

L'équipement enzymatique digestif des Carabes envisagé sous l'angle de leur niche écologique

PAR

M. F. JASPAR-VERSALI * et Ch. JEUNIAUX

*Laboratoire de Morphologie, Systématique et Écologie animale
Université de Liège, B-4020 Liège - Belgique*

Synopsis: Distribution of chitinase, cellulase, amylase, laminarinase and proteolytic hydrolases in the digestive tract of Carabid beetles as well as of other Insects is in good agreement with their usual diet and ecological niche.

Keywords: Carabid beetles, ecological niche, digestive enzymes, histoenzymology.

INTRODUCTION

L'interprétation correcte de la place occupée par une espèce dans la chaîne trophique nécessite non seulement la connaissance de son régime alimentaire mais également, de ses aptitudes digestives. Il existe, en effet, généralement une relation assez nette entre la composition de l'alimentation et celle de l'équipement enzymatique digestif (YONGE, 1937 ; VONK 1941 ; BARRINGTON, 1957 ; JEUNIAUX, 1963). Dans le cas des Carabes, ce dernier aspect est peu connu et de ce fait, la question fondamentale de leur place dans le réseau trophique reste controversée.

Dans cette optique, nous envisageons ici l'étude de l'arsenal enzymatique digestif de quelques espèces appartenant à deux familles de Carabes, les Carabidae et les Pterostichidae (*sensu* JEANNEL, 1941, 1942), dont les exigences alimentaires sont relativement différentes. Ainsi, les Carabidae, qui manifestent une préférence quasi exclusive pour la nourriture de type animal, sont classés par DAVIES (1953) parmi les carnivores. A l'inverse, les Pterostichidae, dont les préférences alimentaires sont plus nuancées, sont généralement consi-

* Chargée de Recherches au Fonds National de la Recherche Scientifique.

dérés comme des omnivores (DAVIES, 1953). En effet, ils ont conservé, à des degrés variables, une tendance à la phytophagie. Ce sont en fait des espèces typiquement opportunistes. Notre propos est de rechercher si ces deux familles de Carabes à régime différent peuvent se distinguer sur le plan de leur équipement en hydrolases digestives.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude concerne 7 espèces de Carabes, à savoir : *Chrysocarabus splendens*, *Orinocarabus nemoralis*, *Carabus arvensis*, *Hadrocarabus problematicus*, et *Carabus cancellatus* pour la famille des Carabidae ; *Abax ater* et *Pterostichus vulgaris* pour la famille des Pterostichidae.

La détection des hydrolases digestives repose sur l'emploi de techniques histoenzymologiques d'empreinte selon le procédé imaginé par DAoust (1957, 1970). Ces techniques ont ensuite été modifiées et adaptées pour les polysaccharidases (ARNOULD et BOUCHEZ-DECLoux, 1978 ; JASPAR-VERSALI *et al.*, 1982) et pour les protéases (MICHEL et CHRÉTIEN, 1975). Le principe en est simple : des coupes à la congélation sont déposées sur un mince film de substrat et, après incubation, le film est coloré. Les zones faiblement ou non colorées du film révèlent les sites d'activité enzymatique au niveau des sections tissulaires.

Dans ce travail, les techniques histoenzymologiques sont utilisées pour la détection des chitinases, cellulases (de type carboxyméthylcellulase) et des protéases, accessoirement de l'amylase et des laminarinases. Les résultats sont quantifiés selon le système mis au point par JASPAR-VERSALI (1985) et exprimés en unités histoenzymologiques (U.H.) variant de 1, pour les activités les plus faibles, à 10, pour les activités les plus intenses.

II. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

A) Composition de l'équipement enzymatique digestif des Carabes.

D'une manière générale, les diverses hydrolases recherchées, tant protéases que polysaccharidases, ont été décelées au niveau du système digestif de toutes les espèces étudiées. A cet égard, les différents contrôles réalisés confirment l'origine tissulaire de ces hydrolases et permettent d'exclure l'intervention significative de microorganismes symbiotiques.

Le tableau I résume les résultats obtenus pour les chitinases, cellulases et protéases. L'amylase et les laminarinases, ayant fait l'objet d'une recherche moins systématique, ne sont pas reprises dans ce tableau.

Si, dans l'ensemble, l'activité chitinolytique est importante quelle que soit l'espèce envisagée, par contre, l'intensité des activités cellulolytique et protéolytique varie nettement suivant la famille considérée. Ainsi, les Pterostichidae manifestent une activité cellulolytique plus élevée que les Carabidae : environ 3 à 4 fois supérieure. A l'inverse, l'activité protéolytique est plus importante chez les Carabidae : 1 à 2 fois supérieure à celle détectée chez les Pterostichidae.

Ces résultats indiquent qu'il existe une corrélation assez nette entre la composition de l'équipement enzymatique digestif des Carabes et la nature de leur régime alimentaire. En effet, les Carabes, insectes principalement carni-

TAB. I

Activités chitinolytique, (CM) cellulolytique et protéolytique évaluées au niveau du système digestif des Carabes (exprimées en U.H.)

Espèces animales	Enzymes	Chitinases	(CM) Cellulases	Protéases
Carabidae				
<i>Chrysocarabus splendens</i>		8,7	1,6	7,4
<i>Orinocarabus nemoralis</i>		6,8	2,3	7,4
<i>Carabus arvensis</i>		6,1	1,6	8,5
<i>Hadrocarabus problematicus</i>		9,0	1,6	7,7
<i>Carabus cancellatus</i>		7,4	1,6	8,9
Pterostichidae				
<i>Abac ater</i>		7,1	6,0	3,8
<i>Pterostichus vulgaris</i>		6,3	7,0	5,1

vores, se nourrissent fréquemment de proies de type arthropode, donc riches en chitine. En raison de leur haute teneur en complexes chitinoprotéiques, la digestion de structures chitineuses nécessite l'action conjuguée de chitinases et de protéases. Il est donc vraisemblable que les Carabes, grâce à la présence et à l'activité généralement importante de ces deux systèmes enzymatiques, sont capables de tirer un profit maximum des proies de type arthropode qu'ils ingèrent.

En ce qui concerne les cellulases, leur présence chez des insectes réputés carnivores est particulièrement intéressante. Cette observation peut être mise en relation avec la nature exacte de l'alimentation des Carabes. En effet, un certain nombre de représentants de ce groupe ont conservé une tendance plus ou moins marquée à la phytophagie. C'est le cas des Pterostichidae, insectes omnivores, qui précisément manifestent une activité cellulolytique importante. A l'inverse, les Carabidae, principalement, sinon exclusivement carnivores, présentent une activité cellulolytique nettement plus faible.

B) Régime alimentaire et composition de l'équipement enzymatique digestif des Insectes.

Afin de situer le cas particulier des Carabes dans un contexte plus général, nous envisageons ici les potentialités de biosynthèse enzymatique des insectes, du moins en ce qui concerne les chitinases, cellulases, amylase et laminarinas. A cet effet, le tableau II résume une série de données de la littérature concernant la distribution de ces polysaccharidases en relation avec la nature du régime alimentaire. Cette liste ne se veut pas exhaustive mais, dans un but synthétique, elle se limite à des espèces caractéristiques dont le régime alimentaire est bien défini.

TAB. II

Distribution des chitinases, cellulases, amylases et laminarinases chez les Insectes

Espèces	Régime alimentaire	Chitinase	Cellulase	Amylase	Laminarinase
ODONATES:					
<i>Libellula depressa</i>	carnivore	+ (1)			
<i>Aeschna cyanea</i>	carnivore	+ (1)			
<i>Aeschna grandis</i>	carnivore	+ (2)	+ (2)		
ACRIDIDAE:					
<i>Locusta migratoria</i>	phytophage	- (3)	+ (3)	+ (3)	+ (3)
<i>Schistocerca gregaria</i>	phytophage	- (3)	+ (3)	+ (3)	
BLATTIDAE:					
<i>Periplaneta americana</i>	omnivore	+ (4)	+ (5)	+ (6)	
CHELEUTOPTÈRES:					
<i>Dicippus morosus</i>	phytophage	- (1)	+ (7)		
SCARABAEIDAE:					
<i>Oryctes nasicornis</i>	xylophage	- (8)	- (8)		+ (8)
GEOTRUPIDAE:					
<i>Geotrupes stercorarius</i>	coprophage	- (8)	- (8)		+ (8)
DYTISCIDAE:					
<i>Dytiscus marginalis</i>	carnivore	+ (1) (2)	- (2)		
CERAMBYCIDAE:					
<i>Rhagium mordax</i>	xylophage	+ (2)	+ (9) (2)		
<i>Ergates faber</i>	xylophage	- (1)	+ (9)	+ (9)	+ (9)
<i>Rhagium inquisitor</i>	xylophage		+ (10)	+ (9)	+ (11)
PYROCHROIDAE:					
<i>Pyrochroa coccinea</i>	xylophage	+ (2)	+ (12) (2)	+ (12)	+ (12)
CARABOIDEA:					
<i>Carabus spp.</i>	carnivore	+ (2)	+ (2)	+ (2)	+ (2)
<i>Pterostichus vulgaris</i>	omnivore	+ (2)	+ (2)	+ (2)	+ (2)
<i>Abax aler</i>	omnivore	+ (2)	+ (2)	+ (2)	+ (2)
SILPHIDAE:					
<i>Necrophorus spp.</i>	nécrophage	+ (2)	+ (2)	+ (2)	+ (2)
LÉPIDOPTÈRES:					
<i>Bombyx mori</i>	phytophage	- (1)	- (13)		

(1) JEUNIAUX, 1963. (2) JASPAR-VERSALI, 1985. (3) MORGAN 1976. (4) WATERHOUSE et McKELLAR, 1961. (5) BIGNELL, 1977. (6) *in* HOUSE, 1974. (7) *in* YONGE, 1938. (8) PIAVAUX et DESIERE, 1974. (9) CHARARAS, 1981. (10) CHARARAS et LIBOIS, 1976. (11) CHIPOULET et CHARARAS, 1984. (12) CHARARAS *et al.*, 1979. (13) *in* YOKOE et YASUMASU, 1964.

De l'examen de ce tableau, il ressort que la présence de chitinases dans le système digestif des insectes est un cas assez général. On l'observe, en effet, chez des espèces carnivores (larves d'*Odonates*, *Dytiscus marginalis*, *Caraboidea*), nécrophages (*Silphidae*), omnivores (*Periplaneta americana*) et même chez certains xylophages (*Rhagium mordax*). L'absence de sécrétion d'enzymes chitinolytiques chez certaines espèces semble bien être en relation avec un régime alimentaire dépourvu de chitine. C'est le cas, notamment, des espèces exclusivement phytophages comme *Locusta migratoria*, *Schistocerca gregaria*, *Bombyx mori*, etc.

En ce qui concerne les cellulases (C_1 - et/ou C_x -cellulases), elles apparaissent assez largement distribuées dans le tube digestif des insectes, qu'ils soient phytophages (*Locusta migratoria*, *Dixippus morosus*, etc), omnivores (*Periplaneta americana*), xylophages (*Cerambycidae*, *Pyrochroa coccinea*) ou même carnivores comme les Carabes. Par ailleurs, si l'on considère cet aspect du problème pour l'ensemble des Invertébrés, il apparaît que les cellulases sont abondamment répandues au sein des groupes les plus divers (YOKOE et YASUMASU, 1964). Il en est d'ailleurs de même dans le cas de l'amylase, des laminarinases et des chitinases (JEUNIAUX, 1963 ; SOVA *et al.*, 1970 ; PIAVAUX, 1973, 1977).

Ainsi, d'une manière générale, lorsqu'on compare les profils enzymatiques, du moins en ce qui concerne les polysaccharidases du système digestif, ces enzymes apparaissent largement distribués non seulement chez les insectes, mais également dans l'ensemble des invertébrés. Il semble donc bien que ces systèmes enzymatiques ne doivent pas être considérés comme une acquisition au cours de l'adaptation à un régime alimentaire spécialisé. Au contraire, ces hydrolases font vraisemblablement partie d'un équipement enzymatique digestif que l'on peut qualifier de primitif. Et leur présence chez les Coléoptères primitifs, tels que les Carabes, est un argument appuyant cette hypothèse.

Dans le cadre de cette hypothèse, l'absence et donc la perte de la capacité de biosynthèse de l'un ou plusieurs de ces systèmes enzymatiques, observée chez certaines espèces, doit être mise en relation avec une spécialisation du régime alimentaire telle que le substrat de l'enzyme considéré y fait défaut. L'évolution de ces systèmes enzymatiques dans le règne animal peut ainsi être interprétée comme une évolution régressive, par enzymaphérèse comme le postule JEUNIAUX (1963) dans le cas des chitinases animales.

CONCLUSIONS

Sur le plan de l'équipement enzymatique digestif, les Carabes apparaissent remarquablement équipés pour exploiter au maximum les ressources d'une alimentation variée, comme c'est le cas notamment chez les Pterostichidae. Ce comportement alimentaire relativement nuancé et la présence d'un équipement enzymatique digestif primitif, par conséquent diversifié, sont autant de facteurs ayant contribué à élargir les niches écologiques occupées par les Carabes dans les milieux terrestres les plus divers. Ces atouts ont vraisemblablement joué un rôle dans le succès de ces familles de Coléoptères et dans leur impressionnante diversification spécifique, qui font de la superfamille des Caraboidea (avec celle des Scaraboidea) la plus riche en espèces de l'ordre des Coléoptères.

RÉSUMÉ

A l'aide de techniques histoenzymologiques spécifiques, la présence de diverses polysaccharidases (chitinases, cellulases, amylase et laminarinases) et de protéases a été recherchée au niveau du tube digestif de Coléoptères carabiques. Cette étude concerne deux familles, les Carabidae et les Pterostichidae, dont le régime alimentaire est relativement différent. Une relation assez nette apparaît entre la nature de l'alimentation et la composition de l'équipement enzymatique digestif de ces insectes. La présence, chez les Carabes, d'un arsenal enzymatique digestif primitif, par conséquent diversifié, est envisagé sous l'angle de la niche écologique.

SUMMARY

The digestive enzymatic equipment of carabid beetles in relation to their ecological niche

Polysaccharidases (chitinases, cellulases, amylase and laminarinases) and proteases were detected by histoenzymological methods in the digestive tract of Carabid beetles. This study concerns two carabid families, the Carabidae and the Pterostichidae, which diet is relatively different. There is a direct relation between the nature of the alimentation and the digestive abilities of these insects. The composition of the digestive enzymatic equipment is discussed in special regard with the ecological niche.

BIBLIOGRAPHIE

- ARNOULD (Ch.) & BOUCHEZ-DECLoux (N.), 1978. — Méthodes histoenzymologiques pour la détection de cellulase, de chitinase et de laminarinase. Application au bouclier gastrique du mollusque bivalve *Scrobicularia plana*. *Histochemistry*, **56**: 45-54.
- BARRINGTON (E. J. W.), 1957. — *The alimentary canal and digestion*. In: *Physiology of Fishes*, Brown ed., Acad. Press, vol. 1: 109-162.
- BIGNELL (D. E.), 1977. — An experimental study of cellulose and hemicellulose degradation in the alimentary canal of the american cockroach. *Can. J. Zool.*, **55**: 579-589.
- CHARARAS (C.), 1981. — Étude du comportement nutritionnel et de la digestion chez certains Cerambycidae xylophages. Parties I et II. Extr. Mater. u. *Organismen*, **16**: 207-264.
- CHARARAS (C.), CHIPPOULET (J. M.) & COURTOIS (J. E.), 1979. — Nutritional preference and carbohydrase activity in *Pyrochroa coccinea*. *C. R. Séances Soc. Biol. Fil.*, **173**: 42-46.
- CHARARAS (C.) & LIBOIS (G.), 1976. — Étude des enzymes hydrolysant les osides chez la larve d'*Ergates faber* L. (Coléoptère Cerambycidae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **283**: 1523-1525.
- CHIPPOULET (J. M.) & CHARARAS (C.), 1984. — Purification and partial characterization of a laminarinase from the larvae of *Rhagium inquisitor*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **77**: 699-706.

- DAOUST (R.), 1957. — Localization of deoxyribonuclease in tissue sections. *Exp. Cell Res.*, **12**: 203-211.
- DAOUST (R.), 1970. — Localisation de la DNAase par l'emploi de films de substrat : comparaison de différentes préparations de DNA. *Rev. Can. Biol.*, **29**: 129-132.
- DAVIES (M. J.), 1953. — The contents of the crop of some British carabid beetles. *Entomol. Mon. Mag.*, **89**: 18-23.
- HOUSE (H. L.), 1974. — Digestion. In: *The Physiology of Insecta*, Rockstein ed., Acad. Press, vol., **V**: 63-117.
- JASPAR-VERSALI (M. F.), 1985. — *Le tube digestif et les processus de la digestion chez les Coléoptères Carabides, Pterostichides et quelques autres familles : étude morphologique et histoenzymologique comparée*. Thèse de Doctorat (Université de Liège).
- JASPAR-VERSALI (M. F.), BOUCHEZ-DECLoux (N.) & BUSSERS (J. C.), 1982. — Localisation histoenzymologique des chitinasés, cellulases et protéases chez un Coléoptère carabique : *Abax ater* (Villers, 1789). *Annls. Soc. r. zool. Belg.*, **112**: 147-156.
- JEANNEL (R.), 1941, 1942. — *Faune de France. Coléoptères Carabiques*. Lechevalier et Fils éd., T. 1 et 2.
- JEUNIAUX (Ch.), 1963. — *Chitine et chitinolyse. Un chapitre de la biologie moléculaire*. Masson éd.
- MICHEL (C.) & CHRÉTIEN (M.), 1975. — Modification of Cunningham's method for the detection of proteases in tissue sections. *Ann. Histochem.*, **20**: 39-46.
- MORGAN (M. R. J.), 1976. — Gut carbohydrases in locusts and grasshoppers. *Acrida*, **5**: 45-58.
- PIAUAUX (A.), 1973. — Sur la corrélation du régime alimentaire et certaines hydrolases du système digestif des animaux : les β -1, 3-glucanases. *Ann. Inst. Michel Pacha*, **6**: 1-17.
- PIAUAUX (A.), 1977. — Distribution and localization of the digestive laminarinases in animals. *Bioch. Syst. Ecol.*, **5**: 231-239.
- PIAUAUX (A.) & DÉSIRÉ (M.), 1974. — β -glycanases du tube digestif de deux Coléoptères Lamellicornes : *Geotrupes stercorarius* (L.) (Geotrupidae) et *Oryctes nasicornis* (L.) (Scarabeidae). *Bull. Écol.*, **5**: 1-6.
- SOVA (V. V.), ELYAKOVA (L. A.) & VASKOVSKY (V. E.), 1970. — The distribution of laminarinase in marine Invertebrates. *Comp. Bioch. Physiol.*, **32**: 459-464.
- VONK (H. J.), 1941. — *Die Verdauung der niederen Vertebraten*. In: *Advances in Enzymology*, Nord & Werkman ed., Interscience, vol. 1.
- WATERHOUSE (D. F.) & Mc KELLAR (J. W.), 1961. — The distribution of chitinase activity in the body of the american cockroach. *J. Insect Physiol.*, **6**: 185-195.
- YOKOE (Y.) & YASUMASU (I.), 1964. — The distribution of cellulase in Invertebrates. *Comp. Biochem. Physiol.*, **13**: 323-338.
- YONGE (C. M.), 1937. — Evolution and adaptation in the digestive system of the Metazoa. *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.*, **12**: 87-115.
- YONGE (C. M.), 1938. — Recent work on the digestion of cellulose and chitin by Invertebrates. *Science Progress*: 638-647.