confirmé par la comparaison d'élevages individuels réalisés dans des conditions encore plus fixes de température, d'humidité et d'alimentation.

V. DISTRIBUTION DES POIDS NYMPHAUX DANS DES COLONIES DE *TENEBRIO OBSCURUS* NON SÉLECTIONNÉES

Les colonies de *Tenebrio obscurus* analysées ici ont été élevées dans les mêmes conditions (dans la même étuve) que celles de *Tenebrio molitor* des générations F₁₁ à F₁₃ et G₆ à G₇¹⁾, et que celles des *Tenebrio molitor* qui ont été analysés avant la mise en train d'opérations de sélection (J. LECLERCQ, 1950, fig. 1—3, pp. 163—164). On pourra donc comparer la variabilité des poids nymphaux de *Tenebrio obscurus* à celles des populations non sélectionnées et sélectionnées de *Tenebrio molitor*.

La Fig. 5 montre comment se distribuent les poids nymphaux

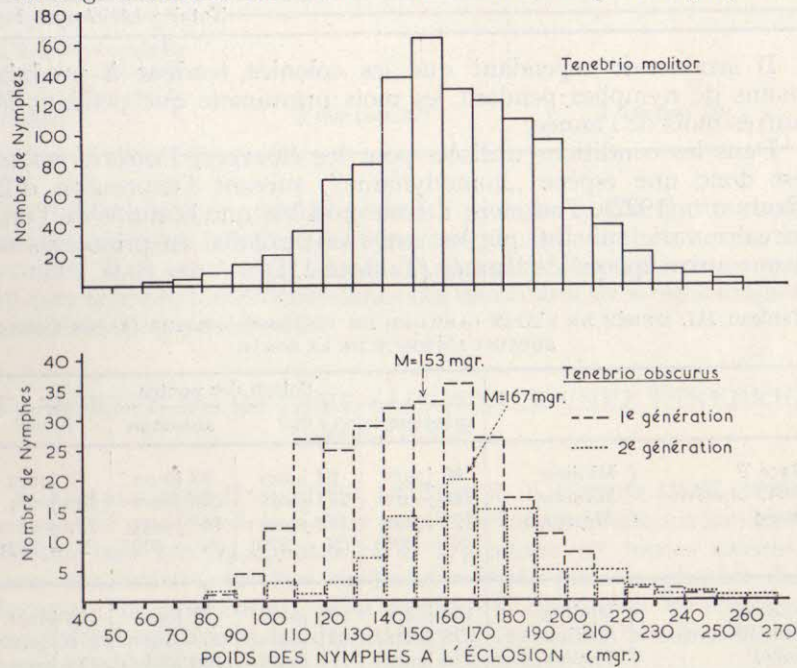


Fig. 5. Comparaison des poids nymphaux chez *Tenebrio molitor* et *Tenebrio obscurus* non sélectionnés.

¹⁾ La souche initiale de *Tenebrio obscurus* a été mise à ma disposition par le Pest Infestation Laboratory, Slough, Bucks., Angleterre, que je tiens à remercier ici.

de deux générations consécutives de *Tenebrio obscurus* et ceux d'une population non sélectionnée de *Tenebrio molitor*¹⁾. Il apparaît que:

a. *Tenebrio obscurus* est à peu près aussi variable que *Tenebrio molitor*: ses poids nymphaux s'étagent entre des extrêmes très éloignés (80 et 270 mgr.) et le sommet des courbes de distribution est très large. Toutefois, à la différence de *Tenebrio molitor*, *obscurus* ne fournit pas de nymphes de poids inférieurs à 80 mgr. Il semblerait donc que par ce caractère, *Tenebrio obscurus* ressemble plus à la race G qu'aux populations non sélectionnées de *Tenebrio molitor*.

b. La seconde génération de *Tenebrio obscurus* a livré des nymphes qui tendaient à peser plus que leurs parents. Comme les deux générations furent élevées dans les mêmes conditions, il faut conclure que le traitement inconnu auquel fut soumise la population originelle avant la mise en train des expériences a influencé d'une façon défavorable la croissance pondérale de la première génération qui en fut dérivée.

VI. DURÉE DE L'ÉTAT LARVAIRE DANS DES COLONIES DE *TENEBRIO OBSCURUS* NON SÉLECTIONNÉES

La Fig. 6 montre comment se distribuent les durées de l'état larvaire chez les mêmes colonies que celles de la Fig. 5. Il apparaît que:

a. *Tenebrio obscurus* a un développement larvaire beaucoup plus lent que *Tenebrio molitor*: cette dernière espèce a achevé de former toutes ses nymphes quand une population de *Tenebrio obscurus* de même âge commence à former les siennes.

b. La période comprise entre l'apparition de la première et de la dernière nymphe est toutefois également longue (160 jours) chez les deux espèces.

c. Les nymphes de la deuxième génération ont apparu sensiblement plus tôt que celles de la première. Ici encore, il faut conclure que le traitement subi par la population avant la mise en observation de la première génération a eu une répercussion sur la vie larvaire de la progéniture.

VII. RELATION ENTRE LE POIDS DES NYMPHES ET LA DURÉE DE L'ÉTAT LARVAIRE CHEZ *TENEBRIO OBSCURUS*

La question posée ici est la même que celle qui a été soulevée ci-dessus à propos de *Tenebrio molitor*: les larves qui atteignent

¹⁾ Les tracés relatifs à *Tenebrio molitor* présentés aux Fig. 5 et 6 sont ceux qui ont été publiés en 1950 (pp. 163—164). Celui des poids nymphaux a été obtenu en additionnant les données de la Fig. 2 (1950, p. 163, mâles) et de la Fig. 3 (1950, p. 164, femelles).

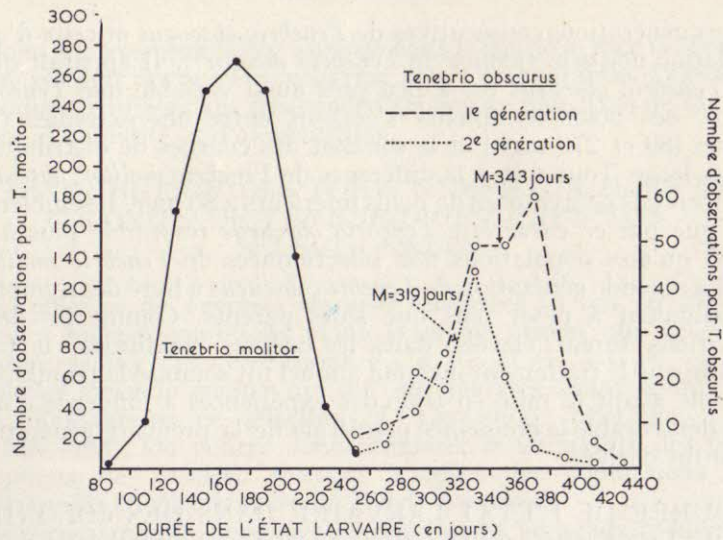


Fig. 6. Comparaison des durées de l'état larvaire chez *Tenebrio molitor* et *Tenebrio obscurus* non sélectionnés.

l'état nymphal dans les délais les plus courts sont-elles aussi celles qui donnent les nymphes de poids inférieurs? Le Tableau IV présente les données nécessaires pour répondre à cette question:

Tableau IV. POIDS DES NYMPHES PRÉCOCES COMPARÉS AUX POIDS DES NYMPHES TARDIVES CHEZ TENEBRIO OBSCURUS (Deuxième génération)

	Poids des Nymphes		
	Précoces	Tardives	
Observations faites en considérant la première et la dernière nymphes formées dans 8 colonies de la même génération	Minimum observé	107 mgr.	108 mgr.
	Maximum observé	194 mgr.	213 mgr.
	Moyenne ($\pm \sigma_m$)	148 mgr. ± 11	165 mgr. ± 11
	(La dernière nymphe avait un poids inférieur à celui de la première: 3 fois sur 8).		
Observations faites en considérant les 45 nymphes formés avant le 320° jour et les 24 nymphes formées après le 340° jour	Minimum observé	83 mgr.	123 mgr.
	Maximum observé	260 mgr.	216 mgr.
	Moyenne	168 mgr.	164 mgr.

La relation entre le poids nymphal et la durée de l'état larvaire est encore beaucoup moins absolue chez *Tenebrio obscurus* que chez *Tenebrio molitor*: d'un point de vue strictement statistique, cette relation est même douteuse, la probabilité à l'équivalence des moyennes étant considérable.

CONCLUSIONS PRINCIPALES

1. Les deux races physio-bionomiques décrites en 1950 pour *Tenebrio molitor* et caractérisées par les particularités de la distribution des poids nymphaux peuvent être considérées comme stabilisées: elles conservent la même courbe des poids nymphaux de génération en génération. Toutefois la race dont les nymphes tendent à présenter des poids supérieurs (G), bien que plus variable au point de vue considéré, a été stabilisée plus rapidement que la race qui tend à présenter des poids inférieurs.

2. Les deux races diffèrent également par la distribution des durées individuelles de l'état larvaire. Ce caractère est donc associé dans une certaine mesure avec le poids nymphal, ce qui fait supposer que les systèmes polygéniques qui déterminent le poids nymphal jouent aussi un rôle dans la détermination de la durée de la croissance. Mais la relation entre les deux caractères n'est ni permanente, ni absolue. On ne pourrait donc pas dire que la différence entre les deux races se ramène à une simple différence entre les rapports du type: $\frac{\text{croissance pondérale}}{\text{durée de la croissance}}$.

3. *Tenebrio obscurus* est à peu près aussi variable aux points de vue considérés. Ses poids nymphaux se distribuent suivant un mode qu'on peut rapprocher de celui qui caractérise la race „poids supérieurs” (G) de *Tenebrio molitor*. Mais ses durées de l'état larvaire sont beaucoup plus longues: sous cet aspect, les deux espèces sont nettement différenciées. Ce résultat est intéressant: il n'a pas été obtenu par R. T. COTTON (1927), ni par R. T. COTTON et R. A. ST. GEORGE (1929) qui ont élevé les deux espèces dans des conditions „naturelles”.

4. *Tenebrio molitor* est une espèce homodynamique, au moins dans les conditions choisies pour les élevages. Ce caractère vaut aussi pour les deux races F et G. Il est possible toutefois que les colonies fournissent moins de nymphes au printemps et que les individus nés à cette époque requièrent un temps plus long pour atteindre les métamorphoses.

SUMMARY

The two strains of *Tenebrio molitor* previously isolated by massal selection have been kept under the same controlled conditions for several further generations. Both strains appear to be now stabilized genetically but this result was obtained earlier with the “big strain” (G).

The curves distributing the frequencies of the duration of larval stages differ also in some respects for the two strains. However the pupal weight and the duration of larval stages are not always correlated.

Tenebrio obscurus is also a variable species as far as pupal weight and duration of larval growth are concerned. Its pupal weights are distributed following a curve quite similar to what is exhibited by the "big strain" of *Tenebrio molitor*. But its larvae take considerably more time to reach the pupal stage.

BIBLIOGRAPHIE

- ARENDSSEN HEIN, S. A., 1920, Studies on variation in the mealworm *Tenebrio molitor*. *J. Genetics*, **10**: 227.
- ARENDSSEN HEIN, S. A., 1923, Larvenarten von der Gattung *Tenebrio* und ihre Kultur, *Entom. Mitt.*, **22**: 121.
- COTTON, R. T., 1927, Notes on the biology of the meal worms, *Tenebrio molitor* LINNE and *T. obscurus* FAB. *Ann. Ent. Soc. America*, **20**: 81.
- COTTON, R. T. et ST. GEORGE, R. A., 1929, The Mealworms. U.S. Dept. Agric. *Technical Bull.*, n° 95.
- LECLERCQ, J., Ecologie et physiologie des populations de *Tenebrio molitor* L. *Physiol. Comparata et Oecol.*, **2**: 161.
- ROUBAUD, E., 1922, Etudes sur le sommeil d'hiver pré-imaginal des Muscides. *Bull. Biol. France Belgique*, **56**: 455.