Document téléchargeable sur le site
https://www.svt-tanguy-jean.com/

EPLEFPA Dijon Quetigny Plombières-lès-Dijon
Site de Quetigny (21) • LEGTA Olivier de Serres
Classe préparatoire ATS (Adaptation Technicien Supérieur) Biologie
Préparation des Concours agronomiques et vétérinaires (voie C)

ENSEIGNEMENT DE BIOLOGIE • COURS
Partie B. L'organisme dans son milieu : exemple de la nutrition
Sous-partie B.1. L'approvisionnement des organismes dans leur milieu de vie
[B.1.2. Le prélèvement des ressources dans le milieu de vie et la mise à disposition de l'organisme]

Chapitre 12

La réalisation des échanges gazeux chez les Angiospermes et les Métazoaires aériens

Objectifs : extraits du programme

1.2 Le prélèvement des ressources dans le milieu de vie et la mise à disposition pour l'organisme		
1.2.1. La réalisation des prélèvements gazeux au niveau d'échangeurs chez les organismes		
° La diversité des échangeurs gazeux des végétaux et des animaux en relation avec le milieu de vie	- Les adaptations structurale et fonctionnelle des échangeurs gazeux sont étudiées chez les Angiospermes (feuille, tige, racine **[TP B1]**) et chez les Métazoaires (trachée de Criquet, poumons de Souris) **[TP B2]**. - Les points communs entre ces échangeurs ainsi que leurs différences sont dégagés. **Mots-clés** [Stomate, lenticelle, rhizoderme, épiderme cutinisé, trachée, poumon] *Se limiter aux exemples listés ci-dessus et étudiés en TP.*	
° Les mécanismes des échanges gazeux	- Le rôle des systèmes de convection interne et externe dans le maintien des gradients favorables aux échanges est établi en réinvestissant les exemples ci-dessus. - Les modalités de l'entrée des gaz (O_2, CO_2) dans l'organisme à travers les surfaces d'échanges sont présentées. - La prise en charge du dioxygène par l'hémoglobine est reliée aux propriétés de ce pigment. **Mots-clés** [Gradients de pression partielle, diffusion, ventilation, circulation, loi de Fick, cinétique de la prise en charge d'O_2 par l'hémoglobine]	
° La fixation symbiotique du diazote atmosphérique chez les Fabacées	- Les principales étapes de l'installation de la symbiose et les modalités de la fixation du diazote atmosphérique sont présentées. - Les prélèvements du diazote par la Fabacée varient selon la disponibilité en nitrate dans le sol (cas des nodosités à Rhizobium) ; le lien avec le paragraphe 3.4.2 de la partie A est établi. **Mots-clés** [Nodosité, endosymbiote, nitrogénase, léghémoglobine] *Les autres symbioses permettant la fixation du diazote ne sont pas au programme.*	*Point déjà traité en A.3.4.2. : s'y reporter en se fondant sur l'idée que ces notions peuvent s'intégrer ici*

Introduction

Presque tous les organismes vivants eucaryotes réalisent la **respiration cellulaire**, ***voie catabolique qui a lieu dans les mitochondries et qui permet la production importante d'ATP (adénosine triphosphate)***, molécule **utilisée dans la plupart des activités cellulaires**.

Voir B.3.2. Les réactions cataboliques et la production d'ATP

Cette voie métabolique **consomme du dioxygène** et **produit** comme déchet du **dioxyde de carbone**, ce qui suppose un **approvisionnement des cellules** et plus généralement **de l'organisme** en **dioxygène** et une **évacuation** du **dioxyde de carbone**, généralement toxique en forte quantité. On appelle **respiration** ***les échanges gazeux entre un organisme et son environnement qui permettent la réalisation de la respiration cellulaire***. Lorsque la **circulation** est impliquée dans la **respiration** (cas des Mammifères), on peut distinguer :

- La **respiration externe** : ***échanges gazeux entre l'organisme et le fluide circulant***.
- La **respiration interne** : ***échanges gazeux entre le fluide circulant et les cellules***.

Chez les **'plantes'**, on note – en plus des échanges gazeux respiratoires (EGR) – **d'autres types échanges gazeux** :

- Les **échanges gazeux photosynthétiques** au niveau des **organes chlorophylliens** : ce sont les ***échanges gazeux entre les tissus et le milieu de vie qui permettent la réalisation de la photosynthèse***. La **photosynthèse** est une ***voie métabolique qui implique les chloroplastes et qui permet, par l'emploi d'énergie lumineuse, la production de matière organique carbonée à partir de matière minérale***. Elle **consomme du dioxyde de carbone** et **produit du dioxygène** : les **échanges gazeux photosynthétiques (EGP)** sont donc « symétriques » par rapport aux **échanges gazeux respiratoires (EGR)**.

Voir B.3.1. La réduction des molécules minérales chez les Angiospermes (chapitre 21)

Attention, même lorsque les EGP l'emportent quantitativement sur les EGR, les cellules chlorophylliennes ne cessent jamais de respirer ! C'est pourtant une bourde monumentale qu'on entend parfois chez des candidats stressés aux concours…

- La **captation de diazote atmosphérique** opérée par les structures diazotrophes comme les **nodosités racinaires** qui impliquent une symbiose *Rhizobium*-Fabacées. Il est à noter que le **diazote** – qui compose **78 % de l'atmosphère terrestre** – est une ressources **hautement disponible**… mais pas forcément **biodisponible**.

Voir A.3.4.2. La symbiose (chapitre 10)

Une ressource **biodisponible** pour un organisme est une ***ressource nutritive que l'organisme est capable de prélever et d'assimilier***, l'**assimilation** étant ***le fait pour un organisme d'intégrer une substance d'origine externe dans ses propres composants et/ou de la transformer dans ses réactions métaboliques***. Ainsi, le **diazote** très présent dans le milieu de vie n'est **pas biodisponible** pour les **Angiospermes** sans symbiose ni pour les **Animaux** : il est pourtant omniprésent jusque dans le sang des Mammifères qui en est saturé !

Tous ces **échanges gazeux** supposent des **surfaces d'échanges** plus ou moins **spécialisées** et **adaptées** à leur réalisation. ***Notons que le programme ne s'intéresse qu'à des organismes vivant en milieu aérien : il nous faudra donc tenir compte des contraintes propres à ce milieu.***

Comment les organismes pluricellulaires eucaryotes aériens réalisent-ils les échanges gazeux avec leur environnement ?
[Programme limité aux Angiospermes, aux Insectes et aux Mammifères]

I. Unité et diversité de quelques échangeurs gazeux en milieu aérien (Angiospermes, Insectes, Mammifères)

A. Les échanges gazeux, un processus dépendant de lois physico-chimiques et des contraintes du milieu

1. Des échanges diffusifs régis par la première loi de FICK

- Au niveau des **surfaces d'échanges**, les **gaz** se déplacent par **simple diffusion** ; il n'existe **pas de protéines transmembranaires qui transportent les gaz** et ceux-ci n'entrent ou sortent d'une cellule que par **diffusion simple** selon un **gradient de pression partielle décroissant**.

a. Expression de la loi de FICK

La **première loi de Fick** (= **loi de diffusion**) est une expression du ***flux spontané par diffusion d'une substance au travers d'une surface***. Elle peut être exprimée en fonction d'un **différentiel de concentrations** ou d'un **différentiel de pression partielles**. Nous choisissons la seconde solution, beaucoup plus parlante pour les gaz.

$$J = -S \cdot K \frac{\Delta P}{e}$$

Première loi de Fick : expression possible du flux d'une substance gazeuse au travers d'une surface d'échanges

***J* = flux de gaz**
***S* = surface d'échanges (taille de la surface)**
***K* = constante de Krogh** (constante de **diffusibilité** d'un gaz ; *cette constante dépend du gaz considéré, du milieu où il est dissous et de la composition de la surface d'échanges*)
Δ*P* = différentiel de pression partielle entre les deux compartiments
e = épaisseur de la surface d'échanges

Il ne suffit pas de connaître la loi de FICK et de la réciter dans une copie : il faut savoir l'exploiter et en expliquer les conséquences physiologiques sur la réalisation de la fonction respiratoire.

Diapositive issue de mon cours de Capes

b. Conséquences sur les échanges gazeux

Une surface d'échanges respiratoires doit **laisser passer aisément les gaz respiratoires**. **Elle sera d'autant plus efficace que** :

- ***S* : la surface d'échanges est grande.**
  >> les échangeurs peuvent offrir une **surface d'échanges importante**, souvent grâce à des **replis** ou **circonvolutions**.
- ***K* : le gaz passe facilement au travers des tissus.**
- **Δ*P* : la différence de pression partielle entre les deux compartiments est importante.**
  >> il y **nécessité d'entretien d'une différence de pressions partielles** permettant la diffusion des gaz au niveau des surfaces respiratoires ou des capillaires.
- ***e* : l'épaisseur à traverser est faible.**
  >> les échangeurs présentent souvent **une paroi très fine** entre milieu interne et milieu externe (de même que les capillaires où s'effectuent la respiration interne).

Diapositive issue de mon cours de Capes

2. Les échanges gazeux, un processus dépendant du milieu de vie : atouts et inconvénients du milieu aérien

- Les **échanges gazeux** se réalisent par nature avec le **milieu de vie**.
- Comprendre les **avantages** et **inconvénients** du **milieu aérien** (tableau I) ne peut se faire qu'avec une rapide **référence comparative** à l'autre milieu de vie possible des organismes vivants : le **milieu aquatique** (tableau II). Le tableau III propose la comparaison de quelques grandeurs physico-chimiques des deux milieux.

TABLEAU I. Le milieu aérien : atouts et inconvénients dans la réalisation des échanges gazeux. D'après mon cours de Capes.

Caractéristiques du milieu	Conséquences sur les échangeurs respiratoires
Faible portance du milieu *(La **poussée d'Archimède** exercée par l'air est **négligeable** par rapport au **poids des organismes**)*	**Échangeurs** souvent **invaginés** **(poumons, trachées)** (à l'intérieur de la ligne du corps), **portés et protégés** par des **structures rigides** de l'organisme **(squelette)**.
Densité faible du milieu *(800 fois moins que l'eau)*	Milieu dont la **mise en mouvement (ventilation)** nécessite **beaucoup moins d'énergie** que l'eau : **circulation bidirectionnelle** possible.
Milieu très desséchant *(= **Principale contrainte** du milieu aérien)*	**Risque de déshydratation important** *Solutions adoptées :* ***a) Échangeurs souvent invaginés** (dont la surface est moins exposée aux fluctuations du milieu de vie que s'ils étaient évaginés)* *b) Nombreux mécanismes de maintien de l'équilibre hydrique permettant de **limiter** et de **compenser** les **pertes d'eau liées à la respiration**.* **Nécessité d'une présolubilisation des gaz respiratoires**
Forte disponibilité en dioxygène *(Il y a en moyenne **30 fois plus de dioxygène dans l'air** que dans l'eau)*	**Maintien d'un différentiel de pression partielles** entre milieu interne et milieu externe beaucoup **plus aisé qu'en milieu aquatique**.

⮟ **TABLEAU II. Le milieu aquatique : atouts et inconvénients dans la réalisation des échanges gazeux [*pour comparaison rapide seulement*].** D'après mon cours de Capes.

Caractéristiques du milieu	Conséquences sur les échangeurs respiratoires
Forte portance du milieu *(La **poussée d'Archimède** exercée par l'eau sur les organismes **compense leur poids**)*	**Échangeurs** souvent **évaginés** (**branchies**) (consistant en des expansions du corps, quoique souvent **protégés**), souvent largement **portés par le milieu**.
Densité élevée du milieu *(800 fois plus que l'air)*	**Milieu difficile à mettre en mouvement** : • solution 1 : utilisation fréquente des **courants spontanés** ou de la **locomotion*** comme moyen d'irriguer les surfaces d'échanges. ** = les déplacement permettent l'irrigation* • solution 2 : **circulation active unidirectionnelle** (ex. Téléostéens, ciliature des Moules…)
Milieu évidemment très hydraté !	**Pas de difficultés d'hydratation** et **peu de risque de pertes d'eau**. *NB **En milieu aquatique marin (à forte osmolarité), il y a nécessité du maintien d'un équilibre osmotique ne conduisant pas à la fuite d'eau vers le milieu ou une entrée d'eau trop importante** ; cette règle s'applique à **toute surface d'échanges**, particulièrement aux surfaces d'échanges respiratoires.*
Faible disponibilité en dioxygène *(Il y a en moyenne **30 fois moins de dioxygène dans l'eau** que dans l'air)*	**Maintien d'un différentiel de pression partielles** entre milieu interne et milieu externe **plus difficile qu'en milieu aérien**.

⮟ **TABLEAU III. Quelques données chiffrées comparant milieu aérien et aquatique [*pour information*].**

	Eau	Air	Rapport eau/air
Concentration O_2 (L par L)	0,007	0,209	~ 1 : 30
Densité (kg.L^{-1})	1,000	0,0013	~ 800 : 1
Viscosité (cP)	1	0,02	50 : 1
Chaleur spécifique (cal.L^{-1}.°C^{-1})	1 000	0,31	~ 3 000 : 1
Conductivité thermique (cal.s^{-1}.°C^{-1})	0,0014	0,000 057	~ 25 : 1
Coefficient de diffusion D_{O_2} (cm^2.s^{-1})	0,000 025 0,000 018	0,198 0,155	~ 1 : 8 000 ~ 1 : 9 000
Constante de diffusion (cm^2.atm^{-1}.min^{-1})	34×10^{-6} 850×10^{-6}	11 9,4	~ 1 : 300 000 ~ 1 : 11 000
Litres de milieu par litre O_2	143	4,8	~ 30 : 1
Kilogramme de milieu par litre O_2	143	0,0062	~ 23 000 : 1

D'après SCHMIDT-NIELSEN (1998)

Caractéristiques de l'air et de l'eau en relation avec la respiration.

Gaz respiratoire	Volume dans un litre d'air (mL)	Volume dissous dans un litre d'eau distillée (mL)	Coefficient de solubilité dans l'eau (mL)
Dioxygène	209,5	7,2	34,1
Dioxyde de carbone	0,3	0,3	1 019,0

Les gaz respiratoires dans l'air et dans l'eau. Les valeurs concernant les « gaz dissous » sont données pour de l'eau distillée placée à une température de 15 °C.

D'après RICHARD *et al.* (1997)

L'eau et l'air : quelques données chiffrées concernant des paramètres importants pour la fonction respiratoire

B. Les échanges gazeux chez les Angiospermes : une diffusion intra-tissulaire

1. Au niveau des racines primaires (ou des nodosités) : une diffusion directe

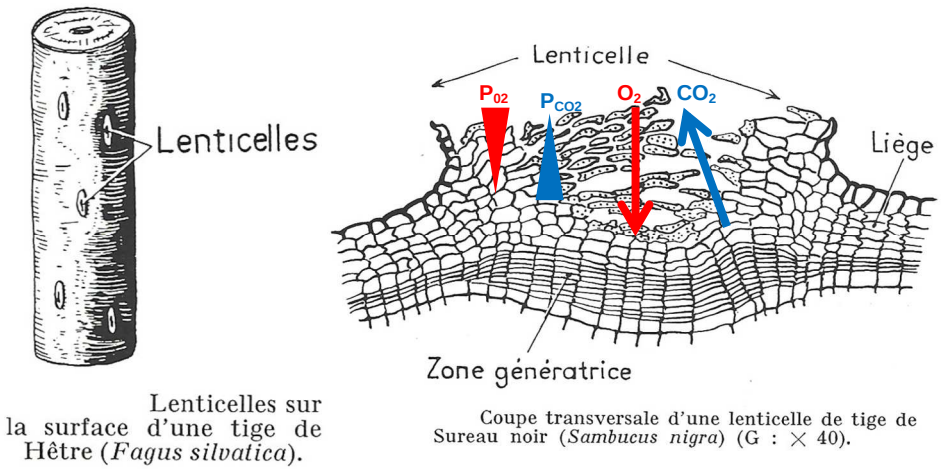
- Chez les **Angiospermes**, les **échanges gazeux respiratoires** (ou **nodulaires** dans le cas des **nodosités**) se réalisent par **simple diffusion** selon les **gradients de pression partielle** entre **l'air du sol** et l'intérieur de la **racine** pour le **dioxygène** (qui entre dans les tissus racinaires) et le **dioxyde de carbone** (qui tend à en sortir). Même chose pour le **diazote** dans les nodosités.
- Le **rhizoderme**, avec sa **paroi peu épaisse** et **cellulosique**, est particulièrement propice aux **échanges gazeux**. L'**assise subéreuse** est beaucoup plus **imperméable** aux **échanges gazeux** mais les cellules n'y réalisant pas l'absorption racinaire, l'activité métabolique y est beaucoup **moins importante**.

Rappel sur les **nodosités** : n'oubliez pas que la **nitrogénase** est très sensible aux **fortes pressions partielles en dioxygène** et qu'il existe des dispositifs la **limitant**, notamment la présence de **leghémoglobine** produite par les cellules racinaires [Revoir A.3.4.2. La symbiose]

2. Dans les tiges et racines recouvertes d'un périderme : des échanges empruntant surtout les lenticelles ou les crevasses formées par le rhytidome

- Le liège est un **tissu relativement imperméable** qui ne facilite pas les échanges gazeux. Même si les tissus des **racines** ou **tiges secondaires** ont souvent des **besoins peu importants en dioxygène** et un **métabolisme faible**, les **échanges gazeux** sont nécessaires à la survie des **cellules vivantes**.
- Ils se réalisent essentiellement dans les zones **où le liège se desquame** : **crevasses** ou **lenticelles** (figure 1).

Voir TB B1. Les échangeurs des Angiospermes



⮝ **FIGURE 1. Lenticelles et échanges gazeux.** D'après CAMEFORT (1977).

3. Dans les tiges herbacées (= primaires) et dans les feuilles : une diffusion limitée par la cuticule et contrôlée par les stomates

a. Des tissus protégés par une cuticule imperméabilisante qui réalisent les échanges gazeux au travers de stomates

Voir **TB B1**. Les échangeurs des Angiospermes

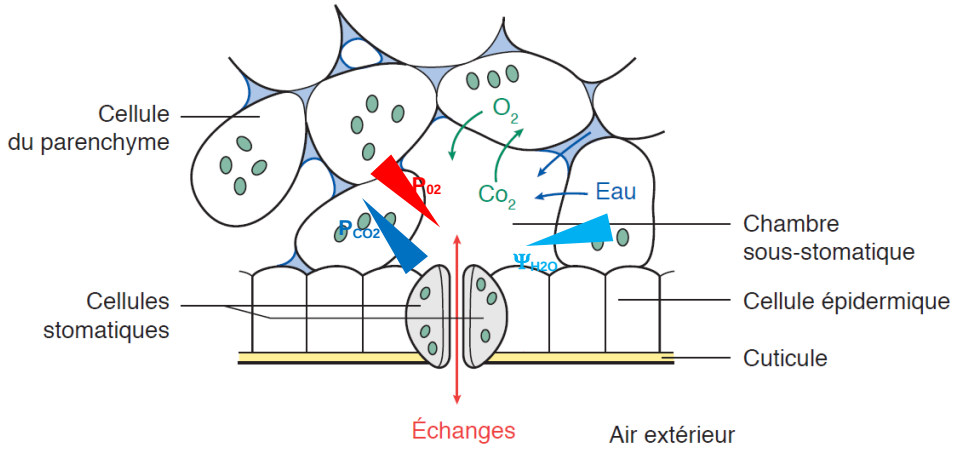
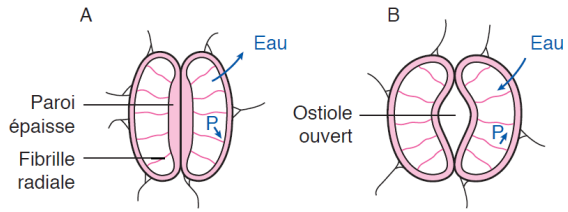


FIGURE 2. Stomates et échanges gazeux. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- Dans les **tiges aériennes herbacées** ou dans les **feuilles** où se réalisent une importante **activité métabolique** (avec entre autres la **photosynthèse** en journée), on note que l'**épiderme** est recouvert d'une **cuticule épaisse** (riches en **cérides**) qui permet d'imperméabiliser les organes, **limitant ainsi l'évaporation** mais aussi les **échanges gazeux**.
- Les **échanges gazeux** se réalisent au moyen des **stomates** (voir TP B1 et figure 3). Les **distances parcourues** par les gaz dans les feuilles et dans les tiges herbacées sont **très faibles**, de l'ordre du **mm**, ce qui permet aux **gradients de pression partielle** de « suffire » à la **réalisation des échanges gazeux**.
- En journée, la plante réalise les **échanges gazeux suivants** qui s'expliquent par une **photosynthèse dominante** qui « efface » la **respiration cellulaire** pourtant toujours effective :
  - Prélèvement de **dioxyde de carbone** dans le milieu
  - Rejet de **dioxygène**
  - **Évaporation d'eau** au niveau de la **chambre sous-stomatique**, ce qui permet la **mise en mouvement de la sève brute**.

b. Des stomates qui peuvent s'ouvrir ou se fermer, contrôlant ainsi les échanges

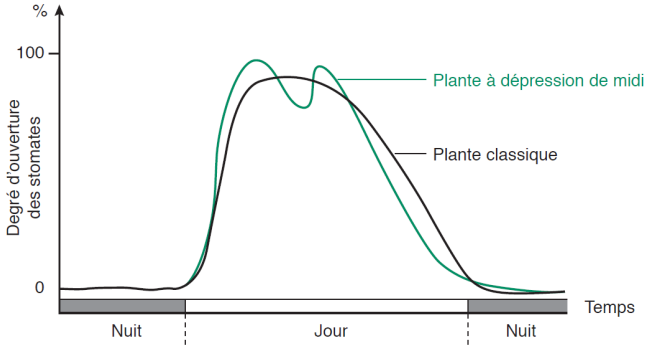
Les mécanismes précis d'ouverture et de fermeture des stomates seront abordés avec le point **4.3. La régulation de l'équilibre hydrominéral chez les Angiospermes** (chapitres 16-17)



A. Cellules de garde peu turgescentes et ostiole fermé.
B. Cellules de garde très turgescentes et ostiole ouvert.
P : pression exercée par l'eau sur les parois cellulaires. Les stomates sont entourés de cellules épidermiques banales.

FIGURE 3. Ouverture et fermeture des stomates. D'après SEGARRA *et al.* (2015).
Les microfibrilles de cellulose des cellules de garde ont une orientation majoritairement radiale, ce qui conditionne l'orientation de la déformation des cellules.

Le suivi de l'état d'ouverture des stomates au cours d'une journée (figure) montre qu'ils s'ouvrent dès le matin chez la plupart des espèces. L'ouverture est maximale pendant toute la journée (à l'exception des espèces dites « à dépression de midi »). Les stomates se referment lentement pendant l'après-midi et restent fermés la nuit.
Le degré d'ouverture des stomates semble donc essentiellement **corrélé à la lumière** (qualitativement ou quantitativement).



Le degré d'ouverture est mesuré en pourcentage de l'ouverture maximale. Lors d'une journée ensoleillée et sèche, la dépression de midi existe chez davantage d'espèces. Dans des conditions particulièrement sèches, les stomates ne sont ouverts qu'en début de matinée.

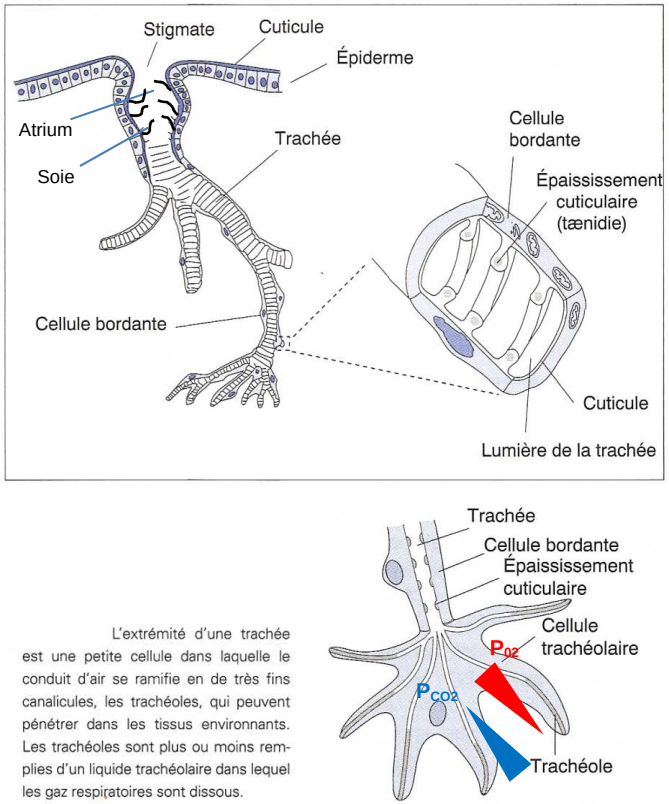
FIGURE 4. Suivi de l'ouverture des stomates lors d'une journée chaude et ensoleillée.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- On constate que **les stomates s'ouvrent** et **se ferment** par une **variation** de la **pression de turgescence** des **cellules stomatiques** (figure 4). Cette ouverture est observable **en journée**, souvent maximale à midi, alors que les stomates sont **fermés la nuit** (figure 5) ; la **lumière** semble jouer un rôle de **contrôle**. Nous y reviendrons quand nous aborderons l'équilibre hydrique chez les Angiospermes.

C. Les échangeurs gazeux chez les Animaux, des organes soutenus par le squelette et ramifiés jusqu'aux surfaces d'échanges avec les tissus consommateurs ou le sang

- Conformément au programme, on se limite à la **fonction respiratoire** chez les **Insectes** (figure 5) et chez les **Mammifères** (figure 6).

Voir **TP B2** (Échangeurs respiratoires des Métazoaires)



L'extrémité d'une trachée est une petite cellule dans laquelle le conduit d'air se ramifie en de très fins canalicules, les trachéoles, qui peuvent pénétrer dans les tissus environnants. Les trachéoles sont plus ou moins remplies d'un liquide trachéolaire dans lequel les gaz respiratoires sont dissous.

FIGURE 5. Organisation générale du système trachéen des Insectes.
D'après RICHARD *et al.* (1997).

Organisation générale du poumon des Mammifères. **A** : Le parenchyme pulmonaire ressemble à une éponge, parcourue par des conduits à air (bronche, bronchioles) et des vaisseaux sanguins. **B** : Le contact air/sang se fait au niveau des alvéoles, petits sacs dont la paroi très fine semble pavée (apex des pneumocytes) et est accolée à des capillaires sanguins. **C** : À peine plus d'un micromètre sépare les hématies de l'air alvéolaire. La surface alvéolaire et la minceur de l'échangeur permettent une diffusion particulièrement rapide et efficace des gaz respiratoires (temps de diffusion : de 0,3 à 0,75 s ; volume diffusé : 250 mL d'O_2 par minute chez l'organisme au repos, pouvant atteindre 5 500 mL lors d'un effort ; volume de sang associé aux échanges gazeux : 10 000 L par jour environ).

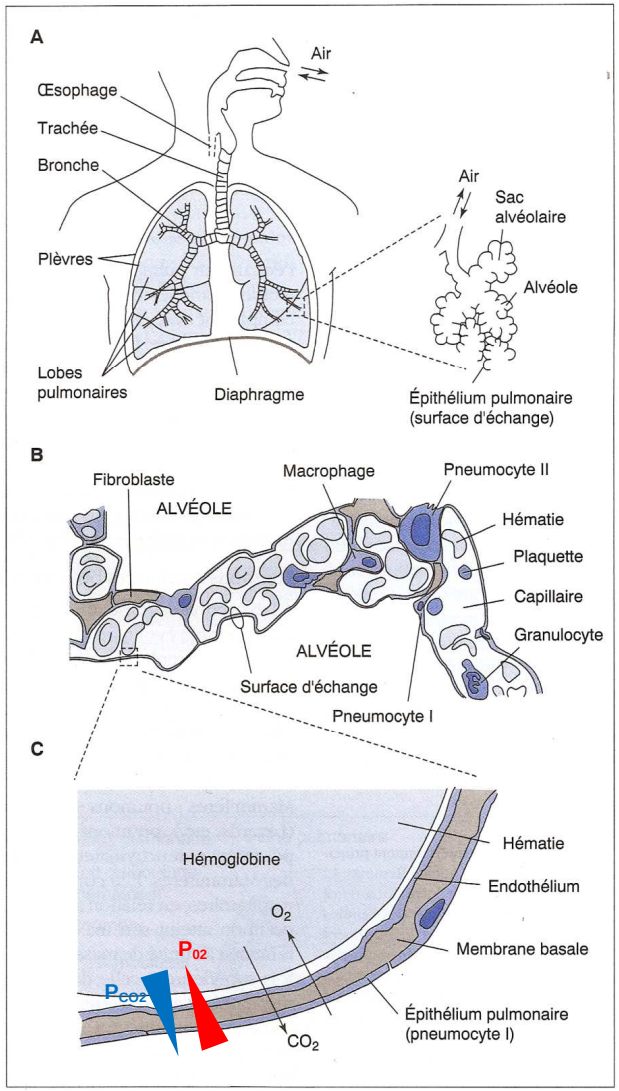


FIGURE 6. Organisation générale de l'appareil pulmonaire des Mammifères.
D'après RICHARD *et al.* (1997).

1. Des voies respiratoires invaginées et ramifiées en lien avec la faible portance du milieu aérien et son caractère desséchant

a. Adaptation au caractère peu porteur du milieu aérien

- Contrairement au **milieu aquatique** qui peut mettre en « **suspension** » des structures légères telles que des **branchies** (grâce à la forte Poussée d'Archimède exercée sur les corps), le milieu aérien ne peut soutenir de telles structures. Aussi, les structures respiratoires sont **invaginées** en **milieu aérien**, c'est-à-dire « en creux » par rapport au milieu (figures 5-6).
- On peut ajouter que les **voies aériennes** sont fortement **ramifiées**, ce qui permet de favoriser la **condensation de l'eau** lors de l'expiration (figures 5-6) (tableau IV).

TABLEAU IV. Ramification de l'appareil respiratoire de l'homme.
D'après VANDER *et al.* (2009).

	Nom des ramifications	Nombre de conduits par ramification
Zone de conduction	Trachée	1
	Bronches	2
		4
		8
	Bronchioles	16
		32
	Bronchioles terminales	6×10^4
Zone respiratoire	Bronchioles respiratoires	5×10^5
	Conduits alvéolaires	
	Sacs alvéolaires	8×10^6

Ramifications des voies aériennes. On n'a pas fait figurer l'asymétrie qui existe entre arbres bronchiques droit et gauche. Les diamètres des voies aériennes et des alvéoles ne sont pas à l'échelle.

b. Adaptation au caractère desséchant du milieu aérien

- Le **milieu aérien** possède une **très faible pression partielle en vapeur d'eau** et donc un **potentiel hydrique extrêmement négatif** (– 93 MPa à 20 °C et 50 % d'humidité), ce qui en fait un milieu **hautement desséchant**. L'**invagination** des structures respiratoires permet de **réduire les pertes d'eau** liées à l'activité respiratoire de même que le fait que les **échanges gazeux** se réalisent **« en profondeur »** dans l'organisme.
- On peut noter en outre des **adaptations** à la **rétention d'eau** :
  - Chez les **Mammifères**, certains **conduits** tels que les **cavités buccale** et **nasale** favorisent la **condensation d'eau** et peuvent **parfois** en **réabsorber** une partie chez certaines espèces (notamment celles vivant en milieu désertique).

La **trachée** et les **bronches** ont en outre comme fonction de **réchauffer** et d'**humidifer** l'air inspiré.

  - Chez les **Insectes**, on note la présence de **soies** dans la **partie atriale** des **stigmates** (figure 5) qui favorisent la condensation et la rétention d'eau.

Des études récentes semblent faire le **lien entre les cycles d'ouverture-fermeture** des **stigmates** et la **limitation des pertes d'eau** (figure 7) alors qu'on réduisait jadis la fermeture des stigmates à un phénomène purement ventilatoire.

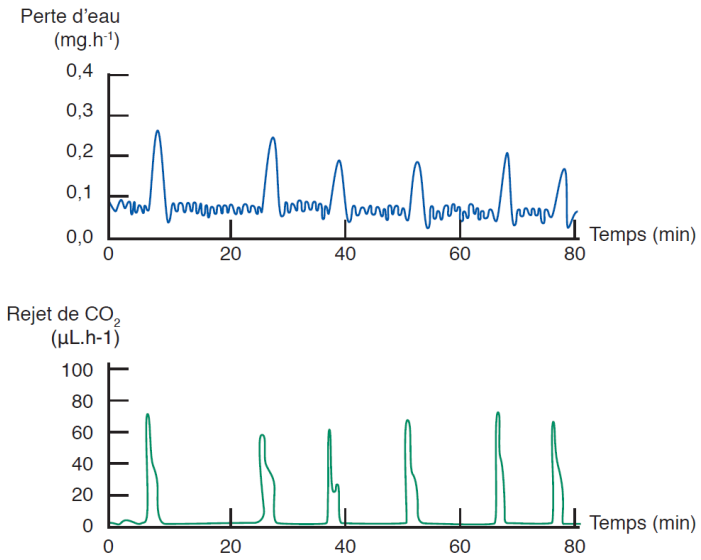
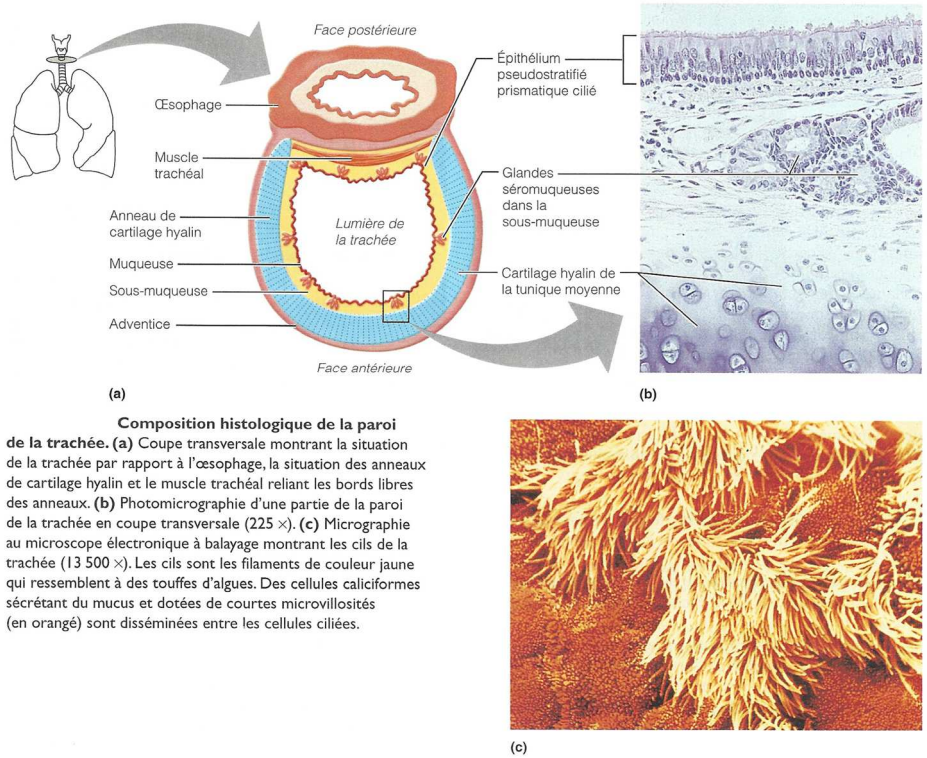


FIGURE 7. Pertes d'eau et ouverture des stigmates chez une Fourmi.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

2. Des voies respiratoires soutenues et protégées par le squelette voire du surfactant dans un milieu aérien peu porteur, ce qui évite l'effondrement des structures et les collapsus



Composition histologique de la paroi de la trachée. (a) Coupe transversale montrant la situation de la trachée par rapport à l'œsophage, la situation des anneaux de cartilage hyalin et le muscle trachéal reliant les bords libres des anneaux. **(b)** Photomicrographie d'une partie de la paroi de la trachée en coupe transversale (225 ×). **(c)** Micrographie au microscope électronique à balayage montrant les cils de la trachée (13 500 ×). Les cils sont les filaments de couleur jaune qui ressemblent à des touffes d'algues. Des cellules caliciformes sécrétant du mucus et dotées de courtes microvillosités (en orangé) sont disséminées entre les cellules ciliées.

FIGURE 8. La trachée des Mammifères. D'après MARIEB (2005).

a. La présence de taenidies dans les trachées des Insectes

- Les **taenidies** sont des ***épaississements cuticulaires an anneaux (ou parfois en spirales) sécrétés par les cellules trachéennes*** (on rappelle que le **squelette** des Arthropodes est cuticulaire) (figure 5) ; elles permettent de maintenir la **forme tubulaire** des **trachées** et **évitent** leur **effondrement**.

b. La présence d'une cage thoracique enfermant les poumons des Mammifères et d'anneaux cartilagineux au niveau des ramifications

Voir **TP B2. Échangeurs respiratoires des Métazoaires**

- Les **poumons** et le **cœur** sont enfermés dans une **cage thoracique osseuse** qui les **protège** et y sont attachés via les **plèvres**, ***deux feuillets épithéliaux plaqués l'un contre l'autre tout en étant mobiles l'un par rapport à l'autre grâce un fin liquide pleural situé entre eux***.
- En outre, la présence d'**anneaux cartilagineux** en **fer à cheval** dans la **trachée** (figure 8). Les deux bords de l'anneau sont maintenus par un **muscle trachéal** constitué de fibres lisses (figure 8).

> On retrouve ces **anneaux** mais en **plusieurs morceaux** dans les **bronches primaires** voire **secondaires** mais leur **fréquence** et leur **épaisseur diminue** jusqu'à leur **disparition** ; on note par ailleurs dans les **bronches** l'apparition d'une **musculeuse complète** (***couche complète de muscles lisses faisant le tour de l'organe***) qui permettent au conduit d'**adapter son diamètre** aux **fluctuations des mouvements ventilatoires**.

c. La présence de surfactant évitant les collapsus dans les alvéoles pulmonaires des Mammifères

- Dans les **alvéoles pulmonaires**, les **pneumocytes II** (***cellules épithéliales plutôt cubiques en lien avec leur fonction sécrétrice***) produisent un ***liquide (90 % de phospholipides, 10 % de protéines) abaissant la tension superficielle de l'eau présente dans les alvéoles*** qui, sans cela, verraient se former en leur sein des **gouttes d'eau sphériques** (les molécules d'eau ayant plus d'affinité entre elles que pour l'épithélium) – ce qui aurait alors pour conséquence de favoriser les collapsus alvéolaires. **Le surfactant diminue donc les possibilités de collapsus alvéolaires** ; il constitue une **fine pellicule amphiphile** au-dessus de la fine pellicule d'eau qui drape l'épithélium alvéolaire.

3. Une importante surface d'échanges gazeux et une faible distance entre fluide externe et organisme

- Conformément à ce que nous avons dit en lien avec la **loi de FICK**, les **échanges gazeux** sont d'autant plus **efficaces** que la **surface d'échanges** est **importante** et que la **surface à traverser** est **fine**.

a. Un échange direct avec les cellules au niveau de fines trachéoles chez les Insectes

- Chez les Insectes, les **grosses trachées** (qu'on peut nommer **troncs trachéens**) se ramifient en **trachées** d'ordre inférieur plusieurs fois jusqu'à atteindre le dernier niveau de ramification ou **trachéoles** qui sont des ***conduits directement au contact des cellules – voire plongeant dans les cellules – et au niveau desquels se réalisent les échanges gazeux*** (leur diamètre peut être **inférieur au micromètre**).
- Les **trachéoles** immédiatement issues d'une même subdivision trachéenne sont généralement associées à une ***cellule étoilée dont la fonction est discutée***, la **cellule trachéolaire** (figure 5). L'extrémité des trachéoles contient **un liquide aqueux** où se réalise une **présolubilisation des gaz avant les échanges avec les cellules**.

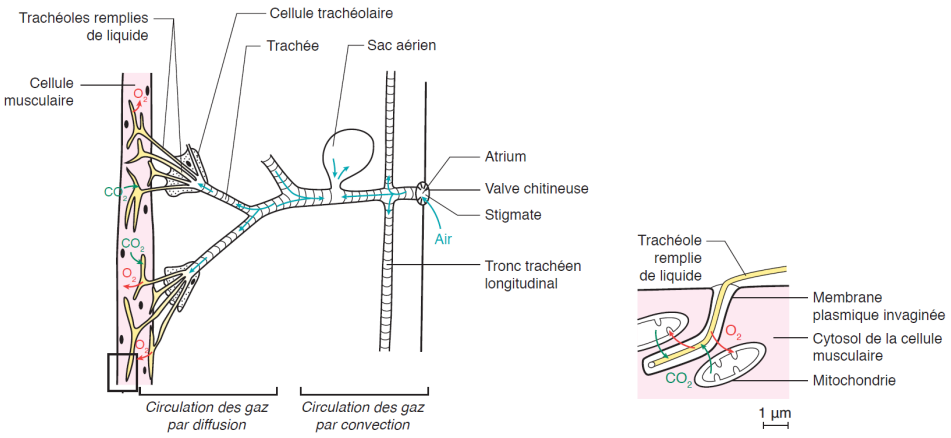


FIGURE 9. Organisation fonctionnelle de l'appareil trachéen des Insectes.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

b. Un échange avec le milieu intérieur au niveau des alvéoles chez les Mammifères

α. Une importante surface d'échanges

- Dans les **poumons humains**, on trouve **700 à 800 millions d'alvéoles pulmonaires**, ce qui équivaut à une **surface respiratoire proche de 90 m²** (si les poumons ne formaient qu'une grande cavité unique, cette surface serait seulement de 0,01 m²).

β. Le poumon, organe fortement vascularisé et présentant une barrière hémato-alvéolaire très fine

- La **paroi alvéolaire** comprend essentiellement :
  - Des **pneumocytes I**, ***cellules épithéliales pavimenteuses très fines qui constituent l'essentiel de l'épithélium alvéolaire***.
  - Des **pneumocytes II**, ***cellules épithéliales de type plutôt cubique qui produisent le surfactant***.
  - Un fin **tissu conjonctif lâche** comprenant des **fibroblastes** et de la **matrice extracellulaire**.
  - Des **vaisseaux sanguins**, notamment des **capillaires** au niveau desquels les **échanges gazeux** se réalisent.
- ***L'ensemble des « couches » que les gaz franchissent entre l'air alvéolaire et le sang*** s'appelle la **barrière hémato-alvéolaire** ; celle-ci mesure souvent moins d'un **1 µm**, ce qui constitue une **distance fine propice à la diffusion des gaz**.

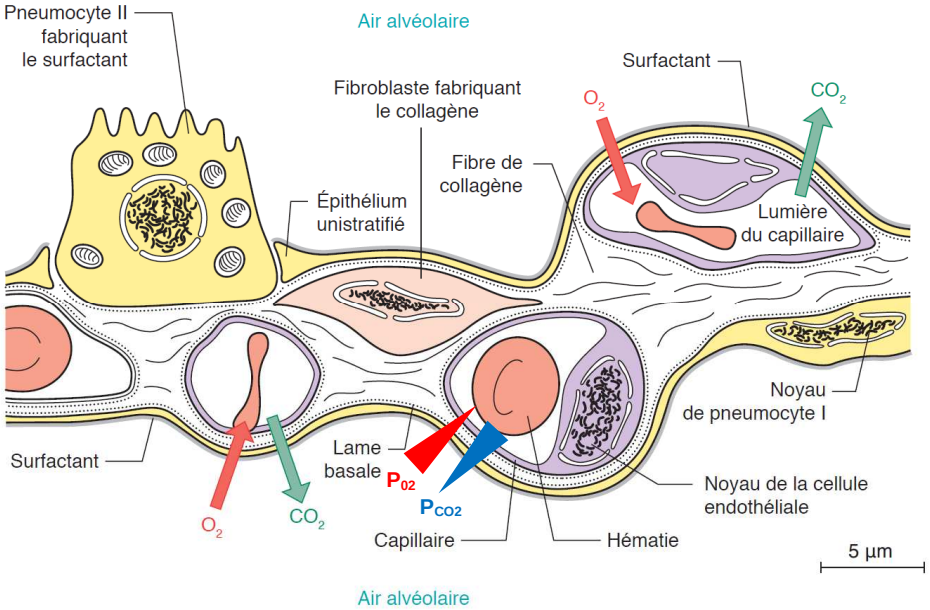


FIGURE 10. Organisation fonctionnelle de la paroi alvéolaire.
D'après SEGARRA *et al.* (2015). Les macrophages ont été omis sur cette représentation.

4. Des organes protégés des agressions mécaniques et biologiques

a. Chez les Insectes : soies atriales et nature cuticulaire des trachées

- Les **particules en suspension** dans l'air seraient **arrêtées par les soies** qui se trouvent dans l'**atrium** du **stigmate**.
- Quant aux microbes, il semble que la **composition cuticulaire** des trachées **limite** fortement la possibilité pour les **pathogènes** de **pénétrer dans les tissus**.

b. Chez les Mammifères : mucus et ciliature + macrophages

- Les **particules en suspension** dans l'air transitant dans les poumons sont **piégées** par le **mucus gluant** produit par les **cellules glandulaires** des voies aériennes puis **évacués** par le **mouvement des cils épithéliaux** qui amènent le mucus usagé jusqu'au **pharynx** où, lors de la déglutition, il est avalé et rejoint l'**œsophage**.
- Concernant les microbes, des **cellules immunitaires** de **l'immunité innée** sont postées dans le **tissu pulmonaire** (*comme dans tout tissu de l'organisme, encore plus s'il est au contact du milieu extérieur*), principalement des **macrophages** (figure 6) qui se trouvent soient dans la **paroi alvéolaire**, soit dans les **alvéoles** elles-mêmes (on parle alors de **cellules à poussière**).

II. La ventilation, mise en mouvement modulable du milieu aérien chez les Métazoaires

A. Un processus de convection externe qui favorise l'entretien des gradients de pression partielle en gaz respiratoires entre fluide externe et organisme

- On appelle **ventilation** la ***mise en mouvement active du fluide externe – l'air en l'occurrence – dans le cadre de la réalisation des échanges gazeux respiratoires***. Par opposition à la simple **diffusion**, on dit que le **transport des gaz respiratoires** est alors **convectif**, c'est-à-dire ***pris dans le déplacement d'un fluide porteur (en l'occurrence l'air de manière globale)***.

> ***De la pertinence du terme « convection » en physiologie***
>
> Le terme de **convection** est un terme de physique qui renvoie normalement à un ***transport de chaleur par déplacement de matière*** (il existe deux autres **modes de transfert de chaleur** : la **diffusion** et le **rayonnement**).
>
> Les physiologistes ont repris ce terme pour désigner le ***transport d'une substance par le déplacement d'un fluide porteur*** mais cet usage, même s'il est répandu et que nous le maintenons dans ce cours, reste grandement **abusif** et apparaîtra comme invalide pour un physicien.

- Le fait de renouveler l'air permet l'entretien des **gradients de pression partielle en gaz respiratoires** entre le **fluide externe** et l'intérieur de l'**organisme**, ce qui augmente les **échanges** (*cf.* loi de FICK).

B. Chez les Insectes : un processus d'importance variable

1. La possibilité d'une simple diffusion sans ventilation

- Il existe des **Hexapodes sans trachées** (comme les **Collemboles**) – il y a lors simple **diffusion au travers des téguments** – mais ce cas est **rare**.
- Beaucoup d'Insectes respirent par des **trachées uniquement par diffusion**, sans mouvement actif de ventilation ; notons de toute de même que le transport des gaz est alors **300 000 fois plus rapide que dans l'eau**, malgré des faibles différentiels de pressions partielles.

2. La possibilité d'une ventilation unidirectionnelle ou bidirectionnelle

- Les **trachées** et les **stigmates** sont des structures fondamentalement **métamérisées**, même si **certains segments** peuvent ne **pas présenter de stigmate et/ou trachée** ; dans ce cas, ils sont alors **alimentés** par le **système trachéen** d'un **autre métamère**.
- Le **nombre de trachées**, le nombre de **stigmates** et le **degré de ramification** de l'appareil respiratoire des Insectes **varient** selon les groupes voire les espèces.
- Concernant l'organisation du **réseau trachéen** des Insectes, on peut distinguer **deux situations** principales :
  - Les **trachées** alimentent un (ou plusieurs) métamères et **se ramifient** mais **sans communiquer** entre elles : dans ce cas, ***l'air circule dans les deux sens***, on dit que la **ventilation** est **bidirectionnelle**.
  - Les **trachées communiquent longitudinalement** entre elles en plus de **se ramifier transversalement** (figure 11) : la **ventilation** est alors souvent – mais pas toujours ! – **unidirectionnelle** et on note la présence de **stigmates inhalants** (souvent à l'avant de l'animal) et de **stigmates exhalants** (souvent à l'arrière).

> *Dans les ouvrages de classe préparatoire s'est répandue l'idée que le modèle « **Criquet** » (où la **circulation** est **unidirectionnelle**) est globalement généralisable mais **aucune statistique n'existe pour savoir quel système domine** et il est inexact d'affirmer que la ventilation des Insectes est plutôt unidirectionnelle… La vérité est qu'on n'en sait rien à ce jour ☹.*

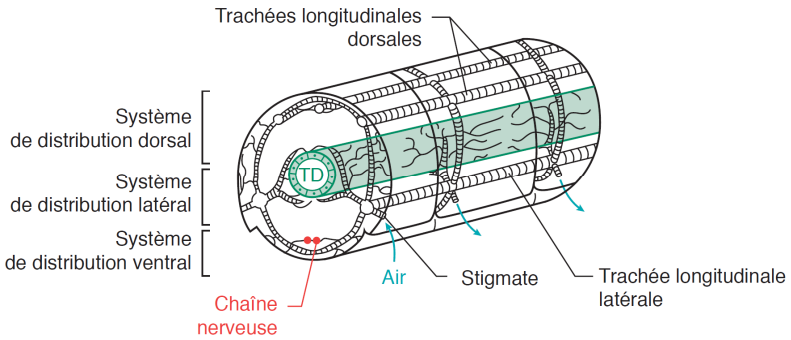


FIGURE 11. Trachées longitudinales. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

3. Une ventilation qui, lorsqu'elle est présente, implique des cycles de contraction musculaire, d'ouverture-fermeture des stigmates et éventuellement des sacs aériens

- La ventilation, lorsqu'elle existe, implique :
  - [Toujours] des **cycles d'ouverture et de fermeture des stigmates** au moyen de **valves chitineuses** reliées à des **muscles** ancrés sur le **tégument**. Les stigmates sont **fermés** l'essentiel du temps ; l'air trachéen **s'appauvrit** alors en **dioxygène** et **s'enrichit** en **dioxyde de carbone**. Cela crée de **forts gradients de pressions partielles en gaz respiratoires** avec **l'air extérieur**, ce qui favorise le renouvellement de l'air trachéen lors de l'**ouverture** des stigmates. *Chez certaines espèces, il s'agit là du seul mécanisme ventilatoire*.
  - [Souvent] des **cycles de contraction-relâchement** des **muscles thoraciques** et **abdominaux** qui **compriment** ou **dilatent** les **trachées**, l'**inspiration** étant **souvent passive** et l'**expiration active** (figure 12).

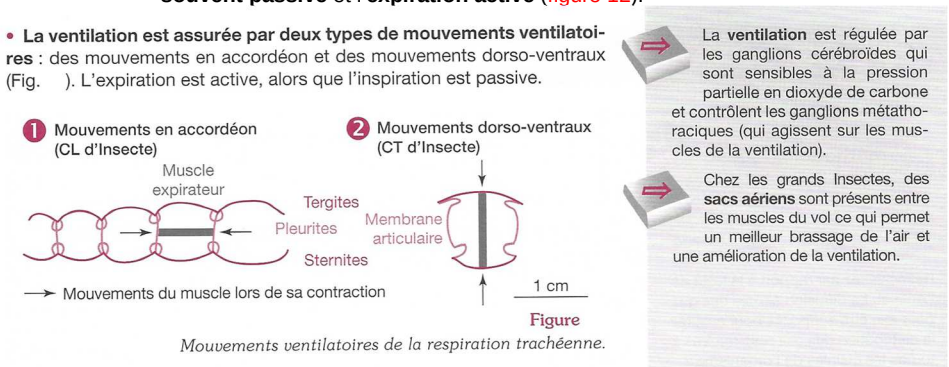


FIGURE 12. Activité musculaire et mouvements ventilatoires. D'après DENŒUD *et al.* (2011).

- [Chez les gros Insectes] des **sacs aériens** (***dilatations chitineuses des gros troncs trachéens dépourvues de taenidies d'où une forte déformabilité***) sont présents et **augmentent la quantité d'air inspiré ou expiré** lors de l'**activité musculaire** de l'animal (figure 13).

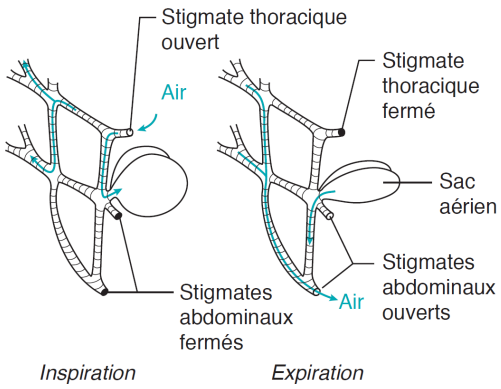


FIGURE 13. Sacs aériens et ventilation. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

C. Chez les Mammifères : un processus bidirectionnel dû à des cycles d'inspiration-expiration permis par des muscles spécialisés

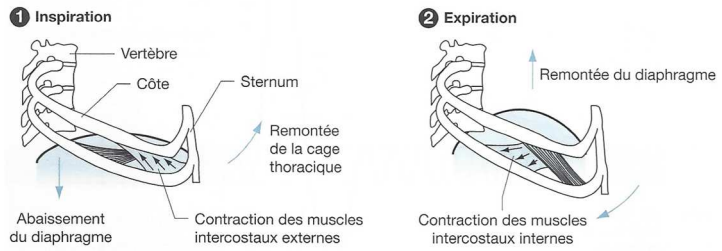
- Voir figures 14-15.

1. Un processus permis par les plèvres, des muscles et des os (cage thoracique)

- Chez les Mammifères, la **ventilation** comprend **deux mécanismes** qui se succèdent cycliquement : l'**inspiration** (*entrée d'air dans le système respiratoire*) et l'**expiration** (*sortie d'air*).
- Les **poumons** sont ***accolés à la cage thoracique*** par le biais de **deux épithéliums**, les **plèvres** (**plèvre pulmonaire** côté poumon et **plèvre pariétale** côté externe), entre lesquels se situe une **cavité pleurale** (liquide interstitiel) où règnent de **faibles pressions en gaz** (d'où un **accolement des plèvres** qui autorise néanmoins leur **mouvement relatif**).
- La **cage thoracique** comprend elle-même des **muscles intercostaux** (internes et externes) **ancrés** sur des os, les **côtes**, elles-mêmes s'ancrant dorsalement sur la **colonne vertébrale** et ventralement sur le **sternum**.
- Le **diaphragme** est un ***muscle plat situé sous les poumons qui délimite le thorax de l'abdomen***.

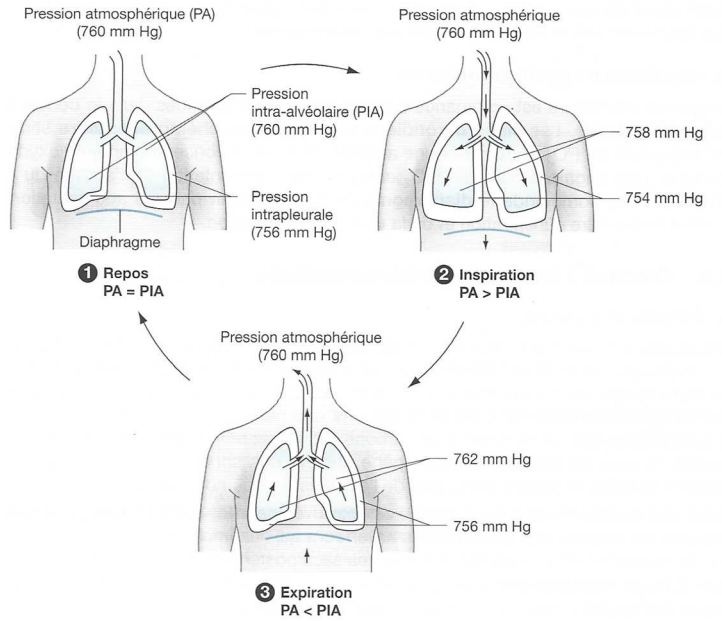
2. Mécanismes de l'inspiration : un processus plutôt actif qui implique une dépression par rapport au milieu aérien extérieur

- L'**inspiration** est principalement permise par :
  - La **contraction** des **muscles intercostaux externes**,
  - La **contraction** du **diaphragme** qui alors **s'abaisse**,
  - Le **relâchement** des **muscles intercostaux internes**.
- L'**augmentation de volume pulmonaire** produit une **dépression** par rapport à l'air extérieur qui aboutit à l'**entrée d'air** dans les poumons.



Mécanisme de la variation de volume de la cage thoracique
***1**. Inspiration. L'abaissement du diaphragme et la remontée des côtes entraînent une augmentation du volume de la cage thoracique dont la pression passe en dessous de la pression atmosphérique. **2**. Expiration. La remontée du diaphragme et l'affaissement des côtes provoquent une diminution du volume de la cage dans laquelle la pression devient supérieure à la pression atmosphérique, les poumons se vident du volume courant.*

FIGURE 14. Mécanismes ventilatoires des Mammifères. D'après BREUIL (2009).



Changements de pression au cours de la ventilation pulmonaire
***1**. Au repos, les pressions atmosphérique et alvéolaire sont égales et la pression intrapleurale est légèrement inférieure à la pression atmosphérique. **2**. Inspiration. Le diaphragme se contracte et s'abaisse, la poitrine se gonfle, les poumons s'étirent. La pression intrapleurale diminue aussi à la suite de l'augmentation du volume de la cavité pleurale. La diminution de la pression intrapulmonaire provoque l'entrée de l'air dans les poumons tant qu'il existe une différence de pression. **3**. Expiration. Le diaphragme se relâche et la poitrine s'abaisse, le volume des poumons diminue et l'air pulmonaire est en surpression par rapport à l'air atmosphérique.*

FIGURE 15. Cycle ventilatoire des Mammifères : cas de l'Homme. D'après BREUIL (2009).
Connaître les valeurs.

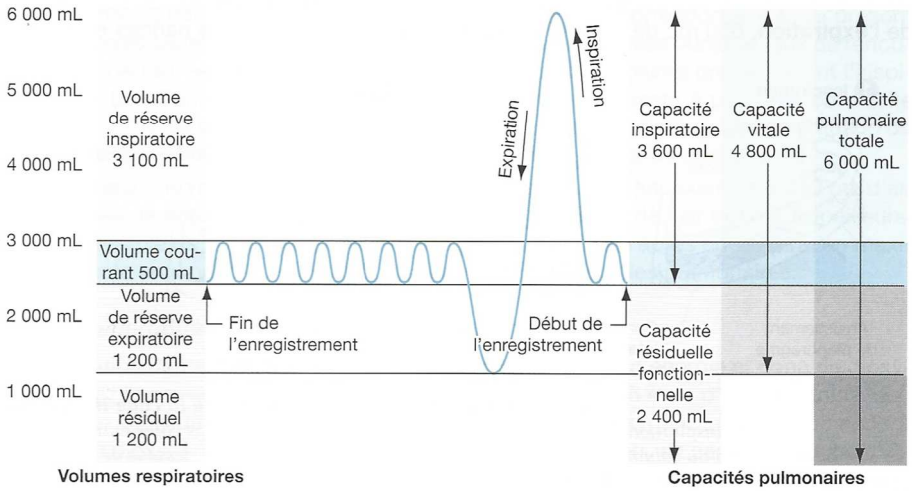
3. Mécanismes de l'expiration : un processus plutôt passif qui implique une surpression par rapport au milieu aérien extérieur

- L'expiration est principalement permise par :
  - Le **relâchement** des **muscles intercostaux externes**,
  - Le **relâchement** du **diaphragme** qui alors **remonte**,
  - La **contraction** des **muscles intercostaux internes**.
- La **diminution de volume pulmonaire** produit une **surpression** par rapport à l'air extérieur qui aboutit à la **sortie d'air** des poumons.

Encadré A Les variables de la mécanique ventilatoire : volumes et capacités ventilatoires (ou respiratoires)

À connaître (y compris quelques valeurs clefs) – d'après BREUIL *(2009)*

D'un point de vue fonctionnel, on définit des **volumes respiratoires** et des **capacités respiratoires**. Les **volumes respiratoires** sont, pour un jeune homme de 70 kg :
– le **volume courant** (500 mL) qui correspond au volume qui entre et qui sort des poumons à chaque cycle (VC) ;
– le **volume de réserve inspiratoire** (3 100 mL) et le volume supplémentaire qui peut-être inspiré en plus du précédent, mais avec un effort musculaire (VRI) ;
– le **volume de réserve expiratoire** (1 200 mL) est le volume qui peut-être expiré avec un effort après une expiration courante (VRE) ;
– le **volume résiduel** (1 200 mL) est le volume qui reste dans les poumons même après une expiration forcée (VR).



Volumes pulmonaires et capacités respiratoires

On définit les **capacités respiratoires** comme la somme de différents volumes respiratoires :
– la **capacité pulmonaire totale** (CPT) est la somme des quatre volumes définis ci-dessus, VC + VRI + VRE + VR = 6 000 mL ;
– la **capacité résiduelle fonctionnelle** (CRF) correspond à la quantité d'air qui demeure dans les poumons après une expiration courante, c'est la somme CRF = VRE + VR = 2 400 mL ;
– la **capacité vitale** (CV) est la quantité d'air maximale expirable après un effort inspiratoire, c'est la somme CV = VC + VRI + VRE = 4 800 mL ;
– la **capacité inspiratoire** (CI) est le volume maximal d'air inspirable après une expiration normale, c'est la somme CI = VC + VRI = 3 600 mL.

Les voies respiratoires (**arbre bronchique**) contiennent un volume à peu près constant d'air, ce volume est appelé **espace mort anatomique**, il compte pour 150 mL.

D. Une fonction modulable

1. Une augmentation des mouvements ventilatoires en cas d'effort physique : un exemple d'adaptation physiologique

Ne pas confondre contrôle / régulation / adaptation en physiologie

Rigoureusement, en physiologie :
- Le **contrôle** d'un paramètre désigne ***l'existence d'un système physiologique permettant de moduler le paramètre (c'est-à-dire de l'augmenter ou le diminuer)***.
- La **régulation** d'un paramètre désigne ***l'existence d'un système physiologique permettant de maintenir le paramètre à une valeur stable (valeur de consigne) par détection des écarts à cette valeur et mise en place de mécanismes de rétroaction***. C'est donc une situation particulière de contrôle.

  Dans les faits, les mots « **contrôle** » et « **régulation** » sont souvent **employés l'un pour l'autre** et tous les auteurs ne retiennent pas cette **distinction**. C'est particulièrement vrai en **génétique** où ce qu'il est courant d'appeler « **régulation de l'expression génétique** » ce qui est en fait majoritairement du **contrôle**.
- L'**adaptation** d'un paramètre désigne la ***mise en place transitoire par l'organisme d'un écart notoire à la valeur de consigne qui permet de faire face à une situation particulière éloignée du fonctionnement normal et courant de l'organisme***. Exemple : adaptation à un effort physique.

Adaptation : physiologie vs. biologie évolutive

Ne pas confondre :
- Une **adaptation physiologique** qui correspond à ce que nous venons de définir.
- Une **adaptation évolutive** qui correspond à ***l'acquisition par un taxon d'une innovation évolutive sélectionnée naturellement au cours de l'évolution parce qu'elle permet de remplir une fonction donnée***. L'**adaptation** peut également désigner ***l'innovation en question***.

a. Cas des Mammifères

- Chez les Mammifères, la **fréquence ventilatoire Fv** (***nombre de cycles ventilatoires par minute***) est augmentée en cas d'**effort physique** de même que le **volume courant VC** (***volume d'air pulmonaire après inspiration – volume après expiration = volume d'air inspiré à chaque cycle***), ce qui aboutit à une **augmentation du débit ventilatoire** (***volume d'air ventilé par minute*** : **Dv = Fv × VC**) (figure 16).

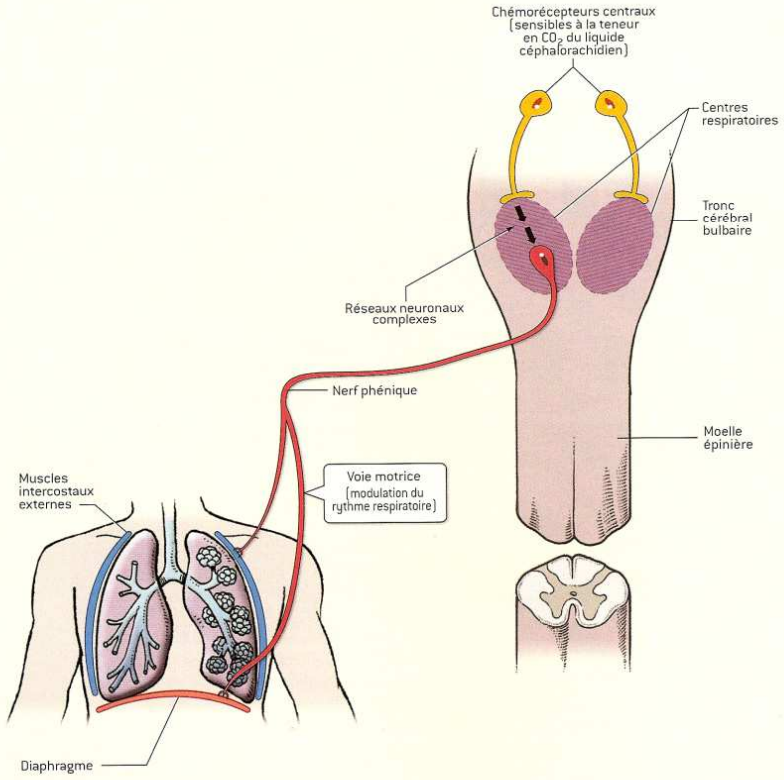
Encadré B Contrôle de l'activité ventilatoire

Pour information (limite programme) – d'après CADET (2009)

Le point sur Le contrôle de la ventilation pulmonaire par la teneur sanguine en CO_2

Au niveau du tronc cérébral, des neurones spécialisés sont capables de détecter des variations de la teneur en dioxyde de carbone du plasma sanguin ou du liquide céphalo-rachidien (un ultrafiltrat de plasma sanguin pauvre en protéines) : ce sont des chémorécepteurs centraux, par opposition aux chémorécepteurs périphériques situés au niveau de la crosse aortique et du sinus carotidien, qui sont sensibles à une baisse de la pression partielle en dioxygène dans le sang artériel.

Une augmentation de la teneur en dioxyde de carbone du sang ou du liquide céphalo-rachidien induit une diminution de pH. Le sang et surtout le liquide céphalo-rachidien – ce dernier étant dépourvu de système tampon car pauvre en protéines – deviennent donc plus acides. La diminution de pH inhibe les canaux par lesquels les ions potassium (K^+) sortent des neurones chémosensibles. Autrement dit, les flux sortants de K^+ sont inhibés, ce qui maintient les neurones chémosensibles dans un état dépolarisé. Les neurones des centres respiratoires avec lesquels ces neurones font synapse induisent alors, par le biais d'une voie motrice empruntant les nerfs phréniques, une augmentation de la fréquence et de l'amplitude des mouvements ventilatoires (**figure 27**).

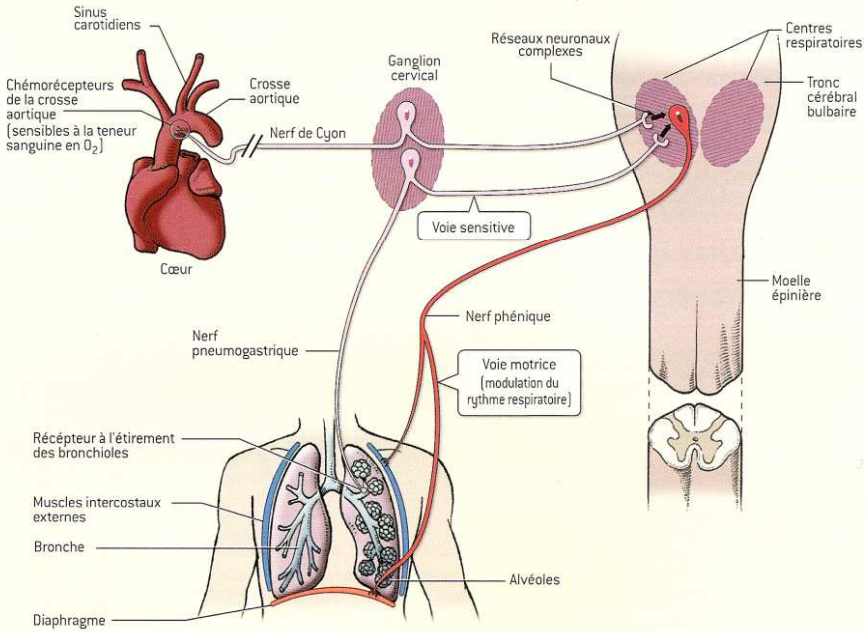


Implication des chémorécepteurs centraux dans le contrôle de la ventilation. Voir le texte pour les détails.

Le point sur Le rôle des nerfs pneumogastriques dans le contrôle de la ventilation pulmonaire

Les nerfs pneumogastriques sont des nerfs mixtes, c'est-à-dire qu'ils comportent à la fois des fibres motrices – qui conduisent l'influx nerveux depuis les centres nerveux jusqu'à la périphérie de l'organisme – et des fibres sensitives. Le contrôle de la ventilation pulmonaire met en jeu le nerf vague en tant que nerf sensitif, et repose sur des neurones dont le corps cellulaire est situé au niveau des ganglions cervicaux inférieur et supérieur. Les prolongements périphériques de ces neurones sont issus, soit de récepteurs à l'étirement localisés dans les muscles lisses des bronches terminales, soit de récepteurs sensibles à la pression partielle en dioxygène dans le sang, les chémorécepteurs de la crosse aortique (**figure 23**). Les prolongements centraux de ces neurones font synapse avec les neurones des centres respiratoires du bulbe rachidien et forment avec eux des réseaux neuronaux complexes.

La distension des bronchioles augmente la fréquence des potentiels d'action dans certaines fibres sensitives du nerf pneumogastrique et induit, par le biais d'une voie motrice empruntant les nerfs phréniques, une inhibition de l'inspiration. Dans le sang, l'augmentation de la pression partielle en dioxyde de carbone ou la diminution de la pression partielle en dioxygène augmente la décharge d'autres fibres sensitives du nerf pneumogastrique et induit, par la même voie motrice, une accélération du rythme respiratoire.



Implication des nerfs pneumogastriques dans le contrôle de la ventilation pulmonaire. Voir le texte pour les détails. Les neurones sensitifs sont des neurones pseudo-unipolaires, c'est-à-dire dont l'axone est situé de part et d'autre du corps cellulaire. Les prolongements périphériques et centraux sont donc tous deux des axones. Les dendrites sont situées directement sur la partie périphérique de l'axone et entrent en contact avec les récepteurs à l'étirement ou les chémorécepteurs ; pour la partie centrale, l'axone se termine classiquement par une arborisation terminale au niveau des centres nerveux bulbaires. Les chémorécepteurs sinusaux (non représentés) sont également impliqués dans le contrôle de la ventilation pulmonaire. Les fibres nerveuses qui en sont issues forment le nerf de Héring, avant de rejoindre le nerf IX (glossopharyngien).

Chez les mammifères, la ventilation pulmonaire est automatique et inconsciente, sous le contrôle nerveux des centres respiratoires, situés dans le tronc cérébral, qui modifie les volumes et la fréquence en réponse aux besoins de l'organisme. En outre, la ventilation peut être modifiée volontairement pour permettre la parole, le chant ou une plongée en apnée, par exemple. Le débit ventilatoire est accru par mécanisme réflexe lors d'un exercice musculaire (figure).

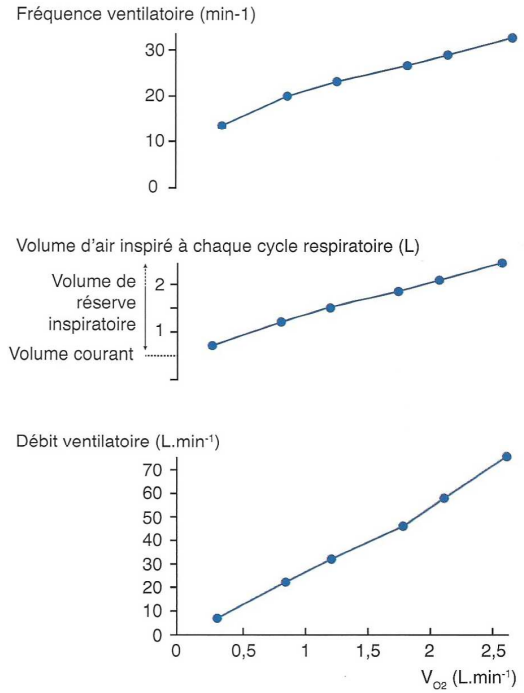


Figure Modulation de différents paramètres respiratoires en fonction de l'intensité d'un exercice musculaire chez l'homme

L'intensité de l'exercice est quantifiée grâce à la consommation de dioxygène nécessaire à la réalisation de l'exercice (VO_2)

FIGURE 16. <u>Adaptation à l'effort physique chez l'Homme</u>. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- On peut montrer que la **ventilation** est **principalement contrôlée par la P_{CO2}** (figure 16bis) du **sang** dont les **fluctuations** modifient l'**acidité** du **sang** et du **liquide céphalorachidien** où des **chémorécepteurs** permettent de **détecter ces variations**, ce qui déclenche une **réponse physiologique** (encadré B).

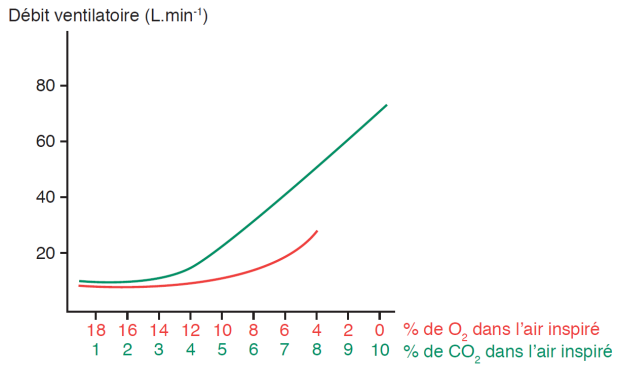


FIGURE 16bis. <u>Rôle des pressions partielles en gaz respiratoires dans le contrôle de l'activité ventilatoire</u>. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

b. Cas des Insectes

- On peut également montrer chez les Insectes une **adaptation des mouvements ventilatoires** à l'activité.
- En outre, les **échanges gazeux** sont **facilités** au niveau des **cellules musculaires** grâce à une **réduction de la quantité de liquide trachéolaire**, *les échanges s'effectuant mieux avec l'air qu'avec l'eau* (figure 17). Cela est dû à la production de **métabolites** (notamment d'**acide lactique**) lors de l'activité qui augmentent la **pression osmotique** et induisent une **absorption d'eau** depuis les cellules trachéolaires.

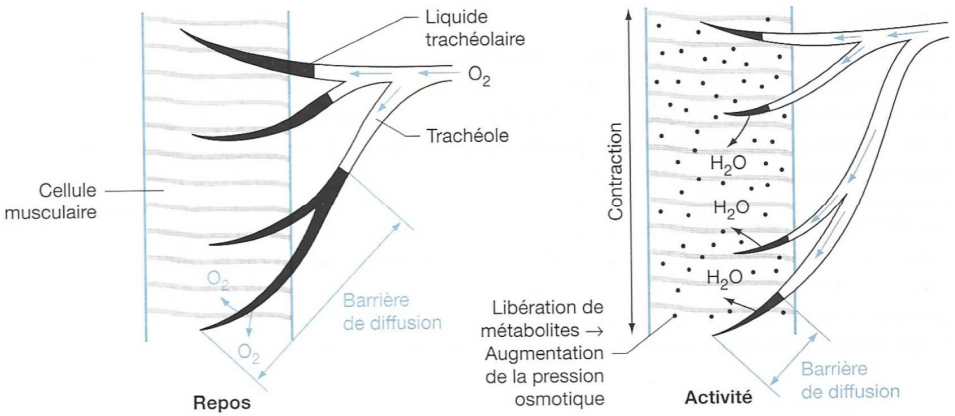


FIGURE 17. <u>Influence de l'activité sur la quantité de liquide trachéolaire et donc sur les échanges gazeux</u>. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

III. Des échanges gazeux respiratoires couplés à un transport sanguin chez les Mammifères

- Chez les **Mammifères**, à la **respiration externe** s'ajoute une **respiration interne** entre le sang et les tissus : il y a donc **prise en charge des gaz respiratoires** par le sang.
- *Rappel : chez les Insectes, les gaz respiratoires ne sont pas pris en charge par la circulation puisque les échanges ont lieu directement entre tissus et trachéoles.*

A. Un déplacement des gaz par convection interne dans le système circulatoire qui contribue à l'entretien des différentiels de pressions partielles

1. La circulation, fonction prenant en charge les gaz respiratoires des poumons jusqu'aux tissus

Voir **B.2.** La mise en mouvement des fluides circulants et la distribution des nutriments

- Les **gaz respiratoires** sont ici **pris en charge** et **déplacés** par le **sang** ; on peut donc parler de « **convection interne** » des gaz respiratoires (***déplacement des gaz par le mouvement plus global d'un fluide, en l'occurrence le fluide interne qu'est le sang***) (figure 18). Le fait que le **milieu interne** avec lequel s'effectuent les **échanges gazeux** soit lui-même **en mouvement** contribue à entretenir de **forts gradients de pression partielle en gaz respiratoires** entre **fluide externe** et **organisme** (figure 19).

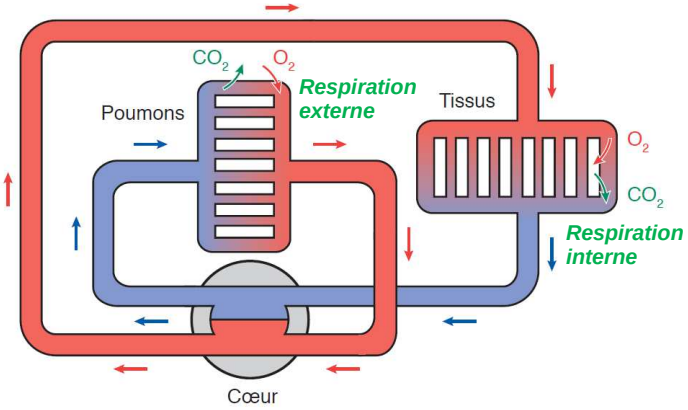


FIGURE 18. **La double circulation des Mammifères et la place des respirations externe et interne.** D'après SEGARRA *et al.* (2015).
En rouge : sang hématosé (riche en dioxygène) = « sang artériel ».
En bleu : sang appauvri en dioxygène = « sang veineux ».

- On peut noter les phénomènes suivants :
  - Au **niveau pulmonaire** (figure 19), il y a **hématose** (= ***charge du sang en dioxygène***) et **déchargement de dioxyde de carbone** vers l'**air alvéolaire**. C'est la **respiration externe**.
  - Au **niveau tissulaire**, il a **déchargement du sang en dioxygène** en direction des tissus et **charge du sang en dioxyde de carbone** (issu de la **respiration cellulaire des tissus**). C'est la **respiration interne**.

Le ***sang riche en dioxygène*** est parfois appelé « **sang artériel** » (mais problème : il circule aussi par les **veines pulmonaires** !) et le ***sang appauvri en dioxygène*** est parfois appelé « **sang veineux** » (mais problème : il circule aussi par l'**artère pulmonaire** !).

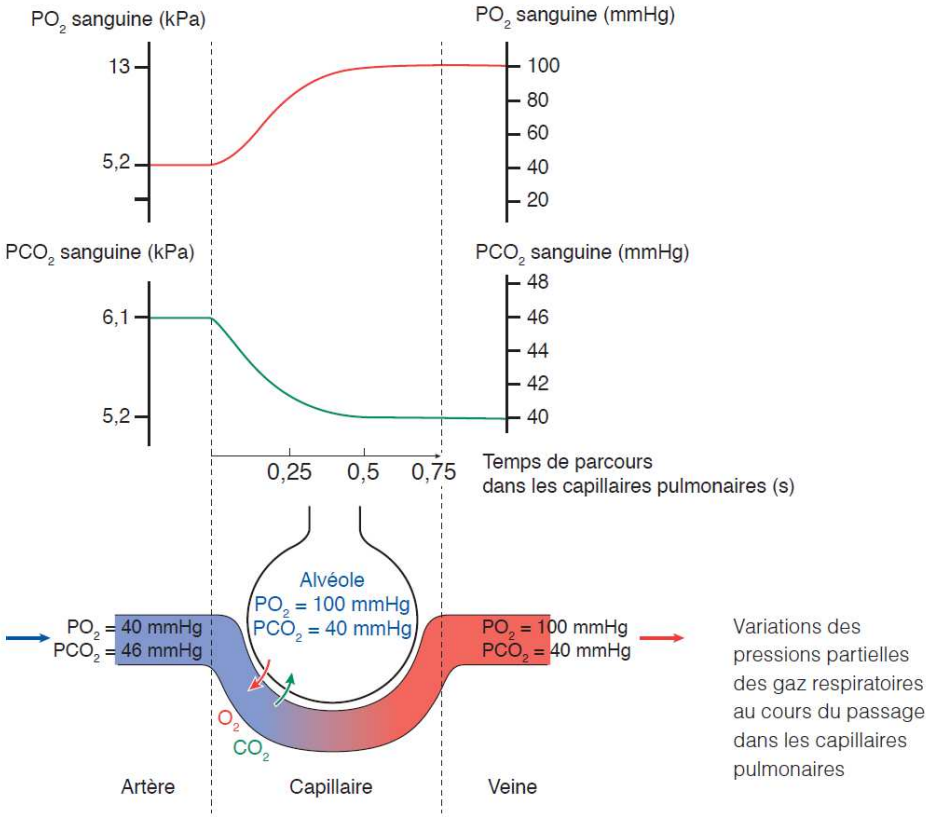


FIGURE 19. **Les échanges gazeux alvéolaires et le rôle des gradients de pressions partielles en gaz respiratoires. [*Connaître des chiffres*].** D'après SEGARRA *et al.* (2015).

2. Un contrôle et une adaptation possible des paramètres cardiovasculaires qui peut être coordonnée à l'activité ventilatoire

Voir **B.2.3.3.** Les réponses physiologiques lors d'un effort musculaire chez les Mammifères

- L'**activité cardiaque** (fréquence cardiaque, volume d'éjection systolique…) et le **diamètre des vaisseaux sanguins** sont des **paramètres contrôlés**.
- Lors d'un **effort physique**, on note une **adaptation** à la fois de la **fonction ventilatoire** mais aussi de la **fonction cardiovasculaire** ; nous renvoyons au chapitre concerné sur ce point. Un **couplage** entre les deux fonctions est rendu possible par un **contrôle nerveux** employant des **voies semblables** (encadré B).

B. Une prise en charge des gaz par les hématies et le plasma

- Les gaz ne sont **pas seulement dissous** ; ils peuvent être pris en charge par des ***protéines de transport gazeux***, c'est-à-dire des **pigments respiratoires**.
- Chez les **Mammifères**, le pigment respiratoire est l'**hémoglobine** ; celle-ci se trouve non pas à l'état libre mais **cellularisée** dans les **hématies** (encadré C).

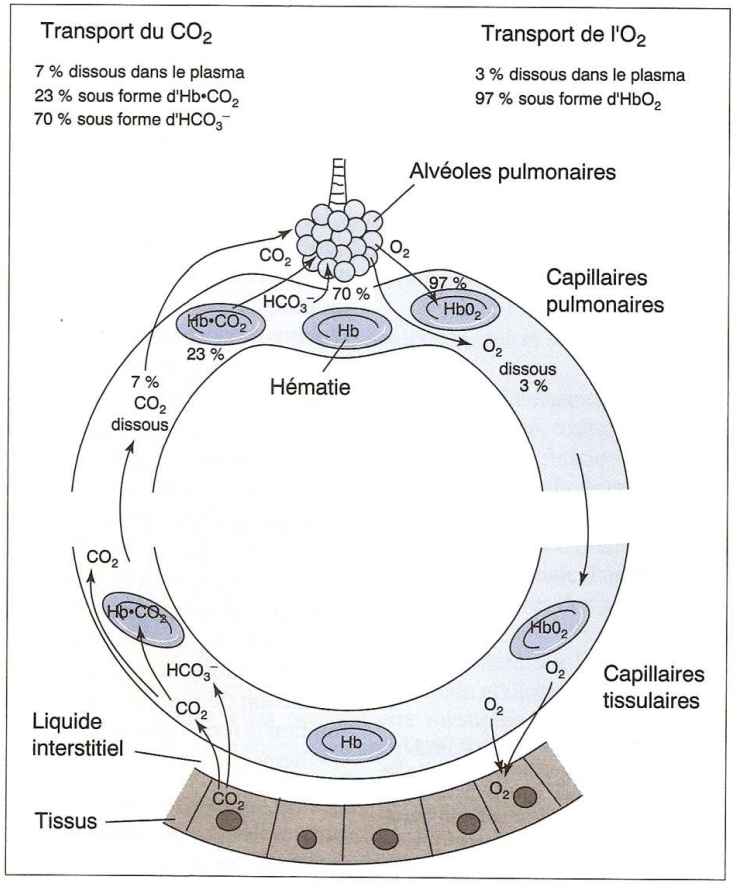


FIGURE 20. Couplage des échanges de gaz respiratoires entre échangeurs et tissus chez l'Homme. [*Connaître des chiffres*]. D'après RICHARD *et al.* (1997).

TABLEAU V. Importance fonctionnelle des pigments respiratoires. [*Connaître des chiffres*]. D'après RICHARD *et al.* (1997).

Quantités de dioxygène transporté par le sang humain. La combinaison à l'hémoglobine adapte l'approvisionnement des cellules à leurs besoins en O_2. Il est à remarquer que le sang désoxygéné transporte également, sous forme dissoute mais surtout combinée, une quantité non négligeable de dioxygène.

	Sang oxygéné	Sang désoxygéné
Quantité totale d'O_2 transporté (mL/100 mL de sang)	20,3	15,5
O_2 dissous	0,3	0,1
O_2 combiné (Hb)	20,0	15,4

	Sang oxygéné	Sang désoxygéné
Quantité totale de CO_2 transporté (mL/100 mL de sang)	48,3	52
CO_2 dissous :		
• plasma	1,6	1,8
• hématie	0,8	0,9
CO_2 combiné :		
• HCO_3 plasma	34,2	36,3
• HCO_3 hématie	9,6	9,9
• Hb (hématie)	2,2	3,1

1. Un transport pigmentaire ultra-dominant pour le dioxygène et notoire pour le dioxyde de carbone

- Le **dioxygène** est **transporté majoritairement (97 %** en moyenne**) par l'hémoglobine**, le reste (3 %) étant **transporté** sous **forme dissoute dans le plasma** (tableau V + figures 20-21). ***L'hémoglobine couplée à du dioxygène*** porte le nom d'**oxyhémoglobine** (sa ***forme libre*** sera dite **désoxyhémoglobine**). *Dans tous les cas, les échanges gazeux se réalisent toujours sous forme dissoute, que ce soit avec l'air alvéolaire ou les tissus*.

Notons que le **pouvoir oxyphorique** (***capacité d'un fluide – en l'occurrence le sang – à transporter le dioxygène***) est **fortement augmenté** par la **présence de l'hémoglobine** par rapport à une **simple dissolution du gaz**.

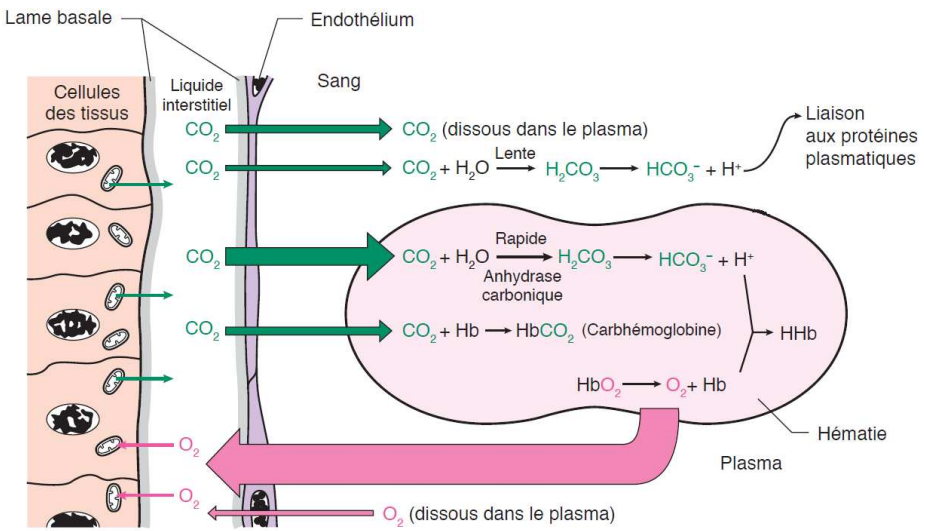
- Le **dioxyde de carbone** est **transporté** (tableau V, figures 20-21) [*valeurs moyennes*] :
  - À **7 % sous forme dissoute** dans le **plasma**,
  - À **23 % combiné à l'hémoglobine** (on parle alors de **carbhémoglobine**),
  - À **70 % sous forme ionisée** en **ions hydrogénocarbonates (= bicarbonates) HCO_3^-** soit dans le **plasma**, soit dans le cytosol des **hématies**.

La formation des **ions HCO_3^-** se fait selon la réaction :

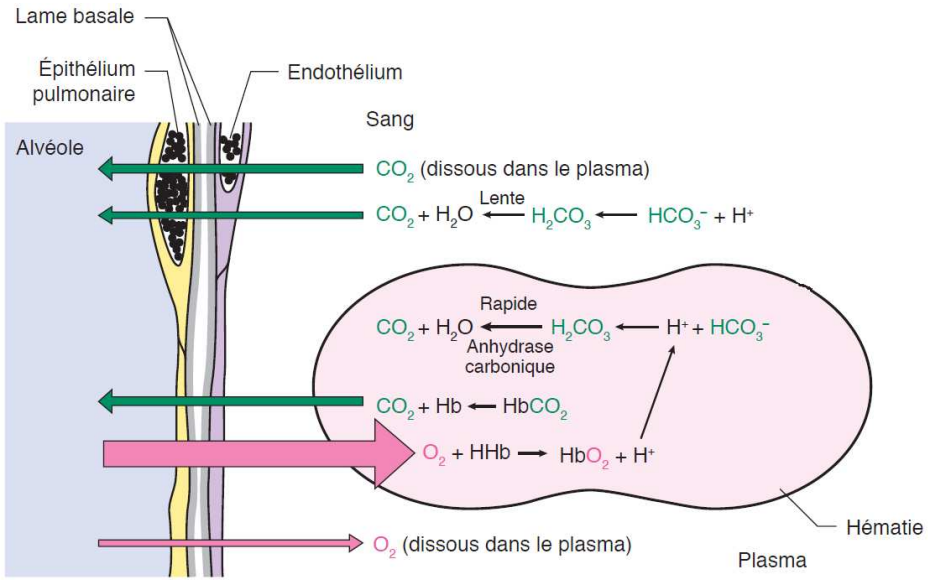
$$CO_2 + H_2O \underset{(1)}{\leftrightarrows} H_2CO_3 \underset{(2)}{\leftrightarrows} HCO_3^- + H^+$$

*La **réaction (1)** est **lente** dans le **plasma** mais **rapide** dans l'**hématie** grâce à une **enzyme** qui la catalyse, l'**anhydrase carbonique**.*
*L'**acide carbonique H_2CO_3** est très **instable** et sa **dissociation** est à la fois **rapide** et **spontanée** (2).*

On considère que **35 % environ du CO_2** est transporté par **les hématies** et **65 %** par le **plasma**.



Échanges au niveau des tissus consommateurs.



Échanges au niveau de la barrière alvéolo-capillaire.

FIGURE 21. Les échanges gazeux respiratoires et le transport des gaz.
D'après SEGARRA *et al.* (2015), modifié.

Encadré C Les hématies (= érythrocytes = globules rouges), cellules sanguines spécialisées dans le transport des gaz respiratoires

D'après SEGARRA et al. (2015) – pour information ?

1. Une cellule déformable

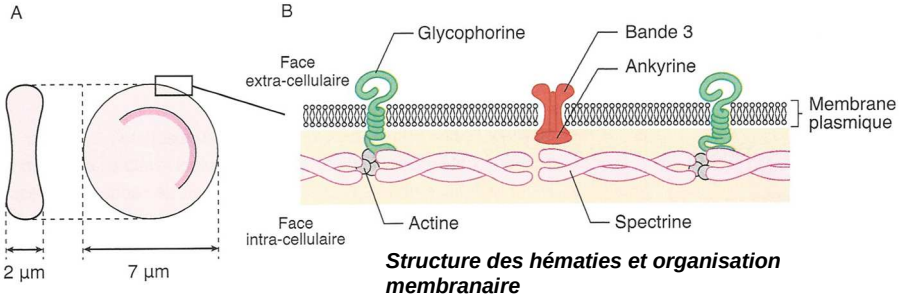
Une hématie de mammifère a un diamètre moyen de 7 µm pour 2 à 3 µm d'épaisseur, en forme de disque biconcave, dont le rapport surface/volume est supérieur à celui d'une sphère de même volume, d'où une plus grande surface de diffusion.

C'est une **cellule dépourvue de compartiments chez les mammifères** (pas de noyau, de système endomembranaire, de mitochondries…).

L'hématie doit d'une part résister aux contraintes mécaniques importantes imposées par le débit sanguin (5 $L.min^{-1}$) et doit d'autre part être capable de transiter au sein des capillaires dont les diamètres peuvent être inférieurs à sa taille (3-4 µm de diamètre).

L'organisation particulière de sa membrane permet de répondre à ces deux contraintes : le modèle actuel montre que des protéines transmembranaires (bande 3, glycophorine) servent d'ancrage à des protéines associées au cytosquelette (spectrine et ankyrine) structurant un réseau de microfilaments d'actine (figure).

Cet assemblage **limite la diffusion** de certaines protéines membranaires et **stabilise la membrane** (notamment la forme biconcave) tout en permettant sa **déformabilité**.



Structure des hématies et organisation membranaire

2. Un métabolisme particulier

L'absence de mitochondries limite le métabolisme oxydatif de l'hématie à la glycolyse suivie des réactions de **fermentation lactique**.

Le mauvais rendement de cette voie entraîne d'importants besoins en glucose. La membrane possède en abondance une perméase au glucose (GLUT1).

L'absence de voie métabolique aérobie au sein de l'hématie évite un détournement du dioxygène transporté vers les besoins énergétiques de la cellule.

Du 2,3-BPG, dont on a vu qu'il est un effecteur hétérotrope de l'hémoglobine, est synthétisé par une dérivation de la voie glycolytique.

La présence importante de dioxygène tend à oxyder le fer ferreux (Fe^{2+}) en fer ferrique (Fe^{3+}) produisant de la methémoglobine qui est incapable de transporter le dioxygène.

$$(Hb)Fe^{2+} + O_2 \rightarrow (MetHb)Fe^{3+} + O_2^-$$

O_2^- est un radical superoxyde instable qui se transforme en peroxyde d'hydrogène :

$$2O_2^- + 2H^+ \rightarrow H_2O_2 + O_2$$

Les lipides poly-insaturés de la membrane sont oxydés par le superoxyde et le peroxyde, ce qui peut aboutir à la rupture de la membrane (hémolyse).

La réduction du Fe^{3+} de la methémoglobine et l'élimination du H_2O_2 sont assurées par différentes enzymes (ex : la methémoglobine réductase ou la glutathion réductase) qui utilisent les électrons de NADPH, issu de la voie des pentoses phosphates, une autre dérivation de la voie glycolytique.

3. Un équipement protéique spécialisé dans le transport des gaz respiratoires

On a vu que l'hémoglobine est impliquée dans le transport du dioxygène et du dioxyde de carbone. Son taux normal est d'environ 15 g/100 mL de sang chez l'homme, soit 200 à 300 millions de molécules d'hémoglobine par cellule.

L'**anhydrase carbonique** cytosolique catalyse la réaction (1) et favorise donc le transport du dioxyde de carbone sous forme d'ions hydrogénocarbonates :

$$CO_2 + H_2O \underset{(1)}{\leftrightarrows} H_2CO_3 \underset{(2)}{\leftrightarrows} HCO_3^- + H^+$$

L'échangeur anionique Cl^-/HCO_3^- est présent à 10^6 exemplaires par hématie (il constitue 25 à 30 % des protéines membranaires de l'hématie). Il échange des ions hydrogénocarbonates entre le cytoplasme de l'hématie et le plasma : HCO_3^- sort et Cl^- entre dans l'hématie au niveau des tissus ; les sens sont inversés au niveau des alvéoles.

2. L'hémoglobine, protéine allostérique de transport gazeux à structure quaternaire et à fonctionnement modulable

a. L'hémoglobine, une protéine de structure quaternaire à groupement prosthétique capable de fixer le dioxygène, l'hème

- L'**hémoglobine** est une ***protéine de structure quaternaire composée de quatre sous-unités identiques deux à deux – deux globines alpha et deux globines bêta – reliées chacune à un groupement prosthétique (groupement organique non protéique associé à une protéine) nommé hème***.

On rappelle qu'une **protéine de structure quaternaire** est une ***protéine composée de plusieurs chaînes polypeptidiques qu'on nomme sous-unités (ou protomères)***.

- L'**hème** est constitué d'un ***ensemble de cycles organiques nommé porphyrine et au centre duquel se trouve un ion fer II Fe^{2+} capable de lier le dioxygène de manière réversible***. Une molécule d'hémoglobine Hb fixe ainsi réversiblement **quatre molécules de dioxygène** :

$$Hb + 4\,O_2 \leftrightarrows HbO_8$$

Désoxyhémoglobine *Oxyhémoglobine*

- Notons que la fixation de dioxygène entraîne un **changement de conformation** de la **protéine**.

NB Le **dioxyde de carbone** ne se fixe pas sur l'hème mais sur **l'extrémité N-terminale** des **chaînes alpha et bêta**, formant ce qu'on appelle une **fonction carbamine** :

$$R - NH_2 + CO_2 \leftrightarrows R - NH - COO^- + H^+$$

*[Notons dès à présent **l'acidification** qui en découle]*

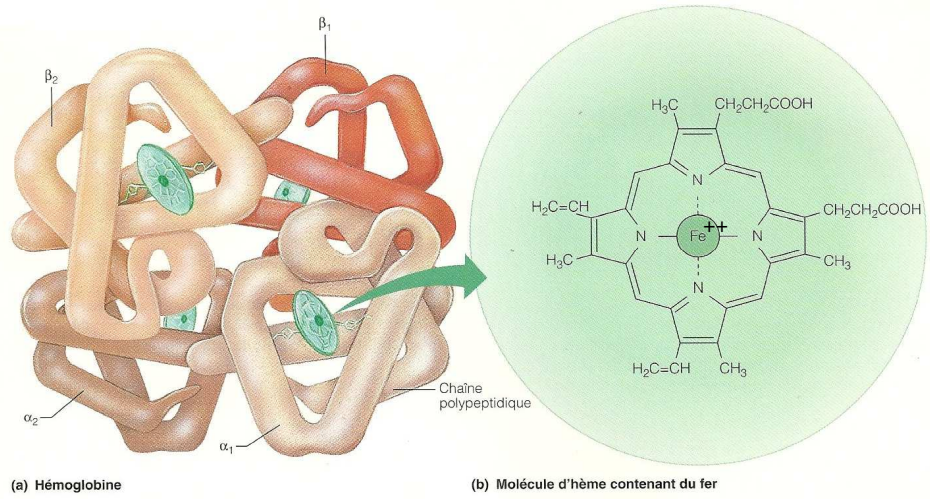


FIGURE 22. Organisation de l'hémoglobine et gros plan sur l'hème.
D'après MARIEB (2005).

b. L'hémoglobine, une protéine à cinétique sigmoïde de fixation et de libération du dioxygène qui s'explique par un fonctionnement allostérique

α. Une protéine allostérique

- L'hémoglobine présente une **saturation** qui augmente en **fonction de la P_{O2}** de manière **sigmoïde** (figure 23). Cela traduit l'existence d'une **coopérativité entre les sous-unités** où ***le changement de conformation d'une sous-unité entraîne le changement de conformation des autres sous-unités***. L'hémoglobine est donc une **protéine allostérique** ; l'**allostérie** est la ***caractéristique des protéines de structure quaternaire chez lesquelles la fixation d'un ligand sur une sous-unité entraîne un changement de conformation des autres sous-unités et ainsi de la vitesse de fixation du ligand sur ces sous-unités***.

Pour certains auteurs anglo-saxons, l'allostérie peut avoir un sens un peu différant…

Attention, une protéine allostérique possède forcément une structure quaternaire.

β. Une allostérie qui favorise la fixation ou la libération de dioxygène

- Voir figure 24.
- L'**hémoglobine** existe sous **deux formes**, la **forme T (tendue)** ***à faible affinité pour le dioxygène*** et la **forme R (relâchée)** ***à forte affinité pour le dioxygène***.
- La **fixation d'une molécule de dioxygène** sur une **sous-unité** entraîne la **transconformation** de cette sous-unité qui passe de la **forme T à R**, ce qui engendre ensuite une **transition allostérique**, c'est-à-dire la ***transconformation des autres sous-unités*** de la **forme T à R** qui fixeront alors plus **rapidement** et plus **efficacement** le **dioxygène**.
- Inversement, la **libération de dioxygène** par une **sous-unité favorise** la libération de dioxygène par les autres, selon un **mécanisme symétrique** de **coopérativité** entre sous-unités.

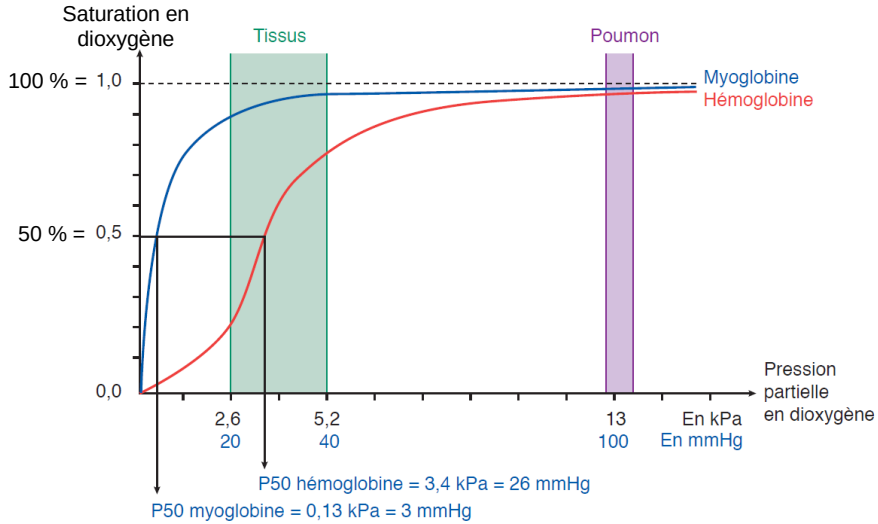
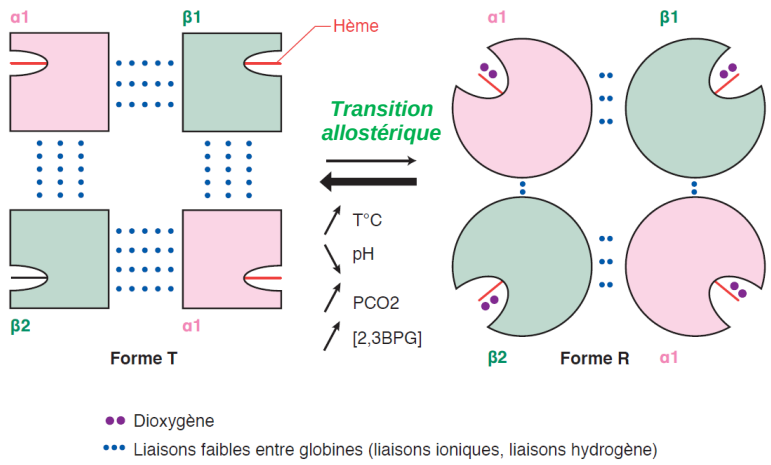


FIGURE 23. Cinétique de l'hémoglobine Hb et de la myoglobine Mb humaines.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- ✓ *Pour comparaison : la **myoglobine** est une **protéine de structure tertiaire (composée seulement d'une chaîne alpha et d'un hème) qui fixe le dioxygène dans les muscles** : on notera l'allure d'une **cinétique de saturation « classique »** d'allure **michaëlienne** (même si le terme michaëlien serait plutôt à réserver aux enzymes).*
- ✓ *La P_{50} est la pressi**on partielle en dioxygène pour laquelle 50 % des protéines étudiées sont saturées en dioxygène**. C'est un indicateur de l'**affinité de la protéine** pour le **dioxygène** : plus l'affinité est grande, plus la P_{50} est faible.*



Une hausse de la température, de la P_{CO2}, de la concentration en 2,3-BPG ,et une baisse du pH facilitent le passage de l'hémoglobine sous forme T et la libération du dioxygène au niveau des tissus.

FIGURE 24. Formes T et R de l'hémoglobine. D'après SEGARRA *et al.* (2015), corrigé.

c. L'hémoglobine, une protéine à cinétique compatible avec les pressions partielles en dioxygène régnant dans l'organisme

- En étudiant la **cinétique de l'hémoglobine** (figure 23), on peut noter que [*valeurs chez l'Homme*] :
  - Pour une **P_{02} proche de 13 kPa** qui est celle qui règne au niveau du **sang alvéolaire**, l'hémoglobine est **complètement saturée** : elle *fixe donc efficacement le dioxygène*.
  - Pour une **P_{02} comprise entre 2,6 et 5,2 kPa** qui est celle qui règne au niveau des **tissus** où le dioxygène est **consommé**, l'hémoglobine est **saturée de 20 à 80 %** : elle *libère donc efficacement le dioxygène* qui peut alors être utilisé par les tissus.

d. L'hémoglobine, une protéine à cinétique modifiable par des conditions régnant dans l'hématie : impact de la température, du pH, de la P_{CO2} (effet BOHR) et de la présence de 2,3-BPG

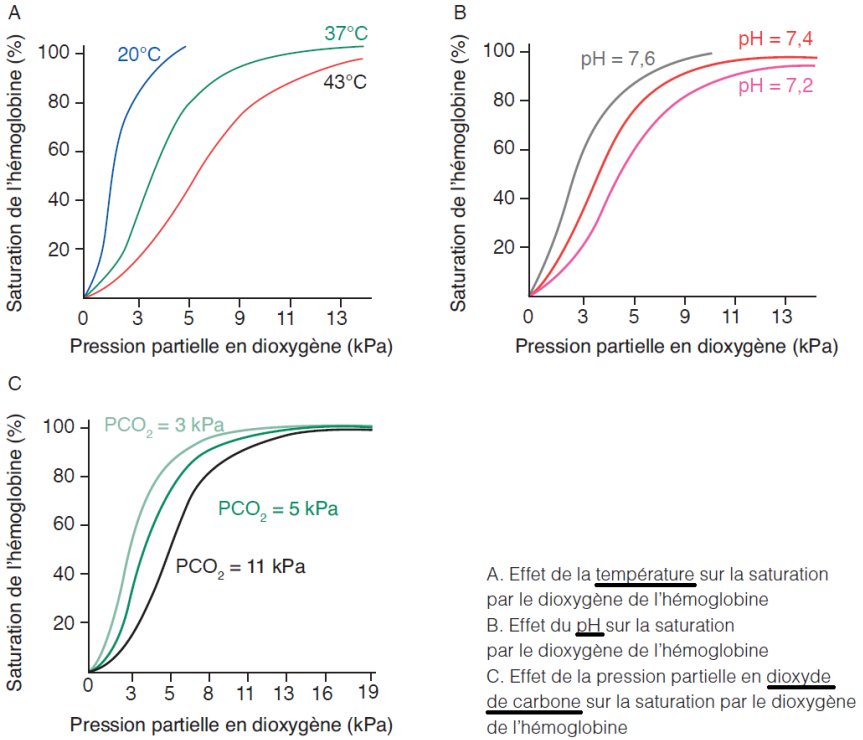


FIGURE 25. Quelques facteurs modulateurs de la cinétique de l'hémoglobine.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- ***L'augmentation de la température diminue l'affinité de l'hémoglobine pour le dioxygène*** (figure 25) ; ce paramètre a toutefois **peu d'impact chez les Mammifères** où la **température** est globalement **régulée**.

- ***La baisse du pH (augmentation de l'acidité) diminue l'affinité de l'hémoglobine pour le dioxygène*** (figure 25) ; or on a vu que le pH ambiant diminuait en présence de CO_2 (voir les réactions chimique page 17) ; une **présence abondante de CO_2** (dans le sang circulant dans les capillaires) étant la marque d'un **tissu fortement consommateur**, l'hémoglobine **larguera ainsi plus facilement son dioxygène** à ce niveau.
- De la même façon, ***l'augmentation de la pression partielle en dioxyde de carbone diminue aussi directement l'affinité de l'hémoglobine pour le dioxygène, ce qui favorise son relargage*** (figure 25).

La diminution de l'affinité de l'hémoglobine pour le dioxygène quand le pH diminue ou quand la PCO_2 augmente s'appelle l'**effet BOHR**.

- On note enfin que ***la présence de 2,3-BPG (2,3-bisphosphoglycérate) diminue l'affinité de l'hémoglobine pour le dioxygène et donc augmente la quantité de dioxygène transféré aux tissus*** (figure 26). Le 2,3-BPG est un produit de la **glycolyse** présent dans les hématies qui semble **s'accumuler lors d'un effort sportif**. Il s'agit d'un **effecteur allostérique**.

On appelle **effecteur allostérique** une ***molécule qui se fixe sur un site propre de la protéine allostérique (généralement différent du site de fixation du ligand principal) et qui modifie l'affinité de la protéine pour le ligand principal***.
*Le **2,3-BPG** est un **effecteur allostérique négatif** puisque sa fixation diminue l'affinité de l'hémoglobine.*

Notons que, même si ce n'est pas courant, on pourrait dire que le **CO_2** est un **effecteur négatif** de l'hémoglobine qui se fixe sur les extrémités N-terminales des chaînes.

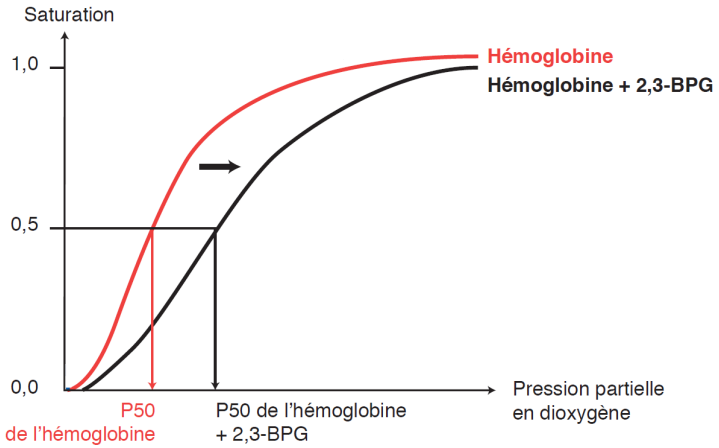
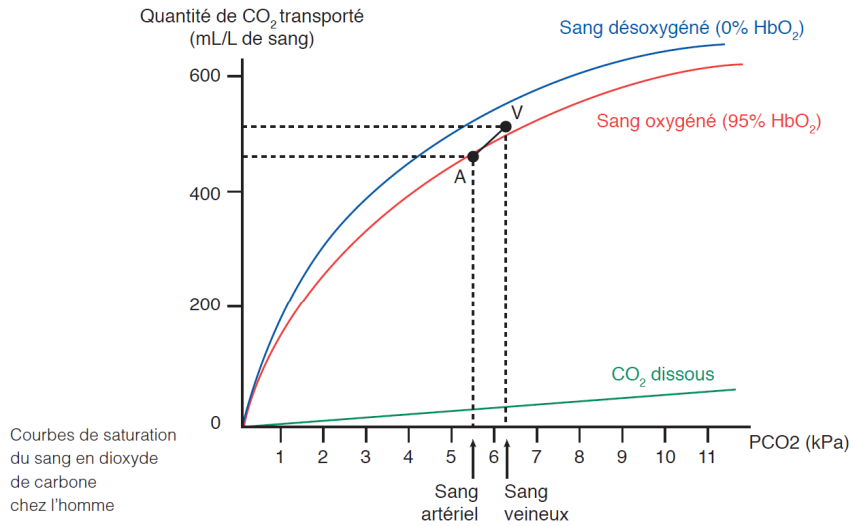


FIGURE 26. Effet du 2,3-BPG sur l'hémoglobine. D'après SEGARRA *et al.* (2014), modifié.

e. L'hémoglobine, une protéine qui transporte mieux le dioxyde de carbone à l'état désoxygéné qu'oxygéné : l'effet HALDANE

- On peut enfin montrer le **sang transporte mieux le dioxyde de carbone** lorsqu'il est **désoxygéné** que lorsqu'il est **oxygéné** (figure 27) grâce à l'**effet HALDANE** : ***la désoxyhémoglobine a une affinité supérieure à l'oxyhémoglobine pour le dioxyde de carbone***. Cela **facilite** la **prise en charge du CO2 produit par les tissus** lorsque l'hémoglobine a relargué son dioxygène.



Dans les conditions physiologiques, les variations s'inscrivent entre les points A (sang artériel) et V (sang veineux), qui n'est pas complètement désoxygéné.

FIGURE 25. Effet de l'oxygénation sur la saturation du sang en dioxyde de carbone (effet HALDANE). D'après SEGARRA *et al.* (2015).

Références

ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition.* Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI. Flammarion, Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1e édition française).

BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).

BOUJARD, D. (dir). B. ANSELME, C. CULLIN & CÉLINE RAGUÉNÈS-NICOL (2015). *Biologie cellulaire et moléculaire. Tout le cours en fiches. Licence. PACES. CAPES.* 2e édition (1e édition 2012), Dunod, Paris.

BREUIL, M. (2007). *Biologie 1re année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

BREUIL, M. (2009). *Biologie 2e année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

CADET, R. (2008). *L'invention de la physiologie. 100 expériences historiques.* Belin, Paris.

CAMEFORT, H. (1977). *Morphologie des végétaux vasculaires. Cytologie. Anatomie. Adaptations.* Doin, Paris, 2e édition (1e édition 1962).

CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles, 2e édition (1e édition 1995).

[CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERAMN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie.* Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4e edition).

DENŒUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1re année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

LAFON, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse.* Ellipses, Paris.

LATRUFFE, N. (dir.), F. BLEICHER-BARDETTI, B. DUCLOS & J. VAMECQ (2014). *Biochimie. Tout le cours en fiches. Licence. PACES-UE1. CAPES.* Dunod, Paris.

LULLMANN-RAUCH, R. (2008). *Histologie*. Traduit de l'allemand par P. SPRUMONT. De Boeck, Bruxelles.

MARIEB, E. N. (2005). *Anatomie et physiologie humaines.* Renouveau pédagogique, Saint-Laurent (Québec, Canada), Diffusion Pearson Education France, Paris, 6e édition américaine (2004) adaptée par R. Lachaîne.

MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et colloborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie.* Frison-Roche, Paris.

PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010*a*). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 2e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1e édition 2006).

PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010*b*). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2007).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2006).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2014). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2007).

RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007). *Biologie*. De Boeck, Bruxelles.

RICHARD, D., É. PÉRILLEUX (dir.), B. ANSELME, J.-C. BAEHR, J. CHAFFARD, J. MÉREAUX & P. VALET (1997). *Physiologie des animaux. Tome **1**. Physiologie cellulaire et fonctions de nutrition.* Nathan, Paris.

RICHARD, D., É. PÉRILLEUX (dir.), B. ANSELME, J.-C. BAEHR, J. CHAFFARD, J. MÉREAUX & P. VALET (1998). *Physiologie des animaux. Tome **2**. Construction de l'organisme, homéostasie et fonctions de relations.* Nathan, Paris.

RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2012). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas*. Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2010).

RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2015). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas*. Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2010).

SCHMIDT-NIELSEN, K. (1998). *Physiologie animale. Adaptation et milieux de vie.* Dunod, Paris.

SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). *Biologie BCPST 1re année.* Ellipses, Paris.

SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2e année.* Ellipses, Paris.

VANDER, A. J. et collaborateurs (2009). *Physiologie humaine*. Maloine, Paris.

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes

Il est conseillé de maîtriser les **grandes lignes du plan**

*Le **plan** ne doit pas être perçu comme un carcan figé, ou comme un modèle de plan de dissertation à ré-utiliser en devoir, mais bien comme un **outil d'apprentissage et de structuration** des **concepts importants**. Vous pouvez en **recopier les grandes lignes** ou **annexer le plan du polycopié** directement.*

Il est conseillé de réaliser un **lexique des principales définitions**.

Il est conseillé de reproduire les **schémas (et tableaux) majeurs** :

Liste indicative.

° **Lenticelle** et EG
° **Stomate** et EG
° Organisation + histologie de **l'appareil trachéen** (Insectes)
° Organisation + histologie de **l'appareil respiratoire** (Mammifères)
° **Ventilation trachéenne** (mouvements du corps, ouverture/fermeture des stigmates, rôle des sacs aériens si présents…)
° **Ventilation pulmonaire**
° Documents illustrant la **régulation des EG**
° **Système circulatoire** des Mammifères : sang pauvre / riche en O_2
° Prise en charge des **gaz respiratoires** par le **sang** (dont les **hématies**)
° **Courbe de saturation** de l'**hémoglobine Hb**
° **Représentation simplifiée** de l'**Hb**
° **Allostérie** de l'**Hb**
° **Graphes** montrant les effets de **divers paramètres** sur la cinétique de l'**Hb**

Attention à connaître des **valeurs** et **ordres de grandeur** !

Vous devez en outre **savoir / pouvoir** [faire le lien avec les TP B1-B2]
° Montrer l'organisation tissulaire de la **feuille**
° Exploiter des **dissections**, **préparations** ou **clichés** montrant **l'appareil respiratoire** des **Insectes** (Criquet) ou **Mammifères** (Souris)
° Exploiter des lames montrant l'**histologie** de ces appareils

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme **1**
Introduction **1**

I. Unité et diversité de quelques échangeurs gazeux en milieu aérien (Angiospermes, Insectes, Mammifères) **2**
A. Les échanges gazeux, un processus dépendant de lois physico-chimiques et des contraintes du milieu **2**
1. Des échanges diffusifs régis par la première loi de Fick 2
a. Expression de la loi de Fick 2
b. Conséquences sur les échanges gazeux 2
2. Les échanges gazeux, un processus dépendant du milieu de vie : atouts et inconvénients du milieu aérien 2
B. Les échanges gazeux chez les Angiospermes : une diffusion intra-tissulaire **3**
1. Au niveau des racines primaires (ou des nodosités) : une diffusion directe 3
2. Dans les tiges et racines recouvertes d'un périderme : des échanges empruntant surtout les lenticelles ou les crevasses formées par le rhytidome 3
3. Dans les tiges herbacées (= primaires) et dans les feuilles : une diffusion limitée par la cuticule et contrôlée par les stomates 4
a. Des tissus protégés par une cuticule imperméabilisante qui réalisent les échanges gazeux au travers de stomates 4
b. Des stomates qui peuvent s'ouvrir ou se fermer, contrôlant ainsi les échanges 4
C. Les échangeurs gazeux chez les Animaux, des organes soutenus par le squelette et ramifiés jusqu'aux surfaces d'échanges avec les tissus consommateurs ou le sang **5**
1. Des voies respiratoires invaginées et ramifiées en lien avec la faible portance du milieu aérien et son caractère desséchant 6
a. Adaptation au caractère peu porteur du milieu aérien 6
b. Adaptation au caractère desséchant du milieu aérien 6
2. Des voies respiratoires soutenues et protégées par le squelette voire du surfactant dans un milieu aérien peu porteur, ce qui évite l'effondrement des structures et les collapsus 7
a. La présence de taenidies dans les trachées des Insectes 7
b. La présence d'une cage thoracique enfermant les poumons des Mammifères et d'anneaux cartilagineux au niveau des ramifications 7
c. La présence de surfactant évitant les collapsus dans les alvéoles pulmonaires des Mammifères 7
3. Une importante surface d'échanges gazeux et une faible distance entre fluide externe et organisme 7
a. Un échange direct avec les cellules au niveau de fines trachéoles chez les Insectes 7
b. Un échange avec le milieu intérieur au niveau des alvéoles chez les Mammifères 8
α. Une importante surface d'échanges 8
β. Le poumon, organe fortement vascularisé et présentant une barrière hémato-alvéolaire très fine 8
4. Des organes protégés des agressions mécaniques et biologiques 8
a. Chez les Insectes : soies atriales et nature cuticulaire des trachées 8
b. Chez les Mammifères : mucus et ciliature + macrophages 8

II. La ventilation, mise en mouvement modulable du milieu aérien chez les Métazoaires **9**
A. Un processus de convection externe qui favorise l'entretien des gradients de pression partielle en gaz respiratoires entre fluide externe et organisme **9**
B. Chez les Insectes : un processus d'importance variable **9**
1. La possibilité d'une simple diffusion sans ventilation 9
2. La possibilité d'une ventilation unidirectionnelle ou bidirectionnelle 9
3. Une ventilation qui, lorsqu'elle est présente, implique des cycles de contraction musculaire, d'ouverture-fermeture des stigmates et éventuellement des sacs aériens 9
C. Chez les Mammifères : un processus bidirectionnel dû à des cycles d'inspiration-expiration permis par des muscles spécialisés **10**
1. Un processus permis par les plèvres, des muscles et des os (cage thoracique) 10
2. Mécanismes de l'inspiration : un processus plutôt actif qui implique une dépression par rapport au milieu aérien extérieur 10
3. Mécanismes de l'expiration : un processus plutôt passif qui implique une surpression par rapport au milieu aérien extérieur 11
D. Une fonction modulable **11**
1. Une augmentation des mouvements ventilatoires en cas d'effort physique : un exemple d'adaptation physiologique 11
a. Cas des Mammifères 11
b. Cas des Insectes 13

III. Des échanges gazeux respiratoires couplés à un transport sanguin chez les Mammifères **14**
A. Un déplacement des gaz par convection interne dans le système circulatoire qui contribue à l'entretien des différentiels de pressions partielles **14**
1. La circulation, fonction prenant en charge les gaz respiratoires des poumons jusqu'aux tissus 14
2. Un contrôle et une adaptation possible des paramètres cardiovasculaires qui peut être coordonnée à l'activité ventilatoire 14
B. Une prise en charge des gaz par les hématies et le plasma **15**
1. Un transport pigmentaire ultra-dominant pour le dioxygène et notoire pour le dioxyde de carbone 15
2. L'hémoglobine, protéine allostérique de transport gazeux à structure quaternaire et à fonctionnement modulable 17
a. L'hémoglobine, une protéine de structure quaternaire à groupement prosthétique capable de fixer le dioxygène, l'hème 17
b. L'hémoglobine, une protéine à cinétique sigmoïde de fixation et de libération du dioxygène qui s'explique par un fonctionnement allostérique 17
α. Une protéine allostérique 17
β. Une allostérie qui favorise la fixation ou la libération de dioxygène 17
c. L'hémoglobine, une protéine à cinétique compatible avec les pressions partielles en dioxygène régnant dans l'organisme 18
d. L'hémoglobine, une protéine à cinétique modifiable par des conditions régnant dans l'hématie : impact de la température, du pH, de la P_{CO2} (effet Bohr) et de la présence de 2,3-BPG 18
e. L'hémoglobine, une protéine qui transporte mieux le dioxyde de carbone à l'état désoxygéné qu'oxygéné : l'effet Haldane 19

Références **20**
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes **20**
Plan du chapitre **21**

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.
Document produit en janvier 2016 • Dernière actualisation : janvier 2017. Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com
Adresse de téléchargement : http://tanguyjean.businesscatalyst.com/

Ces données sont placées sous licence *Creative Commons Attribution – Pas d'Utilisation commerciale 4.0 CC BY NC* qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerciale.