

LE SORT DES *TENEBRIO MOLITOR* L.
QUI ATTEIGNENT LE STADE NYMPHAL
DANS DES MILIEUX NUTRITIFS ARTIFICIELS

I — DURÉE DE LA VIE LARVAIRE ET POIDS NYMPHAUX

par JEAN LECLERCQ
(Université de Liège,
Institut Léon Fredericq, Laboratoires de Biochimie) *

Dans les essais expérimentaux visant à déterminer les besoins nutritifs du *Tenebrio molitor*, les critères utilisés sont surtout le taux de mortalité et la croissance pondérale au cours des 12 premières semaines après l'éclosion (G. FRAENKEL et J. LECLERCQ, 1956). On sait cependant que les régimes favorables sous ce rapport permettent aussi aux larves d'effectuer une croissance complète et de se transformer en nymphes (J. LECLERCQ, 1954, 1955). Les races F et G du *Tenebrio molitor* ont fait l'objet d'une étude permettant de comparer la variabilité et les normes du développement dans une série de régimes naturels (J. LECLERCQ, 1956). On peut donc se poser les questions suivantes :

a) Les régimes synthétiques utilisés, à base de caséine et de glucose, permettent-ils des résultats aussi favorables que les meilleures farines naturelles ?

b) Conserve-t-on le même type de variabilité et les caractéristiques raciales quand on élève les larves des races F et G dans des régimes synthétiques ?

DISPOSITIONS EXPÉRIMENTALES

Dans la plupart des essais dont il a été question précédemment (J. LECLERCQ, 1954, 1955; G. FRAENKEL et J. LECLERCQ, 1956), les larves des races F et G encore en vie après 12 semaines ont été laissées dans le milieu expérimental et tenues en observation jusqu'à

* Présenté par M. Marcel FLORKIN.

leur mort ou leur nymphose. La quantité de nourriture prévue initialement fut éventuellement accrue pour assurer amplement les besoins ultérieurs des survivants, et permettre la comparaison avec les élevages dans les farines naturelles (J. LECLERCQ, 1956). Vu la longue durée des développements, les régimes ont fini par changer légèrement de composition (incorporation des produits d'excrétion et d'exuviation, modification de la caséine par réaction des acides aminés avec le glucose). Rien ne fait cependant craindre que ces régimes aient été affectés par des synthèses d'origine microbiologique. S'ils se sont altérés légèrement, ils n'ont certes pas été améliorés. Les remplacer régulièrement pour éviter ces risques aurait exigé un surcroît de travail considérable et empêché toute comparaison valable avec les élevages dans les farines naturelles.

On se reportera au travail de G. FRAENKEL et J. LECLERCQ (1956) pour tout renseignement complémentaire sur la technique des élevages, la composition des régimes artificiels et la qualité des caséines servant à leur préparation.

RÉSULTATS

TABLEAU I

Particularités des régimes dans lesquels des larves ont pu atteindre le stade nymphal et nombre de nymphes obtenues dans chacun d'eux

(a : régime basal dans lequel la carnitine et le facteur de la fraction insoluble de la levure n'ont pu être fournis que par la caséine; b : + carnitine à la concentration indiquée; b' : + dicarnitine à la concentration indiquée; c : + 2% de fraction insoluble de levure; d : + carnitine 6 µg/g, et fraction insoluble de levure, 2%).

N₁ nombre de larves mises en expérience ab ovo.
T température.

Essai n°	T	Particularités du régime	Race	N ₁	Nombre de nymphes obtenues
329	27°	Caséine LABCO 1952, b' 0.8 µg/g	F	44	16 soit 36 %
»	»	» » » »	G	66	11 » 17 %
400	27°	Caséine LABCO 1953, b' 0.8 µg/g	F	100	32 » 32 %
400	»	» » » »	G	50	13 » 26 %
416	»	» » 1.6 µg/g	F	20	19 » 95 %
415	»	» » 3.2 µg/g	F	23	19 » 83 %

TABLEAU I (suite)

Essai n°	T	Particularités du régime	Race	N ₁	Nombre de nymphes obtenues
421	27°	Caséine LABCO 1954 a	F	44	16 » 36 %
421	»	» » b' 1.6 µg/g	F	90	65 » 72 %
496	30°	» » a	F	24	5 » 21 %
496	»	» » b 6.0 µg/g	F	24	12 » 50 %
496	»	» » d	F	24	17 » 71 %
496	»	» » a	G	24	0 » 0 %
496	»	» » b 6.0 µg/g	G	24	6 » 24 %
496	»	» » d	G	24	12 » 50 %
497	»	» » b 6.0 µg/g	F	24	4 » 17 %
497	»	» » d	F	24	19 » 80 %
497	»	» » b 6.0 µg/g	G	24	4 » 17 %
497	»	» » d	G	24	11 » 46 %
442	27°	Caséine G.B.I. 1954 b 2.0 µg/g	F	63	46 » 73 %
441	30°	» » » »	F	60	41 » 68 %
476	»	» » a	F	32	16 » 50 %
476	»	» » b 1.0 µg/g	F	150	95 » 63 %
476	»	» » a	G	60	0 » 0 %
476	»	» » » »	G	136	19 » 14 %
491	»	» » » »	F	36	23 » 64 %
491	»	» » » »	G	46	29 » 63 %
500	»	» » a	F	48	13 » 27 %
500	»	» » b 6.0 µg/g	F	48	11 » 23 %
500	»	» » a	G	48	7 » 15 %
500	»	» » b 6.0 µg/g	G	48	25 » 52 %
510	30°	Caséine G.B.I. 1955a b 6.0 µg/g	G	45	16 » 35 %
510	»	» » d	G	135	62 » 46 %
505	»	Caséine ROCHE b 6.0 µg/g	G	45	16 » 35 %
505	»	» » d	G	45	14 » 31 %
508	»	Caséine SCHUCHARDT a	G	45	24 » 53 %
508	»	» » b 6.0 µg/g	G	45	29 » 64 %
508	»	» » c	G	45	24 » 53 %
508	»	» » d	G	45	36 » 80 %

TABLEAU II

Durée de la vie larvaire (en jours)

(Abréviations comme dans le Tableau I, les particularités de chaque régime étant rappelées brièvement)

Essai n°	Particularités	T	N	Race F			N	Race G		
				mini-mum	maxi-mum	Moyen-nes		mini-mum	maxi-mum	moyen-nes
329 b'	LABCO1952	27°	16	121	352	178 jours	11	111	253	191 jours
400 b'	LABCO1953	27°	32	148	430	222 jours	13	157	242	178 jours
416 b'	»	»	19	181	491	263 jours				
415 b'	»	»	19	146	353	178 jours				
421 a	LABCO 1954	27°	16	167	455	248 jours				
421 b'	»	»	65	155	431	256 jours				
496 a	»	30°	5	330	379	353 jours	6	296	355	323 jours
496 b	»	»	12	289	504	352 jours	12	254	328	295 jours
496 d	»	»	17	241	359	299 jours	4	316	335	330 jours
497 b	»	»	4	314	355	327 jours	11	112	368	252 jours
497 d	»	»	19	160	356	245 jours				
442 b	G.B.I. 1954	27°	46	112	217	154 jours				
441 b	»	30°	41	99	319	173 jours	19	187	320	213 jours
476 a	»	»	16	81	274	185 jours	29	119	282	203 jours
476 b	»	»	95	67	306	183 jours	7	205	348	261 jours
491 b	»	»	23	117	262	201 jours	25	200	308	264 jours
500 a	»	»	13	175	325	236 jours				
500 b	»	»	11	189	277	228 jours				
510 b	G.B.I. 1955a	30°					16	188	243	219 jours
510 d	»	»					62	92	319	198 jours
505 b	Roche	»					16	212	313	265 jours
505 d	»	»					14	122	345	246 jours
508 a	SCHU-CHARDT	30°					24	189	385	263 jours
508 b	»	»					29	189	373	239 jours
508 c	»	»					24	74	349	210 jours
508 d	»	»					36	84	343	220 jours

TABLEAU III

Poids nymphaux

Essai n°	Particularités	T	N	Race F			N	Race G		
				mini-mum	maxi-mum	Moyen-nes		mini-mum	maxi-mum	Moyen-nes
329 b'	LABCO 1952	27°	16	71	131	100 mg	11	70	215	157 mg
400 b'	LABCO 1953	27°	32	64	116	80 mg	13	86	235	140 mg
416 b'	»	»	19	62	112	83 mg				
415 b'	»	»	19	70	138	93 mg				
421 a	LABCO 1954	27°	16	65	114	86 mg				
421 b'	»	»	65	57	136	90 mg				
496 a	»	30°	5	62	81	71 mg				
496 b	»	»	12	74	98	85 mg	6	73	149	112 mg
496 d	»	»	17	57	124	93 mg	12	75	188	127 mg
497 b	»	»	4	74	90	84 mg	4	118	167	141 mg
497 d	»	»	19	82	154	107 mg	11	104	177	139 mg
442 b	G.B.I. 1954	27°	46	60	133	98 mg				
441 b	»	30°	41	64	164	94 mg				
476 a	»	»	16	80	161	111 mg				
476 b	»	»	95	63	183	112 mg	19	112	280	205 mg
491 b	»	»	23	50	115	88 mg	29	101	202	145 mg
500 a	»	»	13	76	123	100 mg	7	50	190	123 mg
500 b	»	»	11	62	118	85 mg	25	79	221	152 mg
510 b	G.B.I. 1955	30°					16	72	177	136 mg
510 d	»	»					62	88	196	140 mg
505 b	ROCHE	»					16	77	199	130 mg
505 d	»	»					14	102	237	167 mg
508 a	SCHU-CHARDT	30°					24	90	217	162 mg
508 b	»	»					29	113	206	160 mg
508 c	»	»					24	100	243	169 mg
508 d	»	»					36	99	231	172 mg

DISCUSSION

1. *Proportion des sexes*

Lorsque des larves de *Tenebrio molitor* sont élevées en colonies denses dans des milieux nutritifs pauvres, la proportion de femelles tend à augmenter, l'égalité numérique des sexes ou une faible prépondérance des mâles étant de règle lorsque les conditions de nutrition sont optimales (J. LECLERCQ, 1948). Dans les régimes artificiels considérés, les taux de survie se sont répartis sans qu'un sexe soit plus ou moins favorisé que l'autre. Au total, 827 nymphes ont été observées, parmi elles 419 ont été sexées et se répartissent comme suit :

51 ♂♂ et 53 ♀♀ de la race F (rapport : 0.96)
 165 ♂♂ et 150 ♀♀ de la race G (rapport : 1.10)

216 ♂♂ et 203 ♀♀ au total.

Dans le détail des observations, il n'est pas apparu que la proportion des sexes pourrait varier systématiquement si on compare les conditions ayant permis les taux élevés de développements complets et celles qui permirent des taux inférieurs. L'examen des valeurs individuelles relatives à la durée du développement et au poids nymphal n'a pas non plus fait supposer que certaines moyennes des Tableaux II et III seraient affectées par la prépondérance d'un sexe ou de l'autre.

2. *Adultes anormaux*

Les résultats de l'essai n° 329 ont déjà été publiés (J. LECLERCQ, 1954) et on sait que les adultes obtenus dans cet essai comportèrent un fort pourcentage d'anormaux de la race F. Dans les essais ultérieurs, des adultes anormaux apparurent aussi mais plus sporadiquement, sans qu'il soit possible d'établir une relation avec la race utilisée ou la composition particulière de chaque milieu.

3. *Nombre de nymphes obtenues*

a) *Différences raciales*

Dans 12 conditions considérées, on peut comparer le

comportement des deux races F et G parce qu'il s'agit d'essais jumelés et synchroniques présentant exactement le même régime à des individus des deux races. Dans ces 12 cas, les taux de survie extraits du Tableau I, s'établissent comme suit :

Race F :	36	32	50	71	21	17	80	63	50	64	27	23	%
Race G :	17	26	24	50	0	17	46	14	0	63	15	52	%

Il apparaît clairement que la race F résiste généralement bien mieux que la race G. Cela s'explique pour une bonne partie par la plus grande sensibilité de la race G à la carence en carnitine mais un autre facteur doit aussi entrer en ligne de compte puisque, dans plusieurs cas, le taux de survie de cette race s'est avéré inférieur alors que le régime contenait des doses super-optimales de carnitine.

b) *Température*

En réalisant les élevages à 30° au lieu de 27°C, on n'a pas modifié le taux de survie de façon significative.

c) *Importance de la caséine*

On trouve dans le Tableau I, la confirmation des conclusions de G. FRAENKEL et J. LECLERCQ (1956) au sujet de la qualité des caséines utilisées. La caséine la moins bien purifiée (SCHUCHARDT) a permis des développements complets dans toutes les conditions a, b, c et d. Les caséines mieux purifiées n'ont qu'exceptionnellement permis des développements complets dans les conditions a (sans addition de carnitine), elles n'ont toléré aucun développement complet lorsque le régime a été additionné de fraction insoluble de levure (sans carnitine), etc. La poursuite des élevages a donc abouti à l'élimination des rares larves encore en vie après 12 semaines dans les conditions considérées précédemment comme inadéquates par leur carence en carnitine. Même lorsque la caséine est très insuffisamment purifiée (N° 508), l'addition de carnitine améliore nettement le taux de survie.

4. *Durée de la vie larvaire*

a) *Température*

Les essais à 27 et à 30°C n'ont été strictement comparables que pour les n° 441 et 442 (race F seulement). Les développements

ont exigé une moyenne de 154 jours à 27° et une moyenne de 173 jours à 30°. La comparaison de toutes les autres moyennes suggère aussi qu'on allonge sensiblement la durée de la vie larvaire en opérant à 30°. Cela confirme la constatation de S. A. ARENDSSEN HEIN (1920) qui rapporte que cette dernière température retarde les métamorphoses après avoir stimulé la croissance initiale.

b) Comparaison avec les farines naturelles

A 27°C, la vie larvaire de la race F requiert en moyenne de 112 à 142 jours dans les meilleures farines, elle exige de 140 à 190 jours dans les farines moins favorables, elle peut atteindre plus de 200 jours en moyenne dans les farines de mauvaise qualité (J. LECLERCQ, 1956). Les moyennes obtenues pour la race F à 27°C, dans les régimes synthétiques, s'étagent entre 154 et 263 jours, ce qui permet de classer ces régimes comme suffisants mais nettement inférieurs aux farines naturelles de bonne qualité.

Pour la race G, les moyennes obtenues dans les régimes synthétiques, à 27°C, restent beaucoup plus proches de celles que fournirent les farines naturelles de bonne qualité (J. LECLERCQ, 1956).

c) Différences raciales

Dans le Tableau II, les résultats des essais jumelés strictement comparables sont présentés sur une même ligne. En les examinant, on voit que les deux races ont admis des moyennes identiques dans quatre cas, la race F s'est développée plus vite dans quatre autres cas, mais la race G s'est développée plus vite dans deux cas (400*b*' et 496*b*). Dans ceux-ci, la moyenne de la race F est en réalité anormalement augmentée par l'existence d'un ou deux individus qui prirent un temps considérable pour achever leur développement (maximum de 430 jours pour 400*b*' et de 504 jours pour 496*b*). L'examen des colonnes « maximum » du Tableau II et de toutes les observations individuelles (non publiées) montre qu'il s'agit là de cas à peine exagérés d'un phénomène général. L'écart entre les minima et les maxima de la race F est souvent considérable, bien plus important que pour la race G. Il est dû à l'existence de retardataires qui tendent à augmenter anormalement presque toutes les moyennes de la race F et à rendre celles-ci plus proches de celles de la race G. Un phénomène identique a été observé en élevant les deux races dans des farines naturelles peu favorables (J. LECLERCQ, 1956).

Les constatations des littera *b*) et *c*) ci-dessus peuvent s'expliquer comme suit. La majorité des individus de la race F tendent à se développer plus rapidement que ceux de la race G, ils sont aussi plus nombreux à survivre dans les régimes artificiels. Mais plusieurs d'entre eux n'arrivent aux métamorphoses qu'avec un retard important. Dans la race G, une sélection plus sévère s'effectue au début de la vie larvaire et tend à éliminer les retardataires.

d) Influence de la caséine

Limitons les comparaisons aux cas où toute interférence de la température, quantité de carnitine ajoutée, etc. est exclue. On notera d'abord que les régimes à base de caséine G. B. I. 1954 ont permis des développements bien plus rapides et bien mieux groupés que les régimes à base de caséine LABCO 1954, cela se vérifiant aussi bien pour la race F que pour la race G.

Pour comparer valablement les autres caséines, on ne dispose que des données relatives à la race G. D'autre part, ce sont les régimes du type *d* (+ carnitine + fraction insoluble de levure) qui autorisent les comparaisons les moins discutables. Les régimes en question ont fourni les moyennes suivantes :

496 <i>d</i> (LABCO 1954) :	295 jours
497 <i>d</i> (LABCO 1954) :	252 jours
510 <i>d</i> (G. B. I. 1955a) :	198 jours
505 <i>d</i> (ROCHE) :	246 jours
508 <i>d</i> (SCHUCHARDT) :	220 jours.

Les deux premières moyennes montrent combien les résultats peuvent différer, toutes les conditions étant cependant identiques dans les deux cas à ceci près que le milieu 496 fut préparé par G. FRAENKEL et contenait de l'inositol tandis que 497 fut préparé par J. LECLERCQ.

La moyenne fournie par le régime à base de caséine G. B. I. 1955a est remarquablement basse. On ne peut expliquer cette rapidité des développements par l'intervention de la carnitine, de la fraction insoluble de levure, ou de tout autre facteur connu, puisque les deux milieux apportaient tous les facteurs indispensables en quantités super-optimales. On ne peut l'expliquer que par un des termes de l'alternative suivante : ou bien les sujets d'expérience différaient par leurs caractères génétiques, ou bien la caséine G. B. I. 1955a a fourni un élément particulièrement favorable à la vitesse du développement.

e) Influence de la carnitine et des facteurs de la fraction insoluble de levure

Considérons d'abord les résultats des essais n^{os} 508, où la caséine (SCHUCHARDT) était impure au point que 53 % des larves purent atteindre l'état nymphal dans les conditions *a* (sans addition) et *c* (avec fraction insoluble de levure, sans carnitine). Malgré cela, l'addition de carnitine a produit un effet (239 jours en *b* au lieu de 263 jours en *a*). L'addition de fraction insoluble de levure a produit un effet indépendant et encore plus net (210 jours en *c* contre 263 en *a*; 220 jours en *d* contre 239 en *b*). On peut se demander pourquoi les effets cumulés des deux additions réalisées dans la condition *c* ne se traduisent pas par une durée moyenne des développements plus courte en *c* qu'en *d* (où la carnitine ne provenait que de la caséine). Le taux de survie doit entrer en ligne de compte ici : dans la condition *d*, il atteint 80 % (contre 53 % en *c*). On conçoit aisément que cette augmentation du nombre de survivants a notamment permis le développement complet de retardataires qui eussent été éliminés dans des milieux moins favorables comme *c*.

Seules, les caséines LABCO 1954 et G. B. I. 1954 ont permis des développements complets dans certains cas, sans addition de carnitine (conditions *a* des n^{os} 421, 496, 476 et 500). Or, dans tous ces cas, les durées moyennes du développement furent identiques en *a* et en *b* (avec carnitine). Ici encore, on peut admettre que les effets d'un taux super-optimal de carnitine furent masqués par l'augmentation des taux de survie qui joue notamment en faveur d'individus plus fragiles tendant à effectuer des croissances retardées.

Dans tous les autres cas, (caséines mieux purifiées ou bien souches plus sensibles), on ne peut comparer que les conditions *b* (avec carnitine) et *d* (avec carnitine + fraction insoluble). Dans tous ces cas, la durée du développement témoigne toujours d'une influence favorable très marquée, confirmant l'importance des facteurs insolubles de la levure agissant cumulativement avec la carnitine.

3. Poids nymphaux

L'élévation de la température de 27 à 30°C ne paraît pas avoir affecté les poids nymphaux.

Les valeurs obtenues sont conformes aux normes des deux

racés. Elles sont comparables à celles qui furent obtenues après élevages dans des farines naturelles médiocres, relativement favorables, ou dans quelques cas à celles des meilleures farines.

a) Influence de la caséine

Dans tous les cas strictement comparables, et tant pour la race F que pour la race G, la caséine G. B. I. 1954 a permis des poids sensiblement supérieurs à ceux que permit la caséine LABCO 1954 (comparer notamment les régimes du type *b*).

La comparaison de toutes les conditions du type *d* disponibles pour la race G permet de classer les caséines dans le même ordre que précédemment lorsque la durée du développement servait de critère : LABCO 1954, G. B. I. 1955, ROCHE, SCHUCHARDT.

b) Influence de la carnitine et des facteurs de la fraction insoluble de levure

Dans les régimes à base de caséine SCHUCHARDT, l'addition de carnitine seule n'a produit aucun effet, l'addition de la fraction insoluble de levure a amélioré faiblement la moyenne, l'addition des deux facteurs semble l'avoir améliorée encore.

Dans les autres conditions, l'addition de carnitine seule n'a pas non plus modifié les résultats (à la seule exception des essais n^o 500 où la différence reste cependant de signification douteuse). Par contre, l'addition de carnitine et de fraction insoluble de levure a toujours amélioré les poids nymphaux par rapport aux autres conditions disponibles.

RÉSUMÉ

Les larves de *Tenebrio molitor*, races F et G, encore en vie après 12 semaines dans les essais de G. FRAENKEL et J. LECLERCQ (1956) n'ont généralement pas atteint l'état nymphal lorsque leur régime était déficient en carnitine ou en facteurs de la fraction insoluble de levure. Elles ont presque toujours atteint cet état dans les régimes où ces facteurs étaient apportés soit par les expérimentateurs, soit par les impuretés de la caséine.

La comparaison des taux de survie, des durées de développement et des poids nymphaux, confirme les conclusions de FRAENKEL et LECLERCQ au sujet du degré de pureté des caséines utilisées.

L'addition de carnitine a toujours eu un effet favorable sur l'achèvement de la vie larvaire, même lorsque le régime était à base de caséine véhiculant des traces de carnitine, même lorsque FRAENKEL et LECLERCQ n'avaient décelé aucune amélioration notable pendant les premières semaines de la croissance. Cet effet intéresse toujours le taux de survie et la durée du développement; il n'intéresse les poids nymphaux que si les besoins en facteurs de la fraction insoluble de levure sont couverts.

Les régimes synthétiques les meilleurs permettent des résultats comparables à ceux que fourniraient des élevages dans les farines de céréales favorables (cf. J. LECLERCQ, 1956), les régimes synthétiques plus ou moins déficients permettent des résultats comparables à ceux des farines naturelles de qualité mauvaise ou médiocre. Dans tous les cas, les deux races conservent leurs caractères particuliers et leur type de variabilité. Comme dans les farines de mauvaise qualité, la race F est plus résistante que la race G mais un certain nombre de ses représentants ne parviennent à l'état nymphal qu'au prix d'un développement larvaire anormalement retardé. L'existence de tels individus peut modifier les moyennes des durées de développement de façon telle que certains effets (par exemple de la carnitine) soient masqués et que la race F paraisse exiger plus de temps que la race G pour effectuer sa croissance intégrale.

On a allongé sensiblement la durée de la vie larvaire en augmentant la température des élevages de 27 à 30°C.

BIBLIOGRAPHIE

- ARENDSSEN HEIN, S. A., 1920, Studies on variation in the Mealworm *Tenebrio molitor*. *J. Genetics*, **10** : 227.
- FRAENKEL, G. et LECLERCQ, J., 1956, Nouvelles recherches sur les besoins nutritifs de la larve du *Tenebrio molitor* L. *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, **64** : 601.
- LECLERCQ, J., 1948, La proportion des sexes dans les colonies de *Tenebrio molitor* L. *Bull. Ann. Soc. Entom. Belgique*, **84** : 191.
- LECLERCQ, J., 1954, Action vitaminique de la dl-dicarnitine chez *Tenebrio molitor* L. *Arch. internat. Physiol.*, **62** : 101.
- LECLERCQ, J., 1955, New data about dl-dicarnitine as a growth factor for *Tenebrio molitor* larvae. *Voeding*, **16** : 785.
- LECLERCQ, J., 1956, Elevage de deux races de *Tenebrio molitor* L. dans une série de farines de céréales. *Bull. Soc. R. Sci. Liège*, **25** : 296 et 317.