

Reçu le 20 mai 1959.

**CROISSANCE DYSHARMONIQUE DU PHOSPHORE TOTAL  
CHEZ LES LARVES, LES PRÉNYMPHES  
ET LES NYMPHES DE DEUX RACES  
DE *TENEBRIO MOLITOR* L.  
(COLÉOPTÈRE, TENEBRIONIDAE)**

PAR

Lucien HUOT<sup>(1)</sup>, Jean LECLERCQ<sup>(2)</sup> et Marcel FLORKIN  
(Institut Léon Fredericq, Biochimie, Université de Liège)

(2 figures)

TEISSIER (1931) a montré que la croissance du phosphore total des larves de *Tenebrio molitor* obéit à une loi très particulière. Cette croissance s'arrête lorsque les larves atteignent un poids égal à 90 milligrammes et ne reprend que lorsque les larves dépassent 120 milligrammes. Le même auteur a retrouvé un palier comparable dans la croissance du phosphore total des chenilles de *Galleria mellonella* chez lesquelles il observe en outre une crise corrélative de la croissance de l'eau.

Les larves de *Tenebrio* utilisées par TEISSIER provenaient d'une population non sélectionnée, élevée dans des conditions moins fixes que celles adoptées pour nos élevages de races F et G poursuivis depuis douze ans. Il était donc opportun de vérifier la découverte de TEISSIER en étudiant notre matériel et de comparer les deux races.

### Méthodes

1. — Les larves, les prénymphe et les nymphes ont été récoltées dans nos élevages réguliers maintenus à 27° C. et  $\pm 70$  % H. R. et nourries abondamment de farine de froment non blutée.

Chaque point figurant sur les courbes (fig. 1 et 2) correspond à la moyenne arithmétique de 10 dosages individuels, les 10 individus uti-

<sup>(1)</sup> Titulaire d'une bourse postdoctorale du Conseil National de Recherches du Canada et boursier du Conseil des Recherches agricoles de la Province de Québec.

<sup>(2)</sup> Institut agronomique de Gembloux, Zoologie générale.

BIOCHIMIE publient, en français ou en anglais, des travaux originaux de caractère expérimental, à l'exclusion de toutes « Revues générales », « Berichte », « Ergebnisse », « Analyses » ou « Referats ».

**Titre et rédaction.** — Les auteurs choisiront un titre qui donne une idée précise du contenu de leur travail et condenseront leur rédaction de manière à ne dépasser qu'exceptionnellement l'étendue d'une feuille d'impression (16 pages).

**Manuscrits dactylographiés.** — Nous invitons les auteurs à fournir des manuscrits dactylographiés sous forme *ne varietur*, et dont la rédaction soit *entièrement terminée* (afin d'éviter sur les épreuves les remaniements et les corrections, très onéreux et qui sont à la charge des auteurs).

**Résumé.** — Chaque article sera suivi d'un court *résumé*, objectif, pouvant être utilisé directement comme « analyse » ou « Referat » par les organisations bibliographiques.

**Citations.** — Les citations seront réunies à la fin de l'article sous la rubrique « Bibliographie » (Pour les mémoires en langue anglaise, le titre sera « References »). Elles seront classées par ordre alphabétique des noms d'auteurs.

Chaque citation comprendra :

1° Nom et prénom (ou initiales des prénoms) de l'auteur en PETITES CAPITALES (souligner deux fois dans le manuscrit); 2° année de publication, entre parenthèses; 3° titre abrégé du recueil, en italique (souligner une fois dans le manuscrit); 4° tome, en chiffres arabes, caractères gras (souligner d'un trait ondulé); 5° première et dernière pages du mémoire en chiffres arabes ordinaires.

Les indications Vol., T., Bd., pag. sont supprimées.

Exemples :

ZWAARDEMAKER, H. (1904). — *Arch. internat. Physiol.*, 1, 1-16.

RITCHIE, J. M. (1954). — *J. of Physiol.*, 124, 605-612.

Pour les livres cités dans la Bibliographie, on indiquera :

1° nom et initiales des prénoms de l'AUTEUR; 2° (date de publication); 3° titre de l'ouvrage; 4° nom de l'éditeur; 5° ville.

Dans le texte, le nom de l'auteur (souligner deux fois) et l'année de publication (entre parenthèses) suffisent à renvoyer à la Bibliographie. Si plusieurs travaux du même auteur, publiés la même année, sont cités, l'indication chronologique est donnée par les lettres a, b, c (en italique, souligner une fois), placées après l'indication de l'année.

Exemples :

BREMER, F. (1947, a).

BREMER, F. (1947, b).

**Figures.** — Leur nombre doit être limité au minimum strictement indispensable à l'intelligence du texte.

Les dessins seront exécutés à l'encre de Chine sur carton bristol blanc, et uniquement en traits, hachures et points, sans « gris » ni « dégradés ».

Les graphiques originaux doivent être tracés en lignes bien blanches sur fond uniformément noir.

Pour les courbes sur papier quadrillé, employer du papier millimétré noir ou rouge si le quadrillé doit apparaître sur la figure définitive; du papier millimétré bleu si le quadrillé doit disparaître.

Ce n'est qu'à titre exceptionnel que les « Archives » peuvent accepter de publier des photographies ou des tracés destinés à être reproduits en similitude sur cuivre; dans ce cas une entente préalable avec la Direction scientifique est nécessaire.

Les dimensions de toutes les figures seront réduites au minimum. La dimension des clichés sera telle que toutes les figures puissent être intercalées dans le texte.

Il est d'ailleurs conseillé de fournir des figures originales très grandes, destinées à être réduites aux 2/3, à la 1/2, au 1/4, etc. (la réduction ainsi indiquée porte sur les dimensions linéaires). Tenir compte de la réduction prévue dans les dimensions à donner aux chiffres, lettres et signes conventionnels incorporés dans les dessins et graphiques.

Prière de réduire dans la même proportion toutes les figures d'un même mémoire.

Les légendes des figures doivent être fournies dactylographiées, sur feuillets séparés, et non incorporées dans le manuscrit.

**Tableaux.** — Leur nombre et leurs dimensions seront réduits au minimum indispensable. Ne pas publier deux fois les mêmes données numériques, une fois sous forme de tableaux, une autre fois sous forme de courbes.

lisés dans chaque cas étant de poids aussi proches que possible ( $\pm 2\%$ ). On a aussi indiqué la déviation standard ( $\sigma$ ).

Avant pesée et dosage, chaque larve est isolée et soumise à un jeûne de 24 heures. Par « prénymphe », nous entendons des larves qui ont cessé de s'alimenter, ont migré à la surface de la farine et s'y sont immobilisées. Toutes les prénymphe avaient atteint ce stade depuis 24 heures. Toutes les nymphes utilisées avaient atteint cet état depuis 24 heures au plus.

Dans ces conditions, chaque lot de 10 individus peut être considéré comme aussi homogène que possible et comme typiquement représentatif du stade indiqué sur l'abscisse de la croissance pondérale.

2. — Après pesée, chaque individu est introduit dans un ballon de minéralisation de 50 ml. contenant une petite bille de verre. On ajoute 2.5 ml. d'acide perchlorique à 60 p. 100 et on chauffe à température douce, pendant une heure, sur une rampe électrique. Le liquide brunît, on chauffe alors assez fort, provoquant une légère ébullition pendant deux heures. La minéralisation est généralement terminée après ces trois heures de chauffage. Après refroidissement, on ajoute 3 ml. d'eau bidistillée et on transvase dans un tube de 10 ml. On rince avec quelques ml. d'eau et porte le volume à 10 ml. Le tube est agité et on dose colorimétriquement le phosphore en s'inspirant de la méthode de BELL et DOISY (1920) : on prélève 0.5 ou 1 ml. de la solution et y ajoute 5 ml. d'eau bidistillée, 1 ml. de molybdate ammonique et 2 ml. d'hydroquinone-sulfite, puis on porte à 10 ml. (Pour préparer la solution de molybdate ammonique : 20 g. de molybdate ammonique  $4H_2O$  sont dissous dans 250 ml.  $H_2O$ , on ajoute 60 ml.  $H_2SO_4$  concentré et on amène à 500 ml.). On agite et attend 30 minutes avant de faire la lecture au colorimètre. Tous les dosages furent répétés et comparés à un « blanc » et à un étalon de phosphore contenant  $50 \mu\text{g.}/0.5 \text{ ml.}$

3. — Les analyses de corrélation qui accompagnent les figures ont été effectuées à l'aide des formules de SNEDECOR (1946) et FISHER (1949). On a déterminé le coefficient de corrélation ( $r$ ), la valeur «  $t$  » et les courbes de régression. Pour définir d'éventuelles différences significatives entre les courbes de régression des races F et G ( $Y = mX + k$ ), nous avons procédé au test du coefficient angulaire «  $m$  ».

## Résultats

### I. — PHOSPHORE TOTAL EN FONCTION DU POIDS DES LARVES

Les résultats sont présentés graphiquement dans les figures 1 (race F) et 2 (race G) : courbes supérieures. On identifie aisément les trois segments reconnus par TEISSIER (1931). Pour les segments A et C, la teneur en phosphore est directement proportionnelle au poids frais des larves : les valeurs «  $t$  » calculées pour

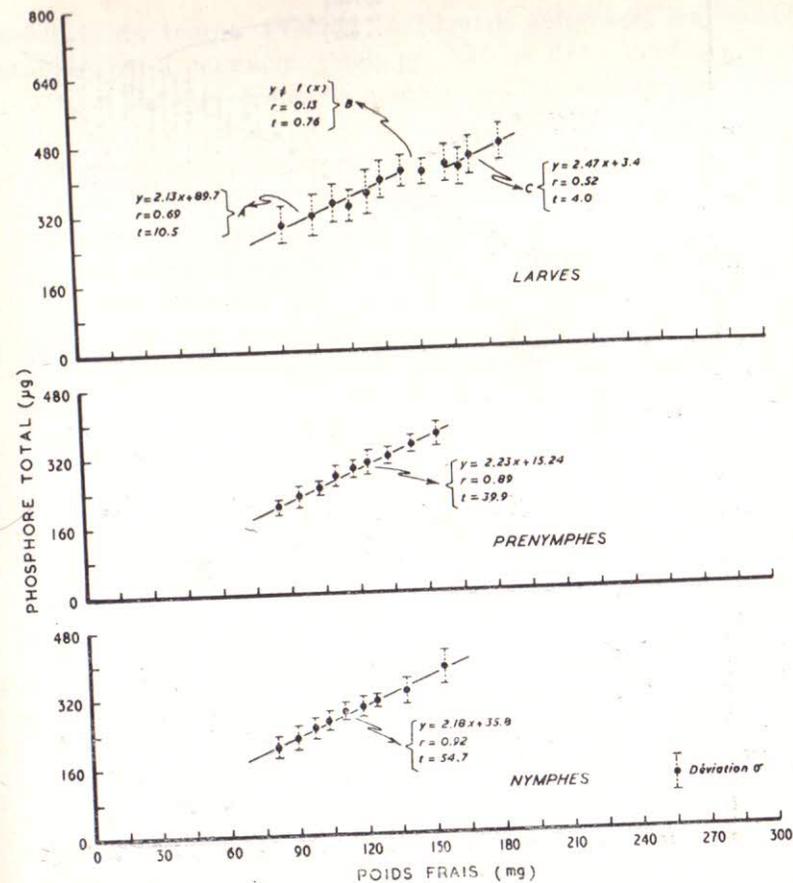


FIG. 1. — Phosphore total en fonction du poids chez les larves, les prénymphe et les nymphes de *Tenebrio molitor*, race F.

chaque coefficient de corrélation ( $r$ ) indiquent une relation hautement significative. Le segment B correspond au palier caractéristique au cours duquel la croissance biochimique du phosphore reste bloquée. Les larves de race F présentent ce phénomène quand elles pèsent de 150 à 170 mg.; celles de la race G le présentent entre 230 et 270 mg. Dans les deux cas, le palier est considérablement décalé par rapport à ce qu'avait trouvé TEISSIER (1931) : de 90 à 120 mg.

Le calcul des équations de régression  $Y = mX + k$  pour les deux races fait admettre en outre qu'il s'agit de courbes très

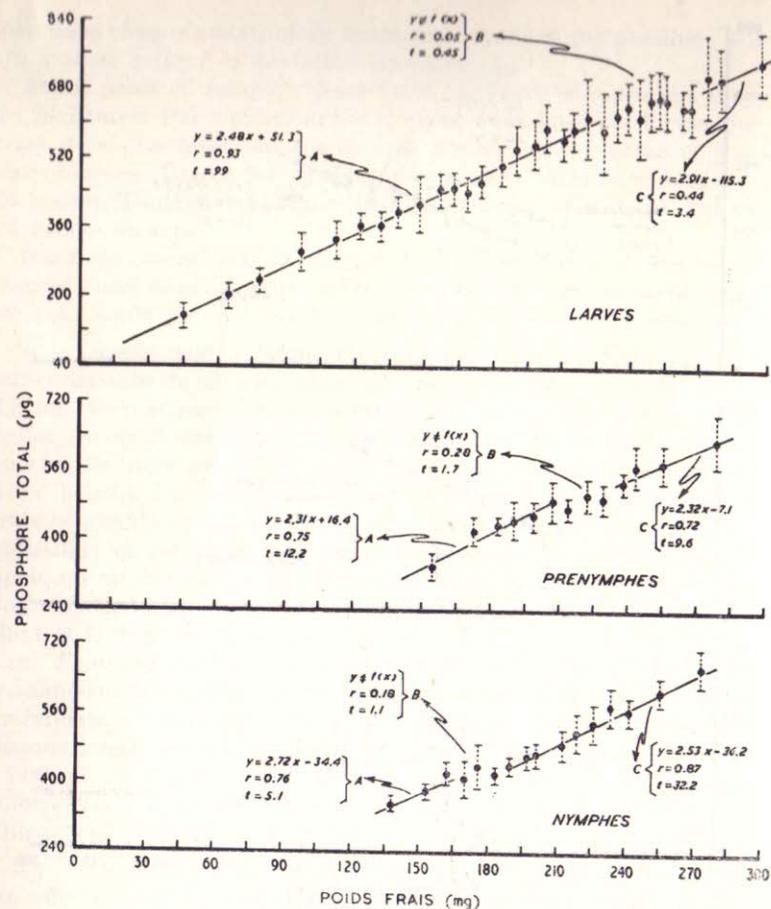


FIG. 2. — Phosphore total en fonction du poids chez les larves, les prénymphe et les nymphes de *Tenebrio molitor*, race G.

semblables. L'épreuve du test du coefficient angulaire donne en effet une valeur de «*t*» = 1.23 pour les segments A et de «*t*» = 0.37 pour les segments C. Ces valeurs étant bien inférieures au chiffre 2 qui suggérerait une différence statistiquement significative, on doit conclure que le phosphore total augmente dans les deux races suivant la même loi jusqu'à la crise caractéristique du segment, puis recommence à augmenter de la même façon.

Il convient de comparer les courbes considérées à celles qu'on obtient quand on étudie la croissance pondérale des larves en

fonction du temps. Prenons, à titre de référence, les courbes établies par LECLERCQ (1956, pp. 310 et 311), dont les traits généraux ont été vérifiés de nombreuses fois en observant notre matériel. Il apparaît que toutes les larves d'une population augmentent leur phosphore en suivant la séquence des points figuratifs de la courbe A. Mais un grand nombre d'entre elles deviennent prénymphe puis nymphes lorsqu'elles atteignent les poids correspondant à la dernière section de la courbe A. Il faut donc conclure que, dans une population normale, la crise métabolique traduite par le segment B n'est subie que par une minorité d'individus, la reprise de croissance du phosphore (segment C) caractérisant une minorité encore plus petite, de très rares individus dans le cas de la race F.

## II. — PHOSPHORE TOTAL

### EN FONCTION DU POIDS DES PRÉNYMPHES ET DES NYMPHES

Prénymphe et nymphes ne s'alimentent plus; leur poids frais diminue lentement, suivant un mode figuré par LECLERCQ (1948, p. 453). Les prénymphe excrètent peu, sauf au moment de leur transformation en nymphe. On devrait donc observer des teneurs en phosphore constantes ou légèrement diminuées chez les prénymphe de 24 heures comparées à des larves pesant quelques milligrammes de plus, et des teneurs en phosphore identiques ou plus ou moins diminuées chez les nymphes de 0 à 24 heures, comparées à des prénymphe pesant une dizaine de milligrammes de plus. Toute diminution de la teneur en phosphore ne pourrait évidemment s'expliquer que par une excrétion de phosphore.

L'examen des courbes établies pour les larves oblige à admettre qu'on obtient, dans les populations, des nymphes de trois catégories; celles qui sont produites par des larves en phase de croissance phosphorée de type A, celles qui sont produites par des larves en phase de croissance de type B et celles qui sont produites par des larves en phase de croissance de type C. L'analyse du phosphore des prénymphe et des nymphes doit donc permettre de répondre à la question de savoir si les trois catégories se présentent d'une façon homogène sous le rapport de la teneur en phosphore, lorsqu'elles entrent en métamorphose.

Les courbes inférieures des figures 1 et 2 permettent de répondre aux questions ainsi posées. En discutant ces résultats, il faut rappeler que chaque point figuratif des courbes « pré-nymphes » et « nymphes » doit être comparé à un point légèrement plus à droite de la courbe « larves ». Rappelons aussi qu'il ne s'agit plus ici d'un phénomène de croissance, mais bien d'un phénomène de distribution pure et simple, exprimant en fonction du poids, la teneur moyenne en phosphore de prénymphe de même âge physiologique et de nymphes de 0 à 24 heures.

Pour la race F comme pour la race G, la teneur en phosphore des prénymphe est considérablement abaissée par rapport à la teneur des larves correspondantes, tandis que la teneur des nymphes est à peu près identique à celle des prénymphe. Cela indique que les larves en fin de croissance perdent une certaine quantité de phosphore tandis que la transformation en nymphes se fait sans perte appréciable de phosphore. Des pertes en cet élément au cours du stade prénymphe ont aussi été enregistrées par COURTOIS-DRILHON (1931) pour les chenilles de trois Saturniides et d'un Sphingide et par KHOUVINE et GRÉGOIRE (1940) pour les larves de *Calliphora erythrocephala*.

Pour la race G, la teneur en phosphore des prénymphe et des nymphes en fonction du poids fait réapparaître les trois segments A, B et C. En d'autres termes, et *grosso modo*, tout se passe comme si les larves achevant une croissance phosphorée de type A ou de type C produisaient des prénymphe puis des nymphes chez lesquelles la relation phosphore-poids est normale, simplement proportionnelle, et comme si les larves en état de crise métabolique de type B produisaient des prénymphe chez lesquelles le phosphore reste constant pendant que le poids augmente. L'analyse statistique confirme ces conclusions.

Pour les prénymphe et les nymphes de race F, la relation phosphore-poids ne montre pas de palier. Cette exception s'explique vraisemblablement par le fait que les lots que nous avons pu constituer ne comprenaient pas d'individus issus de larves en phase C, ceux-ci étant exceptionnels pour cette race. Ils ne comprenaient probablement que peu d'individus en phase de crise B, si bien que les courbes obtenues sont incomplètes par carence d'échantillons.

## Résumé

Chez les larves de *Tenebrio molitor* de races F et G, la croissance du phosphore total est dysharmonique et présente un palier au cours duquel le phosphore reste constant malgré l'augmentation des autres constituants. On confirme ainsi ce que TEISSIER (1931) avait observé dans d'autres conditions.

Les paliers enregistrés pour le matériel de TEISSIER, pour la race F et pour la race G se situent à des niveaux différents de l'abscisse des poids. Cela montre que la crise métabolique est déclenchée par un mécanisme en rapport avec l'âge physiologique. On pourrait croire que cette crise est un aspect des modifications biochimiques qui annoncent les métamorphoses. En réalité, les populations de *Tenebrio molitor* comportent trois catégories de larves. Toutes augmentent d'abord leur phosphore proportionnellement à leur poids (phase de croissance active A). Les premières deviennent prénymphe puis nymphes sans modification importante du phosphore total autre que l'excrétion de phosphore préalable au stade prénymphe. Les secondes achèvent leur vie larvaire dans un état métabolique particulier au cours duquel la teneur en phosphore total reste constante, indépendamment du poids. Les troisièmes dépassent cet état et recommencent à accumuler du phosphore au prorata des autres constituants. Les trois catégories de larves se comportant de la même manière au cours des métamorphoses, on obtient trois catégories de nymphes caractérisées par des valeurs différentes du rapport phosphore-poids.

## BIBLIOGRAPHIE

- BELL, R. D. and DOISY, E. A. (1920). — *J. Biol. Chem.*, **44**, 55.  
 COURTOIS-DRILHON, A. (1931). — *Ann. Physiol. et Physicochim. Biol.*, **7**, 496.  
 FISHER, R. A. (1949). — *Statistical methods for research workers*. Edinburgh, Oliver and Boyd.  
 KHOUVINE, Y. et GRÉGOIRE, J. (1940). — *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **22**, 506.  
 LECLERCQ, J. (1948). — *Arch. internat. Physiol.*, **55**, 451.  
 LECLERCQ, J. (1956). — *Bull. Soc. R. Sci. Liège*, **25**, 296.  
 SNEDECOR, G. Z. (1946). — *Statistical methods applied to experiments in agriculture and biology*. Ames, Iowa, Collegiate Press.  
 TEISSIER, G. (1931). — *Trav. Sta. Biol. Roscoff*, **9**, 31.