

CHIMIE

ticulaire accumulé par  
ang. Si on injecte de la  
avant la mue, dans le  
ensuite entre tête et  
ercutulaire vivement  
ifie pas ce résultat; la  
ge d'hémolymphe dans

exuvial proprement dit  
, injectée dans l'espace  
iderme rétracté. Après  
e Malpighi et le contenu  
La résorption de la  
sus sont rapides, et ne  
e ligature entre tête et

donc résorbé par l'épi-  
intercuticulaire, obtenu  
un artefact résultant  
l'espace exuvial, suite  
rejeter l'exuvie.

s séricicole, Alès, France.  
ecte. Editions du Ministère de  
omol. Belg., 27, 312.  
53). — J. exp. Biol., 30, 545.  
micr. Sci., 76, 269.

# COLLOQUE SUR LES MÉTAMORPHOSES

TENU DANS LE CADRE DU LXXVI<sup>e</sup> CONGRÈS  
DE L'ASSOCIATION FRANÇAISE POUR L'AVANCEMENT DES SCIENCES  
(PÉRIGUEUX)

PUBLIÉ DANS LES ACTES DE LA SOCIÉTÉ LINNÉENNE  
DE BORDEAUX

TOME XCVII

## LES ENZYMES D'ORIGINE ÉPIDERMIQUE AU COURS DU PHÉNOMÈNE DE LA MUE CHEZ LES INSECTES

Par Charles JEUNIAUX



BORDEAUX  
IMPRIMERIE E. DROUILLARD  
3, PLACE DE LA VICTOIRE, 3

## LES ENZYMES D'ORIGINE ÉPIDERMIQUE AU COURS DU PHÉNOMÈNE DE LA MUE CHEZ LES INSECTES

Par Charles JEUNIAUX (1)

Au moment de la mue, chez une larve d'Insecte, l'épiderme (ou hypoderme) se détache de l'endocuticule. Dans l'espace exuvial ainsi créé, apparaît un liquide. On sait depuis longtemps que, sous l'action de ce liquide exuvial, l'endocuticule est progressivement solubilisée. Il parut logique d'attribuer cette dissolution à l'action d'enzymes, capables notamment d'attaquer la chitine et les protéines (TOWER, 1906; WIGGLESWORTH, 1933, 1948; DRACH, 1939; CHAUVIN, 1949). WIGGLESWORTH (1933) démontra la présence de protéases dans le liquide exuvial de *Rhodnius prolixus* L. PASSONNEAU et WILLIAMS (1953) ont mis en évidence l'existence d'une chitinase dans le liquide exuvial de la nymphe de *Platysamia cecropia* L.

L'origine du liquide exuvial fut longtemps controversée. On s'accorde actuellement à considérer qu'il est sécrété par les cellules épidermiques, et non par les glandes dermiques, dont la sécrétion formerait plutôt la tectocuticule (strate externe de l'épicuticule : WIGGLESWORTH, 1947, 1948). En effet, un fragment de tégument larvaire de *Galleria*, ne contenant pas de glandes dermiques, et implanté dans la cavité d'une jeune larve, est capable d'y subir plusieurs mues successives, accompagnées de production de liquide exuvial et de digestion de l'endocuticule (PFLUGFELDER, 1935; KÜHN et PIEPHO, 1938, 1940). Il est donc certain que l'épiderme peut sécréter le liquide exuvial en l'absence des glandes dermiques.

Nous avons repris en détail l'étude de la chitinase exuviale au moyen d'une méthode de dosage consistant à mesurer la quantité de chitine non hydrolysée, plutôt que les produits de l'hydrolyse enzymatique (méthode néphélométrique, JEUNIAUX, 1951, 1954).

---

(1) Aspirant du Fonds National Belge de la Recherche Scientifique.

### I. — LA CHITINASE EXUVIALE DU VER A SOIE

On peut obtenir du liquide exuvial en quantité appréciable en ligaturant une chenille à la fin de la vie larvaire, entre la tête et le thorax. La mue se déroule normalement, mais le dépouillement ne peut avoir lieu. L'exuvie larvaire forme un sac, fermé antérieurement par la ligature. Le liquide exuvial est accumulé entre les deux cuticules (BOUNHIOL, 1948).

Ce liquide exuvial est doué d'une nette activité chitinolytique. Comme pour les autres chitinases connues, le pH optimum est voisin de 5,4 et la température optimale voisine de 40° C (JEUNIAUX et AMANIEU, 1955).

Les exuvies larvaires et prénympales de *Bombyx mori* retiennent une quantité appréciable de chitinase exuviale : leurs extraits aqueux sont doués de propriétés chitinolytiques, comme l'avaient déjà montré HAMAMURA et ses collaborateurs (1940, 1954). Mais les propriétés cinétiques décrites par ces auteurs sont inexactes : la cinétique d'un extrait d'exuvies, préparé selon HAMAMURA, est identique à celle de la chitinase du liquide exuvial, obtenu par ligature. C'est donc bien le même enzyme que l'on trouve dans le liquide exuvial proprement dit et dans les extraits d'exuvies.

### II. — LA CHITINASE EXUVIALE CHEZ D'AUTRES INSECTES

Chez la plupart des Insectes, il est très difficile de recueillir le liquide exuvial proprement dit. Mais on peut prendre comme témoin des propriétés enzymatiques du liquide exuvial d'un Insecte celles des extraits aqueux de ses exuvies fraîches. Chez tous les Insectes examinés, qu'ils soient holométaboles (Coléoptères, Lépidoptères) ou hétérométaboles (Orthoptères, Chéleutoptères), les extraits d'exuvies larvaires, prénympales ou nympales sont doués de propriétés chitinolytiques évidentes. Les propriétés cinétiques de ces chitinases sont semblables à celles de la chitinase exuviale du Ver à soie. On peut en conclure que la sécrétion de chitinase au moment de la mue est une propriété commune à tous les Insectes.

### III. — ELABORATION DE LA CHITINASE EXUVIALE AU COURS DU CYCLE DE LA MUE

La digestion de la chitine par la chitinase exuviale se fait en deux stades : celui des cellules et celui des cellules.

L'excrétion de la chitinase exuviale est liée avec celle du liquide exuvial au début de la période de mue.

Nous avons cherché à savoir si la chitinase exuviale est élaborée que peu de temps avant la mue. Est-il au contraire sécrétée dans les cellules, bloquée par un inhibiteur inactif ?

La présence de chitinase dans les bibeaux a été recherchée au début de la mue nymphale et dans les dermes soigneusement lavés.

Les broyats d'exuvies sont analysés pendant toute la période de mue dans les tissus épidermiques après la « dernière mue » et avant la mue à la mue. L'absence de chitinase microbienne, purifiée, a permis de démontrer l'absence de chitinase et l'absence de chitinase dans la présence de substrat.

La chitinase exuviale est sécrétée pendant un certain temps avant la mue, quarante-huit heures avant la mue. La chitinase par les cellules est liée au cycle de la mue. Les mécanismes caractéristiques de la mue hormonale, il est lié à la chitinase exuviale.

DU VER A SOIE

en quantité appréciable  
de la vie larvaire, entre  
normalement, mais  
l'exuvie larvaire forme  
la ligature. Le liquide  
cuticules (BOURNHOL,

nette activité chitinoly-  
s connues, le pH opti-  
re optimale voisine de

ales de *Bombyx mori*  
de chitinase exuviale :  
propriétés chitinolytiques,  
RA et ses collaborateurs  
tiques décrites par ces  
d'un extrait d'exuvies,  
à celle de la chitinase  
re. C'est donc bien le  
liquide exuvial propre-

D'AUTRES INSECTES

ès difficile de recueillir  
Mais on peut prendre  
ques du liquide exuvial  
de ses exuvies fraîches.  
s soient holométaboles  
métaboles (Orthoptères,  
arvaires, prénympales  
és chitinolytiques évi-  
e ces chitinases sont  
uviale du Ver à soie.  
e chitinase au moment  
à tous les Insectes.

### III. — ÉLABORATION CYCLIQUE DE LA CHITINASE EXUVIALE AU COURS DU DÉVELOPPEMENT LARVAIRE DU VER A SOIE

La digestion de la chitine cuticulaire est un processus hydrolasique extracellulaire; pour étudier la sécrétion de chitinase exuviale par l'épiderme, il y a donc lieu de distinguer deux stades : celui de l'élaboration de l'enzyme au sein des cellules et celui de l'excrétion du produit élaboré.

L'excrétion de la chitinase exuviale coïncide probablement avec celle du liquide exuvial; elle doit donc avoir lieu au début de la période de mue.

Nous avons cherché à préciser le moment d'élaboration de la chitinase par les cellules épidermiques. L'enzyme n'est-il élaboré que peu avant la mue, juste avant d'être excrété? Est-il au contraire élaboré pendant l'intermue et accumulé dans les cellules, soit sous une forme active, éventuellement bloquée par un inhibiteur, soit sous la forme d'un précurseur inactif?

La présence de chitinase active, de prochitinase et d'inhibiteurs a été recherchée au cours du dernier âge larvaire et de la mue nymphale du Ver à soie, dans des broyats d'épidermes soigneusement isolés (voir tableau).

Les broyats d'épiderme sont dépourvus de chitinase active pendant toute la période d'intermue. La présence de chitinase dans les tissus épidermiques n'est évidente que trois jours après la « dernière défécation », soit au moment de la préparation à la mue. L'addition de quantités connues de chitinase microbienne, purifiée ou non, au broyats d'épiderme permet de démontrer l'absence d'inhibiteurs de cet enzyme et de précurseur enzymatique pendant l'intermue, mais y révèle la présence de substances activatrices.

La chitinase exuviale n'est donc présente dans l'épiderme que pendant un laps de temps relativement court, environ quarante-huit heures avant l'exuviation. L'élaboration de chitinase par les cellules épidermiques obéit à un cycle parallèle au cycle de mues et d'intermues. Sachant que d'autres mécanismes caractéristiques de la mue sont sous contrôle hormonal, il est logique de supposer que la sécrétion cyclique de chitinase exuviale l'est aussi.

CYCLE D'ÉLABORATION DE LA CHITINASE EXUVIALE  
DANS L'ÉPIDERME DU VER A SOIE

SOLUTION	ÂGE DES CHENILLES	Chitine solubilisée, en pourcentage de la quantité initiale (2)
Témoin (eau) .....		0
Chitinase microbienne seule (dilution : 1/3).		66
Epidermes broyés en présence de chitinase microbienne (dilution : 1/6) .....	1° 5 jours après 4 <sup>e</sup> mue .....	55
	2° 10 jours après 4 <sup>e</sup> mue (soit 24 à 36 h. avant la DD) (1).	68
	3° 13 jours après 4 <sup>e</sup> mue (soit 12 à 24 h. après la DD) (1).	68
	4° 15 jours après 4 <sup>e</sup> mue (3 jours après la DD; 1 à 2 jours avant mue nymphale) ..	80,5
Epidermes seuls.....	1° 5 jours après 4 <sup>e</sup> mue .....	3
	2° 10 jours après 4 <sup>e</sup> mue (soit 24 à 36 h. avant la DD) (1).	0
	3° 13 jours après 4 <sup>e</sup> mue (soit 12 à 24 h. après la DD) (1).	0
	4° 15 jours après 4 <sup>e</sup> mue (3 jours après la DD; 1 à 2 jours avant mue nymphale) ..	40

(1) DD = Dernière défécation.

(2) Méthode néphélométrique indirecte : 1,8 mg de chitine pulvérisée, mise en présence de 3 ml d'extrait enzymatique à 0° C, séparée de la solution par centrifugation et suspendue dans 6 ml de tampon acide citrique - Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>, 0,1 M, de pH 5,2. Deux heures d'incubation à 37° C,

IV. — DESTIN

On sait que l' d'une résorption a presque totale le nouveau tégum marqué, injecté *Platysamia cec* vingt-quatre heu l'adulte « en for

Alors que le li *mori* (WACHTER est au contraire d'autres Insecte *Platysamia cec* Comment, dans peut-il traverser dommage pour auteurs, qui o satisfaisantes (é spécial, présenc en formation, e

Les observati une explication

1° Si l'on me chitinase et de la chitinase es substrat : après geant ne contie Si, après décan 37° C, celle-ci chitinase adsor

2° La chitin mais un peu pl pure « native », à soie.

3° Des exuv d'eau, libèrent

(2) Ce procédé microbienne (JEUN

IV. — DESTINÉE DE LA CHITINASE PENDANT LA RÉSORPTION  
DU LIQUIDE EXUVIAL

CHENILLES	Chitine solubilisée, en pourcentage de la quantité initiale (2)
	0
	66
4 <sup>e</sup> mue .....	55
4 <sup>e</sup> mue (soit 24 avant la DD) (1).	68
4 <sup>e</sup> mue (soit 12 après la DD) (1).	68
4 <sup>e</sup> mue (3 jours DD; 1 à 2 jours de nymphale) ..	80,5
4 <sup>e</sup> mue .....	3
4 <sup>e</sup> mue (soit 24 avant la DD) (1).	0
4 <sup>e</sup> mue (soit 12 après la DD) (1).	0
4 <sup>e</sup> mue (3 jours DD; 1 à 2 jours de nymphale) ..	40

8 mg de chitine pulvérisée,  
liquide à 0° C, séparée de la  
dans 6 ml de tampon acide  
heures d'incubation à 37° C,

On sait que l'épiderme, juste avant l'exuviation, est le siège d'une résorption active du liquide exuvial. En effet, celui-ci a presque totalement disparu au moment du dépouillement : le nouveau tégument est à peine humide. Des acides aminés marqués, injectés entre les deux cuticules d'une nymphe de *Platysamia cecropia* L. prête à la mue, ont été retrouvés vingt-quatre heures plus tard dans les protéines tissulaires de l'adulte « en formation » (PASSONNEAU et WILLIAMS, 1953).

Alors que le liquide exuvial semble être dégluti chez *Bombyx mori* (WACHTER, 1930; LESPERON, 1937; BOUNHIOL, 1948), il est au contraire résorbé par toute la surface de la peau chez d'autres insectes (*Rhodnius prolixus* : WIGGLESWORTH, 1933; *Platysamia cecropia* : PASSONNEAU et WILLIAMS, 1953). Comment, dans ce cas, le liquide exuvial riche en chitinase peut-il traverser une cuticule chitineuse en formation, sans dommage pour celle-ci ? Ce problème a été évoqué par divers auteurs, qui ont proposé des explications plus ou moins satisfaisantes (épicuticule fonctionnant comme un ultrafiltre spécial, présence d'inhibiteurs de la chitinase dans la cuticule en formation, etc.).

Les observations expérimentales suivantes nous suggèrent une explication plus simple :

1° Si l'on met en présence, en quantités déterminées, de la chitinase et de la chitine pulvérisée (sous forme colloïdale), la chitinase est presque instantanément adsorbée sur son substrat : après centrifugation de la chitine, le liquide surnageant ne contient plus que des traces d'activité chitinolytique. Si, après décantation, on abandonne la chitine centrifugée à 37° C, celle-ci ne tarde pas à s'hydrolyser sous l'effet de la chitinase adsorbée, qu'on peut récupérer en partie (2).

2° La chitinase peut être adsorbée de la même façon, mais un peu plus lentement, non seulement sur de la chitine pure « native », mais encore sur des cuticules intactes de Vers à soie.

3° Des exuvies fraîches d'insectes, broyées en présence d'eau, libèrent toujours de la chitinase.

(2) Ce procédé a été utilisé au cours de la purification d'une chitinase microbienne (JEUNIAUX, 1956).

4° Ligaturées entre la tête et le thorax, soixante-douze heures avant la mue nymphale, les chenilles de *Saturnia pavonia* L. muent sans parvenir à se dépouiller de la peau larvaire, comme *Bombyx mori*. Mais la résorption du liquide exuvial a lieu normalement, et il n'y a pas accumulation de liquide entre les deux cuticules. Si on injecte de l'eau distillée entre les deux cuticules et qu'on l'y laisse stagner quelques heures, cette eau n'est plus résorbée. Mais on y décèle une activité chitinolytique approximativement aussi intense que celle du liquide exuvial d'un Ver à soie semblablement ligaturé. Cette chitinase ne peut provenir que de l'exuvie non rejetée.

Il semble donc qu'une grande partie de la chitinase contenue dans le liquide exuvial est adsorbée sur la chitine de l'ancienne cuticule. Au moment de la résorption, le liquide exuvial est pratiquement dénué d'activité chitinolytique et peut être résorbé par l'épiderme sans dommage pour la chitine en formation. La chitinase exuviale est éliminée avec l'exuvie à laquelle elle est adsorbée.

#### V. — CONCLUSIONS

a) La sécrétion de chitinase par l'épiderme au moment de la mue est une propriété commune à toutes les larves d'insectes.

b) L'élaboration de la chitinase exuviale obéit à un cycle parallèle au cycle de mue et d'intermue, et est donc vraisemblablement commandée par l'hormone de mue. Les cellules épidermiques n'élaborent la chitinase, qu'au moment de la mue, pendant un laps de temps relativement court.

c) La chitinase est excrétée peu après son élaboration; elle participe à la constitution du liquide exuvial, qui prend place entre l'épiderme détaché et l'ancienne cuticule.

d) La chitinase s'adsorbe sur la chitine de l'endocuticule, dont elle assure la solubilisation, par hydrolyse. Elle reste adsorbée : sur la chitine non dissoute (celle de l'exocuticule ?), et est éliminée avec l'exuvie au moment de l'ecdysis.

e) La cinétique de la chitine exuviale des Insectes est semblable à celle des autres chitinases, caractérisées par leur grande thermolabilité, un pH optimum situé entre 4,9 et 5,5 et une température optimale voisine de 40° C.

Laboratoires de Biochimie, Institut L. Frédéricq,  
Université de Liège (Belgique).

BOUNHIOL (J.-J.), 19  
Alès, France.  
CHAUVIN (R.), 1949.  
DRACH (P.), 1939.  
HAMAMURA (Y.) & K  
16, 907.  
HAMAMURA (Y.), 19  
— Bull. Faculty  
JEUNIAUX (Ch.), 195  
JEUNIAUX (Ch.), 19  
fasc. 7.  
JEUNIAUX (Ch.), 195  
JEUNIAUX (Ch.) &  
63, 94.  
KUHN (A.) & PIEP  
KUHN (A.) & PIEP  
LESPERON (L.), 1937.  
PASSONNEAU (J. V.)  
PFLUGFELDER (O.),  
TOWER (W. L.), 19  
WACHTER (S.), 1930.  
WIGGLESWORTH (V.)  
WIGGLESWORTH (V.)  
WIGGLESWORTH (V.)

M. POSSOMPÈS  
digestion de l'ex  
chitinolytique du

M. JEUNIAUX. -  
tion lytique du  
dissoute en gran  
larves dont les  
d'Abeilles), la ch  
plètement solubi  
que de la seule  
Biol., 68, 1.111)

2° Le fait que  
à la chitine de l'  
vial, au moment  
C'est ce que j'a  
exuvial *in situ*, c  
mue larvaire, un  
liquide exuvial :  
comme un liqui  
stagnation sous

BIBLIOGRAPHIE

- BOUNHIOL (J.-J.), 1948. — Actes du VII<sup>e</sup> Congrès Séricicole International, Alès, France.
- CHAUVIN (R.), 1949. — Physiologie de l'Insecte. I. N. R. A., Paris.
- DRACH (P.), 1939. — *Ann. Institut Océan.*, Paris, **19**, 103.
- HAMAMURA (Y.) & KANEHARA (Y.), 1940. — *Bull. Agric. Chem. Soc. Japan*, **16**, 907.
- HAMAMURA (Y.), IIDA (S.), OTSUKA (M.), KANEHARA (Y.) & ITO (S.), 1954. — *Bull. Faculty Text. Fibers, Kyoto Univ.*, **1**, 127.
- JEUNIAUX (Ch.), 1951. — *Arch. int. Physiol.*, **59**, 242.
- JEUNIAUX (Ch.), 1954. — *Mém. Classe Sciences Acad. Roy. Belg.*, **28**, fasc. 7.
- JEUNIAUX (Ch.), 1956. — *Arch. int. Physiol. Bioch.*, **64**, 522.
- JEUNIAUX (Ch.) & AMANIEU (M.), 1955. — *Arch. int. Physiol. Bioch.*, **63**, 94.
- KUHN (A.) & PIEPHO (H.), 1938. — *Biol. Zbl.*, **58**, 12.
- KUHN (A.) & PIEPHO (H.), 1940. — *Biol. Zbl.*, **60**, 1.
- LESPERON (L.), 1937. — Thèse, Paris (cité par BOUNHIOL, 1948).
- PASSONNEAU (J. V.) & WILLIAMS (C. M.), 1953. — *J. Exp. Biol.*, **30**, 545.
- PFLUGFELDER (O.), 1935. — *Zool. Anz.*, **109**, 131.
- TOWER (W. L.), 1906. — *Biol. Bull.*, **10**, 176.
- WACHTER (S.), 1930. — *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **23**, 381.
- WIGGLESWORTH (V. B.), 1933. — *Quart. J. Micr. Sci.*, **76**, 269.
- WIGGLESWORTH (V. B.), 1947. — *Proc. Roy. Soc. B*, **134**, 153.
- WIGGLESWORTH (V. B.), 1948. — *Biol. Rev.*, **23**, 408.

Discussion

M. POSSOMPÈS. — Pourrais-je avoir des précisions sur la digestion de l'exocuticule au cours de la mue et sur l'activité chitinolytique du liquide exuvial ?

M. JEUNIAUX. — 1° L'exocuticule résiste généralement à l'action lytique du liquide exuvial, tandis que l'endocuticule est dissoute en grande partie. Mais il semble que, chez certaines larves dont les téguments ne sont pas sclérifiés (larves d'Abeilles), la chitine et les protéines cuticulaires sont complètement solubilisées, de sorte que l'exuvie n'est constituée que de la seule épicuticule (voir ARONSSOHN, 1910, *C. R. Soc. Biol.*, **68**, 1.111).

2° Le fait que la chitinase est presque totalement adsorbée à la chitine de l'ancienne cuticule suppose que le liquide exuvial, au moment de la résorption, est dépourvu de cet enzyme. C'est ce que j'ai observé, en effet, en prélevant le liquide exuvial *in situ*, chez un Ver à soie, au moment de la quatrième mue larvaire, une à deux heures avant l'exuviation. Quant au liquide exuvial accumulé par ligature, il doit être considéré comme un liquide exuvial anormal (sécrétion surabondante, stagnation sous l'ancienne cuticule, dont la chitine est totale-



ment solubilisée, ce qui permet la « libération » de l'enzyme adsorbé).

M. JOLY. — Quelles quantités de fluide recueillez-vous ?

M. JEUNIAUX. — Les ligatures entre tête et thorax permettent de recueillir, après la mue nymphale, entre 0,2 et 1 ml de liquide intercuticulaire par individu.

M. SCHALLER. — Des extraits d'exuvies de larves d'Insectes aquatiques ont-ils été tentés ? Peut-on tester la chitinase ainsi obtenue ?

M. JEUNIAUX. — Les exuvies de larves aquatiques se prêtent mal à la recherche des enzymes du liquide exuvial, en raison de leur diffusion inévitable dans le milieu ambiant. Des dosages pourraient être tentés, à condition de placer les larves prêtes à muer dans une petite quantité d'eau, qui, après la mue, serait recueillie, mesurée, et testée au point de vue de ses propriétés enzymatiques.

M. BOUNHIOL. — A la suite de diverses opérations réalisées peu avant le filage, des Vers à soie présentent une mue nymphale anormale, caractérisée par l'épaisseur extraordinaire de l'exuvie sous laquelle se cache un tégument nymphal généralement imparfait. Ces exuvies, que nous appelons « charnues », « en cuir », sont peut-être la conséquence d'une insuffisance des diastases (chitinases ? protéases ?) du liquide exuvial. Je souhaite vivement que vous puissiez venir étudier un jour de tels opérés dans notre laboratoire.

M. ABELOOS. — Ces mécanismes sont-ils différents chez les Crustacés ?

M. JEUNIAUX. — Lucienne RENAUD, en 1949, a étudié quelques aspects de la mue chez le Crabe *Maia squinado*. Elle a observé l'apparition de substances dosables comme la glucosamine par la méthode colorimétrique de DUMAZERT et MARQUET, aux stades préparatoires à la mue, dans l'épiderme et les strates cuticulaires internes (couche membraneuse). Mais ce travail n'apporte pas la preuve d'une sécrétion de chitinase au moment de la mue. D'autre part, il n'y a pas de production de liquide exuvial, mais une « gélification », un gonflement de la couche membraneuse, peu après la rétraction de l'épiderme. Cette gélification, que j'étudie en ce moment à la Station biologique de Roscoff, n'est pas le résultat de l'action d'une chitinase. Il est donc vraisemblable que les processus enzymatiques accompagnant la mue chez les Crustacés sont fort différents de ceux qui viennent d'être décrits chez les Insectes.