

Y A-T-IL PLUS D'UN « ESPACE EXTRACELLULAIRE » CHEZ LES CRUSTACÉS DÉCAPODES ?

par

Emile Zuckerkandl

Station Biologique, Roscoff

Comme le titre l'indique, il s'agit ici d'une question posée et non d'un problème résolu. Les observations dont il sera fait état sont incomplètes. Si elles sont publiées néanmoins, c'est en raison de l'intérêt que présentent, pour la physiologie comparée de la circulation, les conceptions tirées des données disponibles. D'autres recherches, que l'auteur ne peut poursuivre lui-même, devront confirmer ou infirmer ces conceptions.

I. — Les difficultés de la mesure du volume sanguin par les méthodes de dilution

Au cours d'un travail sur l'économie d'un oligo-élément chez le crabe *Maia squinado* (Zuckerkandl, 1960), la nécessité de mesurer le volume sanguin a conduit à essayer diverses méthodes de dilution de substances injectées. Ces essais ont échoué, mais leur échec même a mis en relief certaines particularités de la circulation chez ce Crustacé Décapode.

Le bleu Evans, très employé pour les mesures de volume sanguin (Price et coll., 1942 ; King et coll., 1943 ; Gregersen et coll., 1943 ; Rawson, 1943 ; Overberg et coll., 1947 ; Miller, 1947 ; Remmer, 1950), s'est avéré très toxique pour *Maia*. Un ensemble d'essais a montré que ce colorant, à doses égales, est plus toxique injecté dans le péricarde que dans un sinus à la base d'une patte, entre basipodite et ischiopodite. Une dose de 0,25 mg par 100 g de crabe, injectée dans le sinus, permet à *Maia* de survivre, tandis que la même dose, administrée intrapéricardialement, est mortelle. Dans ce dernier cas la distribution du colorant est plus générale. À travers les membranes articulaires et les sternites thoraciques faiblement translucides, il est possible de voir qu'injecté à la base d'une patte le colorant est très

inégalement distribué. On ne peut incriminer une absorption intense du colorant par les tissus autour du site de l'injection. Un fragment de muscle de *Maia*, immergé pendant dix minutes dans de l'eau de mer contenant du bleu Evans et rincé ensuite à l'eau de mer pure, ne retient pas de couleur sur ses parties intactes.

Prenons le cas d'une *Maia* ayant reçu une injection de bleu Evans entre le basipodite et l'ischio-podite du deuxième péréiopode gauche. Son tonus baisse fortement après vingt minutes, et l'animal meurt après une heure environ. On peut supposer qu'un brassage efficace du sang a eu lieu au moins pendant le premier quart d'heure. Mais 60 minutes après l'injection, seuls les péréiopodes 2 et 1, ainsi que le sternite antérieur central, paraissent nettement colorés par transparence. Un prélèvement de sang entre le basipodite et l'ischio-podite du cinquième péréiopode droit révèle qu'aucune trace décelable du colorant n'a encore atteint ce point. Ce résultat est d'autant plus significatif qu'après la « mort » des animaux tués par le bleu Evans le cœur continue à battre pendant un certain temps. La circulation ne doit pas être complètement abolie.

La « mort » d'une *Maia* ne peut être définie que d'une manière arbitraire. J'ai utilisé comme critère l'absence simultanée des trois réflexes suivants ; battement des antennes ; réflexe du pédoncule oculaire au toucher ; réflexe de défense lorsqu'on décolle l'abdomen du bouclier thoracique. En l'absence de ces réflexes, fréquemment, le cœur bat encore. Le fait que l'action toxique du bleu Evans ne s'exerce pas sur le cœur est en accord avec l'observation de Prosser et Weinstein (1950) sur l'écrevisse *Cambarus*.

Prosser et Weinstein (1950) ont injecté dans le cœur de *Cambarus virilis* des doses de bleu Evans variant entre 0,2 et 1,0 mg/100 g et rapportent que les animaux ont survécu au moins 24 à 48 heures. *Maia*, plus sensible à ce toxicité, survit à une injection intrapéricardiale de 0,1 mg de colorant par 100 g. Cette quantité donne une concentration trop faible pour permettre un bon dosage, même en exploitant la bande d'absorption dans l'ultra-violet à 321 m μ . Mentionnons que chez les Vertébrés le seuil de la toxicité du bleu Evans est beaucoup plus élevé. Ainsi, à raison de 2 mg/100 g il n'exerce aucun effet toxique sur les rats (Reeve, 1948).

J'ai répété avec le bleu Geigy 536 med., également employé chez les Vertébrés pour la mesure du volume sanguin (Somogyi et coll., 1938 ; Somogyi, 1941), les observations faites avec le bleu Evans. Ce colorant ne diffère du bleu Evans que par l'absence de deux groupements méthyle. Comme le bleu Evans, le bleu Geigy est mortel aux doses mesurables lorsqu'on l'injecte dans le péricarde. Après injection dans un sinus, on peut contacter visuellement, par translucidité, sa distribution inégale. Ici encore l'action toxique ne s'exerce pas sur le cœur. Cette action semble d'ailleurs très variable selon les espèces : une injection de 1 ml contenant 1 mg de bleu Geigy dans un sinus à la base d'une patte d'un *Carininus moenas* pesant 56 g a été parfaitement tolérée.

Le bleu trypan, qui ne diffère du bleu Evans que par la position de deux groupements sulfone, est un peu mieux supporté par *Maia* que

le bleu Evans. Mais les doses non toxiques sont encore trop faibles pour les besoins de l'analyse.

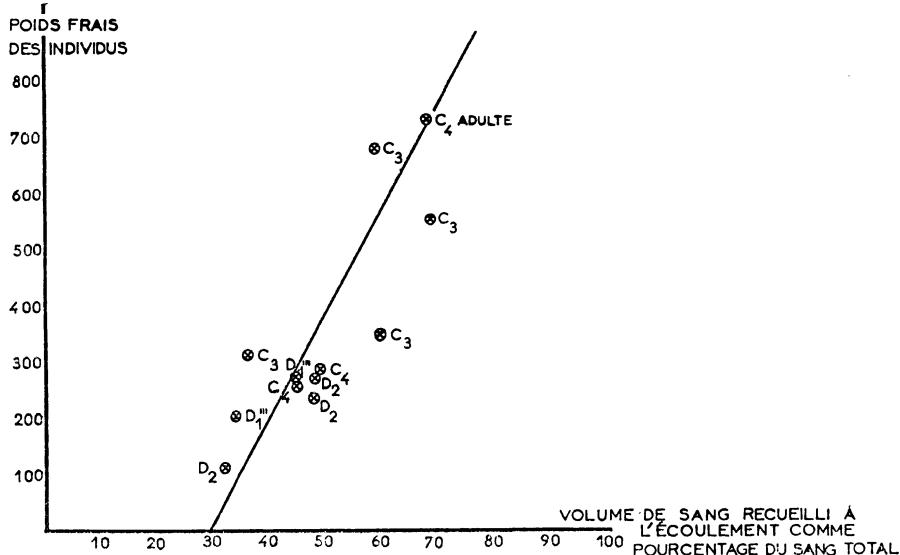
Etant donné la proximité, sur les noyaux latéraux de la molécule de bleu Evans, de bleu Geigy et de bleu trypan, d'un groupement aminé et d'un groupement hydroxyle, on pouvait songer à expliquer la toxicité de ces colorants pour *Maia* par la chélation d'un métal. Effectivement l'addition de sulfate de cuivre au bleu Evans produit un virage au violet (cependant que l'on n'observe pas, visuellement, de virage à l'addition de chlorure ferrique). Resterait à expliquer la faible toxicité du bleu Evans pour les Vertébrés et, surtout, le fait que *Maia* tolère, par ailleurs, sans aucun signe d'intoxication, l'injection de diéthylthiocarbamate (20 mg injectés à une *Maia* d'environ 300 g). Il était intéressant d'essayer le rouge Congo, qui appartient également au groupe des colorants azoïques, mais ne possède pas d'hydroxyle face à la fonction amine. A moins d'un enroulement total de la molécule sur elle-même, la chélation d'un métal n'est ici pas possible. Une *Maia* de 1 kg a reçu une injection intrapéricardiale de 10 mg de rouge Congo. L'action est puissamment毒ique, mais, vu la dose administrée, nettement moins que celle du bleu Evans. Après 80 minutes il subsiste de faibles réflexes. Dans la mesure où un certain mode d'enroulement de la molécule de colorant pourra être écarté, cette expérience démontrera que l'action toxicité des colorants de ce groupe n'est pas due principalement à la chélation d'un métal.

Après plusieurs autres essais, dont certains avec des substances qui paraissaient satisfaisantes et par leur faible toxicité et par la lenteur de leur élimination (polyvinylpyrrolidone), la mesure du volume sanguin par une méthode de dilution fut abandonnée. Non seulement la distribution des substances était dans tous les cas inégale et capricieuse, même après injection intrapéricardiale, mais en un même endroit du système des sinus le taux variait dans le temps et pouvait augmenter à nouveau après avoir décrû. Il était donc impossible d'extrapoler correctement les courbes obtenues vers le temps zéro. Sans doute l'évaluation d'un ordre de grandeur pouvait-elle être faite, et une moyenne représentative de l'espèce obtenue à partir d'un nombre de mesures suffisamment élevé. C'est ce que réalisèrent Prosser et Weinstein (1950).

2. — Le rapport entre le volume de sang recueilli par écoulement total et le volume corrigé à l'aide d'une méthode comportant le rinçage des tissus

Même après une dissection du crabe, une partie seulement du sang peut être recueillie par écoulement. Le reste est retenu dans les tissus par capillarité. En vue d'évaluer le volume de cette fraction résiduelle, un certain nombre d'animaux ont été privés de leur bouclier thoracique, et les membranes conjonctives largement enlevées, sans blesser les organes. Les tissus ont alors été rincés énergiquement à l'eau de mer. Des témoins ont montré que ce procédé n'extrait pas de protéines tissulaires. Le volume des eaux de rinçage a été mesuré, ainsi que leur teneur en protéines et celle du sang non dilué. En appliquant le facteur de correction tiré de ces données, on trouve que le volume sanguin « total » varie, chez une *Maia* pesant 100 g au début de son cycle, entre 70 ml après la mue et 17 ml avant la mue suivante. Les chiffres correspondant obtenus par écoulement sans rinçage des tissus sont de 30 et 8 ml respectivement. On ne recueille par écoulement, en moyenne, que 50 % du volume sanguin corrigé. Les données sont trop peu nombreuses pour l'étude de la variation de

ce pourcentage en fonction du cycle d'intermue, mais elles montrent qu'il s'accroît avec le poids des individus (graphique). Le volume



Le pourcentage du sang de *Maia* recueilli par écoulement, en fonction du poids des individus.

La meilleure droite a été tracée à l'aide de la méthode des moindres carrés.

corrigé s'avère supérieur au volume mesuré par Drach (1939) à l'aide de la méthode combinée de l'écoulement et du passage des tissus à la presse. Ce dernier procédé a pu extraire une partie du liquide intracellulaire et devrait en principe conduire à une erreur par excès. Dans ces conditions on peut se demander si la méthode du rinçage des tissus ne conduit pas à des valeurs surcorrigeées du volume, du fait que le liquide interstitiel serait plus riche en protéines que le sang circulant.

Quoi qu'il en soit, ces données établissent l'importance des espaces pouvant retenir le sang par capillarité. La circulation pourra y être réduite ou nulle, dans la mesure où n'y débouchent pas des artéries créant un courant.

3. — Le rapport entre l'accroissement à la mue de la masse de liquide extracellulaire et la dilution du sang circulant

A la mue, l'hémolymphe subit une très forte dilution (Drach, 1939). Mais, à en juger d'après le taux des protéines sériques, et en particulier de l'hémocyanine, cette dilution représente tout au plus la moitié de celle que l'on observerait si tout le liquide extracellulaire nouvellement incorporé s'était mélangé avec le sang circulant (Zuckerkandl, 1960). Au cours d'une intermue, le volume sanguin est réduit à un quart de sa valeur initiale. Ce facteur est très voisin du facteur

de dilution apparente subie lors de la mue par les corps qui y sont en solution (protéines sériques) ou en suspension (leucocytes, Drach, 1939). Au stade A d'une intermue nouvelle, le volume, apprécié en se référant à la dilution de l'hémocyanine, est du même ordre que le volume enregistré par écoulement du sang en A de l'intermue précédente. Le taux d'incorporation d'eau de mer à la mue et le taux de dilution de l'hémocyanine sont donc deux événements dans une certaine mesure distincts.

Plusieurs hypothèses explicatives peuvent être avancées. Mais il semble assez peu probable qu'elles puissent rendre compte de l'amplitude de l'écart observé entre le taux d'accroissement du liquide extracellulaire et le taux de dilution du sang circulant, si l'on ne fait appel également à l'hypothèse suivante : une part du liquide extracellulaire incorporé lors de la mue stagnerait longtemps dans des secteurs relativement isolés du circuit circulatoire et ne se mélangerait que très progressivement avec le sang circulant. Au moment de l'absorption d'eau de mer à la mue, il semble que seule soit incorporée au sang circulant une quantité d'eau qui lui confère un volume total voisin du volume liquide extracellulaire total — circulant et non circulant — du stade A précédent. Une partie de l'eau de mer absorbée par le crabe ne se comporterait donc pas autrement qu'une solution de colorant injectée dans un sinus à l'écart de la circulation active.

4. — L'existence d'une réserve de protéines au sein du système circulatoire

Maia est capable de subir de très fortes saignées, suivies d'injections d'eau de mer, sans que sa protéinémie tombe radicalement (Zuckerkandl, 1960). En pratiquant à la seringue, sur un même individu, dans les sinus à la base des pattes marcheuses, des prises de sang apparemment exhaustives, à raison d'une par jour, et en injectant de l'eau de mer à la place du sang prélevé, on observe, à en juger d'après des données réfractométriques, que le taux de protéines, même après la cinquième opération, ne descend en apparence pas au-dessous de 50 % de sa valeur initiale. Si ce chiffre demeure sujet à caution (Zuckerkandl, 1960), le phénomène est qualitativement établi. Cette observation confirme l'importance de la proportion d'hémolymphé retenue dans les tissus par capillarité. Elle établit d'autre part l'existence d'une sorte de réserve de protéines au sein du système circulatoire. Même saigné à blanc, le crabe conserve une quantité considérable de sang, sinon une quantité relativement supérieure encore de protéines sériques ; si bien que la saignée en soi ne met pas sa vie en danger, à condition que le liquide perdu soit rapidement remplacé par de l'eau de mer. En injectant de l'eau de mer à des *Maia* saignées à blanc à la seringue, j'ai obtenu une forte proportion de survies indéfinies. Il se peut que, dans la nature, une absorption d'eau de mer suive toute hémorragie importante, ainsi que le suggèrent les observations de Dambovicioanu (1932) sur la chute, consécutive à une hémorragie, du taux des protéines sériques chez *Astacus*.

La proportion de sang retenue par les tissus chez divers Crustacés

lors d'une saignée apparemment exhaustive a été établie par Morrison et Morrison (1952).

En saignant à blanc des *Cambarus virilis*, par égouttement à travers les blessures résultant de l'amputation de pattes, ces auteurs obtiennent en moyenne un volume de 8,6 ml/100 g. La fin du saignement est relativement abrupte, et semble correspondre à une quantité de sang définie. Or, utilisant une méthode de dilution à base d'injections de bleu Evans et de sulfocyanure, Prosser et Weinstein (1950) mesurent, chez la même espèce, un volume de 25 ml/100 g, soit trois fois plus. L'observation que j'ai faite sur *Maia* n'est donc pas un cas particulier. Dans le cas rapporté par Morrison et coll., on ne peut incriminer un arrêt du cœur pour expliquer l'arrêt prématûré de l'écoulement sanguin. Tant que ses attaches ligamentaires sont respectées, le cœur continue en effet à battre assez longtemps après l'arrêt de toute circulation. Une fois les grands sinus vidés, le sang restant — apparemment les deux tiers chez *Cambarus* — ne se rassemble donc pas de manière à réamorcer la circulation. Une partie du sang retenu par capillarité entre les organes après une saignée par écoulement est sans aucun doute du sang normalement circulant, puisque la méthode par dilution de substances injectées permet précisément de mettre en évidence, au bout de quinze minutes suivant l'injection, un volume sanguin plus considérable que la méthode par saignée.

5. — La pression sanguine chez *Maia squinado* et *Libinia emarginata*

Il est d'autant plus aisé de concevoir que le brassage du sang puisse être localement très faible ou nul que la pression hydrostatique est plus basse et que les différences de pression au sein du système sont plus réduites.

A ce propos il n'est pas inutile de rapporter quelques mesures de pression sanguine, obtenues avec des tubes capillaires selon un procédé décrit ailleurs (Zuckerndl, 1948) (1). Chez l'araignée de mer de la côte Est des Etats-Unis, *Libinia emarginata*, — il s'agit d'individus éloignés de leur mue précédente — la pression sanguine est variable mais, hors de l'eau, en général voisine de 2 cm d'eau dans le péricarde, de 6 cm dans le cœur et de 3 cm dans les pattes locomotrices. Sous l'eau la pression est augmentée. Chez des *Maia squinado* dures, maintenues hors de l'eau, la pression varie avec les individus, leur activité et le lieu anatomique de la mesure, entre — 2 et + 20 cm d'eau. Les pressions négatives parfois enregistrées étaient sans doute dues à l'absence de la pression qu'exerce normalement l'eau ambiante sur les parties molles de l'animal. A l'air, les membranes souples des jointures, etc., pouvaient délimiter des espaces désormais supérieurs au volume sanguin qu'ils contenaient. Ainsi, chez une *Maia* dont la pression péricardiale fluctuait, hors de l'eau, autour de 0 cm, elle montait à 4 cm quand le crabe était à peine immergé, l'eau ne recou-

(1) Des données sur la pression sanguine chez divers Crustacés Décapodes ont d'autre part été obtenues par v. Brücke, 1912 ; Dubuisson, 1928 ; Picken, 1936 ; Drach, 1939 ; Inada, 1947.

vrant pas complètement le bouclier dorsal, et, progressivement, à 15 cm lorsque le bouclier dorsal se trouvait immergé sous 10 cm d'eau. Il est possible que la mécanique circulatoire soit influencée par la profondeur à laquelle les animaux se trouvent. Comme les animaux, dont on trouve des exemplaires adultes jusqu'à 70 mètres au moins, montent jusqu'au niveau des plus basses mers pour muer, ce facteur aurait une importance physiologique.

Par contre, je n'ai jamais observé des différences importantes de pressions internes mesurées simultanément à plusieurs endroits du corps. A chaque battement de cœur de *Maia* — dont on enregistrait par exemple 25 par minute — la pression péricardiale variait, selon les individus, de 0,5 à 2 mm d'eau. En valeur absolue, elle était de 1 à plusieurs cm plus élevée que la pression mesurée simultanément dans le sinus entre le premier et le second péréiopode. L'influence sur la pression sanguine du mouvement des pattes locomotrices, déjà constatée par Inada (1947) chez l'écrevisse, a été confirmée. Ainsi, chez *Libinia*, l'effet du mouvement de certaines pattes a pu être mesuré dans une autre, maintenue immobile. J'ai constaté aussi que, par le jeu des muscles, le sang pouvait être bloqué dans un segment de patte et la pression dans ce segment être indépendante de celle du reste du corps. Chez *Maia*, j'ai observé que les mouvements de flexion et d'extension des pattes locomotrices affectent la pression non seulement à l'intérieur de celle-ci, mais aussi dans le sinus ventral. J'ai enregistré par exemple, dans ce sinus, entre le premier et le second péréiopode, une variation reproductible de + 3 cm d'eau à la flexion, de - 3 cm à l'extension du coxopodite du premier péréiopode. Simultanément, la pression dans le péricarde était affectée dans le même sens. Le niveau absolu de pression atteint est une fonction de l'état de flexion et demeure constant tant que celui-ci est maintenu. L'augmentation de pression enregistrée à la flexion est donc probablement de même origine que celle qui est produite par l'immersion dans l'eau : dans les deux cas elle résulterait de la diminution de l'espace lacunaire, pour une masse sanguine constante. Mentionnons, en accord avec cette interprétation, que l'effet de la flexion n'est pas égal pour tous les péréiopodes, mais dépend de leur taille. L'effet le plus intense est obtenu avec la première paire, et la seconde et la troisième sont plus efficaces que les deux dernières. Lors de la marche naturelle les effets de la flexion et de l'extension simultanées peuvent se compenser largement du point de vue de la pression, mais produisent certainement des déplacements particuliers de la masse sanguine.

En conclusion, si le niveau absolu de la pression varie avec les circonstances (avec le rapport entre le volume sanguin présent et les espaces lacunaires disponibles), il semble bien que les différences de pression à l'intérieur du système soient toujours faibles, de l'ordre de quelques centimètres d'eau.

Discussion

On sait que chez les Vertébrés l'espace extracellulaire est compartimenté en plusieurs espaces distincts physiologiquement et anatomiquement, tels que l'espace vasculaire sanguin, l'espace lymphâ-

tique, l'espace subarachnoïdien. L'anatomie du système circulatoire des Crustacés Décapodes semble d'autre part offrir des interconnexions suffisantes entre tous les espaces extracellulaires pour qu'on ait pu s'attendre à ce qu'ils forment une seule unité du point de vue physiologique, l'espace sanguin se confondant avec l'espace extracellulaire total. Prosser et Weinstein (1950) ont trouvé la confirmation, du moins apparente, de ce point de vue en injectant à l'écrevisse deux substances dont l'une permet de mesurer le volume sanguin, l'autre l'espace extracellulaire total chez les Vertébrés. Les moyennes obtenues avec l'une et l'autre méthodes se sont en effet avérées identiques (25 à 26 % du poids des animaux). On peut toutefois se demander si cet accord ne pourrait être fortuit. Les valeurs des 11 analyses relatives à l'espace au Bleu Evans variaient en effet dans un rapport de 1 à 4, celles des 11 analyses au sulfocyanure dans un rapport de 1 à 3. (Ces écarts pouvaient être dûs à l'absence de définition des stades d'intermue, au mélange défectueux des substances injectées avec la masse sanguine et à la variabilité individuelle). Quatre fois seulement les deux méthodes ont été appliquées aux mêmes individus. Dans ces cas, l'espace déterminé à l'aide de sulfocyanure était plus grand que l'espace déterminé à l'aide du bleu Evans, respectivement de 11, 48, 23 et 68 %. (Seule subsistait alors comme cause d'erreur majeure, pour la comparaison des résultats, celle dûe au mélange défectueux des substances injectées). Les résultats des auteurs montrent, il est vrai, que la différence entre l'espace au bleu Evans et l'espace au sulfocyanure, si elle existe, est beaucoup plus réduite chez l'écrevisse que chez les Vertébrés. Et, bien entendu, une telle différence ne serait pas interprétable en termes d'espace vasculaire et extra-vasculaire. Il est néanmoins possible que le sulfocyanure diffuse plus rapidement vers les régions situées à l'écart de la circulation active que le bleu Evans lié aux protéines circulantes.

L'ensemble des observations rapportées suggèrent en effet qu'il y a plus d'un « espace » à prendre en considération. Deux distinctions importantes pourraient être faites dans le volume extracellulaire des Crustacés Décapodes, et peut-être plus généralement des animaux à système circulatoire « ouvert » : d'une part une distinction entre le volume de circulation constante et le volume de circulation intermittente ; d'autre part une distinction entre le volume de sang circulant, comprenant la somme des deux premières catégories, et le volume total de liquide extracellulaire. Ce dernier inclurait, par surcroît, une portion de liquide restant d'une manière plus permanente à l'écart de la circulation. La séparation non pas anatomique, mais fonctionnelle, entre cette portion et le reste pourrait être grandement favorisée par les pressions sanguines souvent très faibles, et singulièrement par les faibles différences de pression entre différentes régions du crabe. Cet état de choses paraît compatible avec une quasi-immobilité du liquide extracellulaire dans beaucoup d'espaces capillaires où ne débouche pas une artéiole.

En faveur de l'existence d'une proportion de liquide extracellulaire demeurant en temps normal à l'écart de la circulation il n'existe encore que des présomptions, telle que le fait que la dilution du sang circulant lors de la mue ne correspond pas à la masse du liquide extracellulaire incorporé. Notons que A. Mayrat (communication per-

sonnelle), ayant trouvé chez les Mysidacés une paroi limitante conjonctive enveloppant complètement les espaces lacunaires, postule l'existence, aussi chez les Crustacés Décapodes, d'un liquide interstitiel distinct de l'hémolymphé et anatomiquement séparé d'elle.

L'autre distinction, celle entre un volume de sang effectivement circulant et un volume de sang potentiellement circulant, se fonde sur l'opposition entre la régularité relative du débit cardiaque et l'irrégularité de la circulation dans les sinus. La distribution des substances injectées dans *Maia* est non seulement lente, mais leur taux, mesuré par prélèvements successifs en un même endroit, est sujet à des oscillations. Il faut croire que le retour au péricarde intéresse alternativement différentes fractions de la masse sanguine potentiellement circulante, tandis que d'autres fractions restent provisoirement à l'écart de ce mouvement. On expliquerait ainsi qu'en un point donné des courants d'hémolymphé contenant une concentration de colorant encore notable puissent succéder à des courants où cette concentration est déjà moindre. D'ailleurs, dans les pattes marcheuses, nous l'avons vu, le jeu des muscles peut enfermer complètement certains espaces sanguins. D'une manière générale, le caractère capricieux de la circulation dans les sinus est indubitablement en rapport avec l'activité musculaire. Une quantité approximativement constante d'hémolymphé doit arriver, par unité de temps, dans le péricarde, en raison de la régularité relative du rythme cardiaque dans les limites d'un certain degré d'activité de l'animal. L'idée s'impose que cette hémolymphé ne provient pas régulièrement des divers espaces veineux impliqués, mais, à tour de rôle, préférentiellement de tels ou tels d'entre eux. L'activité du crabe, en vertu de la pression exercée sur les sinus par le jeu musculaire, doit déterminer à chaque instant les courants de sang refluant vers le cœur qui l'emportent sur les autres. Bien que des portions différentes du système de sinus puissent prendre part tour à tour à la circulation active, la masse totale de sang effectivement circulant serait ainsi dans un rapport plus ou moins constant avec la masse totale de sang potentiellement circulant. Celle-ci, répétons-le, serait elle-même distincte d'une part de liquide extracellulaire qui stagne probablement au niveau de certaines lacunes de taille réduite, et dont la composition moyenne pourrait différer plus ou moins de celle du sang potentiellement circulant.

L'une des conséquences de cet état de choses serait la suivante. Seule une fraction du pigment respiratoire présent dans le liquide extracellulaire total prendrait une part effective à la respiration, à savoir celle qui est contenue dans la masse de sang à circulation constante, limitée par le débit du cœur. A chaque instant une fraction des protéines contenues dans la masse totale de sang circulant demeurerait ainsi non fonctionnelle. Une dernière part de pigment respiratoire resterait d'une manière plus permanente à l'écart de la circulation. Elle constituerait une réserve à laquelle il serait fait appel dans des conditions particulières (muc, hémorragie).

Un plus grand nombre de branchies semble être disponible pour la circulation que ne l'exigerait le volume d'hémolymphé arrivant dans le péricarde par unité de temps si la circulation veineuse était régulière. En raison des effets de surpression locale dûs à la contrac-

tion musculaire, le sang ne traverse pas toutes les branchies à la même vitesse. Il peut sans doute faire des séjours relativement prolongés dans telle ou telle branchie. Par la suite il est expédié dans le péricarde sous l'effet d'une flexion de la patte marcheuse correspondant à la branchie où il stagnait. Or, chez les *Maia* « dures », la pression de l'oxygène artérielle reste très au-dessous de celle de l'eau de mer ambiante (Redmond 1955, Zuckerkandl 1957, 1960). Par conséquent, en stagnant dans certaines branchies à tour de rôle, le sang doit s'oxygener davantage que s'il traversait continûment un nombre plus réduit de branchies. Du point de vue de la physiologie respiratoire, l'existence, d'une part, d'un volume total de sang circulant supérieur au volume à circulation constante et, d'autre part d'une influence de la contraction musculaire sur la circulation, paraît fournir un mécanisme secondant l'oxygenation des tissus lorsque l'animal est actif.

Pour évaluer l'importance du sang des Crustacés Décapodes comme agent des échanges gazeux et autres, la mesure du volume de circulation constante importerait au premier chef. Mais elle pose un problème technique ardu. Ce volume doit d'ailleurs varier avec l'activité de l'animal. Il est probablement nettement inférieur au volume de sang circulant, sans parler du volume total de liquide extracellulaire. Ainsi l'une des différences fondamentales entre systèmes circulatoires « ouverts » et « fermés » — le volume sanguin très supérieur dans les premiers par rapport au volume des individus — tendrait à s'effacer sur le plan fonctionnel.

RÉSUMÉ

En partant de plusieurs ordres d'observations, on conclut que l'unité anatomique de l'espace extracellulaire des Crustacés Décapodes, qu'elle soit ou non totale, masque en tout cas une complexité fonctionnelle de cet espace. D'un point de vue fonctionnel, l'espace extracellulaire se diviserait en trois compartiments distincts. L'existence d'un mécanisme favorisant l'oxygenation des tissus chez les animaux en activité semble pouvoir être postulé.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BRÜCKE, E.T.v., 1912. — Die Bewegung der Körpersäfte, in : H. Winterstein, *Handbuch der vergleichenden Physiologie*, I, 827-1110, G. Fischer, Jena.
- DAMBOVICIANU, A., 1932. — Composition chimique et physicochimique du liquide cavitaire chez les Crustacés Décapodes. *Arch. Roum. Path. Exp. Microbiol.* 5, 239-309.
- DRACH, P., 1939. — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. *Ann. Inst. Océanograph.*, 19, 103-391.
- DUBUISSON, M., 1920. — Recherche sur la circulation du sang chez les crustacés. 2^e note : pressions sanguines chez les Décapodes Brachyoures. *Arch. Biol.* 38, 9-21.

- GREGERSEN, M.I. et RAWSON, R.A., 1943. — The disappearance of T 1824 and structurally related dyes from the blood stream. *Amer. J. Physiol.* 138, 698-707.
- INADA, C., 1947. — Blood pressure in closed and open circulatory systems. *Master's Thesis, University of Illinois.*
- KING, B.G., COLE, K.S. et OPPENHEIMER, E.T., 1945. — Disappearance curves of the dye T 1824 after its injection into the blood stream. *Amer. J. Physiol.* 138, 636-643.
- MILLER, A.T., 1947. — A re-evaluation of the T 1824 mixing curve. *Amer. J. Physiol.* 151, 234-238.
- MORRISON, P.R. et MORRISON, K.C. 1952. — Bleeding and coagulation in some Bermudan Crustacea. *Biol. Bull.* 103, 395-406.
- OVERBERG, D.T., MORRE, J.C., SHADDLE, O.W. et LAWSON, H.C., 1947. — Rate of disappearance of the dye T 1824 from arterial blood. *Amer. J. Physiol.* 151, 290-296.
- PICKEN, L.E.R., 1936. — The mechanism of urine formation in Invertebrates. I. The excretion mechanism in certain Arthropods. *J. Exper. Biol.* 13, 309-328.
- PRICE, P.B. et LONGMIRE, W.P., 1942. — The use of T 1824 in plasma volume determinations. *Bull. Johns Hopkins Hosp.* 71, 51-83.
- PROSSER, C. Ladd et WEINSTEIN, S.J.F., 1950. — Comparison of blood volume in animals with open and closed circulatory systems. *Physiol. Zool.* 23, 113-124.
- RAWSON, R.A., 1943. — The binding of T 1824 and structurally related diazo dyes by the plasma proteins. *Amer. J. Physiol.* 138, 708-717.
- REDMOND, J.R., 1955. — The respiratory function of hemocyanin in Crustacea. *J. cell. comp. Physiol.* 46, 209-247.
- REEVE, E.B., 1948. — Methods of estimating plasma and total red cell volume. *Nutrition Abstr. Rev.* 17, 811-834.
- REMMER, H., 1950. — Methode der Plasmavolumenbestimmung. Der Farbstoffschwund nach Injektion von Evans Blau (T 1824) beim Menschen. *Arch. Exper. Path. Pharmakol.* 209, 421-442.
- SOMOGYI, J.C., WIRZ, H. et VERZAR, F., 1938. — Veränderung von Gesamtblut und Plasmamenge im Hochgebirge. *Helv. Chim. Act.* 5, *Suppl. III*, 44-50.
- SOMOGYI, J.C., 1941. — Blutmengenbestimmungen am Menschen mit dem Farbstoff Geigy-Blau 1956. *Schweizer Med. Wochenschr.* 71, 225-228.
- ZUCKERKANDL, E., 1948. — Blood pressure in some marine animals. *Master's Thesis, 74 pp., University of Illinois.*
- ZUCKERKANDL, E., 1957. — La teneur en oxygène de l'hémolymphe artérielle de *Maia squinado* aux divers stades d'intermue. *Compt. Rend. Soc. Biol.* 151, 524-528.
- ZUCKERKANDL, E., 1960. — Hémocyanine et cuivre chez un Crustacé Décapode dans leurs rapports avec le cycle d'intermue. *Thèse de Doctorat, Paris, à paraître dans les Ann. de l'Inst. Océanograph.*