

Reçu le 27 janvier 1970.

LES CATIONS INORGANIQUES DANS L'HÉMOLYMPHE LARVAIRE DES INSECTES TRICHOPTÈRES

PAR

J. BEAUJOT, M. NAOUMOFF et Ch. JEUNIAUX

(Université de Liège, Institut Ed. Van Beneden, Laboratoire de Morphologie,
Systématique et Ecologie Animales et Institut L. Fredericq, Biochimie)

INTRODUCTION

Il est bien établi, à la suite notamment des travaux de DUCHÂTEAU *et coll.* (1953) et de FLORKIN et JEUNIAUX (1964), que les Insectes d'un même ordre ou d'une même famille possèdent, pour un stade de développement donné, une hémolymphe dont la composante cationique inorganique est remarquablement constante. Il apparaît, d'autre part, que les ordres d'Insectes les plus anciens et les moins évolués au point de vue morphologique ont une hémolymphe riche en sodium et très pauvre en magnésium. Par contre, le Mg est le cation inorganique le plus abondant dans l'hémolymphe des Insectes appartenant aux groupes les plus évolués. La composante cationique de l'hémolymphe peut donc être considérée comme un caractère biochimique systématique et les modifications dans le rapport des cations peuvent parfois être interprétées en termes d'évolution.

Il est intéressant, à ce point de vue, de considérer le cas des Trichoptères et des autres Insectes du complexe panorpoïde. La plupart des auteurs s'accordent à considérer que les différents ordres d'Insectes appartenant au complexe panorpoïde ont évolué suivant deux tendances distinctes à partir d'un même ancêtre Mécoptère ou Prémécoptère du Trias. L'une de ces lignées aurait abouti aux Diptères tandis que l'autre aurait conduit aux Lépidoptères par l'intermédiaire des Trichoptères, ou après avoir donné naissance à la souche des Trichoptères. Les Trichoptères constituent donc, à certains égards, un groupe de transition entre les Mécoptères et les Lépidoptères.

Les Mécoptères semblent posséder une hémolymphe de type primitif, c'est-à-dire caractérisée par la grande abondance du

cation Na. En effet, les résultats partiels obtenus par SUTCLIFFE (1963) montrent que la teneur en Na de l'hémolymphe de *Panorpa communis* est de 94 mEq/l, c'est-à-dire du même ordre de grandeur que celle des Insectes peu évolués. Par contre, l'hémolymphe des Lépidoptères (tant des larves que des adultes) est très spécialisée puisque sa teneur en Mg est fort élevée et sa concentration en Na particulièrement faible. Nous nous sommes demandés quelle était la position des Trichoptères à ce point de vue. Les données fournies par la littérature étaient, jusqu'à présent, beaucoup trop fragmentaires pour permettre de répondre à cette question. Dans ce travail, nous avons tenté d'élucider ce problème grâce à l'apport de quelques données analytiques supplémentaires, concernant la composition de l'hémolymphe des larves de Trichoptères. L'étude de l'hémolymphe des adultes n'a pas pu être réalisée jusqu'à présent, les individus adultes ne permettant pas de recueillir des quantités de sang suffisantes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons analysé la composition cationique de l'hémolymphe de 6 espèces de Trichoptères, à l'état larvaire (1). Certaines de ces larves ont été ponctionnées peu de temps après la capture; d'autres ont été mises en élevage et n'ont été utilisées qu'après une quinzaine de jours. L'hémolymphe a été récoltée au niveau de la section d'une patte. Lors de cette opération, les Insectes n'ont pas été anesthésiés. Le sang a été recueilli au moyen de micro-pipettes capillaires. Entre deux séries de récoltes, les tubes contenant l'hémolymphe ont été entreposés à -10° C.

Dans le cas de *Limnophilus marmoratus*, 5 larves nous ont fourni 0,085 ml de sang. Des ponctions opérées sur 26 individus adultes ont donné 0,06 ml de sang ayant tendance à se coaguler. Nous avons cherché à pallier à cet inconvénient en digérant le coagulum par de l'acide sulfurique mais les résultats du dosage concernant un sang entier digéré par H_2SO_4 sont sujets à caution et nous préférons ne pas en tenir compte, dans le présent travail.

(1) Les auteurs remercient vivement M. G. MARLIER, Chef de la Section d'Hydrobiologie de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique à Bruxelles, qui a bien voulu se charger de l'identification du matériel.

En ce qui concerne deux lots différents ont permis de récolter le deuxième lot était elles nous ont do

Dans le cas d'*F* tionnées et ont d

Dans le cas d'*O* deux lots de larv 0.11 ml d'un sang de larves à un sta fourni 0.17 ml d

Enfin, des ponc nous ont permis

Après centrifug geant, et dilution le Na, le K et le C et le Mg par la r

Les résultats d larves des Tricho la littérature son

Les concentrati somme des cation part, suivant la m (1953), les concen présentées en po mEq/l (" indices

1) Un des can larves de Tricho de la somme des entre les valeurs d'*Oligotricha ruf tamus ludificatus*

s obtenus par SUTCLIFFE l'hémolymphe de *Panorpa* même ordre de grandeur. En contre, l'hémolymphe des (adultes) est très spécialisée et sa concentration en Na mmol/l demandés quelle point de vue. Les données à présent, beaucoup trop re à cette question. Dans problème grâce à l'apport mentaires, concernant la de Trichoptères. L'étude pu être réalisée jusqu'à tant pas de recueillir des

DES

ionique de l'hémolymphe waire (?). Certaines de ces après la capture; d'autres es qu'après une quinzaine au niveau de la section es Insectes n'ont pas été moyen de micro-pipettes les tubes contenant l'hé- C.

, 5 larves nous ont fourni sur 26 individus adultes nce à se coaguler. Nous t en digérant le coagulum ts du dosage concernant s à caution et nous préfé- ésent travail.

ER, Chef de la Section d'Hydro- de Belgique à Bruxelles, qui a

En ce qui concerne *Limnophilus politus*, nous avons distingué deux lots différents de larves. Dans le premier lot, 48 larves nous ont permis de récolter 0.29 ml d'hémolymphe. Les larves constituant le deuxième lot étaient plus âgées et beaucoup plus grosses, 8 d'entre elles nous ont donné 0.03 ml d'hémolymphe.

Dans le cas d'*Hydropsyche pellucidula*, 26 larves ont été ponctionnées et ont donné 0.07 ml d'hémolymphe.

Dans le cas d'*Oligotricha ruficrus*, nous avons également distingué deux lots de larves. Dans le premier lot, 37 larves ont fourni 0.11 ml d'un sang blanc-jaunâtre. Le deuxième lot était constitué de larves à un stade de développement plus avancé. 22 larves ont fourni 0.17 ml d'hémolymphe de couleur verte.

Enfin, des ponctions opérées sur 8 larves de *Rhyacophila dorsalis* nous ont permis de récolter 0.03 ml de sang.

Après centrifugation de l'hémolymphe, prélèvement du surnageant, et dilution adéquate par de l'eau distillée, nous avons dosé le Na, le K et le Ca par spectrophotométrie de flamme (Eppendorf) et le Mg par la méthode de BRIGGS (1924).

RÉSULTATS

Les résultats du dosage des cations dans l'hémolymphe des larves des Trichoptères étudiés ainsi que les données fournies par la littérature sont consignés dans le tableau I.

Les concentrations respectives en Na, K, Ca et Mg ainsi que la somme des cations inorganiques sont exprimées en mEq/l. D'autre part, suivant la méthode adoptée et justifiée par DUCHÂTEAU *et coll.* (1953), les concentrations relatives de chaque cation sont également présentées en pour-cent de la somme des cations exprimée en mEq/l ("indices „).

DISCUSSION

1) Un des caractères les plus apparents de l'hémolymphe des larves de Trichoptères est la grande variabilité existant au niveau de la somme des cations inorganiques. Cette somme varie, en effet, entre les valeurs extrêmes suivantes : 102.7 mEq/l chez les larves d'*Oligotricha ruficrus* (lot I) et 322 mEq/l chez les larves de *Philopotamus ludificatus*.

TABLEAU I. Composition cationique inorganique de l'hémolymphe de quelques larves de Trichoptères.

Espèces	mEq/L				Indices, en % de la somme des cations				Références
	Na	K	Ca	Mg	Na	K	Ca	Mg	
	Na	K	Ca	Mg	Na	K	Ca	Mg	
<i>Anabolia nervosa</i>	101.0	17.0	—	—	—	—	—	—	SUTCLIFFE (1962)
<i>Chaetopteryx villosa</i>	63.9	9.0	—	—	—	—	—	—	BONÉ (1944)
<i>Phryganea</i> sp.	69.0	7.0	—	—	—	—	—	—	SUTCLIFFE (1962)
<i>Phryganea</i> sp.	92.0	6.8	14.4	51.0	56.0	4.1	8.8	31.1	DUCHÂTEAU et coll. (1953)
<i>Linnophilus stigma</i>	84.0	11.0	—	—	—	—	—	—	SUTCLIFFE (1962)
<i>Linnophilus marmoratus</i>	63.0	3.8	11.6	80.6	39.7	2.4	7.3	50.7	présent travail.
<i>Linnophilus politus</i> (lot I) (larves jeunes)	69.0	9.3	11.5	167.0	26.9	3.6	4.5	65.0	présent travail.
<i>Linnophilus politus</i> (lot II) (larves âgées)	75.9	—	—	205.0	—	—	—	—	présent travail.
<i>Philopotamus montanus</i>	109.0	21.0	—	—	—	—	—	—	SUTCLIFFE (1962)
<i>Philopotamus ludificatus</i>	98.9	12.6	20.5	190.0	30.7	3.9	6.3	59.0	présent travail.
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	99.3	9.6	16.0	10.5	73.3	7.1	11.8	7.7	présent travail.
<i>Oligotricha ruficrus</i> (lot I) (larves jeunes)	50.1	9.0	19.0	24.6	48.8	8.7	18.5	23.9	présent travail.
<i>Oligotricha ruficrus</i> (lot II) (larves âgées)	72.7	11.1	15.0	41.3	51.8	7.8	10.7	29.5	présent travail.
<i>Rhyacophila dorsalis</i>	62.1	—	—	80.5	—	—	—	—	présent travail.

L'examen des réactions des concentrations est en accord avec les autres auteurs par les autres auteurs de 3.8 à 21 mEq/L. L'hémolymphe de ces concentrations est par une teneur très

L'ensemble des variations de concentrations importantes. Les variations des cas, entre 60 et 100 mEq/L.

Par contre, les concentrations d'une espèce à l'autre. Le lot I contient 21 mEq/L de *pellucidula* n'en représente entre ces deux valeurs de l'hémolymphe. L'effet des indices de pour Mg et de *pellucidula*, les indices pour Na.

Si l'hypothèse, caractérise les espèces Trichoptères, nous avons diverses espèces de lisation très différente que de l'hémolymphe pas un seul patril larvaire au sein d'une

2) Si nous comparons de larves d'*Oligotricha* variations assez faibles des ions Na et K (la somme des cations par exemple). Dans sa concentration dans le deuxième cas sa concentration que chez celles d'

.....	98.9	12.6	20.5	190.0	322.0	30.7	3.9	6.3	59.0	présent travail.
<i>Philopotamus ludificatus</i>	99.3	9.6	16.0	10.5	135.4	73.3	7.1	11.8	7.7	présent travail.
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	50.1	9.0	19.0	24.6	102.7	48.8	8.7	18.5	23.9	présent travail.
<i>Oligotricha ruficrus</i> (lot I) (larves jeunes)	72.7	11.1	15.0	41.3	140.1	51.8	7.8	10.7	29.5	présent travail.
<i>Oligotricha ruficrus</i> (lot II) (larves âgées)	62.1	—	—	80.5	—	—	—	—	—	présent travail.
<i>Rhyacophila dorsalis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	présent travail.

L'examen des résultats permet d'observer une très grande stabilité des concentrations de l'hémolymphe en K et en Ca. Cette observation est en accord avec les résultats, généralement partiels, obtenus par les autres auteurs. La teneur en K est toujours faible : elle varie de 3.8 à 21 mEq/l. De même, les limites extrêmes de variation des concentrations en Ca sont respectivement 11.5 et 20.5 mEq/l. L'hémolymphe des larves de Trichoptères paraît donc caractérisée par une teneur très faible et très constante en K et en Ca.

L'ensemble des données relatives à l'ion Na montre que les variations de concentration, en valeurs absolues, ne sont pas très importantes. Les valeurs observées oscillent, dans la grande majorité des cas, entre 60 et 99 mEq/l.

Par contre, les concentrations en Mg sont très variables d'une espèce à l'autre. L'hémolymphe des larves de *Limnophilus politus* (lot I) contient 205 mEq/l de Mg alors que celle d'*Hydropsyche pellucidula* n'en renferme que 10.5. Les autres résultats se distribuent entre ces deux valeurs extrêmes. Cette variabilité de la concentration de l'hémolymphe en Mg est la cause principale de la grande variation des indices de Na et de Mg chez les différentes espèces. En effet, les indices sont, chez *Limnophilus politus* (lot I), de 65 % pour Mg et de 26.9 % pour Na, tandis que, chez *Hydropsyche pellucidula*, les indices sont de 7.7 % pour le Mg et de 73.3 % pour Na.

Si l'hypothèse, selon laquelle une grande concentration en Mg caractérise les espèces évoluées, est applicable dans le cas des Trichoptères, nous pouvons peut-être conclure que les larves des diverses espèces manifestent des degrés d'évolution ou de spécialisation très différents, au point de vue de la composition inorganique de l'hémolymphe. De toute manière, il est évident qu'il n'existe pas un seul patron cationique caractéristique de l'hémolymphe larvaire au sein de l'ordre des Trichoptères.

2) Si nous comparons les résultats obtenus pour les deux lots de larves d'*Oligotricha ruficrus*, nous constatons qu'il existe des variations assez importantes au niveau des concentrations absolues des ions Na et Mg, alors que les indices (en pourcentage de la somme des cations) sont très voisins (48.8 et 51.8 pour le Na, par exemple). De même, le K n'est qu'un peu plus concentré dans le deuxième lot que dans le premier. Seul, le Ca fait exception : sa concentration est un peu plus grande chez les larves du lot I que chez celles du lot II. Or, les larves du lot II étaient nettement

plus volumineuses que celles du lot I, ce qui permet de supposer qu'elles se trouvaient à un stade de développement plus avancé que celles du premier lot. En ce qui concerne les ions Na, K et Mg, tout se passe donc comme si, au cours du développement larvaire, il se produisait une augmentation progressive de la concentration de l'hémolymphe en cations inorganiques (à l'exception du Ca). Le même phénomène semble se manifester chez les larves de *Limnophilus politus*.

3) Jusqu'à présent, les données relatives aux Trichoptères étaient trop fragmentaires pour permettre une comparaison entre la composition cationique de leur hémolymphe et celle des Lépidoptères. En apportant quelques données analytiques supplémentaires pour les larves de cet ordre, le présent travail permet d'établir différents points de comparaison (les données disponibles pour les Lépidoptères ont été rassemblées par FLORKIN et JEUNIAUX, 1964).

- a) Contrairement à ce qui se passe chez les chenilles de Lépidoptères, il semble que, chez les Trichoptères, l'augmentation de la concentration en Mg de l'hémolymphe larvaire ne soit jamais accompagnée par une diminution notable de la concentration en Na. En effet, si l'hémolymphe de *Limnophilus politus* (lot II) possède 205 mEq/l de Mg, elle n'en garde pas moins une concentration en Na égale à 79.5 mEq/l, c'est-à-dire relativement élevée. Le résultat de ce phénomène est que les larves de Trichoptères ont une hémolymphe qui est toujours beaucoup plus riche en Na que celle des larves de Lépidoptères. Les larves de Trichoptères présentent donc, au niveau de la composition inorganique de leur hémolymphe, des caractères incontestablement plus primitifs que les chenilles de Lépidoptères.
- b) La teneur en K et en Ca de l'hémolymphe des larves de Trichoptères est toujours beaucoup plus faible que celle des Lépidoptères.
- c) Dans ces deux ordres d'Insectes, on note le même degré de variabilité de la concentration en Mg de l'hémolymphe, au stade larvaire en tout cas.

Au sein du complexe panarpoïde, il semble donc que la lignée Mécoptères → Trichoptères → Lépidoptères manifeste une tendance évolutive continue au niveau de la composition cationique inorganique de l'hémolymphe. Celle-ci se caractérise par une tendance, marquée mais irrégulière, à l'augmentation de la teneur en Mg, qu'on observe aussi bien chez la plupart des larves de Trichoptères que chez les Lépidoptères. La tendance à la diminution de la

concentration en Mg
mentation concom

Dans le cadre de
de l'hémolymphe d
de Trichoptères.

Les teneurs en K
tes dans l'hémolymp
de concentration e
des valeurs obten
les concentrations
variables d'une e
sont respectiveme
de souligner que
l'hémolymphe n'es
de la concentrati
cationique de leur
bien occuper une
l'hémolymphe est
cation Na, et les l
Mg et particulière

The inorganic
has been studied
and Ca are consta
trations are gener
contrary, the co
different species :
10.5 and 205 mEq
case of Lepidopte
panied by low N
larval haemolym
an intermediate

ci permet de supposer
ppement plus avancé
les ions Na, K et Mg,
veloppement larvaire,
e de la concentration
à l'exception du Ca).
r chez les larves de

es aux Trichoptères
ne comparaison entre
phe et celle des Lépi-
tytiques supplémentai-
avail permet d'établir
s disponibles pour les
N et JEUNIAUX, 1964).
chenilles de Lépidop-
l'augmentation de la
larvaire ne soit jamais
e de la concentration
ophilus politus (lot II)
pas moins une concen-
st-à-dire relativement
que les larves de Tri-
jours beaucoup plus
idoptères. Les larves
au de la composition
actères incontestable-
Lépidoptères.

des larves de Trichop-
elle des Lépidoptères.
même degré de varia-
molymphe, au stade

e donc que la lignée
manifeste une tendance
on cationique inorga-
se par une tendance,
de la teneur en Mg,
larves de Trichoptères
la diminution de la

concentration en Na est propre aux Lépidoptères, ainsi que l'aug-
mentation concomitante de la concentration en K et en Ca.

RÉSUMÉ

Dans le cadre de l'étude de la composition cationique inorganique de l'hémolymphe des Insectes, nous avons envisagé le cas des larves de Trichoptères.

Les teneurs en K et en Ca sont toujours très faibles et très constantes dans l'hémolymphe des larves étudiées. De même, les variations de concentration en Na sont relativement faibles puisque la majorité des valeurs obtenues se situent entre 60 et 99 mEq/l. Par contre, les concentrations en Mg de l'hémolymphe larvaire sont très variables d'une espèce à l'autre : les valeurs extrêmes observées sont respectivement 10.5 et 205 mEq/l. Toutefois, il convient de souligner que l'augmentation de la concentration en Mg de l'hémolymphe n'est jamais accompagnée par une diminution notable de la concentration en Na. Au point de vue de la composition cationique de leur hémolymphe, les larves de Trichoptères semblent bien occuper une position intermédiaire entre les Mécoptères, dont l'hémolymphe est caractérisée par la grande abondance du seul cation Na, et les Lépidoptères, dont l'hémolymphe est très riche en Mg et particulièrement pauvre en Na.

SUMMARY

The inorganic cationic composition of the larval haemolymph has been studied in 6 species of Trichoptera. The amounts of K and Ca are constant and very low. The variations of the Na concentrations are generally comprised between 60 and 99 mEq/l. On the contrary, the concentrations of Mg are highly variable in the different species : the extreme values observed so far are respectively 10.5 and 205 mEq/l. However, contrary to what is well known in the case of Lepidoptera, the high concentrations of Mg are not accompanied by low Na concentrations. As far as cationic patterns of larval haemolymph are concerned, Trichoptera appear to occupy an intermediate position between Mecoptera and Lepidoptera.

BIBLIOGRAPHIE

- BONÉ, G. H. (1944). — *Ann. Soc. roy. zool. Belg.*, **75**, 123.
BRIGGS, A. P. (1924). — *J. Biol. Chem.*, **59**, 255-264.
DUCHÂTEAU, G., FLORKIN, M. et LECLERCQ, J. (1953). — *Arch. internat. Physiol.*, **61**, 518-549.
FLORKIN, M. et JEUNIAUX, Ch. (1964). — Dans *Physiology of Insecta* (publié par M. ROCKSTEIN) Academic Press, New York, Vol. 3, 109-152.
SUTCLIFFE, D. W. (1962). — *J. Exp. Biol.*, **39**, 325-343.
SUTCLIFFE, D. W. (1963). — *Comp. Biochem. Physiol.*, **9**, 121-135.