

LA PROTHETELIE CHEZ LA LARVE
DE *TENEBRIO MOLITOR*
(INSECTE, COLEOPTERE)

J. BARLET

PROTHETELY IN LARVAE OF *TENEBRIO MOLITOR*
(INSECTA, COLEOPTERA)

RÉSUMÉ

Les ébauches d'ailes de larves prothétéliques de *Tenebrio* se développent principalement à partir du notum et un peu du pleuron. A un certain stade elles présentent l'aspect d'un paranotum.

SUMMARY

The outlines of wings of the prothetelic larvae of *Tenebrio* develop chiefly from the notum and a little from the pleuron. At a certain stage they look like a paranotum.

Mots-clés : larve - ébauches d'ailes

Key words : larva - outlines of wings

L'apparition précoce de bourgeons d'ailes avant la nymphose chez des larves d'Holométaboles a été découverte d'abord chez la larve de *Tenebrio molitor* par HEYMONS (1896) d'après v. LENGERKEN (1924a, 1924b), l'auteur qui, à ma connaissance, a le mieux étudié cette anomalie dénommée initialement la prothétélie.

présenté le 21 septembre 1995.

Celle-ci d'après HEYMONS affecte aussi d'autres organes tels les yeux et les antennes. Toutes les découvertes postérieures sont relevées par v. Lengerken : elles sont relatives à des chenilles (p. ex. les antennes et les pièces buccales anormales étudiées par KOLBE, 1903) et à des larves de Coléoptères plus ou moins proches des Ténébrionides v. Lengerken, 1924b). Cet auteur, qui a surtout étudié la larve de *Tenebrio*, constate que la prothétélie n'apparaît que dans les élevages (1924a, p. 180). Les causes de cette anomalie ne sont pas encore connues avec certitude (SEGUY, 1973, p. 607). Après de nombreuses observations et expériences, v. Lengerken est arrivé à la conclusion (1924b, p. 324) que la prothétélie n'est pas un développement avancé, une sorte de prénymphe oserais-je dire par analogie avec les *Thrips*, mais une pupaison retardée qu'il nomme métathélie. Cette anomalie du développement, très rare dans la nature, apparaît dans les groupes de Coléoptères à mues larvaires nombreuses (JEANNEL, 1949, p. 890).

Quelle que soit l'appellation, les larves à bourgeons d'ailes donnent-elles des imagos ? Sans apporter de précisions v. Lengerken (1924b, p. 325) écrit que celles à métathélie très prononcée n'arrivent pas à ce stade tandis que celles à faible métathélie donnent des imagos qui ne sont pas toujours exempts d'anomalies.

A ma connaissance, il semble que le phénomène de la prothétélie (ou métathélie) n'aie plus été étudié. Personnellement, un point précis m'intéresse et constitue l'objet de la présente note : dans ces larves anormales, en quel endroit exact apparaît une ébauche d'aile et quels sont ses rapports avec les sclérites environnants ? Peut-être cela aidera-t-il les spécialistes qui s'interrogent sur l'origine de l'aile d'Insecte, question qui est toujours sujette à discussion ainsi qu'on peut s'en rendre compte d'après les différentes théories évoquées par SEGUY (1973) et BITSCH (1994).

MATERIEL ET DESSINS

Dans les réserves de matériel du professeur F. CARPENTIER, j'ai trouvé un bocal provenant du Vivarium du Musée d'Histoire Naturelle de Paris (1948) qui contient un assez grand nombre de larves prothétéliques de *Tenebrio molitor* dont les ébauches d'ailes affectent toutes sortes de formes et sont de tailles très diverses. Certaines ébauches sont petites, plates et perpendiculaires au thorax, comme celles représentées par v. Lengerken (1924a, fig. 2). D'autres sont énormes et gonflées comme des ballonnets (1924b, fig. 3a). Enfin, certaines sont accolées au corps et dirigées vers l'arrière. Une remarque encore : l'asymétrie est assez généralisée, les ébauches gauches et droites n'ayant pas toujours atteint la même taille.

Aucune indication ne permet de savoir si tous ces spécimens proviennent d'un même élevage ou bien s'ils sont arrivés au même stade de développement. A propos de ce dernier point, TOWER (1903, pp. 520-521) signale qu'il est bien difficile de reconnaître le stade de larves de Coléoptères. Cet auteur a aussi observé une très grande variabilité dans la grandeur des disques imaginaires des ailes chez des larves arrivées au même stade. En ce qui concerne *Tenebrio molitor* le nombre de mues larvaires, normalement de 6, est très variable et peut être doublé dans des conditions défavorables du milieu (v. Lengerken, 1924b, p. 324-325 - JOLY, 1977, p. 411 et 413).

Le matériel à ma disposition n'a pas été fixé en vue de dissections. Je n'ai pu malheureusement suivre le trajet des trachées et c'est assez malaisément que

j'ai pu repérer certains muscles de la région sterno-pleurale. En effet, dans tous les spécimens étudiés, l'énorme quantité de tissu adipeux a beaucoup gêné les dissections car son extraction a souvent entraîné l'enlèvement de muscles dont les attaches avaient déjà cédé lors de la fixation. Cependant j'ai pu observer, avec assez de certitude, que des muscles insérés sur la coxa étaient attachés les uns sur le bord inférieur de l'embouchure de l'ébauche alaire, les autres au-dessus d'elle sur le notum. Il en est de même pour des muscles insérés sur la partie inférieure de la pleure : soit sur le catépistème ce, soit sur le catépimère cm (voir les fig. 2 et 3 pour ces indications).

Chez certains individus la croissance anormale de l'aile a complètement modifié la forme des segments. Pour réaliser la présente note, j'ai choisi de monter en préparations microscopiques des spécimens d'aspect plus "normal". Ces exosquelettes ont été colorés à l'azocarmin. Selon le degré de sclérisation certains détails apparents dans un spécimen sont effacés dans d'autres.

Les dessins¹ ont été réalisés d'après les projections des images de préparations à l'aide d'un appareil d'Edinger

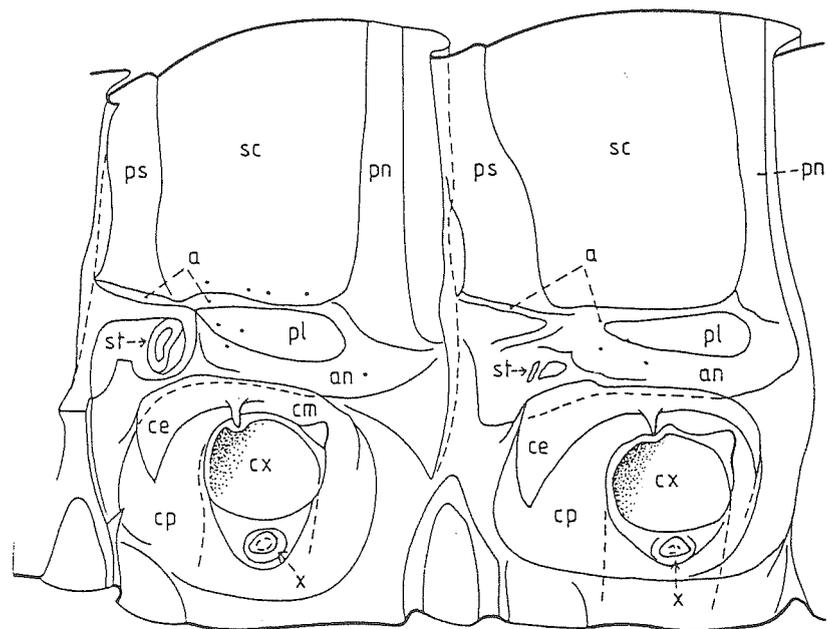
OBSERVATIONS

J'ai choisi un individu au tout début de la poussée du bourgeon alaire (fig. 2) et deux autres avec des bourgeons plus développés et semblables aux deux segments (Fig. 3 et 4). Nous les comparerons à un individu normal, non prothétélique (fig. 1), dont nous allons d'abord examiner certains caractères morphologiques de son exosquelette très sclérifié.

L'anneau catapleural supracoxal cp comporte distalement une lame plus sclérifiée dans la partie épisternale ce que dans la partie épimérale cm; elle est articulée avec la coxa par un petit condyle pédifère. Dorsalement l'épistème s'élève en une faible cryptopleure provisoire comme celles découvertes dans d'autres larves d'Holométaboles. Proximement, sur un territoire coxal, une invagination triangulaire x pourrait être prise pour une furca mais jusqu'à présent, je n'ai toujours trouvé une vraie furca que sur la limite entre sternum et latérostermite, partie proximale de l'anneau catapleural. Sur cette invagination x ne s'attache aucun des muscles longitudinaux ventraux : ceux-ci, assez bien conservés, sont fixés sur les crêtes intersternales. Certains muscles ventraux croisés sont attachés sur deux spinas tendineuses comme celles de la plupart des Aptérygotes.

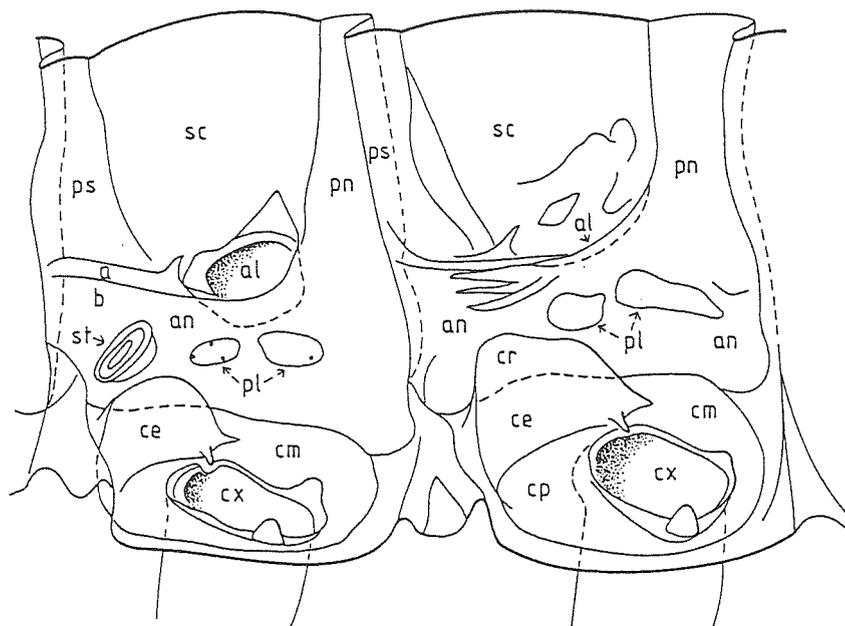
La région comprise entre la base du notum et la catapleure est l'anapleure an qui au fur et à mesure de mes recherches n'apparaît non plus comme le reste possible d'un ancien article supracoxal mais comme une partie de la pleure originelle ou troncopleure ainsi que l'a pensé GOUIN (1959), idée que j'ai rappelée précédemment (BARLET, 1994, p. 362). Dans notre larve l'anapleure est membraneuse et grêlée. Elle contient un pleurite pl sclérifié. Vers l'avant de l'anapleure mésothoracique est situé le stigmat st. Dans la même région, au métathorax, j'ai observé un minuscule stigmat, apparemment fermé, auquel aboutit une petite trachée si aplatie que je l'avais d'abord prise pour un tendon. Ce stigmat manque parfois comme c'est justement le cas dans la fig. 2.

¹ : Je remercie vivement Madame V. MAES pour son aide constante dans ce domaine.



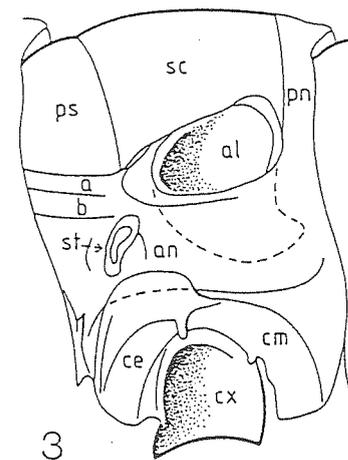
1

2 mm

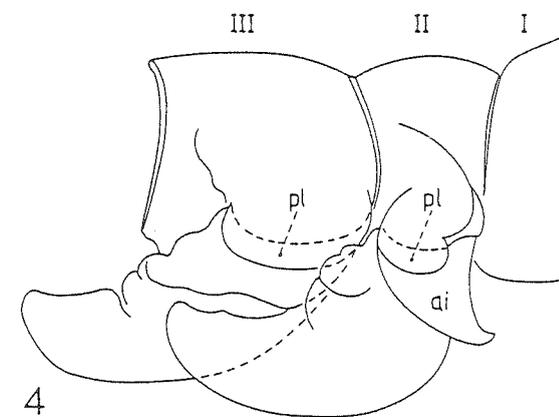


2

2 mm



3



4

LEGENDES DES FIGURES

Fig. 1.- Vue interne de la moitié droite des méso- et métathorax d'une larve normale bien sclérisée de *Tenebrio*.

Fig. 2.- Même vue que dans la fig. 1 avec début de prothétélie au mésothorax.

Fig. 3.- Vue interne du mésothorax gauche (après section parasagittale). Prothétélie plus accentuée que dans la fig. 2.

Fig. 4.- Vue externe des méso- et métathorax droits. Prothétélie plus accentuée que dans la fig. 3. Les pleures pl, hautes, vues par transparence. Aileron anormal ai supplémentaire.

Le mésonotum et le métanotum sont constitués de trois éléments successifs : le préscutum ps, le scutum sc et le postnotum pn. Les deux premiers sont très sclérifiés. Le troisième est membraneux et grêlé comme l'anapleure sur la partie postérieure de laquelle il repose, relation qui existe dans la grande majorité des Insectes. Entre le pleurite anapleural pl et le bord sclérifié des scutum et préscutum règne une étroite bande membraneuse a.

La fig. 2 est consacrée à un individu chez lequel débute la prothétélie. La lame catépisternale ce est prolongée dorsalement par une cryptopleure cr plus importante que celle de la fig. 1 et la portion catépimérale est plus membraneuse : rappelons cependant que nous avons vu plus haut qu'il est pratiquement impossible de connaître les stades auxquels sont arrivés les deux individus ayant servi à confectionner ces préparations. Dans l'anapleure an le grand pleurite pl de la larve normale est remplacé par deux petits pleurites. Au mésothorax l'évagination al en forme de cupule paraît s'être développée principalement à partir du bord latéral du scutum. Le fond de la cupule semble bien être aussi d'origine notale. Antérieurement l'étroite bande membraneuse a abouti au bord de l'ébauche. La bande a est séparée de la partie b de l'anapleure par un très faible bourrelet, à peine esquissé et représenté par une simple ligne sur les figures 2 et 3. La partie proximale du bourgeon al pourrait être constituée par un repli vers l'extérieur du bord supérieur de l'anapleure. Au métathorax la faible amorce de l'aile en forme de gouttière ne contredit pas cette possibilité.

La larve de la fig. 3 finissait de muer. Les ébauches d'ailes sont plus développées que dans la larve précédente et je présume qu'il s'agit du stade suivant. Comme ces ébauches sont égales dans les deux segments la seule représentation du mésothorax m'a paru suffisante. L'ébauche est une sorte de cornet incurvé vers l'arrière qui se termine en pointe mousse. L'embouchure à bordure plus sclérifiée semble s'ouvrir exclusivement dans le scutum. Cependant vers l'avant une sorte d'auréole membraneuse prolonge directement la bande membraneuse a repérée dans les deux figures précédentes et qui y joue charnière entre le notum et le haut de la pleure. Il est bien difficile de décider de l'appartenance de cette bande : elle constitue probablement le bord supérieur de la pleure. TOWER (1903), qui a étudié les disques imaginaires de l'aile chez les larves de Coléoptères, les trouve au-dessus du pleuron (p. 523) toujours juste sous la ligne où, plus tard, doit apparaître la suture entre pleuron et notum (p. 525). Personnellement, j'ai repéré dans une larve mature de Dytique d'assez importants disques imaginaires sur la limite entre notum et pleuron, sans aucune indication à l'extérieur (obs. inéd.).

La fig. 4 représente l'aspect extérieur de la moitié droite des méso- et métathorax d'une larve à ébauches d'ailes encore plus développées que celle de la fig. 3. Elles sont accolées au corps. Cette préparation a été choisie à cause d'une particularité : au mésothorax une sorte d'aileron (ai) s'est développé sur l'embouchure du bourgeon principal. Cette excroissance n'existe pas sur la moitié gauche du même individu : c'est un autre cas de l'asymétrie signalée plus haut. Dans ce spécimen les méso- et métapleures sont hautes, constituées de deux étages avec disparition de la cryptopleure mais sans l'apodème pleural caractéristique des pleures du ptérothorax d'un imago.

Les ébauches d'ailes plates, dirigées vers l'arrière et accolées au corps de cet individu (fig. 4) occupent pratiquement toute la longueur de leurs segments respectifs : elles évoquent des paranota, au sens classique du terme. Mais ici ces sortes de paranota ne prolongent pas directement le bouclier tergal : une ligne de séparation est nettement visible et fait penser à une future articulation.

Les paranota, d'après divers auteurs comme le rapporte SEGUY (1973, p. 602) seraient constitués d'une lame supérieure tergale et d'une lame inférieure pleurale. Cependant CRAMPTON (1976, p. 24 et 26), qui admet comme HEYMONS (1896) la nature tergale de la lame supérieure, est plus hésitant quant à la structure de la totalité de la lame inférieure. A plusieurs reprises (p. 24, p. 26) il écrit que seule la base de cette lame pourrait être pleurale. Dans la présente note, il apparaît qu'il en est bien ainsi chez les larves prothétéliques de *Tenebrio* : le sommet de la pleure participe à la formation de l'ébauche de l'aile. Plus démonstrative est la structure du paranotum de la larve oniscoïde de l'Hyménoptère *Platycampus luridiventris* (BARLET, 1994, fig. 3 et 4) : le disque imaginal de l'aile se développe au milieu du feuillet inférieur si bien que la portion proximale de celui-ci ne peut être que pleurale et la portion distale doit être notale puisque l'aile d'un imago est toujours articulée sur la limite entre pleuron et notum.

Les ébauches d'ailes de la larve prothétélique de *Tenebrio* représentées dans la fig. 4 évoquent le cas de certaines nymphes d'Hémimétaboles à bourgeons d'ailes latéraux (Ephéméroptères, Termites, certains Plécoptères, Hémiptères). Disposant de plusieurs préparations d'exosquelettes de ces nymphes, j'ai pu constater que leurs bourgeons d'ailes se développent de la même façon que ceux de la larve prothétélique, aux dépens surtout du notum et un peu de la lisière supérieure de la pleure. Celle-ci est dotée très tôt d'un apodème pleural, que je n'ai pas trouvé dans la larve de *Tenebrio*, et qui est prêt à supporter les mouvements de l'aile.

CONCLUSIONS

Quel que soit l'état de développement des ébauches d'ailes dans les divers individus étudiés une particularité morphologique reste inchangée : le squelette interne du prothorax. La cryptopleure basse figurée par JOSTING (1942, fig. 23, 25, 26) n'est pas modifiée. Rien n'annonce l'apparition de la haute et étroite cryptopleure tubulaire de l'imago fort semblable à celle de *Blaps* représentée par CARPENTIER (1929, fig. 1 et 2) ou à celles de bon nombre de Staphylinoides étudiés par HLAVAC (1975). Evidemment chez les Coléoptères la transformation du prothorax de la larve en celui de la nymphe se déroule très rapidement mais il me semble que le décalage dans l'évolution du prothorax et des deux segments suivants de la larve anormale de *Tenebrio* peut inciter à penser qu'il s'agit plutôt d'une prothétélie que de la métatélie proposée par v. LENGGERKEN.

ABRÉVIATIONS

a : bande membraneuse marginale pleuro-notale - ai : aileron supplémentaire - an : anapleure - b : bande membraneuse antérieure de l'anapleure - al : ébauche de l'aile - ce : catépisternite - cp : anneau catapleural - cr : cryptopleure - cx : coxa - pl : pleurite - pn : postnotum - ps : préscutum - sc : scutum - st : stigmate - x : invagination coxale proximale.

BIBLIOGRAPHIE

BARLET, J. (1994) - A propos des disques imaginaires des ailes chez certaines larves d'Insectes Holométaboles. *Bull. Soc. r. Sci. Liège*, **63** (5) : 359-367.

BITSCH, J. (1994) - The morphological groundplan of Hexapoda : critical review of recent concepts. *Annl. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)*, **30** (1) : 103-129.

CARPENTIER, F. (1929) - Sur la propleure des Coléoptères. *Ann. Soc. Scient. Brux.*, **49** : 355-376.

CRAMPTON, G. (1916) - The phylogenetic Origin and the Nature of the Wings of Insects according to the paranotal Theory. *Journ. N.W. Ent. Soc.*, **XXIV**, 1 : 1-39.

GOUIN, F.J. (1959) - Le thorax imaginal des Insectes à la lumière des travaux récents. *Ann. Biol.*, **35**, fasc. 7-8 : 269-303.

HEYMONS, R. (1896) - Über Flügelbildung bei der Larve von *Tenebrio molitor* L. *Sitzungsb. d. Gesellsch. Naturforsch. Freunde Berlin*.

HLAVAC, T.F. (1975) - The Prothorax of Coleoptera (Except Bostrichiformia - Cucujiformia). *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **14**, 4 : 137-183.

JEANNEL, H. (1949) - Ordre des Coléoptères. Partie générale. *Traité de Zoologie*, P.P. GRASSE, **IX**, 771-891.

JOLY, P. (1977) - Le développement postembryonnaire des Insectes. *Traité de Zoologie*, P.P. GRASSE, **VIII**, fasc. V-A : 409-657.

JÖSTING, E.A. (1942) - Die Innervierung des Skelettmuskelsystems des Mehlwurms (*Tenebrio molitor* L., Larve). *Zool. Jb. Anat.*, **67** : 381-460.

KOLBE, H.J. (1903) - Über vorschnelle Entwicklung (Prothetelie) von Puppen - und Imagoorganen. *Allgemeine Zeitschrift für Entomologie*, **8** : 1-9.

v. LENGERKEN, H. (1924a) - Prothetelie bei Coleopteren-larven. 1 Beitrag. *Zool. Anz.*, **58** : 179-185.

v. LENGERKEN, H. (1924b) - Prothetelie bei Coleopterenlarven (Metathelie). 2 Beitrag. *Zool. Anz.*, **59** : 323-330.

SEGUY, E. (1973) - L'aile des Insectes. *Traité de Zoologie*, P.P. GRASSE, **VIII**, fasc. 1 : 595-702.

TOWER, W.L. (1903) - The Origin and Development of the Wings of Coleoptera. *Zool. Jabrb. (Anat. Ont.)*, **17** : 517-572.

Laboratoires de Morphologie, Systématique et Ecologie animales,
Institut de Zoologie, Université de Liège
22 quai Van Beneden,
B.4020 LIEGE BELGIQUE

ALCALOIDES DE *STRYCHNOS ANGOLENSIS*

C. DELAUDE¹, Ph. THEPENIER², M.-J. JACQUIER²,
J.-M. NUZILLARD², G. MASSIOT²
et L. LE MEN-OLIVIER²

STRYCHNOS ANGOLENSIS ALKALOIDS

English Title - *Strychnos angolensis* alkaloids

Mots-clés - *Strychnos angolensis*, Loganiaceae, écorces de racines, alcaloïdes indoliques.

Key Word Index - *Strychnos angolensis*, Loganiaceae, root bark, indole alkaloids.

Abstract - The phytochemical study of root bark of *Strychnos angolensis* allowed to isolate fifteen alkaloids. Fourteen alkaloids have not been reported previously to occur in the species. They are : gentianine, aspidospermine, akuammicine, tubifoline, condylocarpine, akuammidine, 16(R)-E-isositsirikine, 16(S)-E-isositsirikine, tubifolidine, nor mavacurine, antirrhine, 18-hydroxy-nor-C-fluorouracine, flavopeirerine, Wieland-Gumlich aldehyde N-oxide. The isolation of the fifteenth alkaloid, tubotaiwine, has been already reported.

INTRODUCTION

Arbuste sarmenteux ou liane, *Strychnos angolensis* Gilg se rencontre dans les forêts ombrophiles, les forêts inondées et les galeries forestières depuis le Nigeria jusqu'en Afrique centrale et en Afrique de l'Est. *Strychnos angolensis* a déjà fait l'objet d'études phytochimiques. En 1974, Phillipson et col. identifient l'angustine et l'angustidine dans les feuilles de l'espèce⁽¹⁾. Ensuite, Verpoorte et une équipe de chercheurs de l'Université d'Uppsala s'intéressent à l'activité convulsivante ou myorelaxante des extraits de *Strychnos angolensis*. Ils analysent les alcaloïdes d'un mélange d'écorces de racines et d'écorces de tronc récoltées au Cameroun et ils isolent des parties non polaires, cinq alcaloïdes monomères : tubotaiwine, 11-méthoxy-Wieland-Gumlich aldéhyde, 17-O-méthyle-11-méthoxy-Wieland-Gumlich aldéhyde, 11-méthoxy-diaboline et 17'-épi-O-méthyle-11-méthoxy-diaboline et d'un extrait au toluène un alcaloïde dimère la caracurine V⁽²⁾. L'activité convulsivante est retrouvée seulement pour la tubotaiwine. En 1983, ils isolent comme agent responsable de l'effet relaxant, un alcaloïde quaternaire nouveau, la 11-méthoxy-macusine A⁽³⁾. Dans le cadre de notre recherche chimiotaxonomique sur les *Strychnos* africains⁽⁴⁾, nous avons repris l'étude des alcaloïdes de *Strychnos angolensis* restée en suspens depuis les travaux de l'équipe néerlandaise-suédoise. Dans cette publication, nous relatons la caractérisation de 14 alcaloïdes supplémentaires.

présenté le 21 septembre 1995.