

ORGANISATION, SCLEROTISATION ET COMPOSITION MINÉRALE DES SCLÉRITES D'UNE
ESPECE D'ISOPODE MARIN ET DE QUATRE ESPECES D'ISOPODES TERRESTRES ONISCOÏDES.

ANSENNE, A., COMPERE, Ph. ⁽¹⁾ et GOFFINET, G.

RESUME - La cuticule minéralisée de 4 espèces d'Isopodes terrestres (Ligia oceanica, Oniscus asellus, Porcellio scaber et Armadillidium vulgare) et d'une espèce d'Isopode marin (Sphaeroma serratum) présente une organisation générale répondant au plan fondamental de la cuticule des Crustacés décapodes. De plus, comme chez ces derniers, les couches procuticulaires ne sont pas tannées et les teneurs en sels minéraux, de 60 à 80% du poids sec total, y sont du même ordre de grandeur. Toutefois, la distribution des microfibrilles chitino-protéiques selon un système homogène lâche au niveau de la couche proximale de la procuticule de toutes les espèces étudiées ne permet aucune comparaison avec la couche principale, ni avec la couche membraneuse non minéralisée des décapodes. D'autre part, la cuticule de S. serratum se singularise de celle des espèces terrestres par son épaisseur (45 µm contre 15 µm environ), une teneur plus élevée en calcium et magnésium, un système fibrillaire associé à la procuticule distale nettement plus lâche, un réseau canaliculaire peu défini et la présence de protéines tannées au niveau des couches de l'épicuticule.

mots-clés : cuticule, minéralisation, sclérotisation, Isopodes.

ABSTRACT - The mineralized tergite cuticle of four terrestrial isopods (Oniscoidea) (Ligia oceanica, Oniscus asellus, Porcellio scaber and Armadillidium vulgare) and of the marine isopod Sphaeroma serratum shows a general organization comparable to the fundamental plan of the decapod sclerite cuticle. Moreover, as in decapods, the procuticular layers are not tanned and mineralization rates, from 60 to 80% of the total cuticular dry weight, are of the same importance. However, the chitin protein microfibril distribution according to a homogeneous system in the mineralized procuticular proximal layer in all isopod species so far studied does not allow any comparison of this layer with the non mineralized membranous layer, nor with the principal layer of decapods. On the other hand, in comparison with that of terrestrial species, the cuticle of the marine isopod S. serratum exhibits some peculiarities with regard to its higher thickness, higher calcium and magnesium contents, a looser fibrillar system in the procuticle distal layer, a comparatively less organized pore canal system and the presence of tanned proteins in the epicuticle layers.

key-words : cuticle, mineralization, sclerotisation, isopods.

(1) Aspirant au Fonds National de la Recherche Scientifique.
- Laboratoire de Morphologie animale, Université de Liège, Institut de Zoologie, 22, quai Van Beneden, B-4020 LIEGE (Belgique).
- Ce travail a été réalisé grâce au Fonds de la Recherche Fondamentale Collective (convention n°2.4506.83).

INTRODUCTION

Avec plus de 4.000 espèces, les Isopodes représentent un des plus grands ordres de Crustacés. Ils constituent un groupe zoologique en quête de milieux très divers : on les rencontre depuis les milieux marins benthiques profonds jusqu'aux milieux dulcicoles et terrestres, sans oublier les formes parasites.

Par rapport aux Décapodes (Bliss, 1968) et aux Amphipodes (Hurley, 1968), les Isopodes Oniscoïdes présentent un plus haut niveau d'adaptation à la vie sur terre, mais ils ont poussé cette conquête moins loin, et peut-être plus tard, que les autres groupes d'arthropodes tels les Insectes, les Myriapodes et les Arachnides.

Face aux problèmes que pose la vie en milieu terrestre, les Oniscoïdes présentent une série de caractères morphologiques, physiologiques et comportementaux qui ont fait l'objet de nombreuses recherches. Par contre, leur tégument est mal connu. Or, il est évident, et les études récentes vont toutes dans ce sens, que la cuticule est appelée à jouer un rôle de première importance dans les échanges entre le milieu externe et l'organisme, s'opposant notamment à la perte d'eau comme c'est le cas chez les Arachnides et la plupart des Insectes.

C'est dans cette optique que la présente étude a été entreprise. En fait, elle tente de répondre aux 3 questions suivantes : a) existe-t-il au niveau de la cuticule minéralisée des Isopodes terrestres certains caractères particuliers ultrastructuraux par rapport aux systèmes cuticulaires mieux connus que sont la cuticule minéralisée et peu tannée des Crustacés décapodes et celle, essentiellement tannée, des Insectes; b) existe-t-il chez les Oniscoïdes des couches épicuticulaires spécialisées assurant l'imperméabilisation du tégument et c) en raison du problème de l'approvisionnement en calcium lié à un environnement terrestre et de la nécessité de posséder une cuticule durcie, leur cuticule serait-elle plus sclérotisée et moins minéralisée que celle des Crustacés décapodes ?

CHOIX DES ESPECES

L'étude porte sur une espèce marine, Sphaeroma serratum, espèce de la zone intertidale récoltée à Roscoff (France), et quatre espèces terrestres. Celles-ci, dans l'ordre décroissant de leur indice de perte d'eau sont respectivement : Ligia oceanica, provenant de l'horizon inférieur de l'étage supralittoral de la Pointe-aux-Oies à Wimereux (France), Oniscus asellus et Porcellio scaber, récoltée à Liège (Belgique) et Armadillidium vulgare, récolté à Duren (Rép.Féd.Allemagne). Toutes les observations ont été réalisées au niveau des 7 premiers tergites sur des individus en intermue.

ORGANISATION ULTRASTRUCTURALE

L'ensemble des observations au microscope électronique à transmission révèle que la cuticule des Isopodes marins et terrestres présente un plan général d'organisation commun répondant au plan général de la cuticule des arthropodes (fig.1). Elle se compose d'une mince épicuticule superficielle hérissée de microstructures diverses (écailles, épines, ... cfr. figs.1, 8). La zone procuticulaire sous-jacente, relativement pauvre en éléments

fibrillaires (Fig .5, 7) paraît fortement minéralisée, le traitement par les solutions de décalcification entraînant fréquemment le décollement de l'épicuticule (Fig . 1, 2, 3). La procuticule lamellaire est subdivisée en deux couches minéralisées que nous désignerons respectivement procuticule distale et procuticule proximale de manière à ne pas préjuger de leur homologie avec les couches procuticulaires des Crustacés décapodes et des Insectes. D'une manière générale, couche distale et couche proximale sont traversées par un réseau complexe de canalicules verticaux (Fig .1,2) tel que l'ont récemment décrit Compère et Goffinet (1987) chez *Carcinus maenas*. L'épicuticule de toutes les espèces examinées comprend une épicuticule interne et une épicuticule externe (Fig . 3, 4). Cette dernière présente une stratification nette telle qu'on peut l'observer chez les décapodes. Elle contient un nombre variable de strates, 7 chez *Oniscus* et *Ligia*, 3 à 4 seulement chez *Armadillidium* et *Sphaeroma*, sans qu'il soit possible de mettre telle ou telle autre organisation en relation avec les conditions du milieu auquel ces espèces sont inféodées. L'épicuticule interne présente une structure en tous points comparable : aspect finement granuleux et homogène et présence de canalicules s'interrompant au niveau de la première couche de l'épicuticule externe (cuticuline, Fig.4).

Au niveau de la couche procuticulaire distale, d'une épaisseur de 15 µm environ, des espèces terrestres, les fibres chitino-protéiques s'associent en un système réticulé semblable à celui qui caractérise la couche pigmentaire de *Carcinus maenas* (Giraud-Guille, 1984). Par contre, dans la couche correspondante de *Sphaeroma*, deux à trois fois plus épaisse (45 µm), les fibres forment un système lâche, traduisant ainsi un taux de minéralisation élevé. De plus, et contrairement aux espèces terrestres, cette couche paraît dépourvue de canalicules (Fig.6). Enfin, au niveau de la couche proximale de toutes les espèces étudiées, les fibres se distribuent selon un système homogène et lâche. Cette couche se différencie ainsi de la couche membraneuse non minéralisée des Crustacés décapodes et de la couche principale où, chez ces derniers, les éléments microfibrillaires s'associent en macrofibres (Giraud-Guille, 1984).

DISTRIBUTION DU TANNAGE PROTEIQUE (SCLEROTISATION)

A notre connaissance, la littérature ne fournit aucune donnée expérimentale indiquant la présence ou l'absence de sclérotisation chez les Isopodes. Seuls quelques auteurs (Bocquet-Vedrine, 1976, 1979; Price et Holdich, 1980) en supposent l'existence sans la démontrer.

L'application de divers tests histologiques et histochimiques (réactions argentaffine de Lillie et Burtner, 1970; mise en évidence des résidus tyrosine d'origine protéique selon Glenner et Lillie (1970); coloration à l'Azan), révèle que pour l'ensemble des espèces, seules les couches épicuticulaires sont concernées par le phénomène de sclérotisation. Chez *S.serratum*, les couches épicuticulaires ainsi que les microstructures qui leur sont associées manifestent en effet une réaction nettement positive, comme on peut l'observer chez les Crustacés décapodes (Dennell, 1947; Krishnan, 1951; Travis, 1965), alors que chez les Oniscoïdes, les microstructures paraissent les seules structures tannées. Il ressort de cette analyse qu'on ne peut attribuer une certaine "impermeabilisation" de la cuticule des Isopodes terrestres au seul phénomène de sclérotisation. D'autre part, la rigidité et la dureté de leur sclérites n'apparaissent pas comme étant le résultat d'un tannage de la procuticule.

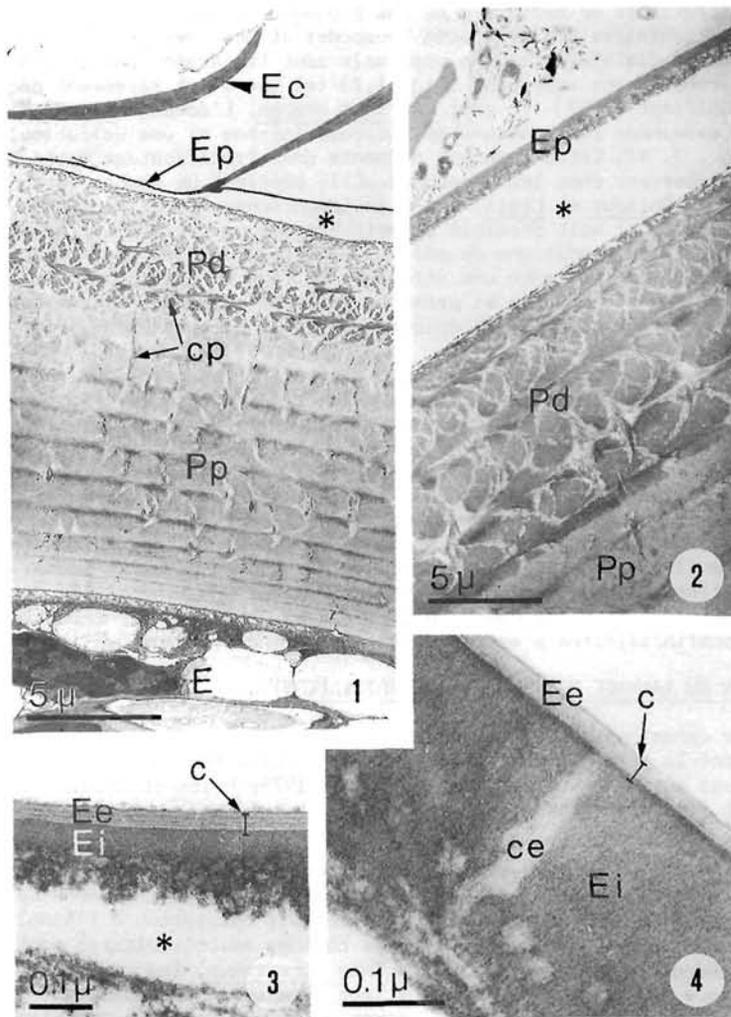


Fig.1 : Vue générale du tégument de *O.asellus*. Fig. 2 : Procuticule distale de *L.oceanica*. Fig.3 : Epicuticule de *O.asellus*. Fig.4 : Epicuticule de *L.oceanica*. ce, canalicule épicuticulaire. cp, canalicule procuticulaire. Cu, cuticuline. Ec, écaille d'origine épicuticulaire. Ee, épicuticule externe. Ei, épicuticule interne. Ep, épicuticule. Pd, procuticule distale. Pp, procuticule proximale. Astérisques, zone de décollement entre épicuticule et procuticule.

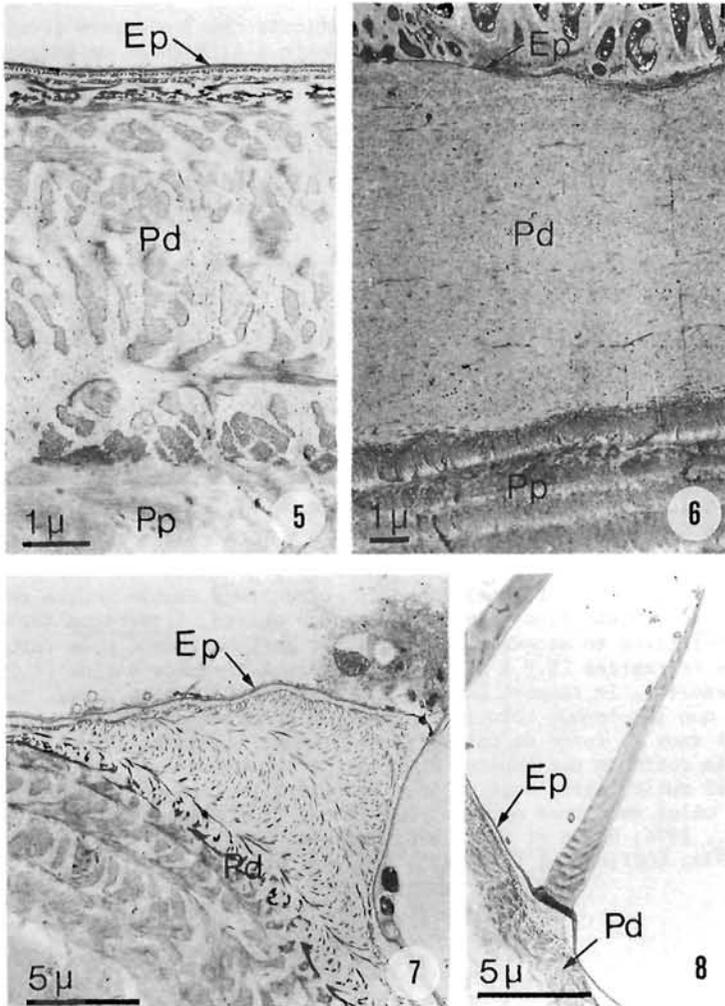


Fig.5 : Procuticule distale de *A.vulgare*. Fig. 6 : Procuticule distale de *S.serratum*. A remarquer l'absence de canalicules. Fig. 7 : *A.vulgare*. Épaississement local de la procuticule sous-épicuticulaire au niveau du bord latéral d'un tergite. Fig.8 : Epine d'origine épicuticulaire de *O.asellus*. Ep, épicuticule. Pd, procuticule distale. Pp, procuticule proximale.

TAUX DE MINÉRALISATION

L'examen des valeurs du dosage du calcium et de magnésium cuticulaires, exprimées en pourcents du poids sec de cuticule (Tableau 1), révèle que trois espèces d'Isopodes terrestres, *L.oceanica*, *O.asellus* et *P.scaber*, se caractérisent par des teneurs relatives en calcium identiques (24%).

Tableau 1 : Teneurs en Ca et en Mg dans la cuticule des 7 premiers tergites au stade de l'intermue chez 5 espèces d'Isopodes (n = 4) (Méthode de dosage par absorption atomique).

Espèce	Teneurs exprimées en % du poids sec total de cuticule		Rapport Ca/Mg (x 100)	Degré de minéralisa- tion (1)
	Ca	Mg		
<i>Sphaeroma serratum</i>	31.2 ± 1.2	1.23 ± 0.09	4.0	82.2 ± 3.4
<i>Ligia oceanica</i>	24.0 ± 0.8	0.20 ± 0.02	0.8	62.1 ± 2.2
<i>Oniscus asellus</i>	24.0 ± 0.8	0.31 ± 0.03	1.3	61.0 ± 2.1
<i>Porcellio scaber</i>	24.4 ± 1.1	0.46 ± 0.08	1.9	62.6 ± 3.3
<i>Armadillid. vulgare</i>	29.4 ± 1.2	0.44 ± 0.03	1.5	75.1 ± 3.1

(1) Valeurs calculées en supposant que le calcium et le magnésium sont libérés à partir de carbonates.

Ces valeurs sont plus élevées chez l'espèce terrestre à faible indice de perte d'eau, *A.vulgare* (29.4%) ainsi que chez l'espèce marine, *S.serratum* (31%). Les teneurs relatives en magnésium sont d'autre part nettement plus faibles chez les 3 espèces terrestres (0.2 à 0.5%) par rapport à l'espèce marine (1.2%). Chez cette dernière, le rapport Ca/Mg y est de 2 à 5 fois plus élevé. Sachant d'autre part que la presque totalité du calcium et du magnésium cuticulaires se présentent sous la forme de calcite magnésienne, l'importance de la minéralisation de la cuticule des espèces étudiées se situe entre 60 et 80% environ du poids total cuticulaire, soit un taux de minéralisation du même ordre de grandeur que celui mentionné pour la plupart des Crustacés décapodes dulcicoles (Huner et al., 1976; Mills et al., 1976; Huner et Lindqvist, 1985) et marins (Welinder, 1974; Goffinet et Compère, 1986).

CONCLUSION

Si la cuticule tergale des Isopodes marins et terrestres se distingue par des caractères originaux (absence de couche membraneuse, distribution homogène et lâche des fibres chitino-protéiques de la couche procuticulaire minéralisée proximale, réseau canaliculaire peu défini dans la couche procuticulaire distale de Sphaeroma), son organisation générale ainsi que son haut degré de minéralisation sont autant de caractères rappelant incontestablement celle des sclérites de Crustacés décapodes. D'autre part, une sclérotisation limitée aux seules microstructures épicuticulaires ainsi que l'absence apparente d'une couche de cires chez les Oniscoïdes suggèrent que les Isopodes terrestres possèdent un tégument perméable, corroborant ainsi certaines observations selon lesquelles ces organismes semblent présenter une faible résistance à la dessiccation.

- BLISS, D.E., 1968. Transition from water to land in decapod crustaceans. Am.Zool., 8, 355-392.
- BOCQUET-VEDRINE, J., 1976. Les voies d'absorption de l'eau au cours de l'acquisition de la forme adulte chez le Crustacé Isopode Epicaride Crinoniscus equitans Perez. Ext.Arch.Zool.Exper.et Gén., 117, 3, 422-433.
- BOCQUET-VEDRINE, J., 1979. La croissance tégumentaire et ses rapports avec la mue chez Crinoniscus equitans (Crustacé Isopode Cryptoniscien). Arch.Zool. exp.gén., 120, 45-63.
- COMPÈRE, Ph. et GOFFINET, G., 1987. Ultrastructural shape and three-dimensional organization of the intracuticular canal systems in the mineralized cuticle of the green crab Carcinus maenas. Tissue Cell, 19 (6), sous presse.
- DENNEL, R., 1947. The occurrence and significance of phenolic hardening in the newly formed cuticle of Crustacea Decapods. Proc.Roy.Soc.(London), B 134, 485-507.
- GIRAUD-GUILLE, M.M., 1984. Fine structure of the chitin-protein system in the crab cuticle. Tissue Cell, 16, 75-92.
- GLENNER, G.G. et LILLIE, R.D., 1970. In : Histochimie normale et pathologique, vol.2. Ed. Yanker, P., et Jolles, G., Gauthier-Villars éd., Paris.
- GOFFINET, G. et COMPÈRE, Ph., 1986. Pore canals and ultrastructural organization of chitinoproteins in the cuticle of the crab Carcinus maenas. In : Chitin in Nature and Technology. Ed. R.Muzzarelli, Ch.Jeuniaux and G.W.Gooday. Plenum Publ.Corp., London-N.Y., pp.37-43.
- HUNER, J.V. et LINDQVIST, O.V., 1985. Exoskeleton mineralization in astacid and cambarid Crayfishes (Decapoda, Crustacea). Comp.Bioch.Physiol., 80A, 515-521.
- HUNER, J.V., KOWALCZUK, J.G. et VAULT, J.W., 1976. Calcium and magnesium levels in the intermolt (C4) carapaces of three species of freshwater Crayfish (Cambaridae; Decapoda). Comp.Biochem.Physiol., 55A, 183-185.
- HURLEY, D.E., 1968. Transition from water to land in amphipod crustaceans. Am.Zool., 8, 327-353.
- KRISHNAN, G., 1951. Phenolic tanning and pigmentation of the cuticle in Carcinus maenas. Quart.J.Microscop.Sci., 92, 333-342.
- LILLIE, R.D. et BURTNER, H.J., 1970. In : Histochimie normale et pathologique, vol.2. Ed. Ganter, P. et Jolles, G., Gauthier-Villars éd., Paris.
- MILLS, B.J., SUTER, P. et LAKE, P.S., 1976. The amount and distribution of calcium in the exoskeleton of intermolt crayfish of the genera Engageus and Geocharax. Austr.J. Mar.freshwater Res., 27, 517-523.
- PRICE, J.B. et HOLDICH, D.M., 1980. The formation of the epicuticle and associated structures in Oniscus asellus (Crustacea, Isopoda). Zoomorphologie, 94, 321-332.
- TRAVIS, D.F., 1965. The deposition of skeletal structures in Crustacea. 5 : The histomorphological and histochemical changes associated with the development and calcification of the branchial exoskeleton in the crayfish Orconectes virilis Hagen. Acta Histochem., 20, 193-222.
- WELINDER, B.S., 1974. The crustacean cuticle. I. Studies on the composition of the cuticle. Comp.Biochem.Physiol., 47A, 779-787.