

EFFETS DES FACTEURS PHYSICO-CHIMIQUES SUR L'ABSORPTION DE LA GLYCINE, DU GLUCOSE ET DE LA GLUCOSAMINE PAR L'INTESTIN DE L'ANGUILLE (*ANGUILLA-ANGUILLA*)

par

Dalila Saïdane *, Frikha-Kétata N.** et Tritar B.**

* Laboratoire de Physiologie, Faculté de Pharmacie 5000 Monastir Tunisie.

** Laboratoire de Physiologie de la Nutrition, Faculté des Sciences 1060 Campus Universitaire
Tunis

ملخص

يهدف هذا البحث الى توضيح طريقة امتصاص الامعاء الدقيقة لثلاث مواد وهي سكر غلوكوز **Glucose** وحامض آميني غليسين **Glycine** وسكر آميني **Glucosamine** عند سمكة واسعة الانتشار وتوجد بسواحلنا التونسية وتسمى الحنشة « *Anguilla anguilla* ».

تم تقدير الكميات المتصلة لمختلف المواد بطريقة مخبرية تسمى بالتروية. اظهرت هذه الدراسة ان ارتفاع الحرارة من 15 الى 30 درجة يرفع مقدرة امعاء هذه السمكة على امتصاص الثلاثة مواد السابق ذكرها، وهذا ما يدل على ان هذه المواد تتطلب طاقة للانتقال من المحيط الخارجي الى داخل الجسم.

تبين هذه النتائج ايضا ان عبور السكر والسكر الآميني لغشاء الامعاء يتطلب وجود ايونات الصوديوم كما ان هذا العبور ينخفض ب % 45 بالنسبة للسكر وب % 30 بالنسبة للسكر الآميني عند استعمال مثبت استقلابي **Oubaine**. تم تقدير كمية الطاقة الواجب توفيرها لامتناس جزئي من احدى المواد الثلاثة. ابرزت نتائج هذا البحث ان عبور جزئي من السكر او من الحامض الآميني يتطلب نفس الكمية من الطاقة وتقدر ب 10,6 كيلو كالوري. اما السكر الآميني فهو يتطلب كمية اهم وتقدر ب 1,9 كيلو كالوري.

Résumé

L'étude du transport de trois substances un sucre le glucose, un acide aminé, la glycine et un sucre aminé, la glucosamine a été entreprise chez un poisson téléostéen l'anguille (*Anguilla anguilla*). Les résultats obtenus, in vivo par une technique de perfusion, montrent que l'élévation de la température entre 15 et 30°C stimule le transport des trois substances avec des Q_{10} supérieurs à 1,7. Ils révèlent donc la présence de composantes actives dans le transfert des trois solutés testés.

Par ailleurs, les résultats montrent que les transports du glucose et de la glucosamine sont sodium dépendants et sensibles à l'ouabaïne. Cette dernière, à la concentration 10^{-4} M, inhibe le transport du glucose de 45% et celui de la glucosamine de 30%.

La détermination de l'énergie d'activation indique que le transport d'une mole de glucose ou d'une mole de glycine nécessite la même quantité d'énergie (10,6 Kcal), en revanche le transfert d'une mole de glucosamine exige une quantité d'énergie plus importante (11,9 Kcal).

Mots Clés: transport, intestin, poisson, sodium, température.

Summary

The transport of three substrats: glucose, glycine and glucosamine is studied in the teleostean fish *Anguilla anguilla*. The results obtained with the perfused method in-vivo showed that the increase of temperature (15 and 30°C) stimulated the transport of these three substrats with a Q10 over 1.7. These results suggest the existence of active components in the tranfer of these three substrats.

On other hand the results showed that the transports of glucose and glucosamine are sodium-dependent and inhibited by ouabaïn $10^{-4}M$, 45% and 30% respectively.

The transport of glucose and glycine required the same quantity of activation energy (10.6 Kcal/mol) but the glucosamine demanded a more significant quantity (11.6 Kcal/mol).

Key Words: transport, intestine, fish, sodium, temperature.

I - INTRODUCTION

Chez les vertébrés, mis à part un passage des molécules organiques par simple diffusion dans les cellules intestinales, les sucres et les acides aminés sont transportés activement au niveau des membranes de bordure en brosse des entérocytes (Crane, 1962, 1977). Les caractéristiques de transport des acides aminés et des sucres chez les poissons marins et dulcicoles ont été moins étudiés que chez les mammifères (Storelli et al., 1989). Par ailleurs, les investigations concernant l'intestin de poisson d'eau douce et l'intestin de poisson marin ont révélé l'existence de certaines différences dans le mode de transport des sucres et des acides aminés (Redal, 1967 ; Smith et Ellory, 1971 ; Chen et Huang, 1972 ; Ingham et Arme, 1977 ; Cartier et al., 1979). Pour contribuer à la mise en évidence des mécanismes mis en jeu dans le transport intestinal des solutés organiques chez les poissons, nous avons choisi un téléostéen l'anguille (*Anguilla anguilla*). C'est une espèce qui a une répartition géographique très large et qui existe sur les côtes Tunisiennes pendant une bonne période de l'année.

Au cours de leur vie les anguilles passent par différents stades de développement qui sont caractérisés par des régimes alimentaires différents. Au stade juvénile ils sont herbivores. Ils deviennent par la suite des omnivores et au stade adulte ils ont un régime carnivore. Par conséquent, la morphologie et les propriétés de transport intestinal des nutriments subissent des changements remarquables au cours du développement du poisson (Tesch, 1977). Dans le but d'élucider les mécanismes mis en jeu au cours du transport intestinal des différents nutriments organiques nous avons entrepris l'étude de l'absorption de trois substances fréquemment présentes dans l'alimentation de ces poissons un sucre le glucose, un acide aminé la glycine et un sucre aminé la glucosamine. Comme l'anguille est un poïkilotherme, la température du milieu ambiant contrôle la plupart de ses fonctions physiologiques parmi lesquelles le transit digestif et l'absorption intestinale. Cette action a fait l'objet de quelques études (Buclon et al. 1963, Herrera et Jordana, 1973 ; Pérès et al., 1973 ; Bogé et al., 1974).

L'effet de la température a été envisagé pour déterminer les besoins énergétiques de transport de chaque soluté.

Le transport Na^+ - dépendant des monosaccharides et des acides aminés a été largement étudié. En effet plusieurs auteurs ont signalé qu'au moins une partie du transport de ces solutés à travers la membrane apicale des entérocytes a comme source d'énergie les mouvements de sodium existants de part et d'autre de la bordure en brosse (Bogé et al., 1981, Garg et Agrawal, 1982; Albus et al., 1983; Storelli et al., 1986; Vilella et al., 1990; Maffia et al., 1990). Dans le but de mettre en évidence l'importance de l'ion sodium, nous avons étudié l'absorption des solutés organiques choisis en présence de sodium à différentes concentrations ainsi qu'en présence d'un inhibiteur métabolique l'ouabaïne.

II - MATERIEL ET METHODES

Les animaux d'expérience

Des anguilles immatures ont été utilisées. Elles proviennent de la bordigue n°11 du lac nord de Tunis. Les animaux sont stockés dans un grand bassin d'eau de mer convenablement oxygéné et aéré, à température variant entre 18 et 20°C°. Les anguilles sont nourries régulièrement.

Technique de transport

In Vivo : Comme l'intestin de l'anguille est rectiligne, nous avons pu utiliser la technique de perfusion décrite pour la première fois par Skadhauge et Maetz (1967). Cette dernière présente les avantages suivant : l'intestin est in situ donc l'absorption s'effectuera en fonction de toutes les régulations endocrines et nerveuses, en outre la lumière intestinale est oxygénée en permanence. La technique consiste à introduire un cathéter souple et flexible, du côté pylorique, comme du côté anal. L'opération des animaux est pratiquée sous anesthésie réalisée au moyen d'une solution MS -222 (Sandoz) à 10mg/litre.

Les cathéters sont reliés à une pompe péristaltique aspirante refoulante qui peut entretenir un faible courant de liquide physiologique et permet d'assurer la circulation du perfusé dans l'intestin de l'anguille.

La perfusion est réalisée en circuit fermé. Le perfusé est une solution de Ringer qui a la même pression osmotique que le plasma de l'anguille (9‰ de NaCl).

L'addition d'un marqueur isotopique permet de déterminer la quantité de soluté absorbée.

In Vitro : La méthode utilisée est celle des bandes intestinales décrite chez les mammifères par Agar et al. (1954) et par Crane et Mandelstan (1960). Elle consiste à prélever l'intestin, le

séparer en deux segments antérieur et postérieur et découper des bandes le long de chaque partie de l'intestin de l'anguille, les peser et les incuber dans une solution saline d'acide aminé préalablement oxygénée qui doit respecter leur intégrité structurale et fonctionnelle. Comme pour la technique *in vivo*, la présence d'un marqueur isotopique (glycine ^{14}C) permet la détermination des quantités d'acide aminé absorbées par le tissu intestinal.

Calcul statistique

Les résultats sont donnés sous forme de moyennes de plusieurs répétitions suivies des erreurs standard. La comparaison de plusieurs moyennes entre elles a été réalisée à l'aide du test F de Fischer connu sous le nom d'analyse de variance. Si le test F est significatif, une comparaison des moyennes deux à deux est effectuée par le test de Duncan (Duncan, 1951).

III - RESULTATS

Effet de la température

La mesure du transport des 3 substrats à différentes températures a été effectuée *in vivo* pendant 30 minutes. Les résultats exprimés en μM par gramme de tissu intestinal frais, regroupés dans la figure 1, révèlent que le transport du sucre, de l'acide aminé et du sucre aminé sont sensibles à la variation de la température. En effet, la figure 1 montre que la quantité absorbée augmente avec la température et ceci pour les 3 substrats.

Pour étudier l'action de la température sur les phénomènes vitaux, il est classique d'utiliser la règle des coefficients de température de Van't Hoff. Cette loi revient à dire qu'à chaque augmentation de la température de 10C° , la vitesse du phénomène est multipliée par un coefficient Q10 (Dawes, 1975). Le Q10 est un paramètre qui renseigne sur la nature du phénomène mis en jeu au cours de l'absorption intestinale. Les valeurs du Q10 de la majorité des réactions enzymatiques sont comprises entre 1,5 et 3,5. En revanche pour un phénomène de diffusion le Q10 est de l'ordre de 1,26 (Lehninger, 1975). Les valeurs de Q10 (tableau 1) pour les 3 substances sont de l'ordre de 2 pour l'intervalle $15^\circ\text{C} - 25^\circ\text{C}$. Ces résultats indiquent que les transports des 3 solutés organiques étudiés ont un caractère métabolique.

Pour avoir une idée de l'effet de la température sur le transport intestinal, indépendamment de son effet sur le cœur et la circulation d'une part et de la respiration d'autre part, nous avons étudié à différentes températures, l'absorption d'un de ces solutés, la glycine, *in vitro*. Deux portions différentes de l'intestin ont été considérées, la partie antérieure et la partie postérieure. Les résultats montrent que les quantités de glycine retenues par les bandes intestinales antérieures et postérieures augmentent avec la température (figure 2). Ces résultats révèlent aussi que, dans les mêmes conditions, la quantité de glycine fixée par l'intestin

postérieur est plus importante que celle retenue par l'intestin antérieur. Les valeurs du Q10 (tableau 2) diminuent lorsque la température dépasse 25°C pour les deux segments de l'intestin.

Les effets de la température sur la vitesse d'une réaction enzymatique peuvent être analysés en appliquant la loi d'Arrhénius. Cette loi permet de déterminer l'énergie d'activation (Ea) qui correspond à l'énergie nécessaire à la réaction. Dans le cas d'une réaction enzymatique, c'est l'énergie nécessaire à la combinaison de l'enzyme et de son substrat ou à la transformation du complexe enzyme substrat en produit. Dans le cas de transfert intestinal c'est l'énergie exigée pour que le substrat puisse traverser la bordure en brosse de l'entérocyte.

En 1989, Arrhénius proposa la relation suivante entre la vitesse de réaction et la température :

$$\text{Log } V = - \frac{E_a}{2,303 RT} + K$$

avec V = vitesse de la réaction, R constante des gaz (=1,987 par degré et par mole), T température absolue et K une constante qui dépend du système.

La valeur de l'énergie d'activation peut être obtenue à partir de la pente de la droite exprimant log (V) en fonction de 1/T (Dawes, 1975).

Le transport d'une mole de glucose ou d'une mole de glycine nécessite la même quantité d'énergie. En revanche l'énergie d'activation assurant le transport d'une mole de glucosamine est plus importante (figure 3). In vitro, l'intestin antérieur et l'intestin postérieur exige la même quantité d'énergie d'activation pour le transport d'une mole de glycine. Cette quantité est moins importante que celle assurant le transport de la même mole in vivo (figure 4).

Effet du sodium

L'absorption du glucose et de la glucosamine a été analysée en absence et en présence de sodium à différentes concentrations. Toutes les solutions sont iso-osmotiques. Pour équilibrer la pression, le manque de sodium est remplacé par des quantités équimolaires de PEG 600. Les résultats de 30 minutes de perfusion montrent que l'uptake de ces deux substances diminue avec la réduction de la concentration en sodium dans le liquide de perfusion (figure 5). Par conséquent les transport de ces deux substances comprennent une composante sodium dépendante.

Effet de l'ouabaïne

L'ouabaïne à la concentration $10^{-4}M$ provoque une inhibition significative à 1% d'erreur du transport du glucose et de celui de la glucosamine (figure 6). Les inhibitions sont respectivement de 45% sur le glucose et de 30,2% pour la glucosamine.

IV - DISCUSSION

Les résultats concernant l'action de la température sur l'absorption in vivo du glucose, de la glycine et de la glucosamine chez l'anguille sont conformes aux données classiques de l'activation thermique des phénomènes biologiques. En effet, l'élévation de la température de perfusion, dans les limites physiologiques, agit favorablement sur le transfert des 3 substrats étudiés de la lumière intestinale vers les milieu intérieur de l'animal. Cette stimulation est maximale dans l'intervalle de température $20^{\circ} - 25^{\circ}C$ pour la glycine et elle est de 61% alors qu'elle ne représente que 39% dans l'intervalle $15^{\circ}C - 20^{\circ}C$. En qui concerne le glucose et la glucosamine l'élévation de la température de 15° à $20^{\circ}C$ ainsi que celle de 20° à $25^{\circ}C$ provoquent une augmentation de l'ordre de 50% (51% et 49% pour le glucose ; 53% et 50% pour la glucosamine). En revanche l'élévation de la température de 25° à $30^{\circ}C$ est suivie d'une stimulation moins importante que précédemment pour les trois substrats. Elle est respectivement de 8% pour le glucose, 4% pour le glycine et 16% pour la glucosamine. Cet effet favorable de la température sur le transport intestinal de certaines substances a été signalé chez d'autres espèces de poissons marins et dulcicoles: tels que *Tinca tinca* (Buclon et al., 1963 ; Buclon et Cartier , 1972) *Scorpaena porcus* (Pérès et Rigal, 1971), *Salmo gairdneri* (Bogé et al. 1975, 1976), le poisson rouge (Smith, 1966) la dorade (Sellami et al. 1980).

Pour analyser l'effet de la température, certains auteurs ont utilisé le Q10 comme base de renseignement concernant les processus intervenant dans l'absorption intestinale. Dans notre étude, la détermination du Q10 montre que dans l'intervalle $15^{\circ}C - 25^{\circ}C$ les valeurs du Q10 sont supérieure à 2 pour les trois substrats (tableau 1). En revanche dans l'intervalle $20^{\circ}C - 30^{\circ}C$ les Q10 sont inférieurs à 2 mais restent supérieurs à 1,5. Il est permis de penser que l'élévation de la température, engendre non seulement un accroissement de la diffusion passive par augmentation de l'agitation thermique des molécules (kruh, 1975) mais aussi une stimulation du transport intestinal des substances étudiées à caractère métabolique. Des résultats similaires ont été obtenus par certains auteurs sur d'autres espèces de poissons. En effet, pour la glycine et dans l'intervalle $15^{\circ}C - 25^{\circ}C$, des valeurs de Q10 proches de 2 ont été enregistrées: 1,87 chez la truite (Bogé, 1979), 1,91 chez le muge, *Mugil auratus* (Tritar et al. , 1983) et 2,2 chez la dorade (Sellami et al., 1980). Il a été signalé que dans l'intervalle $20^{\circ} - 30^{\circ}C$, les valeurs de Q10 baissent pour les 3 solutés testés. Certains auteurs expliquent cette baisse comme une des premières manifestations d'une hypoxie des tissus due au déficit en oxygène qui apparaît aux fortes températures et qui est la conséquence d'une réduction

progressive de la solubilité de l'oxygène dans l'eau en plus de l'augmentation des besoins des tissus (Heath et Hugues, 1973 ; Pérès et al., 1973 ; Bogé, 1979).

L'étude in vitro montre que le tissu intestinal isolé est plus vulnérable à l'élévation de la température. En effet pour la glycine l'action stimulatrice de l'augmentation de la température est retrouvée mais les valeurs de Q10 pour les deux segments de l'intestin sont inférieures à celles calculées in vivo, dans l'ensemble, en particulier pour l'intervalle 20°C - 30°C où les valeurs de Q10 deviennent inférieures à 1,5. Il est possible que l'élévation de la température provoque une altération des composantes tissulaires auxquelles échappent l'intestin in vivo.

Cependant, les résultats in vivo et in vitro montrent que les valeurs de Q10 sont, dans l'ensemble, supérieures à 1,5 ce qui indique la nécessité d'une certaine quantité d'énergie pour tous les transferts étudiés. L'application de la loi d'Arrhénius permet de déterminer la quantité d'énergie exigée par chaque molécule et dans les conditions expérimentales choisies. Nos résultats montrent qu' in vitro, les deux segments de l'intestin ont la même exigence d'énergie d'activation pour la fixation d'une mole de glycine. Cette quantité d'énergie est plus faible que celle nécessaire pour le transport intestinal de la même mole in vivo. Dans ces dernières conditions l'"uptake" du glucose et de la glycine nécessite la même quantité d'énergie d'activation mais la glucosamine a besoin d'une Ea plus importante. Par ailleurs, nos résultats indiquent qu'en général, les énergies d'activation calculées sont voisines des valeurs calculées chez d'autres espèces et même de classe différentes. A cet égard Legal et Crawhall (1968) ont trouvé des valeurs de Q10 de 2 et 1,5 pour l'accumulation de la cystine et de la cystéine par le cortex rénal du rat et ils ont déterminé les Ea qui étaient respectivement de 13,5Kcal/mole pour la cystine et 7,25Kcal/mole pour la cystéine. L'énergie d'activation nécessaire pour le transport de la glycine par l'intestin de poulet est 9,6Kcal/mole avec un Q10 de 1,7 (Nelson et Lerner, 1970). Chez un autre poisson la truite, le transport de la glycine par la partie moyenne de l'intestin exige 8,2Kcal/mole alors que la partie postérieure n'exige que 7,0Kcal/mole (Bogé, 1979).

L'ensemble de nos résultats montre que l'"uptake" des 3 solutés utilisés nécessite de l'énergie ce qui indique la mise en jeu de transporteurs. Certains auteurs ont essayé d'élucider l'intervention de transporteurs. C'est ainsi que Nelson et Lerner (1970) ont montré que l'élévation de la température fait varier les paramètres cinétiques du transport de la méthionine par l'intestin du poulet. La vitesse maximale augmente avec la température mais le Km reste inchangé. Ce qui révèle l'accélération du fonctionnement du transporteur par la température. Une autre étude a montré que la vitesse et le Km peuvent varier simultanément avec la variation de la température. Les auteurs pensent que le transport du glucose par l'intestin du cobaye met en jeu deux systèmes un appelé LTS (Low - Temperature - Sensitive system) et

un autre appelé HTS (High Temperature - Sensitive System) (Brot - Laroche et al., 1986). Il serait intéressant de chercher ces systèmes dans le modèle que constitue l'intestin de l'anguille.

La dépendance au sodium des systèmes de transports est largement étudiée chez les mammifères. Chez les poissons, certains travaux montrent que cet ion est impliqué dans l'"uptake" de quelques substances organiques mais les études restent peu nombreuses. Nos résultats montrent que le manque de sodium réduit l'absorption des 2 substrats étudiés à savoir le glucose et la glucosamine avec des pourcentages variables. Le transport du sucre aminé est plus sensible à l'ion sodium que celui du sucre simple. En effet, la réduction du taux de sodium du milieu de perfusion de 30% réduit légèrement l'absorption du glucose (8%) en revanche celle de la glucosamine diminue d'une manière significative (32%). La substitution de 60% du sodium provoque des inhibitions significatives des deux substances. Ces inhibitions représentent respectivement 25% et 54%. En absence de sodium le transport du glucose décroît de 46% et celui de la glucosamine de 65%.

Nos résultats confirment ceux d'autres travaux effectués chez la même espèce, l'anguille qui mentionnent que l'"uptake" du glucose, de l'alanine, de la proline et de la lysine par la bordure en brosse intestinale nécessite du sodium (Storelli et al., 1986 ; Maffia et al., 1990 ; Vilella et al., 1990).

Par ailleurs, la dépendance du transport de certains solutés organiques à l'ion sodium a été mise en évidence chez d'autres espèces de poissons. En effet, chez le poisson rouge, l'addition de sucre ou d'acides aminés du côté muqueux de l'intestin provoque une augmentation du courant de court circuit transépithélial. Les auteurs, attribuent cette variation à une entrée couplé de sodium et de sucre ou d'acide aminé (Albus et Henkelom 1976, Albus et al., 1983). L'absence de sodium atténue significativement le transport de la glycine par l'intestin de la truite arc-en-ciel (Bogé et al., 1979). Chez *Pseudopleuronectes americanus*, le transport intestinal du glucose et celui de la L. alanine sont sodium dépendants (Eveloff et al., 1980).

Par conséquent nos résultats suggèrent la présence d'une composante sodium-dépendante dans le transport du glucose et dans celui de la glucosamine qui représente respectivement 46% et 65% du transport total.

L'addition de l'ouabaïne à la concentration $10^{-4}M$ inhibe l'absorption du glucose de 45% et celui de la glucosamine de 30%. Ces résultats confirment la dépendance énergétique du transport de ces deux solutés. Des effet similaires ont été obtenus chez d'autres poissons. Ce glucoside inhibe fortement le transport intestinal du glucose chez le poisson rouge (Albus et Henkelom, 1976) et réduit de 50% l'"uptake" de la glycine par l'intestin de la truite (Bogé et al., 1979).

La sensibilité à l'ouabaïne qui est connue comme inhibiteur métabolique spécifique de la Na/K ATPase peut être expliquée par 2 phénomènes : (1) elle indique que le transport de ces 2 substances comprend une composante active qui nécessite de l'énergie et la diminution de la production d'énergie par le blocage de la Na/KATPase inhibe le transport (2) toujours par le blocage de la Na/KATPase, il va y avoir abolition du gradient sodium ce qui va atténuer les transports du glucose et de la glucosamine puisque ils sont sodium-dépendants.

Tableau 1: Etude in-vivo des effets de la température sur le transport du glucose, de la glycine et de la glucosamine par l'intestin de l'anguille: détermination des Q_{10} .

Intervalle Température Substrat	15°C - 25°C	20°C - 30°C
Glucose	2,22	1,60
Glycine	2,24	1,67
Glucosamine	2,02	1,74

Tableau 2: Etude in-vitro des effets de la température sur le transport de la glycine par l'intestin antérieur et postérieur de l'anguille: détermination des Q_{10} .

Segment Int. IntervalleTemp.	Intestin antérieur	Intestin postérieur
5°C - 15°C	1,63	1,97
10°C - 20°C	2,04	1,93
15°C - 25°C	1,61	1,46
20°C - 30°C	0,86	1,45

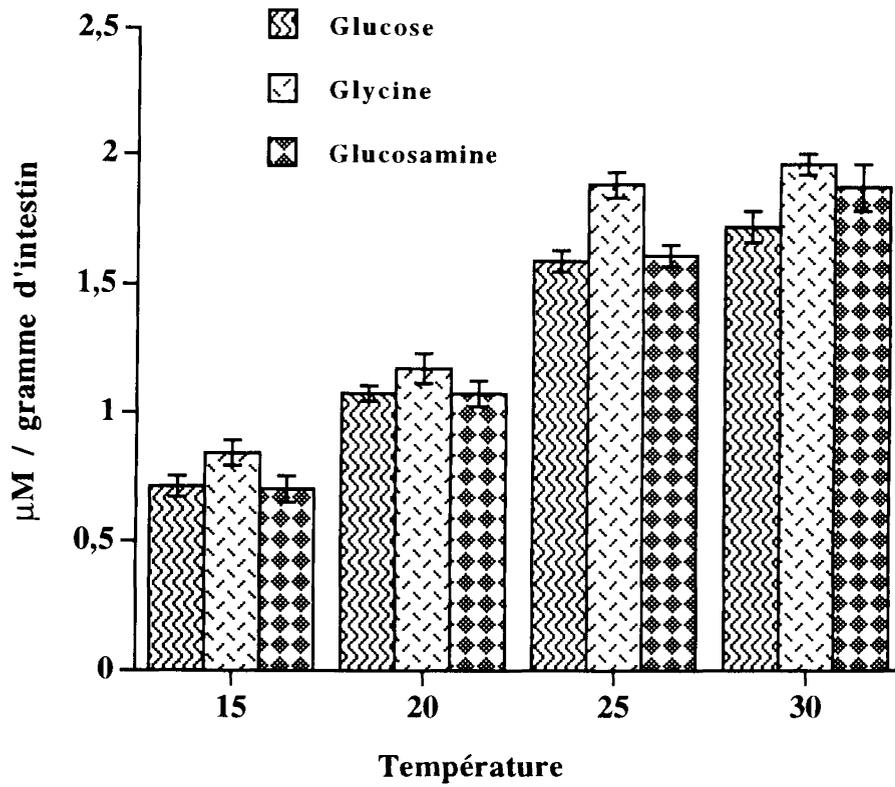


Figure 1: Effets de la température sur le transport in vivo du glucose, de la Glycine et de la Glucosamine par l'intestin de l'Anguille. Durée de la perfusion 30 minutes; concentration du substrat 0,5mM.

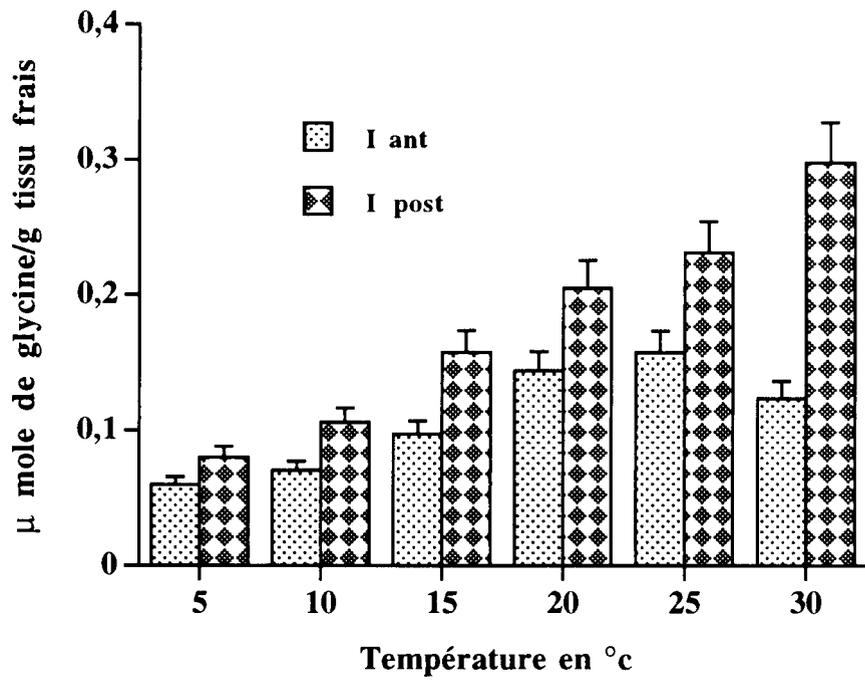


Figure 2: Effets de la température sur le transport in vitro de la Glycine par l'intestin de l'Anguille. Durée de l'incubation 10 minutes; concentration du substrat 0,5mM.

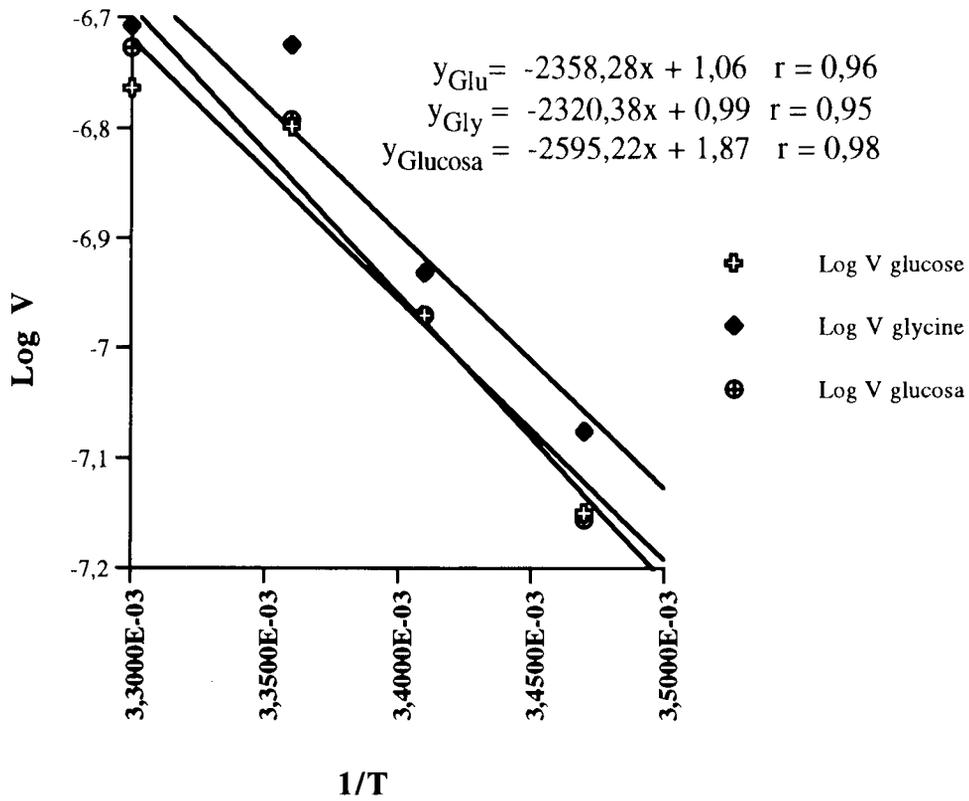


Figure3: Calcul de l'énergie d'activation (Ea) selon la loi d'Arrhenius pour le transport intestinal du glucose (Ea=10,79 Kcal), de la glycine (Ea=10,62 Kcal) et de la glucosamine (Ea=11,88 Kcal) chez *Anguilla anguilla*.

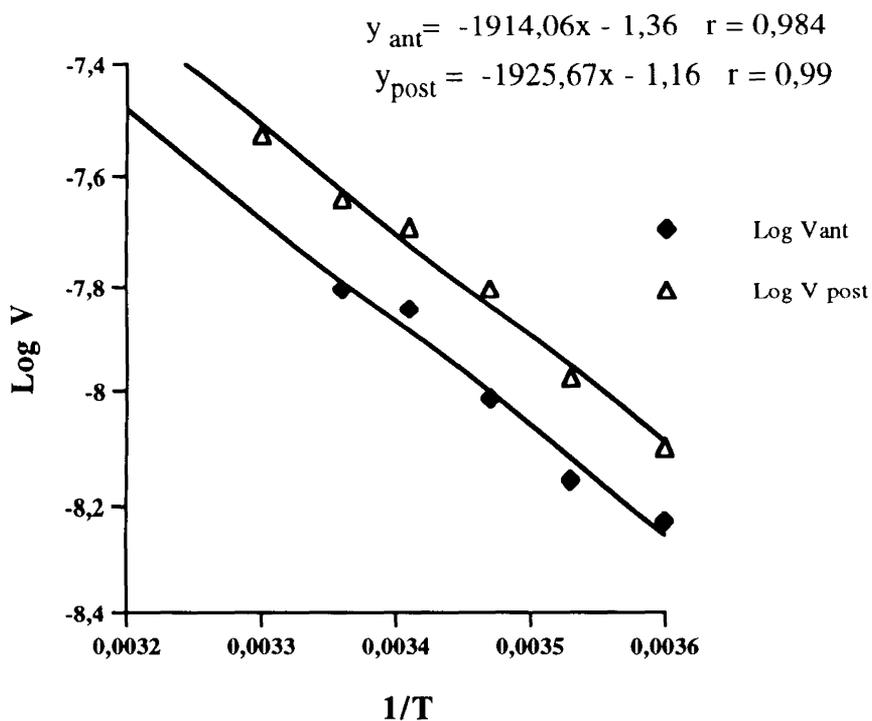


Figure4: Calcul de l'énergie d'activation (E_a) selon la loi d'Arrhenius pour le transport in-vitro de la glycine par l'intestin antérieur ($E_a=8,76$ Kcal) et l'intestin postérieur ($E_a=8,81$ Kcal) chez *Anguilla anguilla*.

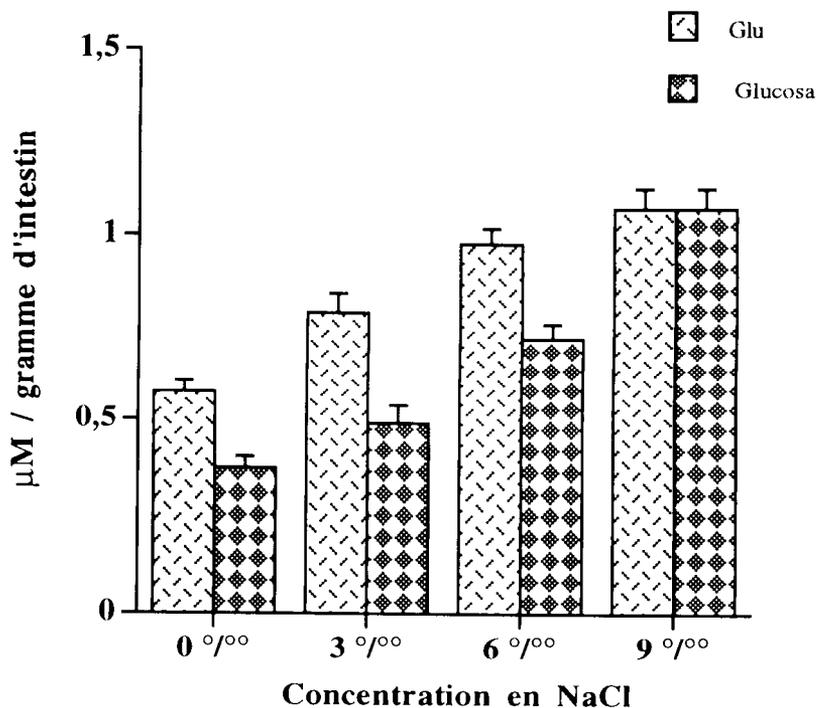


Figure 5: Effet du sodium sur le transport in vivo du Glucose et de la Glucosamine par l'intestin de l'Anguille. Température 20°C; concentration du substrat 0,5mM; durée de la perfusion 30 minutes.

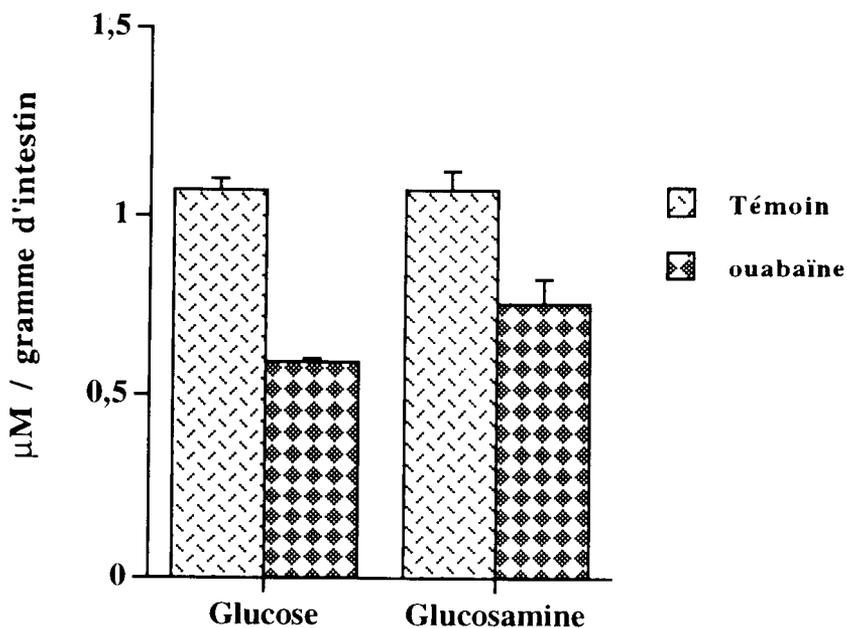


Figure 6: Effet de l'ouabaine à la concentration $10^{-4}M$ sur le transport in vivo du Glucose et de la Glucosamine par l'intestin de l'Anguille. Durée de la perfusion 30 minutes; concentration du substrat 0,5mM; température 20°C.

BIBLIOGRAPHIE

- Agar W. T., Hird F. J. R. et Sidhu G. S.** (1954). The uptake of amino acids by the intestine. *Biochim. Biophys. Acta*, 14, 80-84.
- Albus, H., Lippens F., Siegenbeek van Heukelom, J.**(1983). Sodium-dependent sugar and amino acid transport in isolated goldfish intestinal epithelium: electrophysiological evidence against direct interactions at the carrier level. *Pfluegers Arch.* 398: 10-17.
- Albus, H. and Siegenbeek van Heukelom, J.** (1976). The electrophysiological characteristics of glucose absorption of the goldfish intestine as compared to mammalian intestines. Press. Printed in Great Britain. *Comp. Biochem. Physiol.*, Vol. 54 A, 113-119.
- Bogé G.** (1978). Recherches concernant l'absorption intestinale du glycocole chez la truite arc-en-ciel (*Salma gairdneri R.*): mise en évidence in vitro et in vivo de ses caractéristiques et de l'influence de quelques facteurs du milieu. *Ann. Inst. M. Pacha*, 11, 118-146.
- Bogé G., Rigal A. et Pérès G.** (1974). L'absorption intestinal "in vitro" du glycocole et du sodium chez la truite (*Salmo gairdnerii*) en fonction de la température. *Cah. Labo. Rydrobiol. Montereau*, 1, 33-40.
- Bogé G., Rigal A. et Pérès G.** (1981). Rates of in vivo intestinal absorption of glycine and glycyglycine by rainbow trout (*Salmo gairdneri R.*). *Comp. Biochim. Physiol.*, 69A, 455-459.
- Bogé G., Rigal A. et Pérès G.** (1975). Influence de la température d'acclimatation sur l'absorption intestinale du glycocole chez la Truite Arc en Ciel. *Cah. Lab. Hydrobiol. Montereau*, 2, 35-38.
- Bogé G., Rigal A. et Pérès G.** (1976). Effets associés de l'hypoxie et des variations de la température sur l'absorption intestinale in vitro du glycocole chez la Truite Arc en Ciel (*Salmo gairdnerii R.*). *Cah. Lab. Hydrobiol. Montereau*, 3, 21-24.
- Bogé G., Rigal A. and Pérès G.** (1982). A study of energized transport mechanisms of glycine absorption by the rainbow trout (*Salmo gairdnerii R.*). *Comp. Biochem. Physiol.*, Vol. 64A, 537-541.
- Brot- Laroche E., Serrano M. A., Delhomme B. and Alvarado F.** (1986). Temperature sensitivity and substance specificity of two distinct Na⁺-activated D-glucose transport systems in guinea pig jejunal brush border membrane vesicles. *J. Biological Chemistry*, Vol. 261, N°14, 6168-6176.

- Buclon M. et Cartier M.** (1972). Influence de quelques paramètres sur les flux des acides aminés à travers le tube digestif de la Tanche (*Tinca tinca L.*). C. R. Soc. Biol., 166, 993-995.
- Buclon M., Joud J. et Pérès G.** (1963). Effet de la température sur l'absorption intestinale du glyco-colle chez la tanche (*Tinca tinca L.*). J. Physiol. Paris, 55-214.
- Buclon M., Pérès G. et Fontaine M.** (1963). De l'absorption intestinale du glyco-colle chez la Roussette (*Scyliorhinus canicula*). C. R. Acad. Sc. Paris, t. 257, 4039-4041.
- Cartier M., Buclon M. and Robinson J. W. L.** (1979). Preliminary studies on the characteristics of phenylalanine and B- methyl-glucoside transport in the tench intestine in vitro. Comp. Biochem. Physiol., Vol. 62A, 303-370.
- Chen T. S. T. and Huang K. C.** (1972). Structural specificity in the intestinal transport of hexoses, tyrosine derivatives and electrolytes in freshwater catfish. J. Pharmac. exp. Therap. 180, 777-783.
- Crane R. K. et Mandelstam P.** (1960). The active transport of sugar by various preparations of Hamster intestine. Biochim. Biophys. Acta, 45, 460-476.
- Crane R. K.** (1962). Hypothesis for mechanism of intestinal active transport of sugars. Federation Proc., 21, 891-895.
- Crane R. K.** (1977). The gradient hypothesis and other models of carrier mediated active transport. Rev. Physiol. Biochim. Pharmacol., 78, 101.
- Dawes. E.A.** (1975) Problèmes de Biochimie. Ed Masson et Cie
- Duncan D. B.** (1951). A significance test for differences between ranked treatments in an analysis of variance. Va. J. Sci., 2, 171-189.
- Eveloff, J., Field, M., Kinne, R. and Murer, H.,** 1980. Sodium-cotransport systems in intestine and kidney of the winter flounder. J. Comp. Physiol., 135, 175-182.
- Garg V. K. and Agrawal V. P.** (1982). In vitro intestinal transport of D-Glucose and D-Xylose in 2 teleosts. Z Tier physiol. Tierernaehr Futtermittelkd., 46 (5), 269-273.
- Heath A. G. et Hugues G. M.** (1973). Cardiovascular and respiratory changes during heat stress in Rainbow Trout (*Salmo Gairdneri*). J. Exptl. Biol., 59, 323-338.
- Herrera E. and Jordana R.** (1973). The effect of temperature and absence of sodium on the oxygen uptake, water and galactose transfert by the intestinal sacs of fish *Gobius paganellus L.* Rev. esp. Fisiol., 29, 83-88.

- Ingham L. and Arme C.** (1977). Intestinal absorption of amino acids by rainbow trout, *Salmo gairdneri* (Richardson). J. Comp. Physiol. 117B,323-334.
- Kruh J.** (1975). Biochimie. Etude médicale et biologique. Ed. Herman. Paris.
- Lehninger L. A.** (1975). Biochimie. Flammarion medecine sciences. Seconde edition. Bases moléculaires de la structure et des fonctions cellulaires. 185-793.
- Maffia, M., Cassano, G., Marcucci, D., Vilella, S. and Storelli, C.** (1990) . The Na⁺ dependent proline carrier, of eel intestinal brush-border membrane, sequentially binds proline and then Na⁺. Biochim. Biophys. Acta, 1027, 8-16.
- Nelson K. M. and Lerner J.** (1970). A distinct, Na⁺-dependent glycine transport system in Avian small intestine. Biochim. Biophys. Acta, 203, 434-444.
- Pérès G. et Rigal A.** (1971). De l'influence exercée par la température du milieu ambiant sur l'absorption intestinale du glyco-colle chez la Rascasse (*Scorpaena porcus*). Rapp. Comm. Int. Mer Médit., 20, 471-472.
- Pérès G., Bogé G. et Rigal A.** (1973). L'hypoxie du système nerveux central peut-elle être la cause principale de la mort du poisson soumis à une température ambiante relativement élevée. C. R. Soc. Biol. t 167, n°3-4, 494-498.
- Read C. P.** (1967). Studies on membrane transport. I. A common transport system for sugars and amino acids. Biol. Bull. 133, 630-642.
- Skadhauge E. et Maetz J.** (1967). Etude d'absorption intestinale d'eau et d'électrolytes chez *Anguilla anguilla* adaptée à des milieux de salinités diverses. C.R. Acad. Sci. Paris, 265, 347-350 et 923.
- Segal S. et Crawhall J. C.** (1968). Characteristics of cystine and cysteine transport in Rat Kynedey cortex slices. Proc. Natl. Acad. Sci. US., 59, 231-237.
- Sellami-Zribi A., Tritar B. et Pérès G.** (1980). Biologie et physiologie digestive de la Dorade (*Sparus aurata* L.). Influence de la température sur l'absorption intestinale du glyco-colle. Ann. Inst. Michel Pacha.,12, 38-45.
- Smith M. W.** (1966). Influence of temperature acclimatization on sodium-glucose interactions in the goldfish intestine. J. Physiol., 182, 574-590.
- Smith, M. W.,** (1970). Selective regulation of amino acid transport by the intestine of goldfish (*Carassius Auratus* L.). Comp. Biochem. Physiol., 35: 387-401.
- Smith M. W. and Ellory J. C.** (1971). Sodium-amino acid interaction in the intestinal epithelium. Phil. Trans. R. Soc. B, 262, 131-140.

Storelli, C., Vilella, S. and Giuseppe, C. (1986). Na-dependent D-glucose and L-alanine transport in eel intestinal brush border membrane vesicles. *Am. J. Physiol.* 251 (Regulatory integrative comp. *Physiol.* 20) : R463-R469.

Storelli C., Vilella S., Romano M. P., Maffia M. and Cassano G. (1989). Brush border amino acid transport mechanisms in carnivorous eel intestine. *Am. J. Physiol.*, 257 (Regulatory Integrative Comp. *Physiol.*, 3). R 506-510.

Tesch, F.W. (1977). *The Eel*. London: Chapman & Hall.

Tritar B., Ketata-Frikha N., Ben Ali H., Bogé G. et Pérès G. (1983). Etat actuel de nos recherches concernant la physiologie digestive de trois espèces de muges, absorption intestinale du glycoColle et du glucose, consommation d'oxygène par le tissu intestinal. *Rapp. Comm. int. Mer-Medit.*, 28, 5, 133-134.

Vilella, S., Ahearn, G. A., Cassano, G., Maffia, M. and Storelli, C. (1990). Lysine transport by brush border membrane vesicles of eel intestine: interaction with neutral amino acids. *Am. J. Physiol.* 259 (Regulatory Integrative Comp. *Physiol.* 28): R1181-R1188.