

BIOCHIMIE

**Métabolisme du tréhalose et du glycogène  
chez le Ver à soie,  
en relation avec la mue, le filage et les métamorphoses**

par M. FLORKIN et Ch. JEUNIAUX,  
Institut Léon Fredericq, Biochimie. Université de Liège.

*Résumé.* — Le principal matériel glucidique transporté par l'hémolymphe du Ver à soie est le tréhalose. L'hémolymphe contient également une tréhalase, qui est le plus souvent inhibée. Cette inhibition n'est levée que pendant les périodes de mue ainsi que pendant la période de jeûne qui accompagne le filage ; on observe alors une chute de la tréhalosémie et une forte augmentation de la quantité de glucose libre.

Les muscles et d'autres tissus (tube digestif) sont capables d'utiliser le tréhalose du sang, tandis que l'épiderme et la glande séricigène, qui sont dépourvus de tréhalase, en sont incapables. Ces derniers tissus utilisent le glucose résultant de l'hydrolyse du tréhalose au niveau du sang pendant les périodes de mue et de filage.

La question de l'origine du tréhalose est discutée, à la lumière des résultats obtenus par l'étude de l'incorporation des atomes de diverses substances marquées (pyruvate, glucose-1-phosphate) dans les molécules de glycogène et de tréhalose du tissu adipeux et de l'hémolymphe.

La chitine de la cuticule est biosynthétisée à chaque mue à partir, notamment, du glucose résultant de l'hydrolyse du tréhalose sanguin. A la mue suivante, une partie de la chitine cuticulaire est hydrolysée par les chitinases et les chitobiasés du liquide exuvial. Les produits d'hydrolyse (notamment l'acétylglucosamine) sont résorbés par l'épiderme et peuvent être utilisés pour la synthèse de la chitine de la nouvelle cuticule.

*Summary.* — In the silkworm, as is the case in most other insects, trehalose is the principal circulating form of the saccharidic cellular food. The hemolymph contains an enzyme, trehalase, which is nor-

mally inhibited. The inhibition is only suppressed during the periods of molting, causing a decrease of the trehalose concentration and an increase of the amount of free glucose.

The muscles and most other tissues, such as the digestive tract, are able to use blood trehalose, thanks to an intracellular trehalase. The epidermis and the silk-glands are devoid of trehalase: they use the free glucose liberated by the hydrolysis of the hemolymph trehalose during the periods of molting and spinning.

The problem of the origin of the trehalose is discussed, in the light of recent experiments, in which the incorporation of radioactivity from labelled pyruvate and glucose-1-phosphate into fat-body glycogen and hemolymph trehalose has been followed.

The chitin of the cuticle is synthesized at every molting process, partly at the expense of the glucose liberated by the hydrolysis of the trehalose in the hemolymph. On the other hand, the old cuticle is destroyed by the proteolytic and chitinolytic enzymes of the exuvial fluid. The hydrolytic products, especially N-acetylglucosamine, are resorbed by the epidermis and can be used for the biosynthesis of the chitin of the new cuticle.

#### 1. Composante glucidique du sang.

Le sang, chez la plupart des animaux, est à la fois le vecteur de l'oxygène (transporté par des pigments de nature protéique) et le vecteur des aliments énergétiques et plastiques des cellules.

L'aliment énergétique des cellules transporté par le sang est, très généralement, le glucose; celui-ci provient de l'alimentation, mais est surtout fourni par le glycogène, réserve énergétique glucidique non circulante.

Les Insectes font exception à cette règle générale. On sait que le sang (ou plus exactement l'hémolymph) n'a plus rien à voir dans le transport de l'O<sub>2</sub>, celui-ci étant amené directement aux tissus par le système trachéen. Mais, d'autre part, l'hémolymph des Insectes contient, dans la plupart des cas, fort peu de glucose, comme d'ailleurs aussi fort peu de fructose (0 à 20mg/100 ml.). Le pouvoir réducteur de l'hémolymph est souvent assez élevé; ce ne sont pas les sucres réducteurs qui en sont responsables, mais d'autres substances, telles la tyrosine, l'acide ascorbique, l'acide citrique, etc... Chez le Ver à soie, la teneur en glucose du sang

est de 1 à 3 mg/100 ml, 1 à 2 mg/100 ml. (WYATT) ceptions à cette règle (*Gasterophilus intestinalis*). Insectes n'en contient p

On a donc ignoré, jusque-là, l'existence d'une trehalase dans le sang des Insectes, assurement susceptible de constituer un facteur nutritif. L'auteur japonais (KUWA) a constaté, après l'hydrolyse, l'hémolymph, une certaine quantité de glucose; il a confirmé cette observation en montrant que la substance qui libère le glucose ont ainsi découvert la fonction enzymatique glucidique chez les Insectes. 1 — glucosido-glucose, libérées par leurs groupem

#### 2. Le tréhalose cellulaire

WYATT et ses collaborateurs (FLORKIN (1959)) ont montré, dans une série d'Insectes, appartenant à des ordres différents, en conclure que le tréhalose de l'hémolymph est en concentration varie de 100 à 200 mg/100 ml. (DUCHÂTEAU *et al.*, 1963) ont observé des concentrations de 100 mg/100 ml).

La notion selon laquelle le tréhalose est l'aliment glucidique principal des cellules observations suivantes ont été faites chez le Ver à soie.

a) Les cellules de l'épiderme possèdent une trehalase active: muscles, etc. (FLORKIN et RIEDER, 1958; HOUBERT, 1959).

essed during the periods  
e concentration and an

as the digestive tract,  
intracellular trehalase.  
of trehalase : they use  
f the hemolymph treha-  
aning.

s discussed, in the light  
oration of radioactivity  
ate into fat-body glyco-  
owed.

every molting process,  
ed by the hydrolysis of  
er hand, the old cuticle  
c enzymes of the exuvial  
-acetylglucosamine, are  
for the biosynthesis of

u sang.

t à la fois le vecteur de  
e nature protéique) et  
lastiques des cellules.  
porté par le sang est,  
ient de l'alimentation,  
erve énergétique gluci-

générale. On sait que  
e) n'a plus rien à voir  
mené directement aux  
re part, l'hémolymph  
as, fort peu de glucose,  
se (0 à 20mg/100 ml.).  
t souvent assez élevé ;  
ont responsables, mais  
ide ascorbique, l'acide  
ur en glucose du sang

est de 1 à 3 mg/100 ml, et la teneur en fructose est de l'ordre de 1 à 2 mg/100 ml. (WYATT *et al*, 1956). On ne connaît que peu d'exceptions à cette règle (l'Abeille, les Diptères *Phormia regina* et *Gasterophilus intestinalis*). Quant au glycogène, l'hémolymph des Insectes n'en contient pratiquement pas.

On a donc ignoré, jusqu'en ces dernière années, si l'hémolymph des Insectes assurait le transport d'un sucre quelconque, susceptible de constituer l'aliment énergétique cellulaire. Un auteur japonais (KUWANA, 1937) avait cependant montré que, après l'hydrolyse, l'hémolymph des Insectes contient une grande quantité de glucose ; WYATT et ses collaborateurs, ayant confirmé cette observation, ont analysé en détail la nature de la substance qui libère le glucose au cours de l'hydrolyse. Ils ont ainsi découvert la forme particulière de transport du matériel glucidique chez les Insectes : il s'agit du *tréhalose*, un  $\alpha - 1, 4 -$  glucosido-glucose, où les 2 molécules de glucose sont donc liées par leurs groupements réducteurs.

## 2. Le tréhalose, forme circulante de l'aliment cellulaire glucidique chez les Insectes.

WYATT et ses collaborateurs (1956, 1957), DUCHÂTEAU et FLORKIN (1959) ont montré l'existence de tréhalose chez toute une série d'Insectes, appartenant aux ordres les plus divers. On peut en conclure que le tréhalose est un glucide abondant et caractéristique de l'hémolymph des Insectes. Chez le Ver à soie, sa concentration varie de 100 à 350 mg/100 ml pendant le 5<sup>e</sup> âge larvaire (DUCHÂTEAU *et al*, 1963) ; WYATT, LOUGHHEED et WYATT, (1956) ont observé des concentrations plus élevées (de 400 à 500 mg/100 ml).

La notion selon laquelle le tréhalose constitue la forme circulante de l'aliment glucidique chez les Insectes est basée sur les observations suivantes, dont la plupart ont été faites ou confirmées chez le Ver à soie.

a) Les cellules de la plupart des tissus contiennent une tréhalase active : muscles, intestin moyen, glandes salivaires, (KALF et RIEDER, 1958 ; HOWDEN et KILBY, 1956 ; ZEBE et McSHAN, 1959).

b) Au cours de l'activité musculaire (le vol soutenu, par exemple), la teneur en tréhalose du plasma diminue : les muscles consomment donc ce tréhalose (EVANS et DETHIER, 1957 ; CLEGG et EVANS, 1961).

c) Si on soumet des Vers à soie à l'inanition, la teneur en tréhalose diminue rapidement (DUCHÂTEAU et FLORKIN, 1959).

d) Chez les chrysalides de *Deilephina elpenor*, juste après la rupture de la diapause (construction des tissus adultes), la tréhalosémie diminue de façon fort nette (DUCHÂTEAU et FLORKIN, 1959).

Il est donc clair que beaucoup de tissus utilisent, pour leur métabolisme, le tréhalose de l'hémolymphe qu'ils hydrolysent au moyen d'une tréhalase intracellulaire.

### 3. Origine du tréhalose.

Le tréhalose n'est pas apporté tel quel par l'alimentation, mais est biosynthétisé par l'Insecte. TREHERNE (1958 *a* et *b*) a montré que du glucose ou du fructose, marqué par un atome de C radioactif, est rapidement converti en tréhalose marqué, que le monosaccharide soit administré *per os* ou par injection dans l'hémolymphe.

CANDY et KILBY (1961) ont étudié le mécanisme de la biosynthèse du tréhalose. Le glucose est converti en glucose-6-phosphate (G-6-P). Le G-6-P est couplé à une molécule de glucose, l'uridine-diphosphate-glucose (UDPG) fonctionnant comme donneur de glucose. La synthèse de tréhalose-phosphate à partir de glucose et d'UDPG est catalysée par un enzyme spécifique : la tréhalose-P-synthétase. Le tréhalose-phosphate est ensuite hydrolysé en tréhalose + P, sous l'action d'une tréhalose-P-phosphatase.

Cette voie biosynthétique du tréhalose a été mise en évidence au niveau du tissu adipeux, ce qui a conduit à admettre que le tissu adipeux est le principal siège (sinon le seul) de la synthèse du tréhalose.

Le fait que le tréhalose de l'hémolymphe puisse, au moins en certaines circonstances, tirer son origine du glycogène du tissu adipeux est prouvé par les observations suivantes. A chaque période

de d'activité intense ou de la teneur en glycogène du proportions bien plus JEUNIAUX et FLORKIN, 19 qui existent entre le glyco l'hémolymphe réside dan sur la Blatte : l'injection élévation de la tréhalosé nution de la teneur en gly

STEELE conclut à l'existi produite par les corpora al vateur de la glycogène-ph gène en glucose-1-phosph

Ces observations indiqu est au moins *une* des so probablement la seule en

Toutefois, les observat JEUNIAUX et FLORKIN (1 tréhalose peut être synth et sans passer nécessairem Vers à soie plus ou mo pyruvate marqué, injecté dans le tréhalose de l'hé phosphate marqué, c'est l'hémolymphe que l'incor intense. Le glycogène du à partir du G-1-P, mais plus importante chez les les Vers à soie sous-alime d'alimentation détermin les matériaux de la synth

Par le biais de quel par tion peut-il influencer la soie ? On peut invoquer du type de celui décrit semble également que le ler la synthèse de tréhalo certaines limites de conce

ol soutenu, par exem-  
minue : les muscles  
ETHIER, 1957 ; CLEGG

onition, la teneur en  
U et FLORKIN, 1959).

penor, juste après la  
sus adultes), la tréha-  
HÂTEAU et FLORKIN,

s utilisent, pour leur  
qu'ils hydrolysent au

e.

r l'alimentation, mais  
1958 a et b) a montré  
un atome de C radio-  
ose marqué, que le  
par injection dans

canisme de la biosyn-  
a glucose-6-phosphate  
e de glucose, l'uridine-  
t comme donneur de  
à partir de glucose et  
ique : la tréhalose-P-  
ensuite hydrolysé en  
e-P-phosphatase.

été mise en évidence  
nit à admettre que le  
seul) de la synthèse du

e puisse, au moins en  
u glycogène du tissu  
antes. A chaque pério-

de d'activité intense ou de jeûne, lorsque la tréhalosémie diminue, la teneur en glycogène du tissu adipeux diminue aussi, et dans des proportions bien plus marquées (SAÏTO, 1963 ; DUCHÂTEAU, JEUNIAUX et FLORKIN, 1963). La meilleure preuve des relations qui existent entre le glycogène du tissu adipeux et le tréhalose de l'hémolymphe réside dans les observations de STEELE (1963) sur la Blatte : l'injection de corpora allata provoque une brusque élévation de la tréhalosémie, en même temps qu'une nette diminution de la teneur en glycogène du tissu adipeux.

STEELE conclut à l'existence d'une hormone hyperglycémiante, produite par les corpora allata ; cette hormone agirait comme activateur de la glycogène-phosphorylase, qui transforme le glycogène en glucose-1-phosphate (G-1-P).

Ces observations indiquent que le glycogène du tissu adipeux est au moins *une* des sources du tréhalose de l'hémolymphe et probablement la seule en période de non alimentation.

Toutefois, les observations récentes de BRICTEUX-GRÉGOIRE, JEUNIAUX et FLORKIN (1964, 1965) conduisent à admettre que le tréhalose peut être synthétisé ailleurs que dans le tissu adipeux, et sans passer nécessairement par le glycogène. En effet, chez des Vers à soie plus ou moins sous-alimentés, la radioactivité du pyruvate marqué, injecté dans l'hémolymphe, ne se retrouve que dans le tréhalose de l'hémolymphe. Si on injecte du glucose-1-phosphate marqué, c'est également au niveau du tréhalose de l'hémolymphe que l'incorporation de la radioactivité est le plus intense. Le glycogène du tissu adipeux est également synthétisé à partir du G-1-P, mais la synthèse du glycogène est deux fois plus importante chez les chenilles normalement nourries que chez les Vers à soie sous-alimentés. Ces résultats montrent que le degré d'alimentation détermine la voie biosynthétique empruntée par les matériaux de la synthèse glucidique.

Par le biais de quel paramètre biochimique le degré d'alimentation peut-il influencer la biosynthèse des glucides chez le Ver à soie ? On peut invoquer un mécanisme de régulation hormonale, du type de celui décrit par STEELE (1963, cf. ci-dessus). Mais il semble également que le niveau de la tréhalosémie puisse contrôler la synthèse de tréhalose et de glycogène. En effet, au dessus de certaines limites de concentration, le tréhalose inhibe la tréhalose-

P-synthétase ; l'augmentation consécutive de la teneur en UDPG activerait la synthèse du glycogène (MURPHY et WYATT, 1964).

Actuellement, on peut concevoir le métabolisme du glycogène et du tréhalose chez le Ver à soie selon le schéma de la fig. 1 (d'après BRICTEUX-GRÉGOIRE, JEUNIAUX et FLORKIN, 1965).

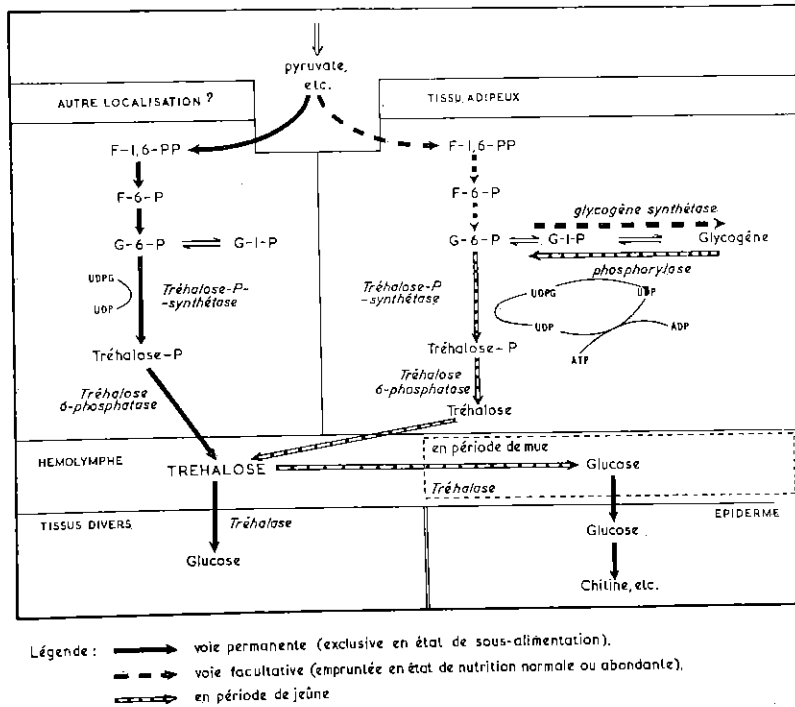


FIG. 1. — Schéma partiellement hypothétique de la gluconéogenèse chez le Ver à soie (d'après BRICTEUX-GRÉGOIRE, JEUNIAUX et FLORKIN, 1965).

#### 4. Alimentation glucidique des tissus dépourvus de tréhalase.

La plupart des tissus des Insectes, ainsi que nous l'avons dit précédemment, sont équipés d'une tréhalase intracellulaire. Les cellules absorbent le tréhalose de l'hémolymphe au fur et à mesure de leurs besoins et l'hydrolysent en glucose. Par contre, l'épiderme et les glandes séricigènes sont dépourvus de tréhalase, même en pleine période d'activité biosynthétique, comme pendant

la mue et le filage (ZEBBE 1963). Dans ce cas, on utilise les matériaux que les glandes séricigènes utilisent pour sécréter, à savoir

#### a) Glandes séricigènes.

Les travaux réalisés de biochimie et de FUKUDA, au Japon, ont montré que les glandes séricigènes sont capables d'utiliser le glucose de l'hémolymphe et de les incorporer dans le glycogène. Elles peuvent également utiliser le glucose pour la synthèse de divers acides aminés. BRICTEUX *et al*, 1959 ont montré que les glandes séricigènes utilisent le glucose pour donner du pyruvate par

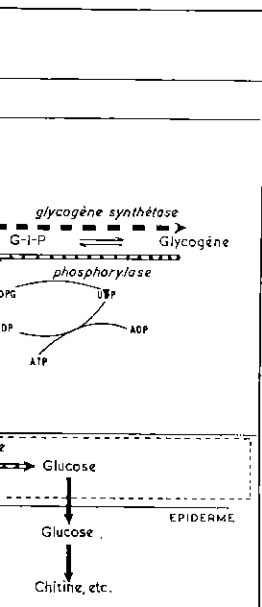
#### b) Epiderme.

A partir de quelles substances de la mue, c'est-à-dire de la phase biosynthétique, assure-t-elle l'alimentation alors qu'il ne possède pas de tréhalase a été apportée par l'étude de la teneur en tréhalose pendant les périodes de mue et de la phase tréhalasique de l'hémolymphe.

Les résultats de ces recherches sont résumés d'après DUCHÂTEAU, JEUNIAUX et FLORKIN, 1965.

La teneur en tréhalose dans l'hémolymphe après chaque mue larvinaire est élevée, ce qui précède et accompagne la mue. Pendant ces périodes qu'on appelle périodes de mue en glucose de l'hémolymphe, la teneur en tréhalose est du fait de l'hydrolyse de la tréhalase présente dans l'hémolymphe, présente dans l'hémolymphe que pendant les très courts

de la teneur en UDPG  
 HY et WYATT, 1964).  
 bolisme du glycogène  
 e schéma de la fig. 1  
 t FLORKIN, 1965).



mentation).  
 nale ou abondante).

la gluconéogenèse chez le  
 et FLORKIN, 1965).

pourvus de tréhalase.

que nous l'avons dit  
 intracellulaire. Les  
 hémolymphe au fur et à  
 la glucose. Par contre,  
 pourvus de tréhalase,  
 que, comme pendant

la mue et le filage (ZEBE et MC SHAN, 1959 ; DUCHÂTEAU *et al.*, 1963). Dans ce cas, on doit se poser la question de savoir quels sont les matériaux que les cellules de l'épiderme et de la glande séricigène utilisent pour la synthèse des substances organiques qu'elles sécrètent, à savoir la chitine et la soie.

#### a) Glandes séricigènes.

Les travaux réalisés dans les laboratoires de FLORKIN en Belgique et de FUKUDA, au Japon, ont montré que les glandes séricigènes sont capables d'absorber certains acides aminés de l'hémolymphe et de les incorporer dans la fibroïne de la soie. Elles sont capables également de les dégrader jusqu'au stade pyruvate. Elles peuvent utiliser le formiate et le pyruvate pour accomplir la synthèse de divers aminés (sérine, glycolle, alanine, thréonine BRICTEUX *et al.*, 1959 *a* et *b*). On peut donc conclure que les glandes séricigènes utilisent, comme matériau plastique et énergétique, toutes sortes de substances organiques capables de donner du pyruvate par dégradation, à l'exception du tréhalose.

#### b) Epiderme.

A partir de quelles substances organiques l'épiderme, en période de mue, c'est-à-dire en pleine période d'intense activité biosynthétique, assure-t-il ses besoins en aliments cellulaires, alors qu'il ne possède pas de tréhalase ? La réponse à ce problème a été apportée par l'étude des variations de la tréhalosémie au cours des périodes de mue et d'intermue, et par celle de l'activité tréhalasique de l'hémolymphe.

Les résultats de ces recherches sont présentées dans la figure 2, d'après DUCHÂTEAU, JEUNIAUX et FLORKIN, 1963.

La teneur en tréhalose de l'hémolymphe diminue fortement juste après chaque mue larvaire, ainsi que pendant la période de jeûne qui précède et accompagne le filage et la mue nymphale. C'est pendant ces périodes que, d'après FLORKIN (1936 *a* et *b*), la teneur en glucose de l'hémolymphe augmente. La chute de concentration du tréhalose est due à son hydrolyse par une tréhalase exocellulaire, présente dans l'hémolymphe, et dont l'activité n'apparaît que pendant les très courtes périodes qui correspondent à la mue.

Le glucose résultant de cette hydrolyse extracellulaire est consommé rapidement par l'épiderme, qui se trouve en période d'activité métabolique intense.

Il ne semble pas que la tréhalase soit activement élaborée juste avant la mue. Les observations de FRIEDMAN (1961) suggèrent au contraire que la tréhalase existe en permanence dans le sang, mais qu'elle y est inhibée. La nature de cet inhibiteur n'a pas encore été identifiée. L'apparition de l'activité tréhalasique dans l'hémolymphe avant chaque période de mue apparaît comme le résultat d'une levée de l'inhibition de l'enzyme, peut-être sous la dépendance d'un contrôle par les hormones de mue.

##### 5. Métabolisme de la chitine cuticulaire.

La biosynthèse de la chitine a été résolue dans le cas du champignon *Neurospora crassa* (GLASER et BROWN, 1957) : le transfert des unités d'acétylglucosamine se fait à partir de l'uridine-diphosphate-acétylglucosamine (UDPAg) comme donneur, et est catalysé par une chitine synthétase. Ce dernier enzyme n'a pas encore été recherché dans l'épiderme des Insectes, mais on y a trouvé de l'UDPAg (CAREY et WYATT, 1960, CANDY et KILDY, 1962). Il semble donc que l'on puisse admettre que la biosynthèse de la chitine chez les Insectes procède par l'intermédiaire d'UDPAg comme chez *Neurospora*.

La biosynthèse de la chitine cuticulaire est réalisée à chaque mue en un temps relativement court. Une partie des matériaux de cette synthèse est fournie par les produits de dégradation enzymatique de la cuticule (ZIELINSKA et LASKOWSKA, 1958). En effet, chaque période de mue est caractérisée par la sécrétion d'un liquide exuvial, riche en enzymes protéolytiques, en chitinases et en chitobiasés d'origine épidermique (PASSONNEAU et WILLIAMS, 1953, JEUNIAUX et AMANIEU, 1954, JEUNIAUX, 1957). Cette sécrétion d'hydrolases par l'épiderme est un phénomène cyclique (JEUNIAUX, 1957, 1963) qui ne résulte pas de l'activation d'un précurseur enzymatique inactif, mais d'une biosynthèse cyclique des enzymes sous leur forme active, probablement commandée par les hormones de mue (JEUNIAUX, 1961). Chez le Ver à soie, la dégradation de la cuticule et la résorption des produits d'hydro-

lyse par l'épiderme dite. Ces phénomènes grande partie du stade dès le 3<sup>e</sup> jour qui s'activité enzymatique exuvial au cours de été suivies en détail exposé, contentons résultant de la dé grande partie résor source importante

D'après les travaux *gregaria*, il apparaît l'hémolymphe à pa synthèse de la chit cellulules de l'épider en glucose-6-phosphate, acétylgl phosphate et enfin e différents enzymes biosynthétique ont La faible teneur en au niveau de l'hém du développement notion d'une fourn d'une biosynthèse niveau, au moment cuticulaires, notam

Le glucose fourni tréhalose, dont la sensiblement (fig. 2) de l'hémolymphe es dation du glycogène CHATEAU, JEUNIAUX

Les principales Ver à soie peuvent



cellulaire est consommée en période d'acti-

activement élaborée (FRIEDMAN (1961) suggère la permanence dans l'organisme de cet inhibiteur de l'activité tréhalasidase. À la période de mue apparaît l'enzyme, peut-être des hormones de mue.

#### cuticulaire.

Le glucose dans le cas du chrysalide (JEUNIAUX, 1957) : le transfert de l'uridine-diphosphate donneur, et est catalysé par l'enzyme n'a pas encore été étudié mais on y a trouvé de nombreuses enzymes (JEUNIAUX et KILDY, 1962). Il s'agit de la biosynthèse de la chitine à partir d'un intermédiaire d'UDPAg

qui est réalisée à chaque mue. La partie des matériaux de structure est le résultat de la dégradation enzymatique (JEUNIAUX et SKOWSKA, 1958). Elle est contrôlée par la sécrétion d'hormones cuticulaires, en chitinases et chitinogènes (JEUNIAUX et WILLIAMS, 1957). Cette sécrétion est un phénomène cyclique qui se produit à la période de l'activation d'une mue. La biosynthèse cyclique de la chitine est probablement commandée par des hormones (JEUNIAUX, 1957). Chez le Ver à soie, la dégradation des produits d'hydro-

lyse par l'épiderme sont limitées à la période de mue proprement dite. Ces phénomènes se déroulent au contraire pendant une grande partie du stade nymphal, car le liquide exuvial est sécrété dès le 3<sup>e</sup> jour qui suit la mue nymphale. Les variations d'activité enzymatique et de la teneur en acétylglucosamine du liquide exuvial au cours de la vie nymphale et de la mue imaginale ont été suivies en détail par JEUNIAUX (1963). Dans le cadre de cet exposé, contentons-nous de souligner que l'acétylglucosamine résultant de la dégradation enzymatique de la chitine est en grande partie résorbée par l'épiderme, et peut constituer une source importante de la chitine néoformée.

D'après les travaux de CANDY et KILBY (1962) chez *Schistocerca gregaria*, il apparaît d'autre part que le glucose, libéré dans l'hémolymphe à partir du tréhalose, est également utilisé pour la synthèse de la chitine cuticulaire. Après son absorption par les cellules de l'épiderme, le glucose est transformé successivement en glucose-6-phosphate, fructose-6-phosphate, glucosamine-6-phosphate, acétylglucosamine-6-phosphate, acétylglucosamine-1-phosphate et enfin en uridine-diphosphate-acétylglucosamine. Les différents enzymes catalysant les étapes successives de cette voie biosynthétique ont été mis en évidence dans des extraits d'ailes. La faible teneur en glucosamine et en acétylglucosamine libres au niveau de l'hémolymphe du Ver à soie pendant toute la durée du développement (JEUNIAUX, inédit) concorde bien avec cette notion d'une fourniture de glucose aux cellules de l'épiderme et d'une biosynthèse de l'acétylglucosamine et de l'UDPAg à ce niveau, au moment de l'élaboration des matériaux de structure cuticulaires, notamment de la chitine.

Le glucose fourni aux cellules épidermiques tire son origine du tréhalose, dont la concentration dans l'hémolymphe diminue sensiblement (fig. 2). Une certaine pression de tréhalose au niveau de l'hémolymphe est néanmoins maintenue, au prix d'une dégradation du glycogène du tissu adipeux (ZALUSKA, 1960; DUCHÂTEAU, JEUNIAUX et FLORKIN, 1953; cf. fig. 1).

#### Conclusions.

Les principales étapes du métabolisme des glucides chez le Ver à soie peuvent être résumées de la façon suivante (fig. 1).

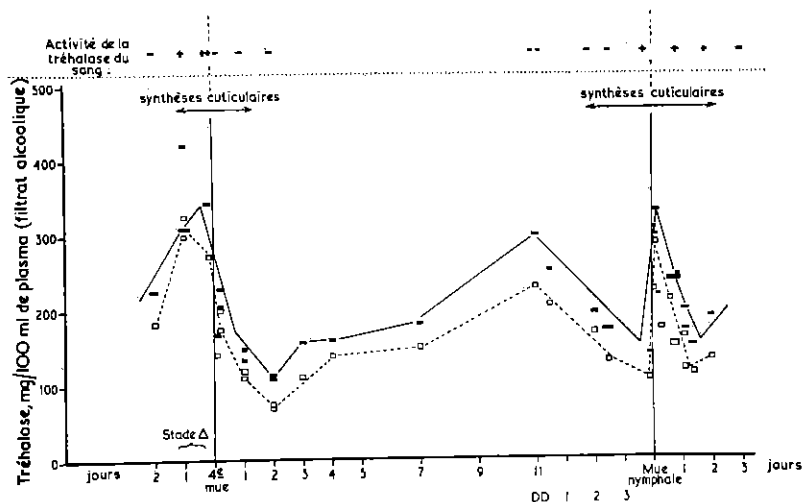


FIG. 2. — Variations de la concentration du tréhalose et de l'activité de la tréhalase au niveau de l'hémolymphe, pendant la fin du développement larvaire et le début du stade nymphal chez le Ver à soie (d'après DUCHÂTEAU-BOSSON, JEUNIAUX et FLORKIN, 1963).

■ — — — ■ : teneur en « glycogène » + tréhalose, en mg de tréhalose/100 ml de plasma.  
 □ - - - - □ : teneur en tréhalose seul, en mg/100 ml de plasma.

1) Le glucose, le pyruvate et les autres matériaux des synthèses hydrocarbonées sont, en grande partie, utilisés pour la synthèse de tréhalose. Le siège de cette biosynthèse n'est pas encore connu, mais semble distinct du tissu adipeux. Cette voie métabolique fonctionne seule lorsque l'alimentation est quantitativement déficiente. En période d'alimentation normale ou surabondante, le pyruvate et les autres matériaux des synthèses hydrocarbonées sont également employés par les tissu adipeux pour la synthèse de glycogène.

2) En périodes de jeûne, la concentration de l'hémolymphe en tréhalose tend à diminuer ; le niveau de la tréhalosémie tend à rester constant, grâce à la fourniture de tréhalose à partir du glycogène du tissu adipeux. Cette homéostasie est assurée soit par un effet direct des variations de la concentration en tréhalose sur l'activité des enzymes du cycle de la gluconéogenèse (notam-

ment sur la tréhalose, la régulation hormonale par l'allata.

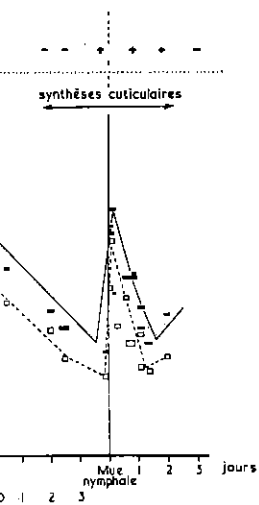
3) La plupart des tiss...  
 phe, qu'ils hydrolysent

4) La glande séricig...  
 complit la synthèse de...  
 à partir de diverses m...  
 par dégradation, notan...  
 l'hémolymphe.

5) Les cellules de l'...  
 tréhalase. Pendant les...  
 glucose, libéré au nive...  
 grâce à la levée de l'...  
 l'hémolymphe.

6) Pour la synthèse...  
 de mue, l'épiderme per...  
 au sein de l'hémolymp...  
 tant de l'hydrolyse en...  
 ment sous l'action des...  
 exuvial. La sécrétion d...  
 nomène cyclique, prob

BRICTEUX, S., FUKUDA, T.  
*Physiol. Bioch.*, 67, 54  
 BRICTEUX-GRÉGOIRE, S.,  
*Arch. internat. Physiol.*  
 BRICTEUX-GRÉGOIRE, S.,  
*Physiol. Bioch.*, 72, 48



halose et de l'activité de la fin du développement soie (d'après DUCHÂTEAU-  
tréhalose, en mg de tréha-  
mg/100 ml de plasma.

atériaux des synthèses  
isés pour la synthèse  
est pas encore connu,  
ette voie métabolique  
est quantitativement  
male ou surabondante,  
thèses hydrocarbonées  
eux pour la synthèse

sion de l'hémolymphe  
e la tréhalosémie tend  
de tréhalose à partir  
ostasie est assurée soit  
centration en tréhalose  
uonéogenèse (notam-

ment sur la tréhalose-P-synthétase), soit par l'effet d'une régulation hormonale (hormone hyperglycémiant des corpora allata.

3) La plupart des tissus s'alimentent au tréhalose de l'hémolymphe, qu'ils hydrolysent au moyen d'une tréhalase intracellulaire.

4) La glande séricigène ne possède pas de tréhalase. Elle accomplit la synthèse de la soie et ses autres besoins énergétiques à partir de diverses molécules capables de donner du pyruvate par dégradation, notamment à partir des acides aminés libres de l'hémolymphe.

5) Les cellules de l'épiderme sont également dépourvues de tréhalase. Pendant les périodes de mue, elles consomment du glucose, libéré au niveau de l'hémolymphe à partir du tréhalose grâce à la levée de l'inhibition d'une tréhalase présente dans l'hémolymphe.

6) Pour la synthèse de la chitine cuticulaire à chaque période de mue, l'épiderme peut utiliser non seulement le glucose libéré au sein de l'hémolymphe, mais encore l'acétylglucosamine résultant de l'hydrolyse enzymatique de la chitine de l'ancien tégument sous l'action des chitinases et des chitobiases du liquide exuvial. La sécrétion de ces enzymes par l'épiderme est un phénomène cyclique, probablement contrôlé par les hormones de mue.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BRICTEUX, S., FUKUDA, T., DEWANDRE, A. et FLORKIN, M., *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, 67, 545-552 (1959a).  
BRICTEUX-GRÉGOIRE, S., DEWANDRE, A., FLORKIN, M. et VERLY, W. G., *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, 67, 687-692 (1959 b).  
BRICTEUX-GRÉGOIRE, S., JEUNIAUX, Ch. et FLORKIN, M., *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, 72, 482-488 (1964).

- BRICTEUX-GRÉGOIRE, S., JEUNIAUX, Ch. et FLORKIN, M., *Compar. Biochem. and Physiol.*, (1965), sous presse.
- CANDY, D. J. et KILBY, B. A., *Biochem. J.*, **78**, 531 (1961).
- CANDY, D. J. et KILBY, B. A., *J. Exper. Biol.*, **39**, 129-140 (1962).
- CAREY, F. G. et WYATT, G. R., *Biophys. Biochim. Acta*, **41**, 178-179 (1960).
- CLEGG, J. S. et EVANS, D. R., *Science*, **134**, 54 (1961).
- DUCHÂTEAU, Gh. et FLORKIN, M., *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, **67**, 306-314 (1959).
- DUCHÂTEAU-BOSSON, Gh., JEUNIAUX, Ch. et FLORKIN, M., *Arch. internat. Physiol. Bioch.*, **71**, 566-576 (1963).
- EVANS, D. R. et DETHIER, V. G., *J. Insect. Physiol.*, **1**, 3 (1957).
- FLORKIN, M., *Compt. Rend. Soc. Biol.*, **123**, 1024 (1936 a).
- FLORKIN, M., *Compt. Rend. Soc. Biol.*, **123**, 1049.
- FRIEDMAN, S., *Arch. Biochem. Biophys.*, **93**, 550 (1961).
- GLASER, L. et BROWN, D. H., *J. Biol. Chem.*, **228**, 729-742 (1957).
- HOWDEN, F. G. et KILBY, B. A., *Chem. and Ind.*, 1453 (1956).
- KALF, G. F. et RIEDER, S. V., *J. Biol. Chem.*, **230**, 691 (1958).
- JEUNIAUX, Ch., *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux* (vol. 57) : volume sur les métamorphoses, Congrès de l'A.F.A.S., Périgueux (1957).
- JEUNIAUX, Ch., *Bull. Soc. Zool. France*, **86**, 590-599 (1961).
- JEUNIAUX, Ch., *Chitine et chitinolyse, un chapitre de la biologie moléculaire*. Masson éd., Paris, 187 pp., (1963).
- JEUNIAUX, Ch. et AMANIEU, M., *Experientia*, **9**, 195-197 (1955).
- KUWANA, Z., *Japan. J. Zool.*, **7**, 273-303 (1937).
- MURPHY, T. A. et WYATT, G. R., *Nature*, **202**, 1112 (1964).
- PASSONNEAU, J. V. et WILLIAMS, C. M., *J. Exper. Biol.*, **30**, 545-560 (1953).
- SAÏTO, S., *J. Insect. Physiol.*, **9**, 509 (1963).
- STEELE, J. E., *Gen. and Comp. Endocr.*, **3**, 46 (1963).
- TREHERNE, J. E., *J. Exp. Biol.*, **35**, 297 (1958a).
- TREHERNE, J. E., *J. Exp. Biol.*, **35**, 611 (1958b).
- WYATT, G. R. et KALF, G. F., *Federation Proc.*, **15**, 388 (1956).
- WYATT, G. R. et KALF, G. F., *J. Gen. Physiol.*, **39**, 853-868 (1957).
- WYATT, G. R., LOUGHHEED, T. C. et WYATT, S. S., *J. Gen. Physiol.*, **39**, 853-868 (1956).
- ZEBE, E. C. et MCSHAN, W. H., *J. Cell. Comp. Physiol.*, **53**, 21 (1959).
- ZALUSKA, H., *Acta Biol. expil. (Lodz.)*, **19**, 339-351 (1960).
- ZIELINSKA, Z. M. et LASKOWSKA, T., *Acta Biologiae Experimentalis*, **18**, 209 (1958).