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

Lycée Valentine LABBÉ
41 rue Paul DOUMER – BP 20226
59563 LA MADELEINE CEDEX
CLASSE PRÉPARATOIRE TB
(Technologie & Biologie)

ENSEIGNEMENT DE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE (SVT)
°° SCIENCES DE LA VIE °°

Partie 2. Biologie des organismes
>> Cours <<

Chapitre 9

La respiration animale,
une fonction en interaction directe avec l'environnement

Objectifs : extraits du programme

Connaissances clefs à construire	Commentaires, capacités exigibles
2.2 Exemple d'une fonction en interaction directe avec l'environnement : la respiration	L'argumentation est mémorisée sur un nombre réduit d'exemples : mammifère, poisson téléostéen, crustacé décapode, insecte et s'appuie sur les observations faites en travaux pratiques.
Les échanges respiratoires reposent exclusivement sur une diffusion des gaz et par conséquent suivent la loi de Fick. L'organisation des surfaces d'échange respiratoires tout comme les dispositifs de renouvellement des milieux dans lesquelles elles s'intègrent contribuent à l'efficacité des échanges. Selon les plans d'organisation, des dispositifs différents réalisent la même fonction. Dans le même milieu, pour des plans d'organisation différents, des convergences fonctionnelles peuvent être détectées et reliées aux contraintes physico-chimiques du milieu (aquatique ou aérien).	-relier les dispositifs observés aux différentes échelles aux contraintes fonctionnelles (diffusion – loi de Fick) ainsi qu'aux contraintes du milieu de vie (densité, viscosité, richesse en eau, en oxygène). - identifier et énoncer des convergences anatomiques ou fonctionnelles
La convection externe et la convection interne des fluides maintiennent les gradients de pression partielle à travers l'échangeur. Les caractéristiques de molécules à fonction de transport conditionnent les capacités d'échange. La quantité de transporteurs limite aussi la quantité d'oxygène transporté et la performance. La modulation de la quantité de gaz échangés passe essentiellement par des variations contrôlées de la convection. Le paramètre limitant de la respiration dépend de la solubilité différentielle de l'O_2 et du CO_2 en milieu aquatique et aérien ; le stimulus du contrôle de la respiration est diffèrent dans l'air et dans l'eau.	- analyser la convection externe sur deux exemples : un poisson téléostéen pour la convection externe en milieu aquatique et un mammifère (Souris) pour la ventilation pulmonaire - expliquer l'optimisation des gradients de pression partielle sur un exemple d'échange à contre courant. - relier les conditions locales de la fixation et du relargage du dioxygène aux propriétés de l'hémoglobine et au fonctionnement de l'hématie. L'hémoglobine humaine de l'adulte sera le seul exemple abordé. - expliquer l'intérêt du transport dans l'hématie. **Limite** : Les mécanismes de contrôle de la respiration ne sont pas au programme.

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 chapitre 5 (Dynamiques métaboliques des cellules eucaryotes)

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***.

Il est à noter que les **échanges gazeux** avec le **milieu de vie** (air ou eau) se réalisent souvent au niveau d'***organes spécialisés dans la respiration*** qu'on peut appeler **échangeurs gazeux respiratoires** ou **appareils respiratoires**. C'est souvent la **circulation** qui prend ensuite le **relai au sein de l'organisme**, assurant le lien entre les **échangeurs** et toutes les **cellules de l'organisme**. Lorsque la **circulation** est impliquée dans la **respiration** (exemples des Mammifères, des Téléostéens, des Décapodes), on peut distinguer :

- La **respiration externe** : ***échanges gazeux entre l'organisme et le fluide circulant***. Cela a lieu au niveau de **l'appareil respiratoire**.
- La **respiration interne** : ***échanges gazeux entre le fluide circulant et les cellules***. Cela a lieu au niveau de **toutes les cellules** réalisant la **respiration cellulaire**.

Il est évident que les **échanges gazeux** entre l'organisme et le **milieu environnant** se réalisent dans le cadre des **contraintes** qui leur sont **propres** et diffèrent entre le **milieu aérien** et le **milieu aquatique** – et même entre **eaux douces** et **eaux salées**.

Comment les organismes animaux acheminent-ils du dioxygène du milieu de vie (aquatique ou terrestre) jusqu'à leurs cellules et évacuent-ils le dioxyde de carbone dans ce milieu de vie ?

[Programme limité aux exemples vus en TP : Mammifère, Téléostéen, Insecte, Décapode]

I. Unité et diversité de quelques échangeurs gazeux chez les Métazoaires

Capacités exigibles	✓ **Relier** les dispositifs observés aux différentes échelles aux contraintes fonctionnelles (diffusion – loi de Fick) ainsi qu'aux contraintes du milieu de vie (densité, viscosité, richesse en eau, en oxygène). ✓ **Identifier** et **énoncer** des convergences anatomiques ou fonctionnelles.

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 surfaces d'échanges gazeux respiratoires : large surface, fine épaisseur, fréquents mécanismes d'entretien des gradients de pression partielles

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 et du milieu aquatique

- 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. 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 déplacements permettent l'irrigation* • solution 2 : **circulation active unidirectionnelle** (ex. Téléostéens, ciliature des Moules…)
Milieu évidemment très hydraté ! *Voir chapitre 8 (plans d'organisation animaux)*	**Pas de difficultés d'hydratation** et **peu de risque de pertes d'eau**. *NB **En milieu aquatique, 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. Deux solutions :* a) ***Osmoconformité** : le milieu de vie et le milieu interne ont la même osmolarité (cas de nombreux 'invertébrés').* b) ***Osmorégulation** : le milieu interne est d'une osmolarité différente du milieu de vie (cas des Téléostéens) ; des mécanismes physiologiques permettent alors de maintenir l'équilibre hydrominéral des organismes : il y a **maintien d'un milieu interne hypotonique** par rapport à l'environnement en **milieu marin (en eaux salées)** ou au contraire d'un **milieu interne hypertonique en milieu dulçaquicole (en eaux douces)**.*
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**. *Adaptation grâce à une **physiologie particulière** (par exemple système à contre-courant), des **pigments respiratoires** très efficaces, grâce à un **faible besoin en dioxygène** (grâce à des dispositifs évitant une surconsommation : homéothermie quasi-impossible avec une respiration aquatique*...)…* ** Les Mammifères marins (homéothermes) ont une respiration aérienne.*

⮛ 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

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

D'après SCHMIDT-NIELSEN (1998)

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

Bilan (adapté du programme)	✓ Les **échanges respiratoires** reposent sur une **diffusion des gaz** et par conséquent suivent la **loi de FICK.**

B. L'existence d'une respiration tégumentaire seule ou partielle chez de nombreux taxons (aquatiques ou aériens)

1. Une respiration exclusivement tégumentaire chez des organismes variés

a. Cas des taxons aquatiques

- Certains organismes ne possèdent pas de surface d'échanges respiratoires spécialisées : il y alors **respiration directement au travers des membranes de chaque cellule** (**unicellulaires**, **Spongiaires**, **Cnidaires**, **Cténaires**…) ou au travers du **tégument** (**Plathelminthes**…) (figure 1).
- Il peut y avoir **mise en mouvement** du fluide aqueux (figure 2) :
  - Exemple de l'**Hydre d'eau douce** (Cnidaires) dont les mouvements lents permettent de renouveler l'eau de la **colonne gastrique**.
  - Exemple des **Spongiaires** où les flagelles des **choanocytes** entretiennent un **courant d'eau directionnel**.

Les Protozaires, les Spongiaires, les diblastiques et les Plathelminthes échangent les gaz respiratoires directement au travers des membranes plasmiques des cellules, sans faire intervenir de surfaces d'échanges spécialisées.

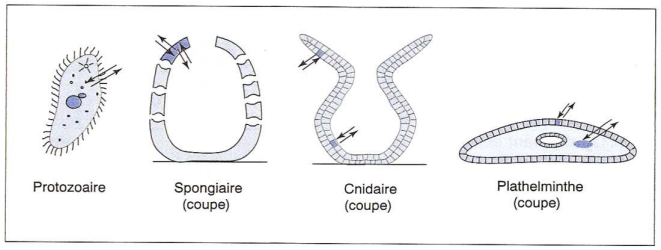


FIGURE 1. Respiration par simple diffusion des gaz. D'après RICHARD *et al.* (1997).

La respiration chez les Cnidaires et les Spongiaires.
A : La respiration de l'Hydre d'eau douce, (Cnidaire), est facilitée par le renouvellement de l'eau de la cavité lié aux mouvements d'extension et de contraction du corps, et par les battements ciliaires des cellules de la cavité gastrique et de l'épithélium externe (épiderme). **B :** Chez les Spongiaires, un véritable courant d'eau, unidirectionnel, améliore le maintien des gradients de pression partielle de part et d'autre des membranes plasmiques. L'eau entre dans la cavité générale par des orifices inhalants, dispersés sur la surface du corps, et ressort par un orifice unique, exhalant, l'oscule.

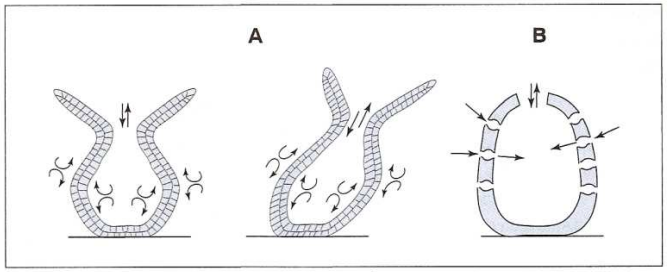


FIGURE 2. Mise en mouvement de l'eau chez des organismes sans surface respiratoire spécialisée. D'après RICHARD *et al.* (1997).

b. Cas des taxons terrestres

Lombric
(Annélides : Oligochètes)
http://esoxiste.com/dossiers/les-carnassiers/pecher-la-perche/lombric/

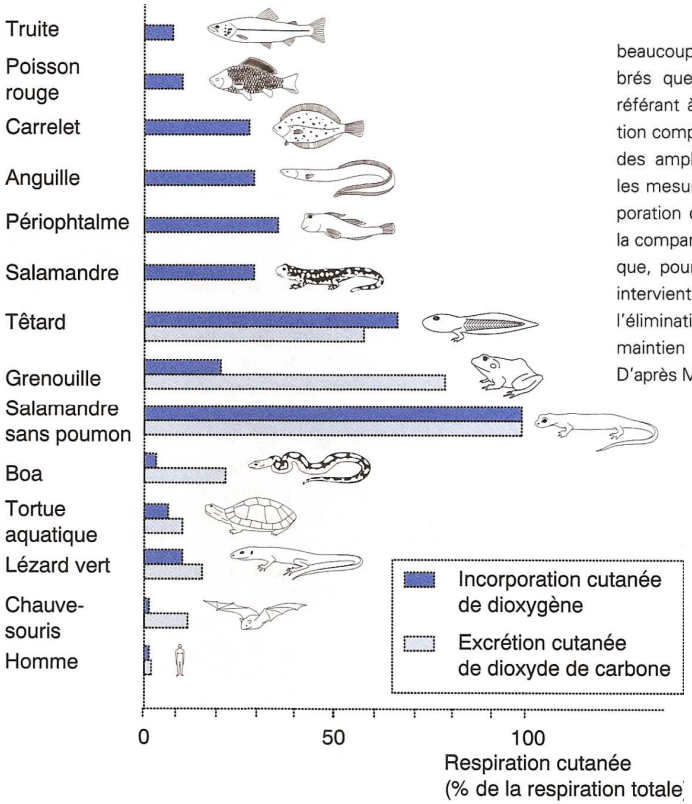
Collembole
http://www.canal-u.tv/video/tele2sciences/podura_aquatica_le_collembole_qui_ne_se_mouille_pas.10233

Salamandre sans poumons
(Pléthodontidés)
Ici *Nototriton lignicola*
Wikipédia

FIGURE 3. Quelques Animaux terrestres à respiration purement tégumentaire.

- Des taxons terrestres peuvent également pratiquer une **simple respiration tégumentaire** (**Annélides Oligochètes**, Hexapodes **Collemboles**, certains Amphibiens comme les **Salamandres sans pourmon**).

2. Une respiration partiellement tégumentaire chez la plupart des organismes : une illustration au travers de l'exemple des Vertébrés



La respiration cutanée est beaucoup plus fréquente chez les Vertébrés que l'on peut l'imaginer, en se référant à l'épaisseur et à la structuration complexe des téguments, la classe des amphibiens mise à part. Lorsque les mesures de rejet de CO_2 et d'incorporation d'O_2 peuvent être effectuées, la comparaison de ces valeurs montrent que, pour une même espèce, la peau intervient de façon prépondérante dans l'élimination du CO_2, en relation avec le maintien de l'équilibre acidobasique. D'après M. Feder et W. Burggren (1986).

FIGURE 4. Part des échanges gazeux tégumentaires chez divers Vertébrés.
D'après RICHARD *et al.* (1997).

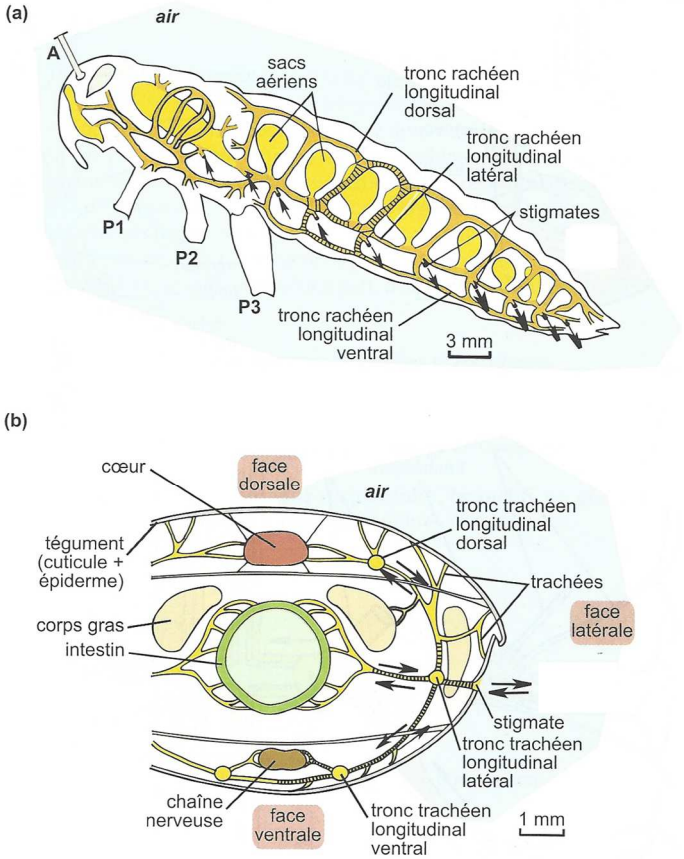
- Contrairement au sens commun qui met l'accent sur les **échangeurs spécialisés** présents chez les **Vertébrés** (branchies ou poumons), une **part variable** des **échanges gazeux respiratoires** est assurée par le **tégument** :
  - Les **Amphibiens** dépendent largement des **échanges cutanés** dans leur respiration : *il existe même une famille (Plethodontidae) qui respire exclusivement par la peau.*
  - L'**excrétion cutanée de CO_2** atteint **12 % des échanges** chez les Chauve-Souris (qui évacuent une importante quantité de dioxyde de carbone au niveau de leurs ailes). La prise cutanée de dioxygène est en revanche quasi-inexistante.

- Il est à noter que, chez la **plupart des Mammifères** (dont l'Homme) et les chez les **Oiseaux**, les **échanges respiratoires cutanés** sont **existants** mais tout à fait **négligeables**.

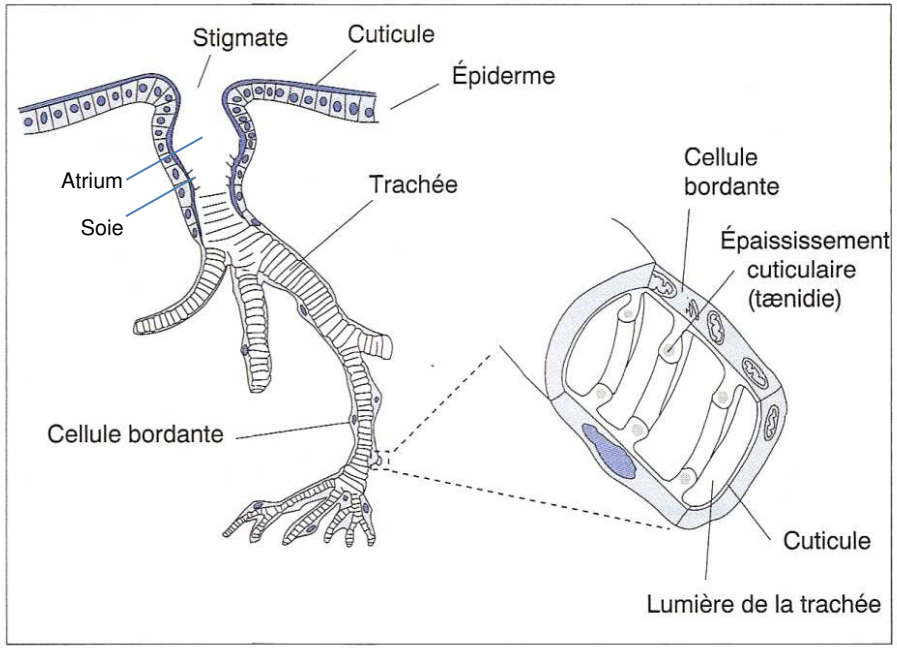
C. Les échangeurs gazeux chez les Animaux aériens, des organes invaginés soutenus par le squelette et ramifiés jusqu'aux surfaces d'échanges avec les tissus consommateurs ou le sang

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

Voir **TP de zoologie**



Système trachéen des insectes.
(a) Vue latérale gauche ; **(b)** coupe transversale (la structure annelée des trachées n'est que partiellement représentée).



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.

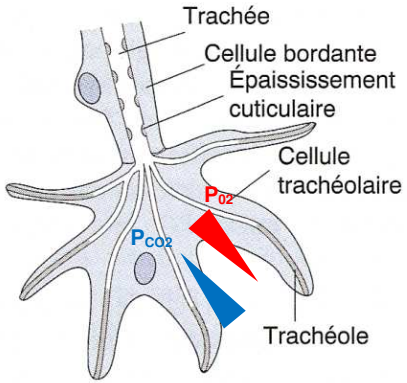


FIGURE 5. Organisation générale du système trachéen des Insectes.
D'après PEYCRU *et al.* (2014) et RICHARD *et al.* (1997).

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).

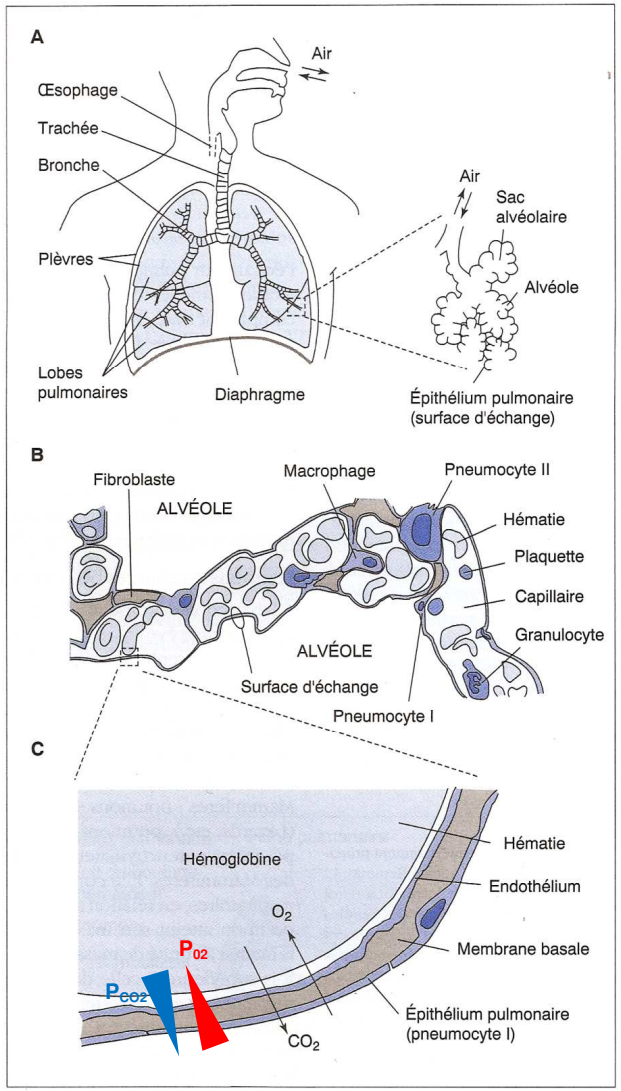


FIGURE 6. Organisation générale de l'appareil pulmonaire des Mammifères.
D'après RICHARD *et al.* (1997).

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).

b. Adaptation au caractère desséchant du milieu aérien

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

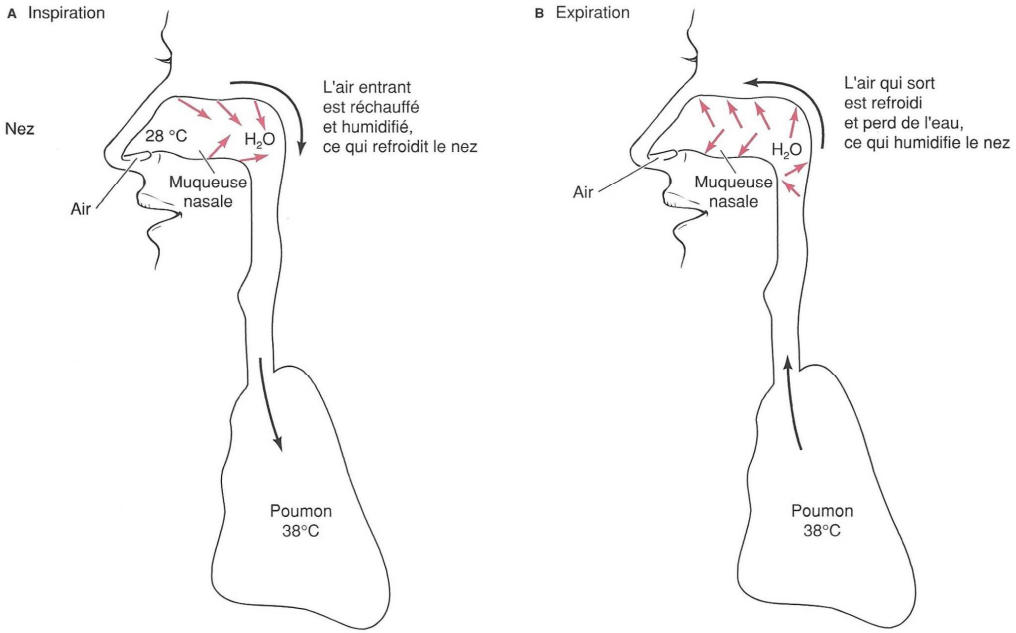
	Nom des ramifications	Nombre de conduits par ramification
Zone de conduction	Trachée	1
	Bronches	2
		4
		8
	Bronchioles	16
		32
	Bronchioles terminales	6×10^4
Zone respiratoire	Bronchioles respiratoires	5×10^5
	Conduits alvéolaires	
	Sacs alvéolaires	8×10^6

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.

- 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 là encore 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.

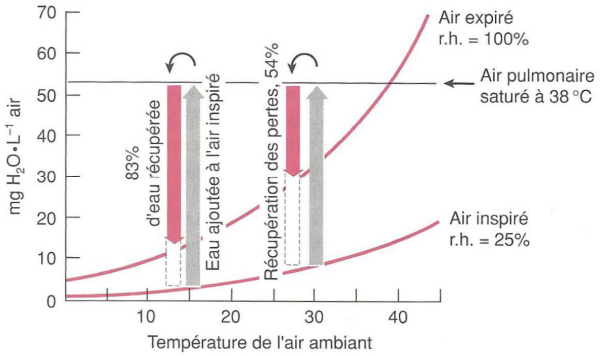
- On peut ajouter que les **voies aériennes** sont fortement **ramifiées**, ce qui permet de favoriser la **condensation de l'eau** lors de l'expiration (figures 5-6) (tableau IV).
- On peut noter en outre des **adaptations** à la **rétention d'eau** :
  - Chez les **Mammifères**, certains **conduits** 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) (figures 7-8).

La **trachée** et les **bronches** ont en outre comme fonction de **réchauffer** et d'**humidifier** l'air inspiré (figures 7-8).



L'échange à contre-courant temporaire dans le système respiratoire de beaucoup de Vertébrés agit en conservant la température du corps et l'eau corporelle **(A)**. Pendant l'inspiration, l'air frais (à 28°C par exemple) est réchauffé et humidifié lorsqu'il arrive dans les poumons, prélevant de la chaleur et de l'eau au passage dans le nez **(B)**. Pendant l'expiration, l'air perd la chaleur et l'eau qu'il avait prélevée à l'inspiration, quand il réchauffe les voies nasales et y dépose de l'eau. Les petites flèches rouges indiquent le sens des mouvements de chaleur et de l'eau, les flèches longues donnent le sens du flux aérien respiratoire.

FIGURE 7. Conservation (partielle) de l'eau et de la température lors de la ventilation chez les Mammifères.
D'après ECKERT *et al.* (1999).



La perte d'eau associée à la respiration dépend de la relation entre la température corporelle et celle de l'air inhalé, ainsi que de l'humidité relative de l'air. Lorsque l'air non saturé d'eau se réchauffe dans les poumons, il se charge d'humidité jusqu'à la saturation (barres grises). Pendant l'expiration, l'air est refroidi dans les voies nasales, de sorte que de l'eau y est récupérée (barres rouges). Les données montrées ici ont été obtenues sur le rat kangourou, alors que l'air inspiré a 25% d'humidité relative (h.r.), et une température de 15°C (barres de gauche) ou de 30°C (barres de droite). Il est clair que la quantité d'eau est plus grande et, par conséquent, la perte d'eau est plus faible lorsque l'air inspiré a une température plus basse. En effet, dans ces conditions climatiques, le rat kangourou expire de l'air à 33°C, plus bas que la température ambiante. (Adapté de Schmidt-Nielsen et col, 1970).

FIGURE 8. Réduction des pertes hydriques par l'appareil pulmonaire des Mammifères.
D'après ECKERT *et al.* (1999).

- 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 9) alors qu'on réduisait jadis la fermeture des stigmates à un phénomène purement ventilatoire.

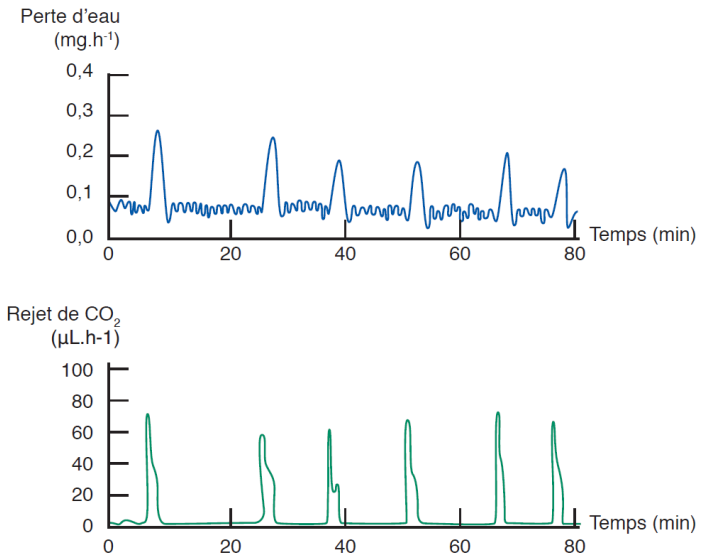
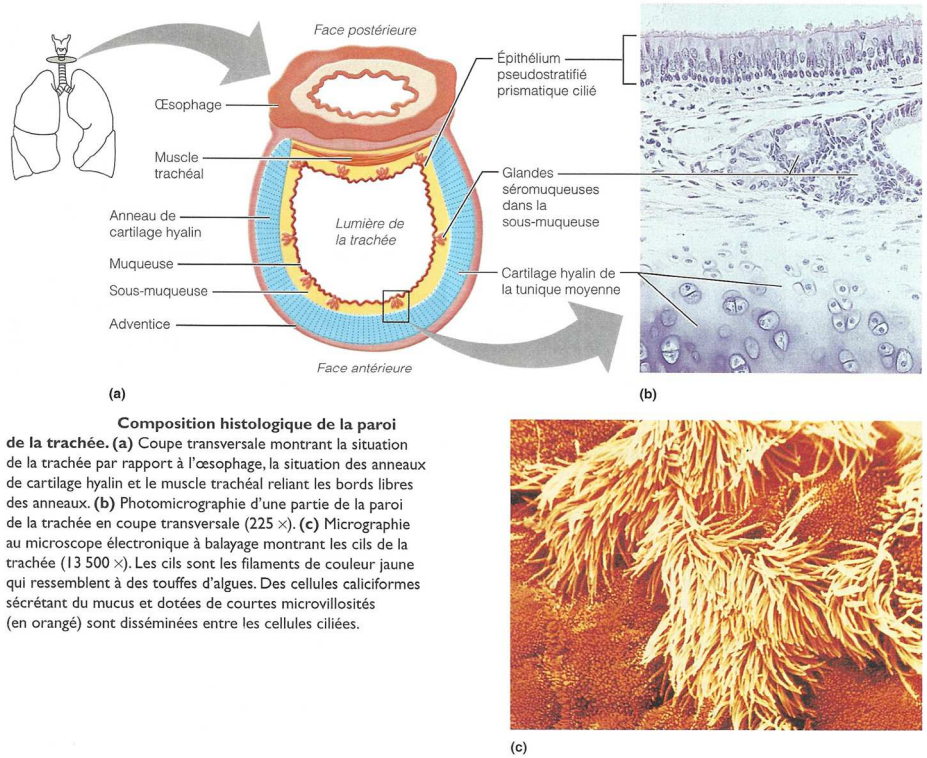


FIGURE 9. Pertes d'eau et ouverture des stigmates chez une Fourmi.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

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

a. La présence de taenidies dans les trachées des Insectes

- Les **taenidies** sont des ***épaississements cuticulaires en 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 2.1. (Souris)**

- 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, on notera la présence d'**anneaux cartilagineux** en **fer à cheval** dans la **trachée** (figure 10) et les **grosses bronches***. Les deux bords de l'anneau sont maintenus par un **muscle trachéal** constitué de fibres lisses (figure 10).

*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

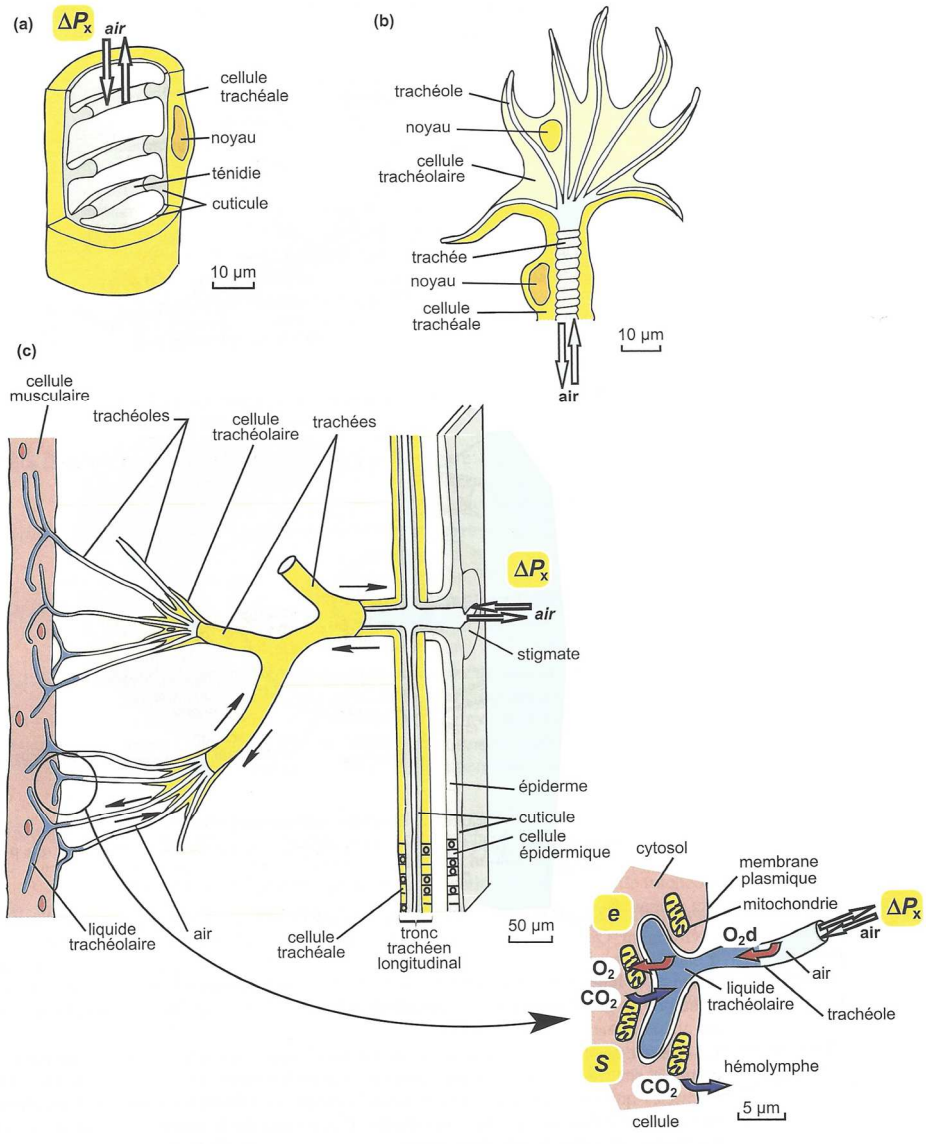
- Dans les **alvéoles pulmonaires**, les **pneumocytes II** (***cellules épithéliales plutôt cubiques en lien avec leur fonction sécrétrice***) produisent le **surfactant**, un ***liquide (90 % de phospholipides, 10 % de protéines) abaissant la tension superficielle de l'eau présente dans les alvéoles*** 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 11). L'extrémité des trachéoles contient **un liquide aqueux** où se réalise une **présolubilisation des gaz avant les échanges avec les cellules**.



Organisation des trachées et des trachéoles.

(a) Trachées et ténidies ; **(b)** cellule trachéolaire et trachéole ; **(c)** voies aériennes et échangeur d'un système trachéen : d'un stigmate aux cellules.

FIGURE 11. 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 (figure 12) :
  - 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**.

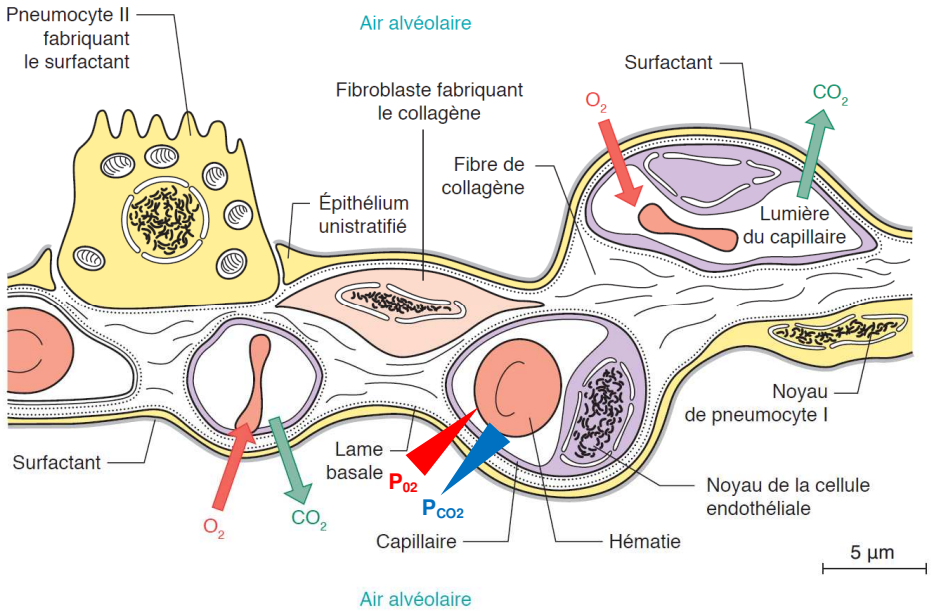


FIGURE 12. Organisation fonctionnelle de la paroi alvéolaire.
D'après SEGARRA *et al.* (2015). Les macrophages ont été omis sur cette représentation.
L'épaisseur de la portion conjonctive est notoirement exagérée.

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**.

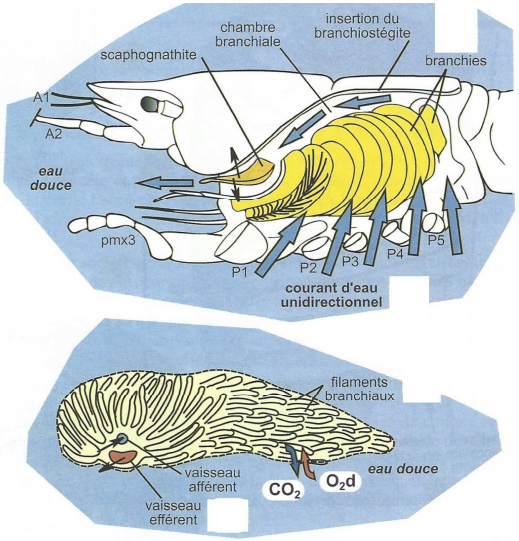
b. Chez les Mammifères : mucus et ciliature + macrophages

- 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**).

D. Les échangeurs gazeux chez les Animaux aquatiques, des organes évaginés, au moins ancrés sur le squelette, assurant des échanges avec le milieu intérieur : les branchies

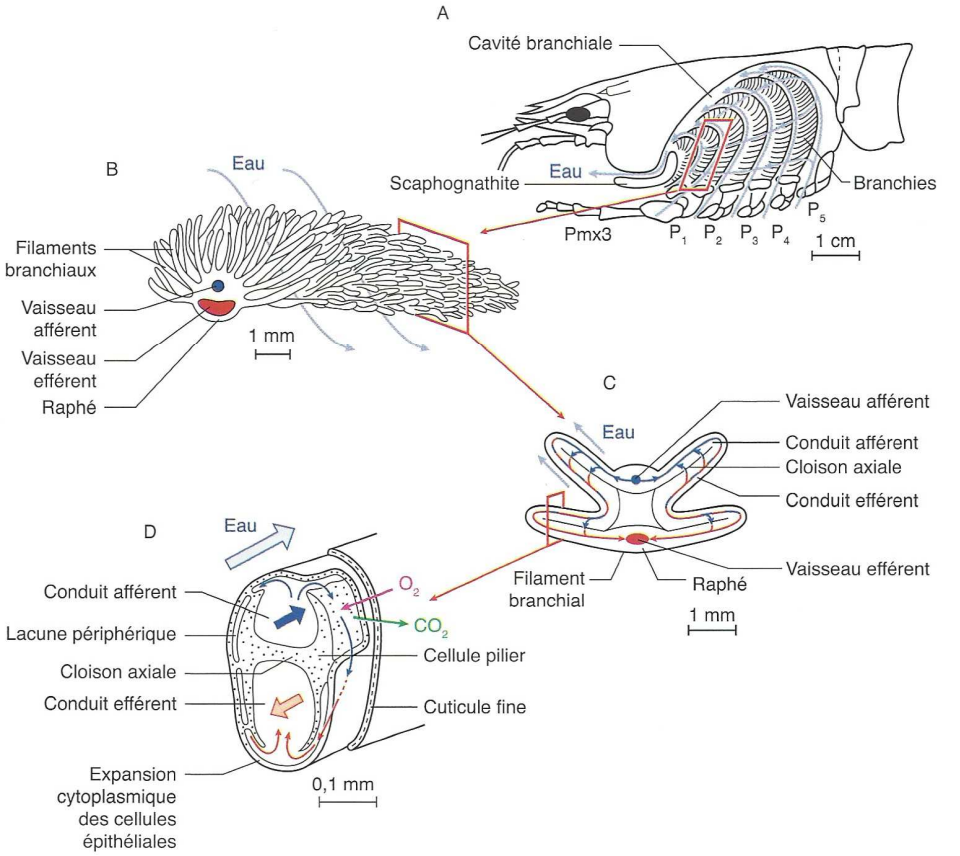
- Conformément au programme, on se limite à la **fonction respiratoire** chez les '**crustacés**' **Décapodes** (figures 13-14) et chez les **Téléostéens** (figures 15-17).

Voir **TP de zoologie**



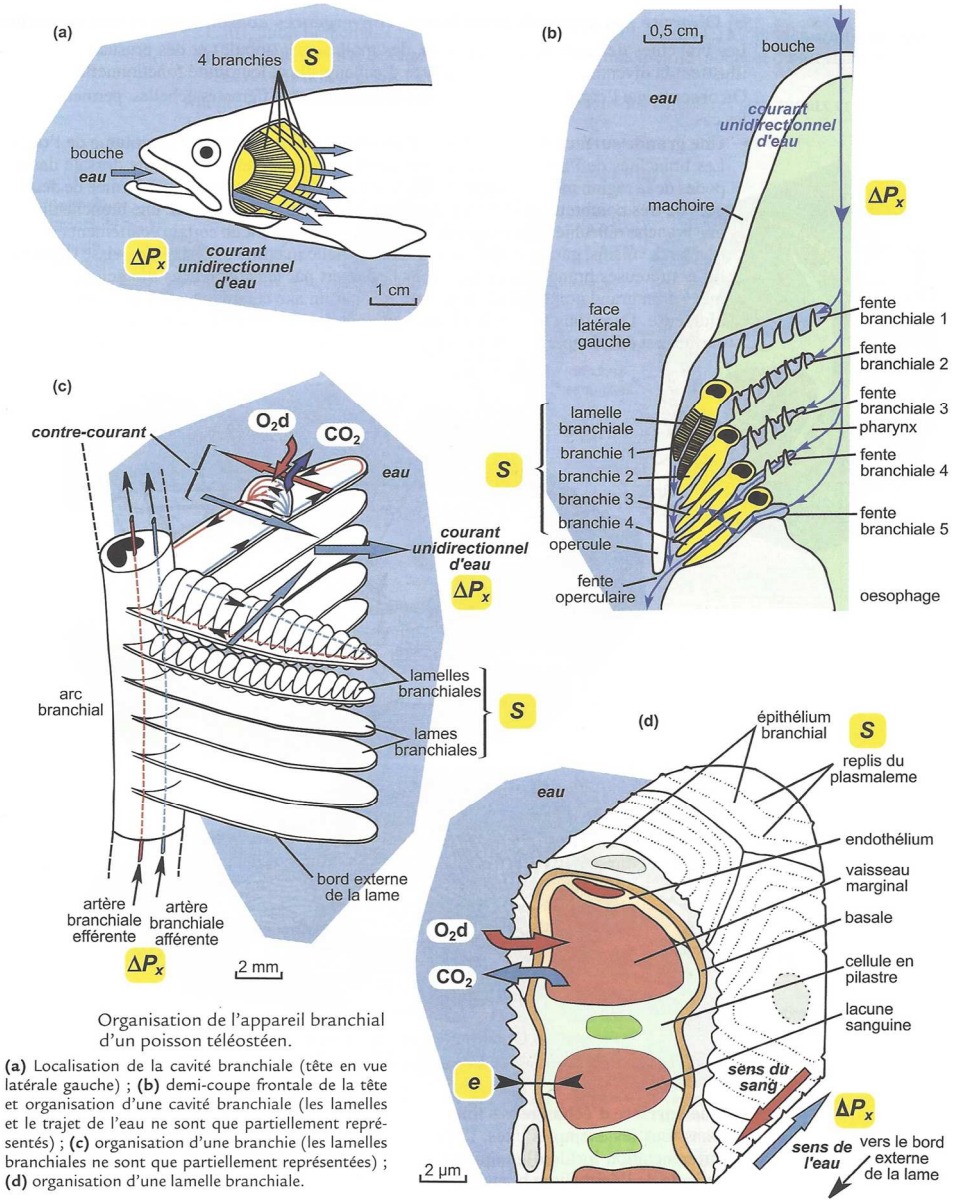
Organisation de l'appareil branchial d'une écrevisse.
(a) Vue latérale de la cavité branchiale gauche (branchiostégite enlevé) ; **(b)** morphologie d'une branchie.

FIGURE 13. Organisation générale de l'appareil branchial de l'Écrevisse.
D'après PEYCRU *et al.* (2014).



A. Circulation de l'eau dans la cavité branchiale de l'écrevisse
B. Aspect général d'une trichobranchie
C. Coupe transversale schématique d'une trichobranchie montrant le trajet de l'hémolymphe
D. Coupe transversale d'un filament branchial
L'hémolymphe désoxygénée est représentée par des flèches bleues et l'hémolymphe oxygénée par des flèches rouges.

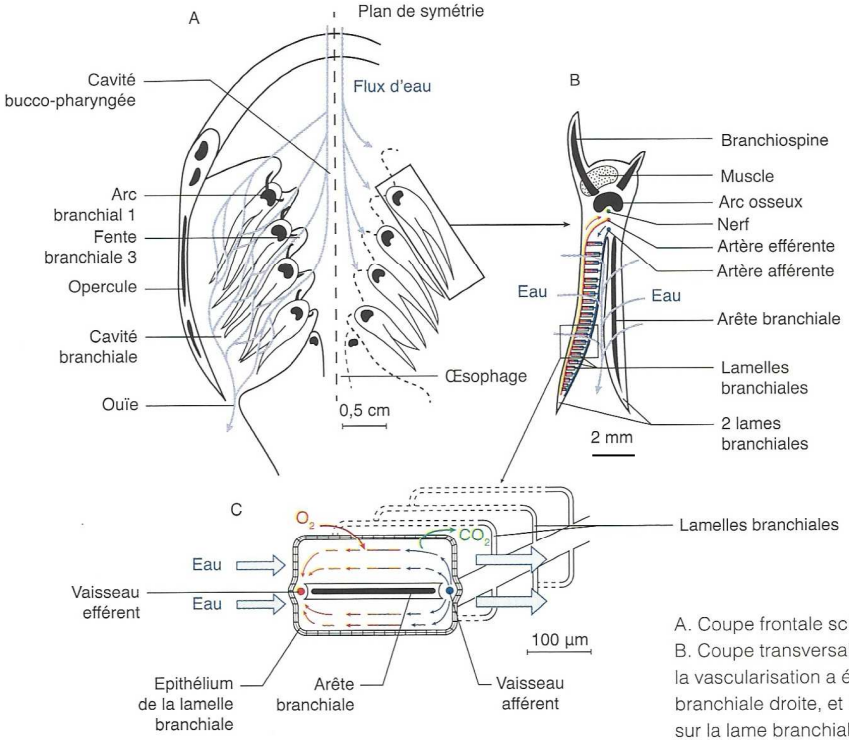
FIGURE 14. Organisation générale de l'appareil branchial de l'Écrevisse.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).



Organisation de l'appareil branchial d'un poisson téléostéen.

(a) Localisation de la cavité branchiale (tête en vue latérale gauche) ; **(b)** demi-coupe frontale de la tête et organisation d'une cavité branchiale (les lamelles et le trajet de l'eau ne sont que partiellement représentés) ; **(c)** organisation d'une branchie (les lamelles branchiales ne sont que partiellement représentées) ; **(d)** organisation d'une lamelle branchiale.

FIGURE 15. <u>Organisation générale de l'appareil branchial d'un Téléostéen</u>.
D'après PEYCRU *et al.* (2014).



A. Coupe frontale schématique de la tête.
B. Coupe transversale d'une holobranchie, la vascularisation a été dessinée sur la lame branchiale droite, et l'arête branchiale sur la lame branchiale gauche.

C. Coupe transversale d'une lame branchiale montrant une lamelle en coupe longitudinale.
Le sang désoxygéné est représenté par des flèches bleues et le sang oxygéné par des flèches rouges.

FIGURE 16. <u>Organisation générale de l'appareil branchial d'un Téléostéen</u>.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

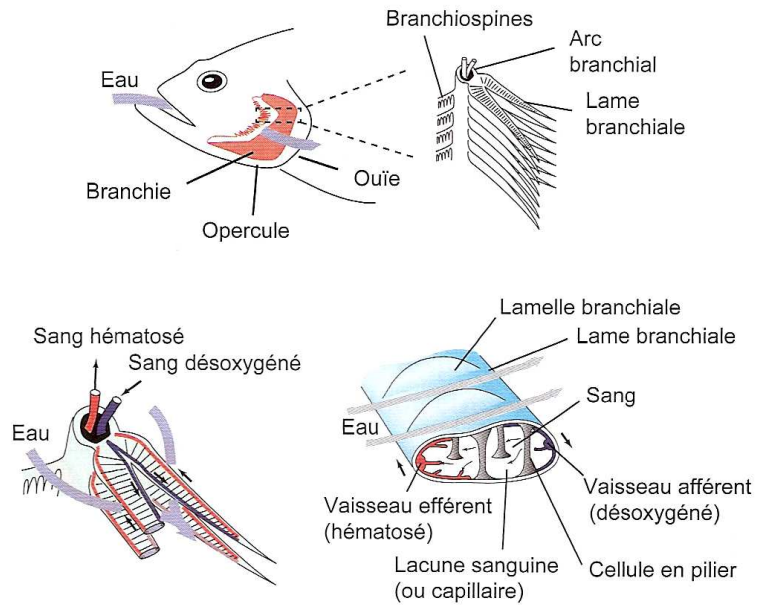


FIGURE 17. Organisation générale de l'appareil branchial d'un Téléostéen.
D'après RICHARD *et al.* (2015).

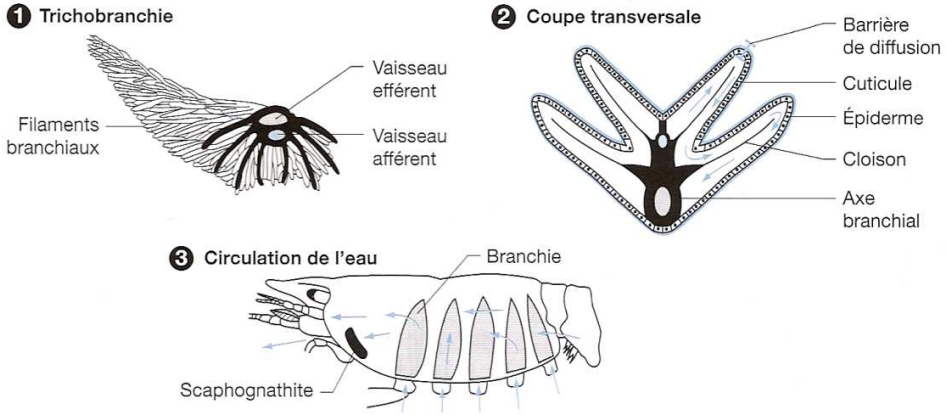
1. Des surfaces évaginées en lien avec la forte portance du milieu aquatique

- Que ce soit chez les **Décapodes** ou chez les **Téléostéens**, on note que les **branchies** sont des **structures évaginées**, portées par le milieu aquatique présentent une **poussée d'ARCHIMÈDE** nettement plus **élevée** que le milieu aérien.

2. Une importante surface d'échanges et une faible distance entre fluide externe et fluide interne

a. Les trichobranchies des Décapodes, des différenciations tégumentaires de structure filamenteuse

- Chez les **Décapodes**, les **nombreuses branchies** sont, chacune, constituées d'un ***ensemble de filaments branchiaux insérés sur un axe principal*** (**axe branchial**) : ce sont des **trichobranchies** (= **branchies filamenteuses**, du gr. *trichos*, poil) (figure 18).
- Au **centre de l'axe branchial** se trouvent un **vaisseau efférent** et un **vaisseau afférent** qui se ramifient latéralement dans les **filaments** et dans lesquels circule l'**hémolymphe**.



1. Chaque trichobranchie est constituée par des expansions tubulaires portées par un axe creux dans lequel courent un vaisseau efférent et un vaisseau afférent séparés par une mince cloison. L'épiderme branchial est très fin et la cuticule très fine. 2. Coupe transversale dans une trichobranchie. 3. L'eau pénètre dans la cavité branchiale par l'extrémité postérieure et par les ouvertures ventrales des cavités branchiales et sort vers l'avant au voisinage de la bouche. Le scaphognathite porté par Pmx2 assure un mouvement oscillatoire qui crée une dépression dans la cavité branchiale à l'origine du flux d'eau.

FIGURE 18. Les trichobranchies de l'Écrevisse. D'après BREUIL (2009).

- La **paroi des branchies** est fine, de l'ordre de **quelques dizaines de microns**, et comprend (figure 19 + revoir figure 14) :
  - Une très **fine couche cuticulaire** [épaisseur : environ 1-3 µm].
  - Des **cellules épithéliales branchiales** (de type « épidermique », produisant la fine cuticule sus-jacente) [épaisseur : environ 10 µm].

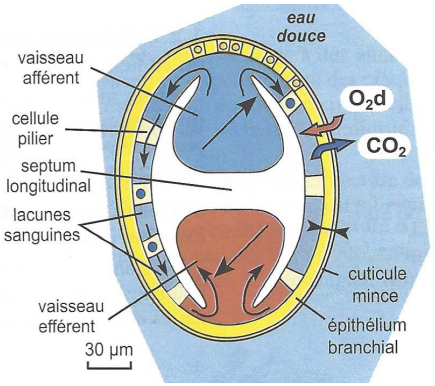


FIGURE 19. L'épithélium branchial de l'Écrevisse (coupe transversale d'un filament) : une vision possible. D'après PEYCRU *et al.* (2014).

Les lacunes « sanguines » (en réalité : hémolymphatiques) sont les lieux des échanges, en lien avec les vaisseaux situés au centre du filament. Le septum longitudinal correspondrait à un ensemble de cellules épithéliales (de type cellules en pilier) et de tissu conjonctif (matrice + fibrocytes) à rôle consolidant.

L'**organisation histologique détaillée** des **branchies** est un peu **discutée en fonction des auteurs** et j'avoue que j'ai peiné à trouver des références bibliographiques explicites sur ce sujet ; on fera donc preuve de souplesse.

- Les **18 paires de branchies** présentes (voir 3.a.α) garantissent une **importante surface d'échanges** (*dont je n'ai toutefois pas trouvé d'estimation chiffrée*).

b. Les holobranchies des Téléostéens, des différenciations pharyngiennes

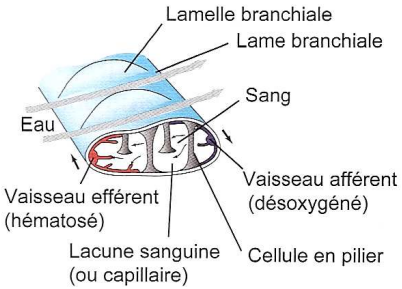


FIGURE 20. Coupe transversale / bloc diagramme d'un filament brachial chez un Téléostéen. D'après RICHARD *et al.* (2015).

- Les ***branchies des Téléostéens***, appelées **holobranchies**, sont des ***différenciations pharyngiennes portées chacune par un arc branchial*** (l'**arc branchial 5** étant **dépourvu** de branchie).
- Chaque **holobranchie** est composée de ***deux séries verticales de lames branchiales (= filaments branchiaux) portées par l'arc branchial*** : **chaque série** s'appelle une **hémibranchie**.
- **Chaque filament branchial** porte un ensemble de nombreuses ***protubérances perpendiculaires à son axe principal***, les **lamelles branchiales**.
- Les **filaments branchiaux** sont **limités par un fin épithélium** qui délimite essentiellement une **lacune sanguine** bordée de chaque côté par un **vaisseau afférent** et un **vaisseau efférent** entre lesquels circule le **sang** (figures 20-21).

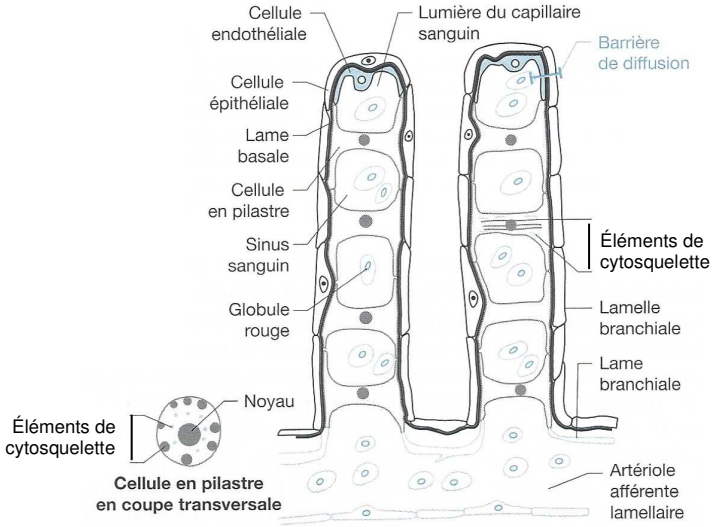


FIGURE 21. Coupe longitudinale de deux filaments brachiaux chez un Téléostéen. D'après BREUIL (2009), légèrement amendé.

En cumulant les **multiples filaments branchiaux**, eux-mêmes porteurs de **20 à 80 lamelles par millimètre** (BREUIL, 2007), la **surface respiratoire** atteint **entre 1 et 15 cm²/g d'animal** (GILLES *et al.*, 2006).

c. Des adaptations à des différentiels de pression partielle milieu extérieur/milieu intérieur plus faibles que dans le milieu aérien

La **concentration en dioxygène en eau douce à 25 °C** s'établit autour de **5 à 10 mg/L**, ce qui est loin des **21 % de dioxygène disponible dans l'atmosphère**.
En clair, **le dioxygène est 30 fois plus disponible dans l'air que dans l'eau**.
Notons que la **pression partielle en dioxygène de l'eau augmente** lorsque :
- L'**agitation** du milieu **augmente**,
- La **salinité** du milieu **diminue**,
- La **température diminue**.

CO_2 : concentration moyenne en **eau douce** à **20 °C** = **1,6 g/L**.

- Cette plus **faible disponibilité du dioxygène** en **milieu aquatique** par rapport au **milieu aérien** impose des **adaptations physiologiques**, par exemple :
  - des **systèmes de contre-courant** dans la **circulation** des **fluides externe et interne** (voir II) ;
  - ou encore une **plus faible activité physiologique globale** (ex. **aucun organisme à respiration aquatique** n'est **homéotherme**).

Les **Mammifères vivant dans l'eau** ont une **respiration aérienne** !

3. Des appareils ancrés sur le squelette, et consolidées par des structures limitant l'écrasement

a. Un ancrage sur le squelette

α. Un ancrage sur l'exosquelette chez les Décapodes : des branchies appendiculaires (podobranchies), articulaires (arthrobranchies) et latérales (pleurobranchies)

- Chez l'Écrevisse, les **péréiopodes** (= ***appendices thoraciques***) portent des **branchies** au niveau des **pleurites** (***plaques internes de la cavité branchiale***) (**pleurobranchie**), de la **membrane articulaire** entre pleurite et appendice (**arthrobranchie**) et/ou au niveau de la **base de l'appendice** (**podobranchie**) (tableau V, figure 22).

TABLEAU V. Nature et localisation des branchies chez l'Écrevisse.
D'après PEYCRU *et al.* (2010a).

	Pmx2	Pmx3	P1	P2	P3	P4	P5
Podobranchie	1	1	1	1	1	1	0
Arthrobranchie	1	2	2	2	2	2	0
Pleurobranchie	0	0	0	0	0	0	1

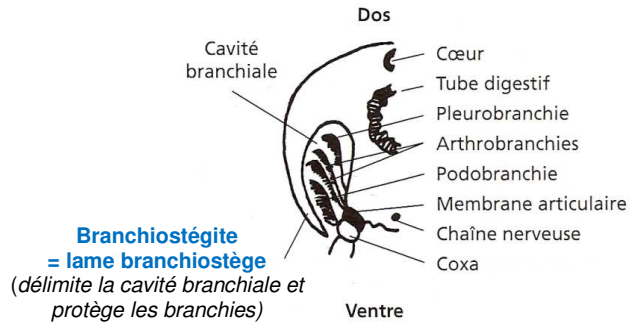


FIGURE 22. Vue en coupe transversale de l'organisation de l'appareil branchial de l'Écrevisse. D'après PEYCRU *et al.* (2010).
(!) Au total : 18 paires de branchies.

β. Un ancrage sur l'endosquelette chez les Téléostéens : les arcs branchiaux (portant aussi des branchiospines bloquant les particules alimentaires)

- Les **arcs branchiaux** délimitent la **cavité buccale** ou cavité **bucco-pharyngée** en amont et la **cavité branchiale** en aval, limitée extérieurement par les **opercules**, des ***pièces squelettiques aplaties obturant les orifices d'où s'échappe l'eau***, les **ouïes** (figure 23).

Des expansions squelettiques des arcs branchiaux, fines et resserrées, constituent une sorte de « peigne » empêchant les particules alimentaires de quitter la cavité buccale vers la cavité branchiale, évitant ainsi le colmatage des interstices respiratoires : ce sont les **branchiospines**.

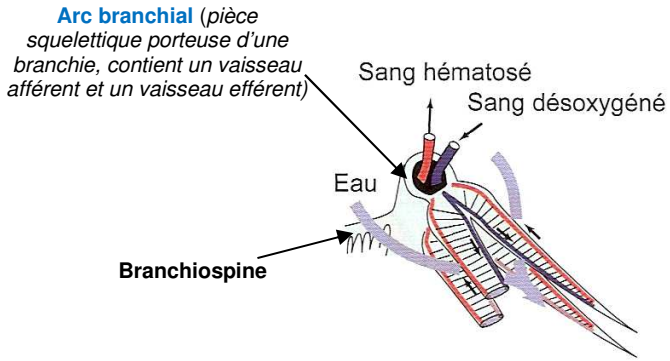


FIGURE 23. Les arcs branchiaux. D'après RICHARD *et al.* (1997).

b. Une consolidation par le squelette : cuticule autour des filaments de l'Écrevisse, arêtes branchiales dans les filaments des Téléostéens

- Écrevisse : comme nous l'avons vu, la **paroi des filaments branchiaux** est recouverte d'une **fine cuticule** qui **évite l'écrasement** ou **l'expansion des tissus**, **conservant ainsi la forme** de la structure.
- Téléostéen : on note la présence, à la **base des filaments branchiaux**, d'**arêtes branchiales**, ***fines baguettes osseuses consolidant les filaments branchiaux*** (figure 24).

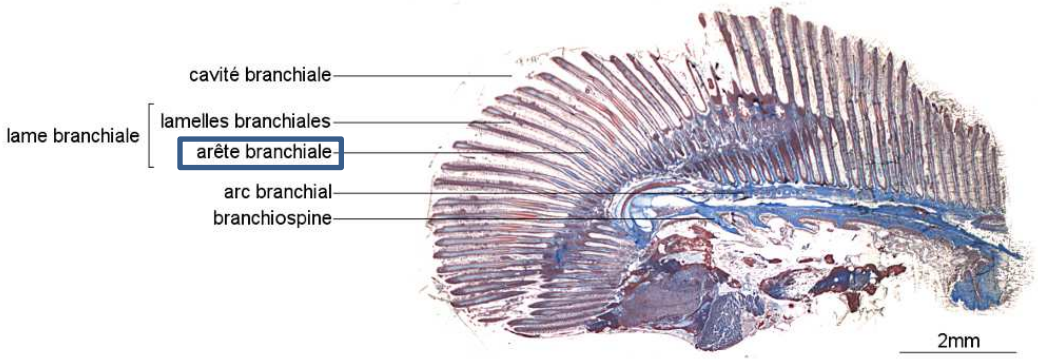


FIGURE 24. Coupe histologique dans des filaments branchiaux montrant les arêtes branchiales. T. BRUAL, V. GUARNERI, C. MIRABEL & L. SIMONNET (2017)
http://xml.climatetmeteo.fr/exist/rest/db/rel/data-xhtml/Vie/PetitesQuestionsDePhysiologie2017/ar06s02.xhtml (consultation juin 2018)

c. Des cellules en piliers empêchant les collapsus

- L'**effondrement** et le **collapsus** des **filaments branchiaux** sont empêchés, chez les **Décapodes** comme chez les **Téléostéens**, par des ***cellules prismatiques perpendiculaires à l'axe principal du filament et fortement consolidées au niveau cytosquelettique*** : les **cellules en pilier** ou **cellules en pilastre** (figures 17 et 18-19).
- Chez l'Écrevisse, on note la présence de **septa transversaux** où interviennent ces **cellules en pilier** (*organisation histologique exacte discutée selon les auteurs*).

4. Des organes protégés des agressions mécaniques et osmotiques

a. Dans les deux exemples retenus : des branchies « internes » (= protégées dans une cavité branchiale)

- Que ce soit chez les **Décapodes** ou chez les **Téléostéens**, les échangeurs gazeux respiratoires sont ici des **branchies internes**, c'est-à-dire des ***branchies contenues dans une cavité branchiale délimitée par des structures anatomiques de l'animal***. Dans les deux cas, des **structures squelettiques** (**lame branchiostège** chez les **Décapodes** ; **opercule** chez les **Téléostéens**) **protègent** les **branchies** des **agressions mécaniques** tout en autorisant un **flux d'eau** et une communication avec le **milieu environnant**.

Ce serait aussi le cas chez la **Moule** ou l'**Huître** qui ont leur **branchie incluse dans une coquille**.

Notons qu'il existe des **branchies externes** chez **d'autres organismes** qui sont **protégées autrement** (ex. Arénicole, protégé par son mode de vie dans un terrier ; Néréis, dont les expansions locomotrices ou parapodes, sont consolidées par des pièces squelettiques, les acicules).

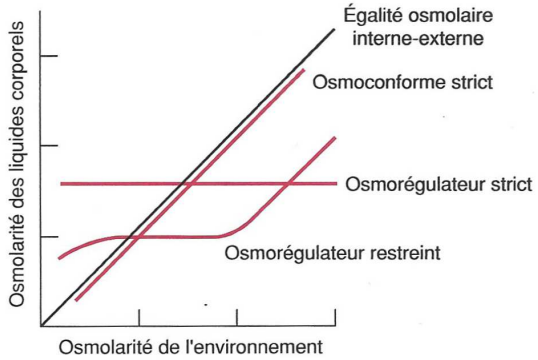
b. Une protection contre les chocs osmotiques et ioniques

- Attention, la **vie en milieu aquatique** n'implique **pas** une **absence de flux hydriques**. Si **l'abondance de l'eau** n'est pas en cause (contrairement au **milieu aérien fondamentalement desséchant**), la contrainte se situe au niveau des **concentrations ioniques** et des éventuels **flux** – **ioniques** ou **hydriques** – qui peuvent résulter d'un **différentiel entre milieu interne** et **milieu externe**.

Revoir le chapitre 8 sur les plans d'organisation animaux

α. Cas de nombreux 'invertébrés' aquatiques comme l'Écrevisse : l'osmoconformité (isotonicité entre milieu interne et milieu externe)

- Chez les 'invertébrés' aquatiques, de nombreuses situations physiologiques existent mais la plus répandue est **l'osmoconformité,** c'est-à-dire le ***maintien d'un équilibre osmotique entre milieu interne de l'organisme et milieu externe qui sont alors isotoniques***. En termes d'**énergie dépensée**, c'est évidemment la **situation physiologique la moins couteuse**. C'est le cas chez l'**Écrevisse**.
- Il existe toutefois **d'autres situations** où une osmorégulation plus ou moins intense est observable (figure 25).



Les animaux aquatiques peuvent être classés en trois groupes selon les relations entre leurs liquides corporels et leur environnement. Sur ces tracés de l'osmolarité interne par rapport à l'osmolarité externe, le comportement d'un osmoconforme strict suit la droite qui représente l'égalité entre l'osmolarité interne et externe (ligne noire).

FIGURE 25. Situations physiologiques de régulation de l'équilibre hydrominéral.
D'après ECKERT *et al.* (1999).

β. Cas des Téléostéens (avec hypo- ou hypertonicité du milieu interne par rapport aux milieu externe) : une osmorégulation stricte à laquelle participent des cellules à ions (= ionocytes) branchiales

- Chez les **Téléostéens**, on note une **stricte osmorégulation** (figure 25), c'est-à-dire le ***maintien d'une osmolarité constante, quelles que soient les fluctuations de l'osmolarité du milieu de vie***.
- Les **Téléostéens marins** vivent dans un **milieu de vie hypertonique** (= de ***plus forte osmolarité***) par rapport au **milieu interne** (figure 26).

Entrées et sorties d'eau
- **Entrée d'eau** permise par **absorption d'eau de mer** au niveau **digestif**.
- **Pertes d'eau limitée** par une **urine très concentrée** (par **forte réabsorption d'eau**).

Entrées et sorties d'ions
- **Entrées d'ions** limitées à la **nourriture**.
- **Fortes sorties d'ions** par :
  - **forte sécrétion ionique** dans les **urines**,
  - **forte sécrétion ionique** au niveau **branchial** (ionocytes).

- Les **Téléostéens dulcicoles** ou **dulçaquicoles** (= ***vivant en eaux douces***) vivent dans un **milieu de vie hypotonique** (= de ***moindre osmolarité***) par rapport au **milieu interne** (figure 26).

Entrées et sorties d'eau
- **Entrée d'eau** limitée à celle **contenue dans les aliments** [+ **entrée d'eau par osmose** au niveau **branchial**]
- **Forte évacuation d'eau** par des **urines diluées** (par **forte ultrafiltration**).

Entrées et sorties d'ions
- **Fortes entrées d'ions** par une **forte absorption ionique** au niveau **branchial** (ionocytes) [+ entrée par la **nourriture**]
- **Faibles sorties d'ions** par les **urines** (peu concentrées), grâce à une **faible sécrétion** / **forte réabsorption ionique** dans les urines, par ailleurs très **diluées**.

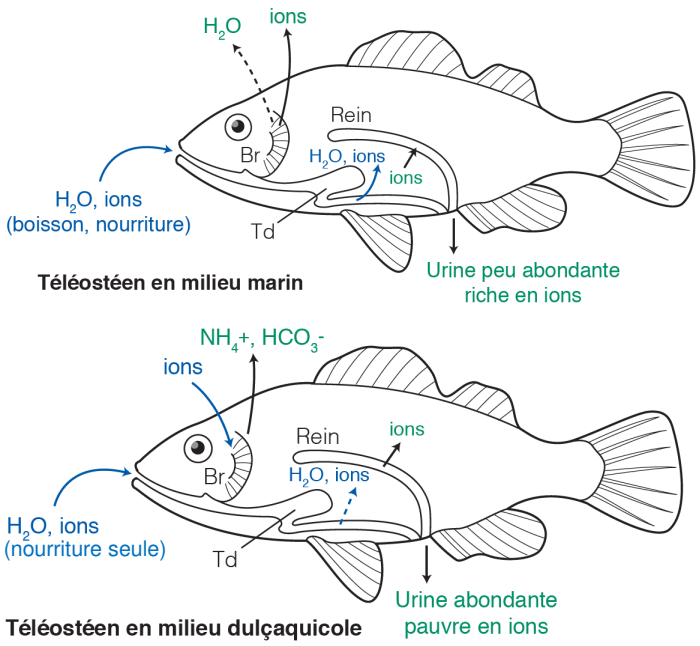


FIGURE 26. <u>Les Téléostéens, des osmorégulateurs : principes généraux du maintien de l'équilibre hydrominéral</u>. D'après SEGARRA *et al.* (2014), corrigé.

Les **ionocytes** (= **cellules à ions**) sont des ***cellules branchiales spécialisées dans la sécrétion (en milieu marin) ou au contraire l'absorption (en eau douce) d'ions (notamment Na^+ et Cl^-) par des transports essentiellement actifs***.

Bilan (adapté du programme)	✓ L'**organisation** des **surfaces d'échanges respiratoires** tout comme les **dispositifs de renouvellement des milieux** dans lesquelles **elles s'intègrent** contribuent à l'**efficacité des échanges**. ✓ Selon les **plans d'organisation**, des **dispositifs différents** réalisent la **même fonction**. ✓ Dans le **même milieu**, pour des **plans d'organisation différents**, des **convergences fonctionnelles** peuvent être **détectées** et reliées aux **contraintes physico-chimiques** du **milieu** (**aquatique** ou **aérien**).

II. Une mise en mouvement (« convection ») des fluides externes et internes qui assure largement l'entretien des gradients de pression partielle en gaz respiratoires

- En lien avec la **loi de FICK** énoncée plus haut, l'un des paramètres favorisant les **échanges gazeux** est l'importance des **différentiels de pressions partielles en gaz respiratoires** (**dioxygène** et **dioxyde de carbone**).
- L'une des clefs du **maintien de ces différentiels** est le **renouvellement** constant des **fluides externe** et **interne**, ce qui est permis par leur **mise en mouvement** (« **convection** »).

Capacités exigibles	✓ **Analyser** la convection externe sur deux exemples : un poisson téléostéen pour la convection externe en milieu aquatique et un mammifère (Souris) pour la ventilation pulmonaire. *(!) Conformément à l'usage appliqué par tous mes collègues, j'ai surtout employé l'exemple humain (plutôt que murin) pour la respiration pulmonaire. J'aborde également succinctement la ventilation chez les Insectes et l'Écrevisse.* ✓ **Expliquer** l'optimisation des gradients de pression partielle sur un exemple d'échange à contre-courant.

A. La « convection » externe : un transport des gaz respiratoires par mise en mouvement du fluide externe (ventilation au sens large)

- On appelle **ventilation** la ***mise en mouvement active du fluide externe – l'air ou, par extension, l'eau – dans le cadre de la réalisation des échanges gazeux respiratoires***.

<u>Certains auteurs</u> réservent le terme **ventilation** au ***cas où le fluide externe est l'air*** (**ventilation au sens strict**), <u>excluant</u> l'irrigation des **branchies**.

- Par opposition à la seule **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 le fluide externe)***.

De la pertinence du terme « convection » en physiologie

Le terme de **convection** est un <u>terme de physique</u> qui renvoie normalement à un ***<u>transport de chaleur par déplacement de matière</u>*** (il existe deux autres **modes de transfert de chaleur** : la **diffusion** et le **rayonnement**).

Les physiologistes ont repris ce terme pour désigner le ***<u>transport d'une substance par le déplacement d'un fluide porteur</u>*** 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.

L'usage proposé dans le programme (et repris dans le titre du II) dans est **même encore plus abusif** puisqu'il ne désigne même plus le ***transport de substances par mise en mouvement de fluides***, mais la ***mise en mouvement des fluides elle-même***.

1. La ventilation en milieu aérien, milieu peu dense facile à déplacer

a. Chez les Insectes [limite programme] : un processus d'importance variable

α. 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 tout de même que le **transport trachéen des gaz sans ventilation** est alors **300 000 fois plus rapide que dans l'eau**, malgré des faibles différentiels de pressions partielles.

β. 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 27) : 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 ☹.*

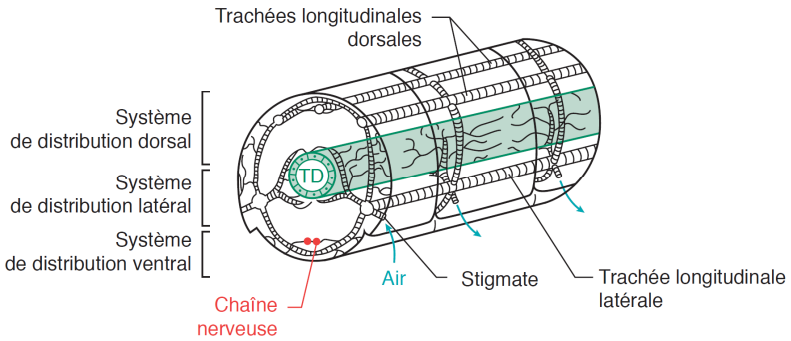
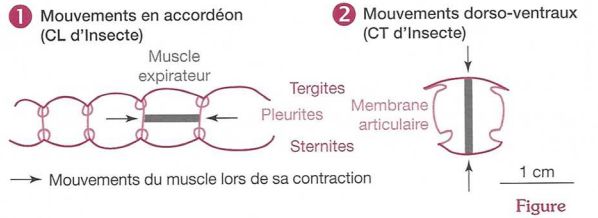


FIGURE 27. Trachées longitudinales. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

γ. 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 28).

• **La ventilation est assurée par deux types de mouvements ventilatoires** : des mouvements en accordéon et des mouvements dorso-ventraux (Fig.). L'expiration est active, alors que l'inspiration est passive.



Mouvements ventilatoires de la respiration trachéenne.

La **ventilation** est régulée par les ganglions cérébroïdes qui sont sensibles à la pression partielle en dioxyde de carbone et contrôlent les ganglions métathoraciques (qui agissent sur les muscles de la ventilation).

Chez les grands Insectes, des **sacs aériens** sont présents entre les muscles du vol ce qui permet un meilleur brassage de l'air et une amélioration de la ventilation.

FIGURE 28. 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 29).

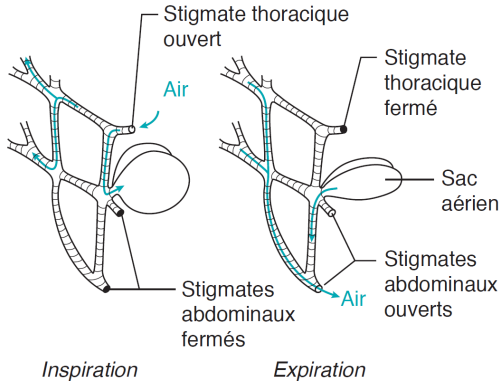


FIGURE 29. Sacs aériens et ventilation. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

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

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

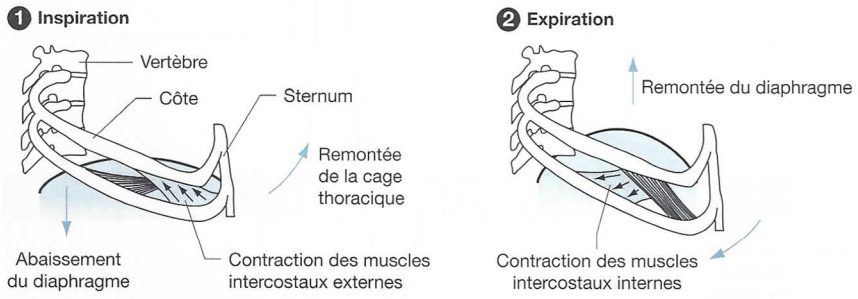
- Chez les Mammifères, la **ventilation** comprend **deux mécanismes** qui se succèdent cycliquement : l'**inspiration** (***entrée de fluide externe dans le système respiratoire***) et l'**expiration** (***sortie de fluide externe du système respiratoire***) (figures 30-31). Un ***ensemble inspiration-expiration*** constitue un **cycle ventilatoire**.
- 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 – nommé ici **liquide pleural**) où règnent de **faibles pressions en gaz** (d'où un **accolement spontané des plèvres** qui autorise néanmoins leur **mouvement relatif**).
- La **cage thoracique** comprend elle-même des **muscles intercostaux** (internes et externes) (figure 30) **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***.

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

- L'**inspiration** est principalement permise par (figures 31-32) :
  - 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.

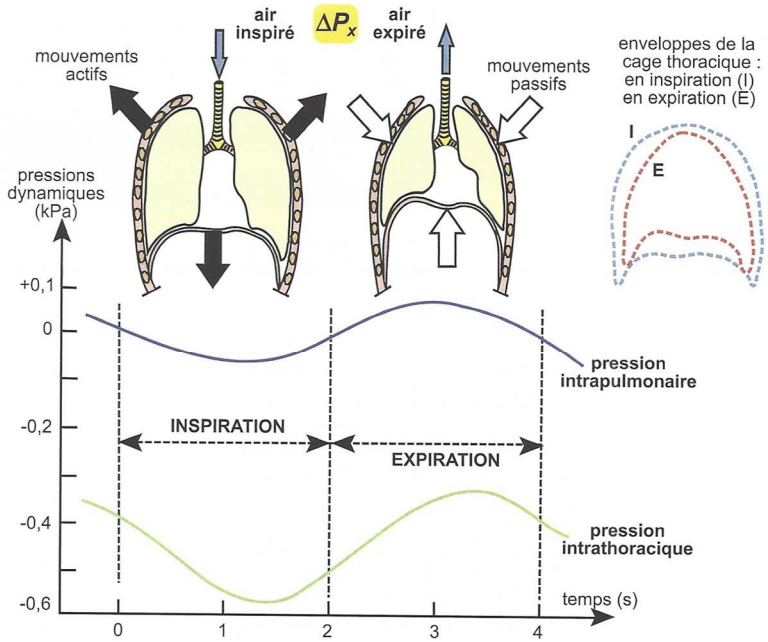
γ. Mécanismes de l'expiration : un processus plutôt passif qui implique une surpression par rapport au milieu aérien extérieur

- L'**expiration** est principalement permise par (figures 31-32) :
  - 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.



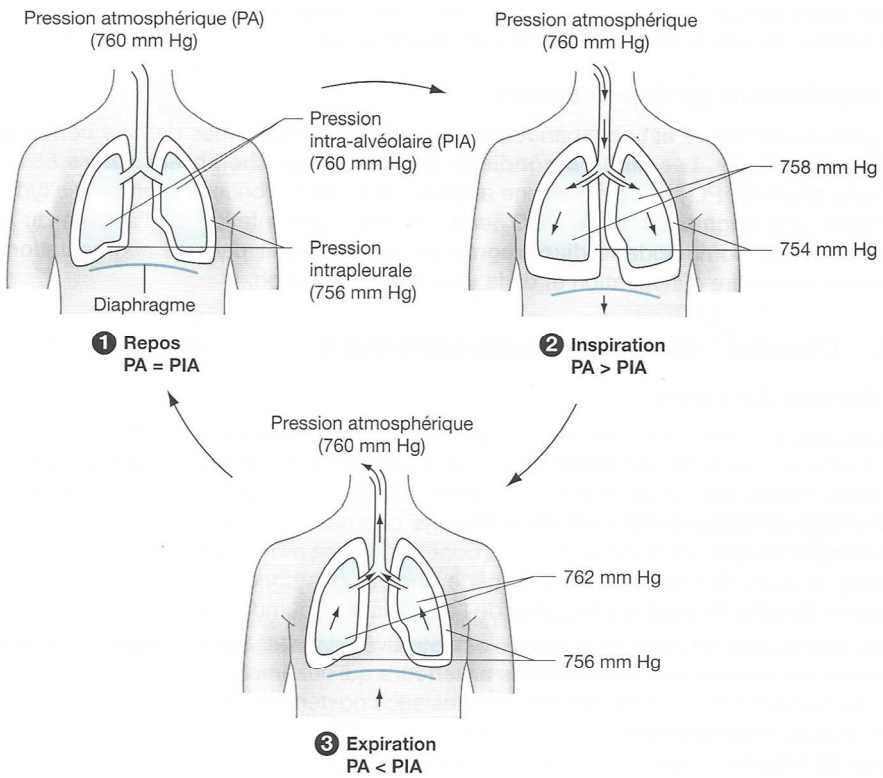
Mécanisme de la variation de volume de la cage thoracique
1. Inspiration. L'abaissement du diaphragme et la remontée des côtes entraînent une augmentation du volume de la cage thoracique dont la pression passe en dessous de la pression atmosphérique. 2. Expiration. La remontée du diaphragme et l'affaissement 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 30. Mécanismes ventilatoires des Mammifères. D'après BREUIL (2009).



Ventilation pulmonaire chez les mammifères (ex.de l'homme), *(D'après J. P. Truchot, 1995).*

FIGURE 31. Cycle ventilatoire des Mammifères. D'après PEYCRU *et al.* (2014).



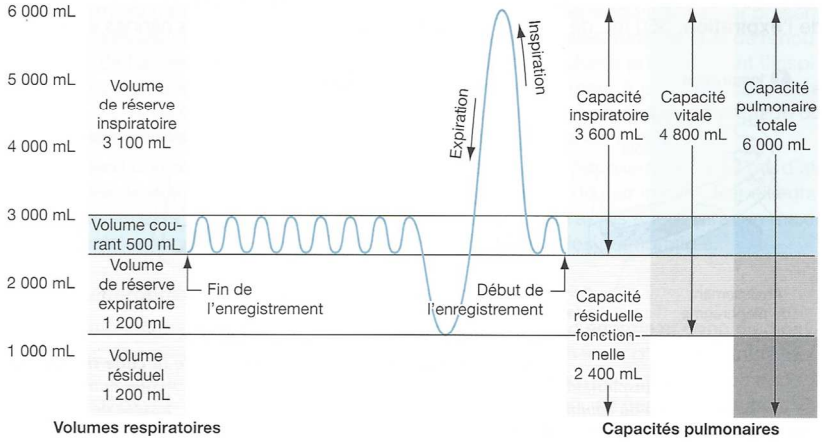
Changements de pression au cours de la ventilation pulmonaire
***1**. Au repos, les pressions atmosphérique et alvéolaire sont égales et la pression intrapleurale est légèrement inférieure à la pression atmosphérique. **2**. Inspiration. Le diaphragme se contracte et s'abaisse, la poitrine se gonfle, 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 31bis. Cycle ventilatoire des Mammifères : cas de l'Homme (autre vision).
D'après BREUIL (2009). ***Connaître les valeurs.***

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) **est** 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.

2. L'irrigation active des branchies en milieu aquatique, milieu dense imposant des flux unidirectionnels

- Rappelons que **l'eau** est **800 fois plus dense** et **60 fois plus visqueuse** que **l'air**. Son **déplacement** est donc nettement **plus coûteux** en **énergie**.
- Lorsqu'une ***irrigation active des branchies*** (**« ventilation » branchiale**) est mise en place, elle est toujours **unidirectionnelle**.

> De **nombreux organismes aquatiques** se contentent d'exploiter les **courants marins** ou encore d'**agiter les branchies** de manière erratique. Il n'y a **pas forcément** de **flux actif orienté d'eau** généré par l'animal.

a. Cas de l'Écrevisse [limite programme] : une irrigation branchiale favorisée par les déplacements et les mouvements rythmiques du scaphognathite

- Chez **l'Écrevisse**, on note :
  - Une **irrigation des branchies** par la **locomotion** :
    - Lorsque **l'animal marche**, il favorise le **passage d'eau** entre ses **péréiopodes**.
    - Lorsque **l'animal nage** (*par des mouvements de l'abdomen de l'arrière vers l'avant – l'animal se déplaçant alors vers l'arrière*), le **fluide externe** est alors brutalement **renouvelé**.
  - Une **ventilation branchiale** qui s'observe **au repos**, due à un ***flux d'eau partant de l'ouverture ventrale de la cavité branchiale vers l'avant de l'animal*** (figure 32) où le **scaphognathite**, ***petite pièce plate portée par le maxillipède 2 (Pmx2)*** assure un **flux d'eau régulier** dans la **cavité branchiale** par ses **mouvements rythmiques**.

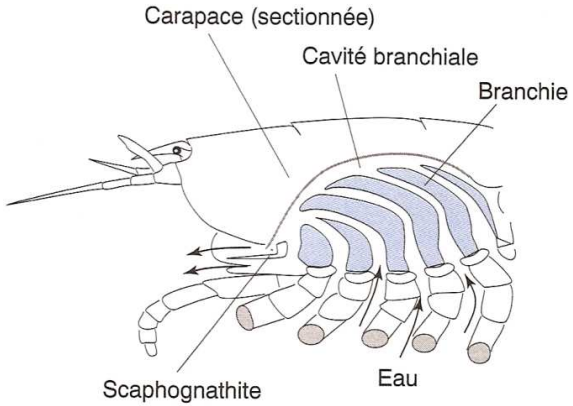


FIGURE 32. Scaphognathite et irrigation branchiale chez l'Écrevisse.
D'après RICHARD *et al.* (1997).

b. Cas des Téléostéens : des cycles ventilatoires impliquant les cavités buccale et branchiale [+ la possibilité d'une nage dynamique]

- Chez les **Téléostéens**, on peut diviser le **cycle ventilatoire** en **deux ou quatre temps**.
- La **modélisation en deux temps** est la plus simple. Elle comprend (figures 33-34) :
  - L'**inspiration** permise par une **pompe aspirante** combinant :
    - **l'ouverture** de la **bouche** (autorisant **l'entrée d'eau** depuis l'extérieur),
    - **l'abaissement** du **plancher buccal** induisant une **dépression** dans la **cavité buccale** (= **cavité bucco-pharyngée**) favorisant **l'entrée d'eau**,
    - la **dilatation** (sans ouverture) de **la cavité operculaire** (= **cavité branchiale**) [avec **bombement** de l'**opercule fermé**], **réduisant la pression** de cette cavité, assurant un **flux d'eau** vers cette cavité.

    NB L'**ouïe** est **fermée par l'opercule**.
  - L'**expiration** permise par une **pompe foulante** combinant :
    - la **fermeture** de la **bouche**,
    - la **remontée** du **plancher buccal** induisant une **surpression** dans la **cavité buccale** (= **cavité bucco-pharyngée**) favorisant **la sortie d'eau**,
    - la **compression** (avec ouverture) de **la cavité operculaire** (= **cavité branchiale**), **augmentant la pression** de cette cavité, assurant un **flux d'eau** vers l'ouïe ouverte [avec **aplatissement** de l'**opercule ouvert**] (donc **l'extérieur**).

    NB L'ouïe est **ouverte**.

> On parle de **pompe buccale** (ou **pompe bucco-pharyngée**) pour désigner les ***mouvements de mise sous pression / relâchement de la cavité buccale***, et de **pompe operculaire** pour désigner les ***mouvements de mise sous pression / relâchement de la cavité branchiale (= cavité operculaire)***.

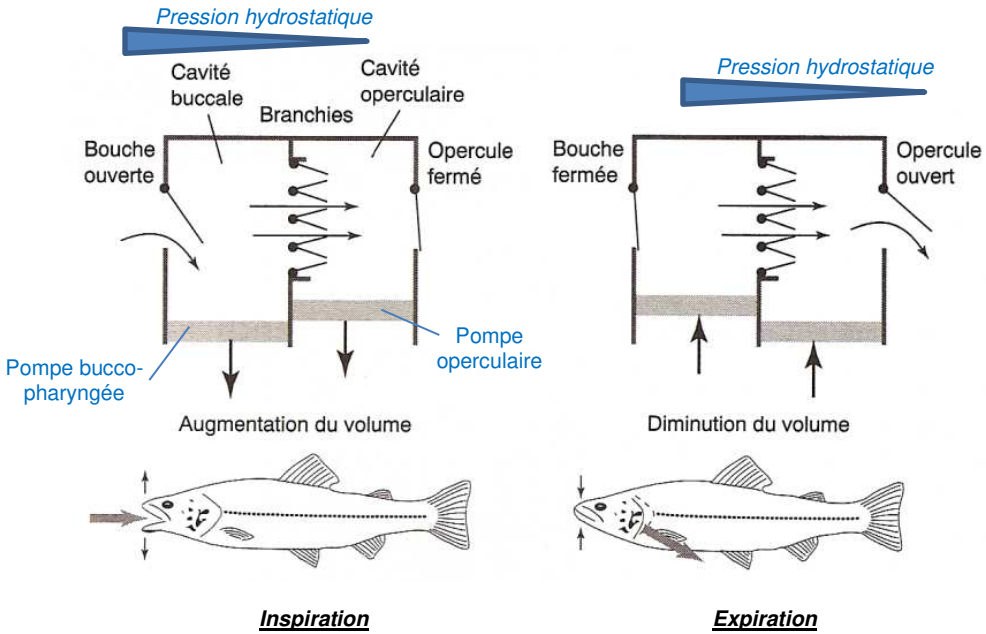
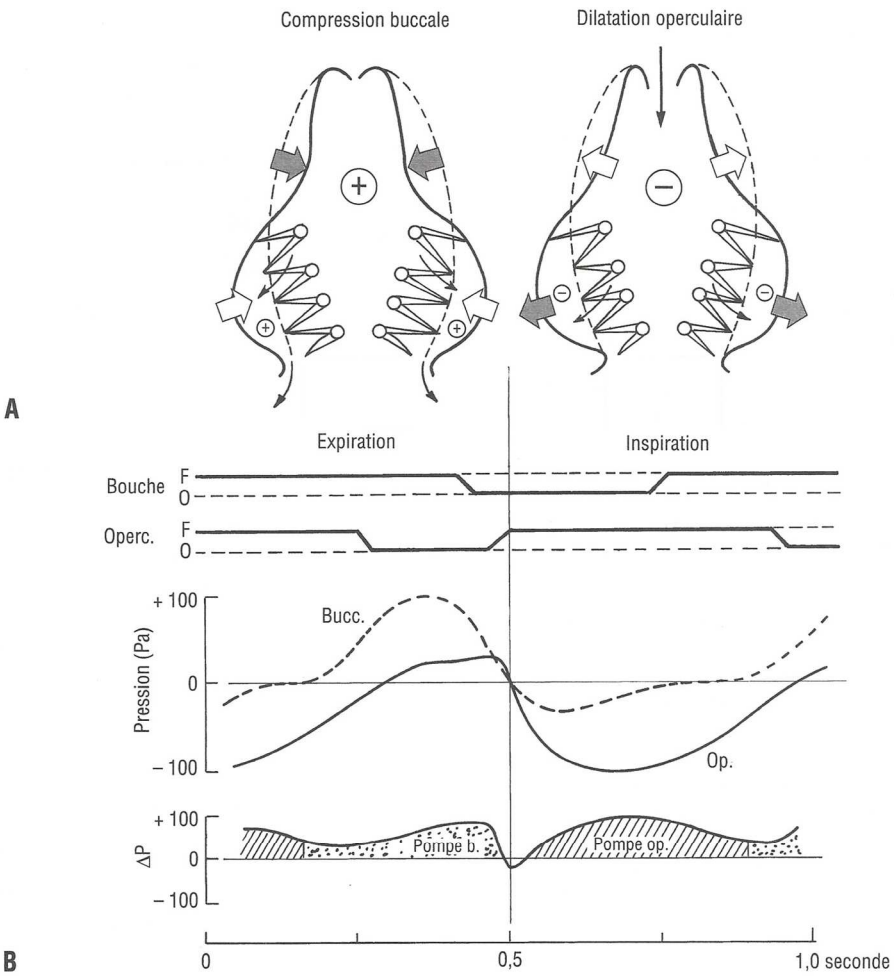


FIGURE 33. Le cycle ventilatoire des Téléostéens en deux temps.
D'après RICHARD *et al.* (1997).

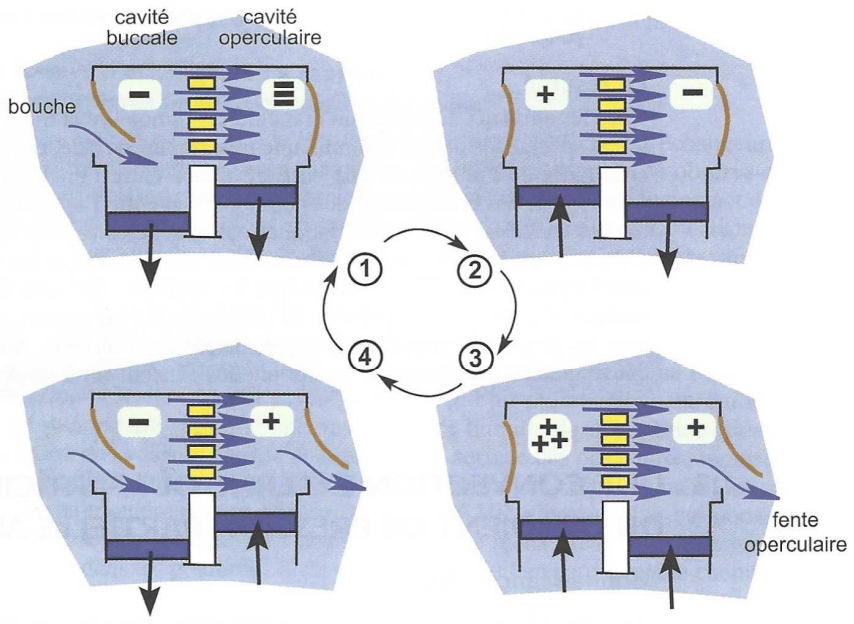


Mécanique ventilatoire chez un Poisson Téléostéen typique

• **A :** *Représentations schématiques en coupe frontale des mouvements bucco-operculaires au cours des deux phases principales du cycle ventilatoire*. Les contours en pointillés représentent la position d'équilibre mécanique (position de relaxation), atteinte en l'absence de contractions musculaires. Les mouvements actifs (contraction buccale, expansion operculaire) sont représentés par les flèches noires et les mouvements principalement passifs (inflation buccale et contraction operculaire) par les flèches blanches. Pendant la phase expiratoire, les mouvements de compression buccale ne sont pas seulement latéraux mais aussi et surtout dorso-ventraux (voir planche 1.12). Les signes ⊖ et ⊕ indiquent des pressions supérieures et inférieures à la pression ambiante. Les tailles de ces signes sont en proportion des valeurs des pressions.

• **B :** *Evolution au cours du temps des pressions buccale et operculaire pendant un cycle ventilatoire* (d'après Hughes, 1963). La pression nulle correspond à la pression ambiante. Les phases d'ouverture (O) et de fermeture (F) des fentes buccale et operculaire, ainsi que la pression différentielle ΔP (buccale – operculaire) sont aussi représentées.

FIGURE 34. Dynamique ventilatoire des Téléostéens [pour information].
D'après BEAUMONT *et al.* (1995).



Modélisation des phases du cycle de la ventilation chez un téléostéen.

Les signes (+) et (–) indiquent les valeurs relatives de pression par rapport à la pression extérieure *(D'après G. M. Hughes, 1961 et R. Gilles, 2006)*.

FIGURE 35. Le cycle ventilatoire des Téléostéens en quatre temps [pour information].
D'après PEYCRU *et al.* (2014).

Modélisation en quatre temps (figures 34-35)
(1) **Bouche ouverte** / **Dilatation** de la **cavité buccale** / **Dilatation** de la **cavité operculaire** [*ouïe fermée*]
(2) **Fermeture** de la **bouche** / **Compression** de la **cavité buccale** / **Dilatation** de la **cavité operculaire**
(3) **Compression** de la **cavité buccale** / **Compression** de la **cavité operculaire** / **Ouverture** de **l'ouïe**
(4) **Ouverture** de la **bouche** / **Dilatation** de la **cavité buccale** / **Compression** de la **cavité operculaire** [*ouïe toujours ouverte*]

- Notons enfin qu'en cas d'**effort important,** le **Téléostéen** peut pratiquer la **nage dynamique** : ***il ouvre à la fois sa bouche et ses ouïes et nage suffisamment vite pour que le fluide externe au contact des branchies soit renouvelé***.

Notons que, chez de **nombreux Chondrichtyens** (ex. Requins), **l'absence de ventilation** impose que **les Animaux ne cessent jamais de nager**, sous peine de cessation des échanges gazeux respiratoires.

3. La ventilation, une fonction modulable

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. Une modulation à l'effort et en cas de variation de la concentration sanguine en CO_2 chez les organismes aériens

Ce point sera prolongé dans le chapitre 10 sur la circulation

α. Cas des Mammifères : des contrôles passant par des chémorécepteurs centraux ou périphériques

- 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 36).
- On peut montrer que la **ventilation** est **principalement contrôlée par la P_{CO2}** / le **pH** (figures 37-38) du **sang** dont les **fluctuations** modifient l'**acidité** du **sang** et du **liquide céphalorachidien** où des **chémorécepteurs centraux** permettent de **détecter ces variations**, ce qui déclenche une **réponse physiologique**. Des **chémorécepteurs périphériques** existent également au niveau de l'**aorte**.
- La **tension des bronches** (qui **augmente** avec l'**activité ventilatoire**) peut également **moduler les paramètres ventilatoires** (*hausse de la tension ⇒ baisse de l'activité ventilatoire*), étant détectée au niveau de **mécanorécepteurs périphériques bronchiques**.
- *NB La **pO_2 sanguine** et **céphalorachidienne** est aussi un **signal détecté** par l'organisme mammalien.*

- À savoir – quelques **valeurs au repos (chez l'Homme)** :
  - **VC : env. 500 mL (0,5 L) ;**
  - **Fv : 12 à 16 cycles / min ;**
  - **Dv : 6 à 8 L / min.**

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).

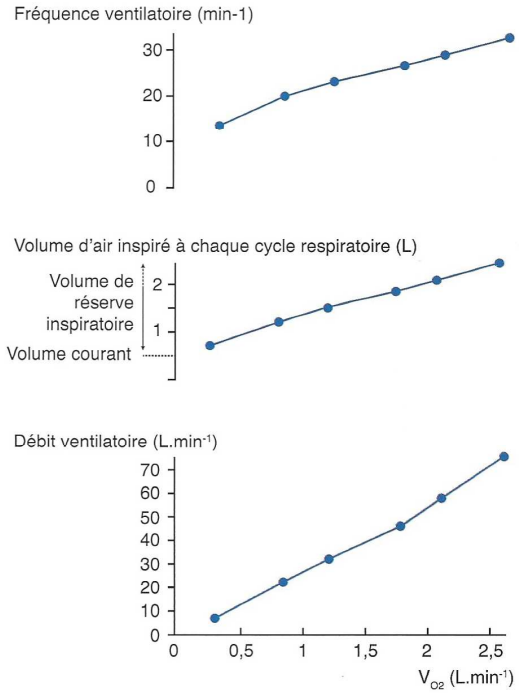


Figure Modulation de différents paramètres respiratoires en fonction de l'intensité d'un exercice musculaire chez l'homme

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

FIGURE 36. Adaptation à l'effort physique chez l'Homme. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

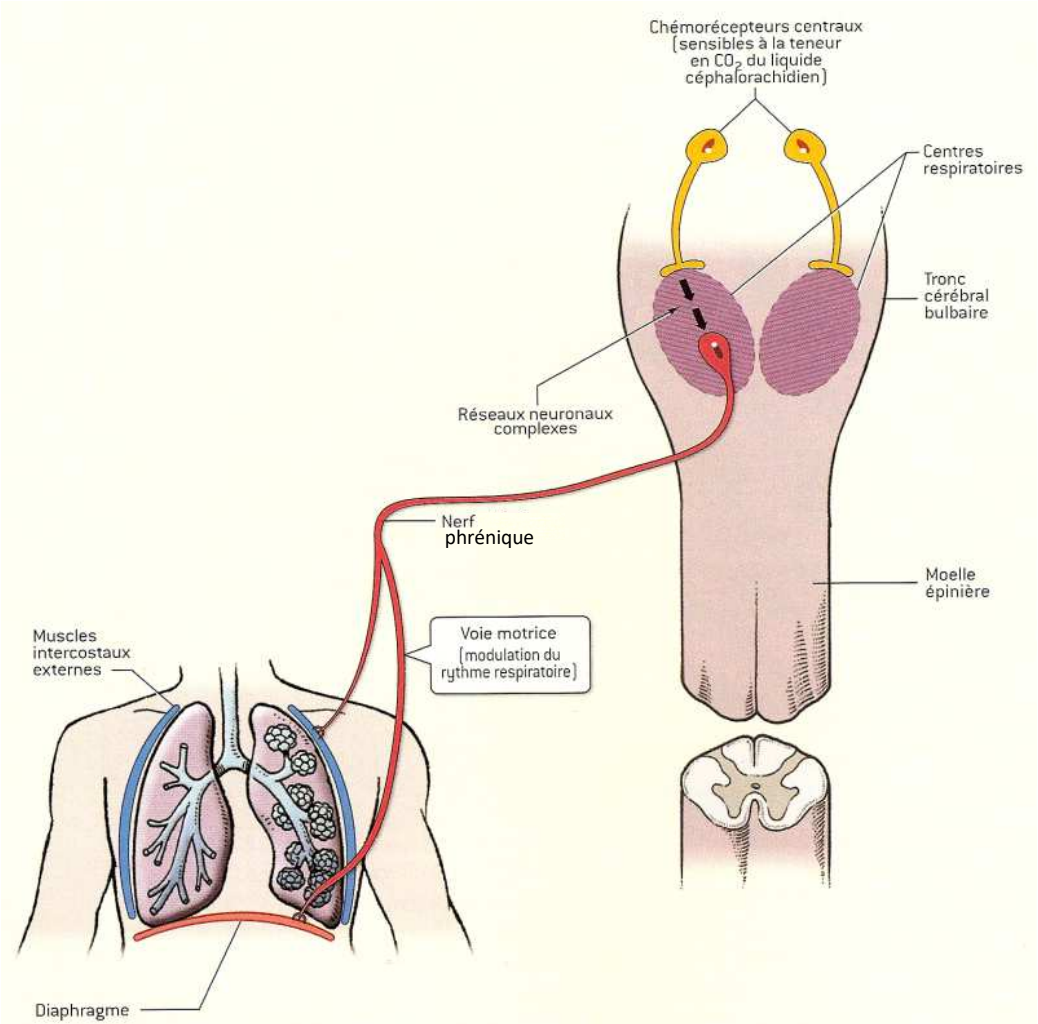
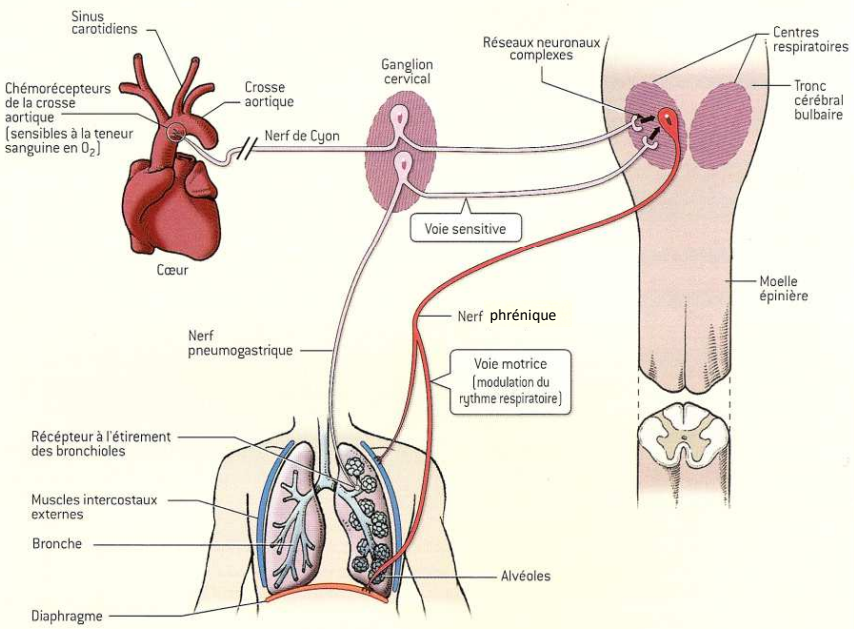


FIGURE 37. Détection des fluctuations d'acidité du liquide céphalorachidien par des chémorécepteurs centraux et induction d'un contrôle de l'activité ventilatoire [hors programme]. D'après CADET (2008).

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.



23 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).

FIGURE 38. Détection des fluctuations d'acidité du liquide céphalorachidien par des chémorécepteurs périphériques et induction d'un contrôle de l'activité ventilatoire [hors programme]. D'après CADET (2008).

β. Cas des Insectes : une influence de l'activité musculaire sur la quantité de liquide trachéolaire et une perception de la pCO_2 trachéenne

- 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 39). 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.

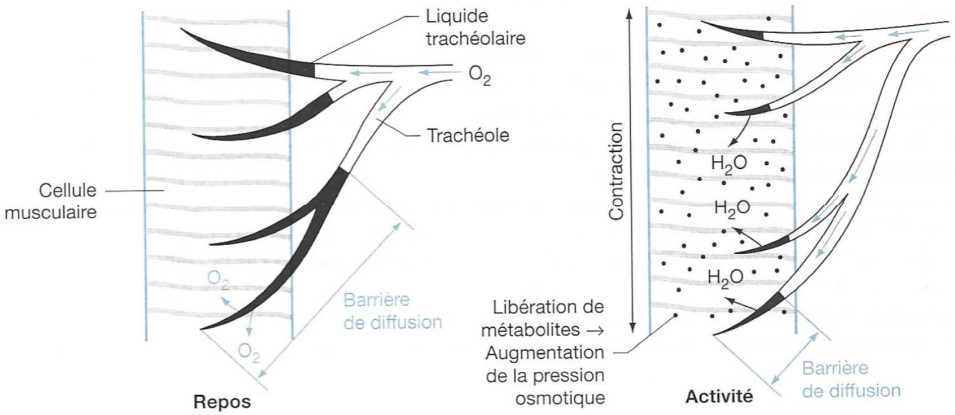


FIGURE 39. Influence de l'activité sur la quantité de liquide trachéolaire et donc sur les échanges gazeux [pour information]. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- On peut aussi montrer qu'une **hausse de la pCO_2** dans les **trachées** ou le **milieu ambiant** induit une **augmentation des mouvements ventilatoires**. Il y a probablement des **chémorécepteurs trachéens** et l'information transiterait par les **ganglions cérébroïdes**.

b. Une modulation des mouvements ventilatoires également possible chez les organismes aquatiques plutôt en lien avec l'oxygénation du milieu

α. Une modulation possible des mouvements du scaphognathite chez l'Écrevisse

- On peut noter que **l'abaissement de la concentration en dioxygène** du **milieu de vie** de l'Écrevisse induit une **augmentation de la fréquence des mouvements ventilatoires** du **scaphognathite** (figure 40).
- L'**augmentation de la pCO_2** ou la **baisse du pH** produisent des **effets semblables**.

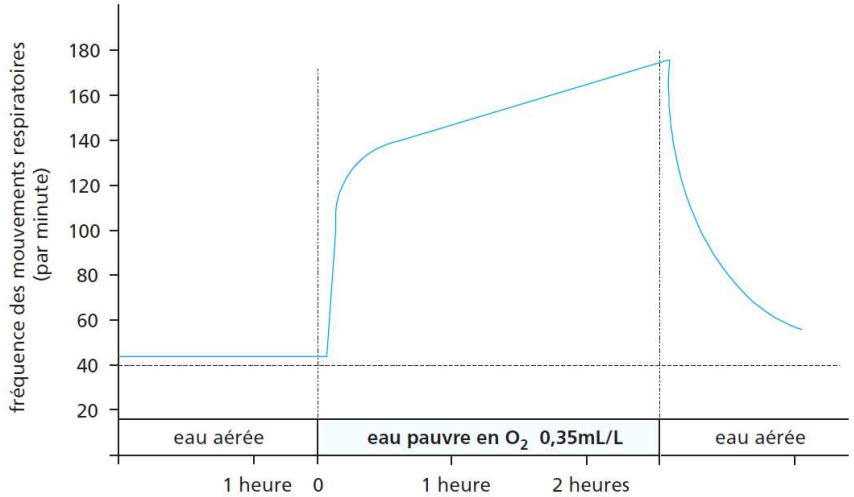


FIGURE 40. Contrôle de l'activité ventilatoire chez l'Écrevisse [pour information]. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

β. Une modulation possible des mouvements ventilatoires chez les Téléostéens en lien avec des chémorécepteurs et des mécanorécepteurs branchiaux

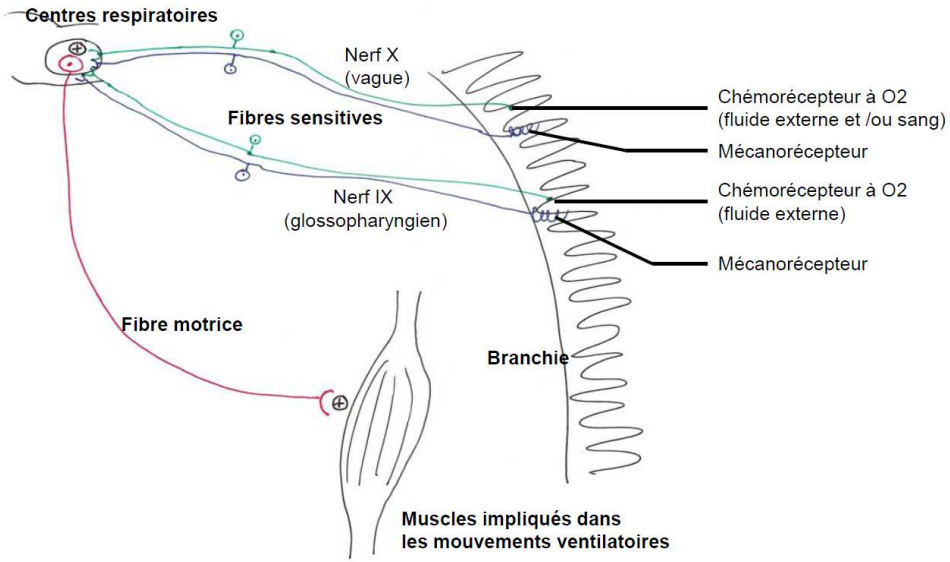


FIGURE 41. Contrôle de la ventilation branchiale des Téléostéens [pour information]. Original 2014.

- On connaît, chez les **Téléostéens** (figure 41), une sensibilité à :
  - La **concentration en dioxygène** du milieu détectée par des **chémorécepteurs branchiaux**.

Aucune sensibilité à la **pression partielle en CO2** ou au **pH** n'est connue à ce jour.

La **détection d'une hypoxie** par des **chémorécepteurs** entraîne une **augmentation de l'activité** des **fibres sensitives** qui induisent une **augmentation de l'activité** des **fibres motrices** contrôlant les **muscles** impliqués dans la **ventilation**, d'où une **augmentation de l'activité musculaire** qui aboutit à un **accroissement** de **l'activité ventilatoire**.

  - La **tension** des **lames branchiales**, elle-même liée aux **rythme et débit ventilatoires**. Cette tension est détectée par des **mécanorécepteurs branchiaux**. *Ce système permet vraisemblablement l'existence d'un **rétrocontrôle de l'activité ventilatoire**.*

B. La « convection » interne : un transport des gaz respiratoires dans le milieu intérieur chez la plupart des organismes (sauf Insectes)

- Chez la plupart des Métazoaires étudiés dans ce chapitre (sauf les Insectes), à la **respiration externe** s'ajoute une **respiration interne** entre le milieu intérieur et les tissus : il y a donc **prise en charge des gaz respiratoires** par le sang.
- La **mise en mouvement du fluide interne** a deux **intérêts** :
  - **Accélération de la vitesse** de **déplacement des gaz** pris en charge par le **milieu intérieur** ;
  - **Renouvellement du fluide** au niveau des **surfaces d'échanges** et donc **maintien** des **différentiels de pression partielle** en **gaz respiratoires**.

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**.

1. La notion de milieu intérieur chez les organismes

- Chez les Animaux pluricellulaires (figure 42), on appelle **milieu intérieur** ***l'ensemble des liquides extracellulaires circulants dans l'organisme*** ; il s'agit du **sang** et de la **lymphe** chez les **organismes à système circulatoire clos (ex. Vertébrés)** (et, en raccourci, on désigne là surtout le sang) et de l'**hémolymphe** chez les **organismes à système circulatoire ouvert** (nombreux 'invertébrés').

- Un **système circulatoire** est dit **clos** ou **fermé** lorsque ***le liquide circulant (sang) est complètement endigué dans des vaisseaux***.
- Un **système circulatoire** est dit **ouvert** lorsque ***le liquide circulant est en partie endigué dans des vaisseaux qui se déversent à un moment dans le liquide de la cavité générale***. Il y a donc ***un même liquide qui est à la fois liquide circulant et liquide interstitiel*** : l'**hémolymphe**.

- Chez les Vertébrés, il existe **trois liquides extracellulaires** (voir chapitre 9) :
  - Le **sang**
  - La **lymphe** (ou « lymphe canalisée »)
  - Le **liquide interstitiel** (ou « lymphe interstitielle »)

*Ces **trois liquides** sont **interdépendants** : le **liquide interstitiel** provient du **sang** et une partie du **liquide interstitiel** termine dans les canaux lymphatiques et devient la **lymphe**.*

- *L'expression « milieu intérieur » est donc synonyme de « liquides circulants ».*
  Mais parfois, certains auteurs y ajoutent aussi le liquide interstitiel de sorte que, *dans ce cas, le « milieu intérieur » devient alors synonyme de « liquides extracellulaires »*.

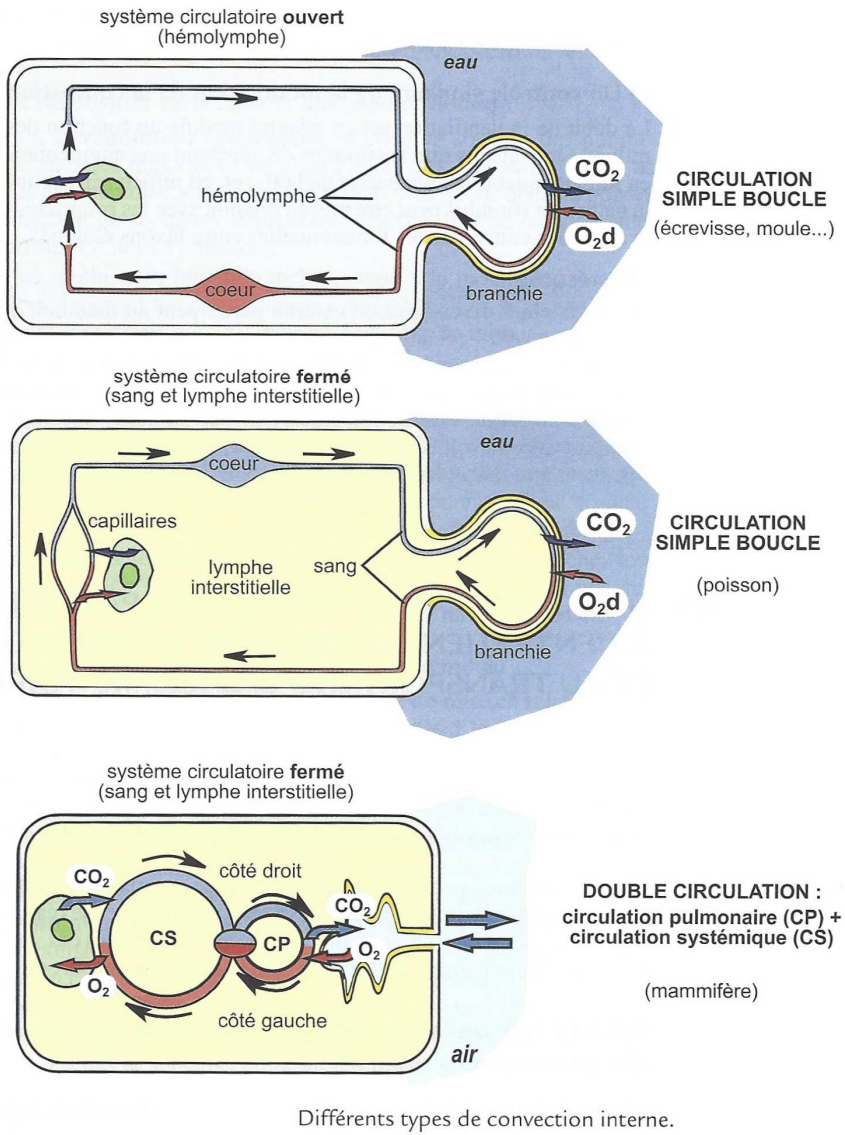
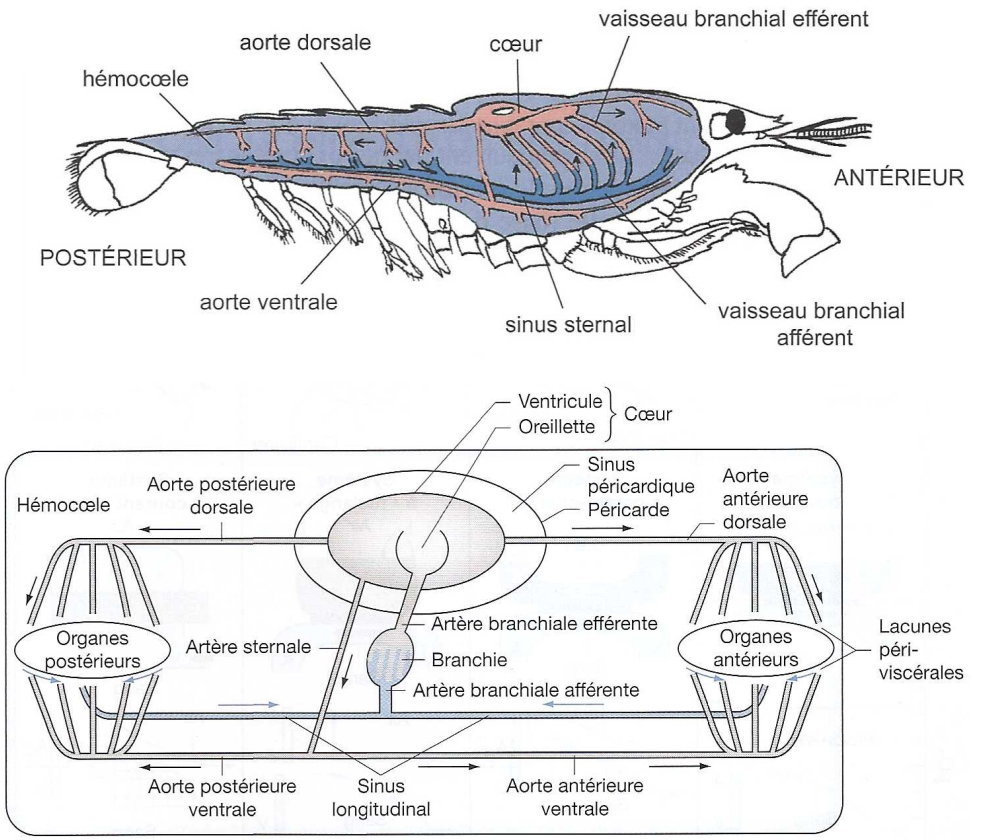


FIGURE 42. Différents types de systèmes circulatoires. D'après PEYCRU *et al.* (2014)

Attention !
Le ***sang riche en dioxygène*** est parfois appelé « **sang artériel** » et le ***sang appauvri en dioxygène*** est parfois appelé « **sang veineux** » mais… cela **ne présume** en réalité absolument **pas** du type de **vaisseau** dans lequel le liquide **circule** !

2. Cas des 'crustacés' Décapodes : un système circulatoire ouvert où circule de l'hémolymphe



Organisation schématique de la circulation chez l'écrevisse

Le cœur est traversé par du sang qui a été hématosé au niveau des branchies. L'artère sternale assure le transport du sang oxygéné du côté ventral. Toutes les artères débouchent dans des lacunes périviscérales où le sang cède son dioxygène aux organes. Le sang chargé de déchets est ramené des différents organes et des appendices dans un sinus longitudinal duquel partent des artères branchiales afférentes qui gagnent les branchies.

FIGURE 43. Appareil circulatoire de l'Écrevisse. D'après PEYCRU *et al.* (2013) et BREUIL (2007).

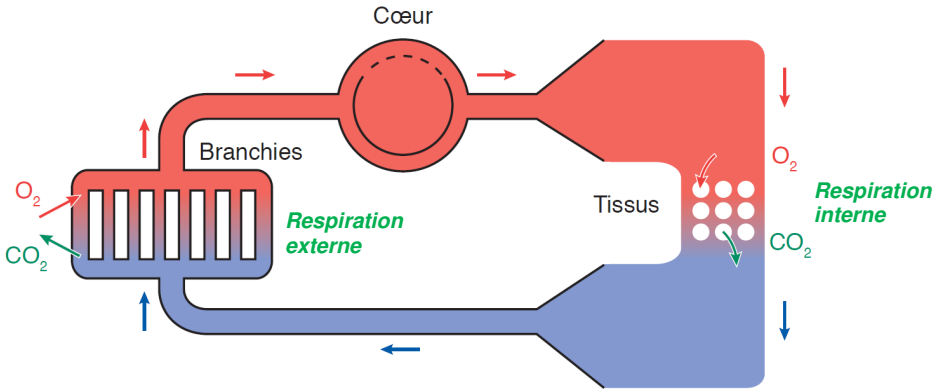


FIGURE 44. Principe simplifié de la circulation chez l'Écrevisse.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

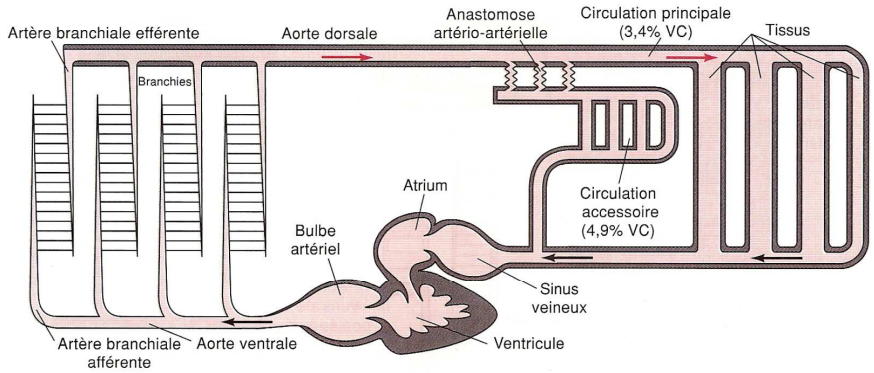
En rouge : sang hématosé (riche en dioxygène) = « sang artériel ».
En bleu : sang appauvri en dioxygène = « sang veineux ».

- Chez **l'Écrevisse** (figures 43-44), le **système circulatoire** est **ouvert** au niveau de la **plupart des organes**. Toutefois, on notera que la **partie branchiale** du système circulatoire – où s'effectuent les **EGR entre fluide externe et hémolymphe** – est **fermée**.
- Au **niveau branchial** (respiration externe) :
  - Il y a ***charge en dioxygène*** **(= hématose)** de l'**hémolymphe** ;
  - Il y a **libération** du **dioxyde de carbone** dans le **milieu de vie**.
- Au niveau des **tissus** (respiration interne) :
  - Il y a **captation** du **dioxygène** par les **tissus** ;
  - Il y a **rejet** du **dioxyde de carbone** dans l'**hémolymphe**.

3. Cas des Vertébrés : un système circulatoire fermé où circule le sang

a. Cas d'une circulation simple : les Téléostéens

- Chez **les Téléostéens** (figures 45-46), le **système circulatoire** est **clos**. La **circulation** est **simple** en ce sens où ***il n'y a qu'une seule boucle de circulation***.
- Au **niveau branchial** (respiration externe) :
  - Il y a ***charge en dioxygène*** **(= hématose)** du **sang**;
  - Il y a **libération** du **dioxyde de carbone** dans le **milieu de vie**.
- Au niveau des **tissus** (respiration interne) :
  - Il y a **captation** du **dioxygène** par les **tissus** ;
  - Il y a **captation** du **dioxyde de carbone** par le **sang**.



Chez un téléostéen typique, à respiration strictement aquatique, tel que la Truite, la circulation respiratoire (qui traverse les branchies) et la circulation générale sont disposées en série. Dans le cœur non cloisonné, formé de quatre chambres, le pacemaker se trouve dans le sinus veineux. Le ventricule éjecte le sang dans un bulbe artériel très déformable et une courte aorte ventrale. Le sang passe ensuite dans les branchies puis dans une aorte dorsale longue et rigide. La plupart des Téléostéens possèdent une circulation accessoire à faible hématocrite, qui approvisionne la peau et l'intestin, essentiellement en substances nutritives et, dans une moindre mesure, en oxygène. Les flèches noires indiquent le sens de circulation du sang désoxygéné; les flèches rouges indiquent le sens de circulation du sang oxygéné. % VC, pourcentage du volume corporel.

FIGURE 45. Organisation fonctionnelle de l'appareil circulatoire des Téléostéens.
D'après ECKERT *et al.* (1999).

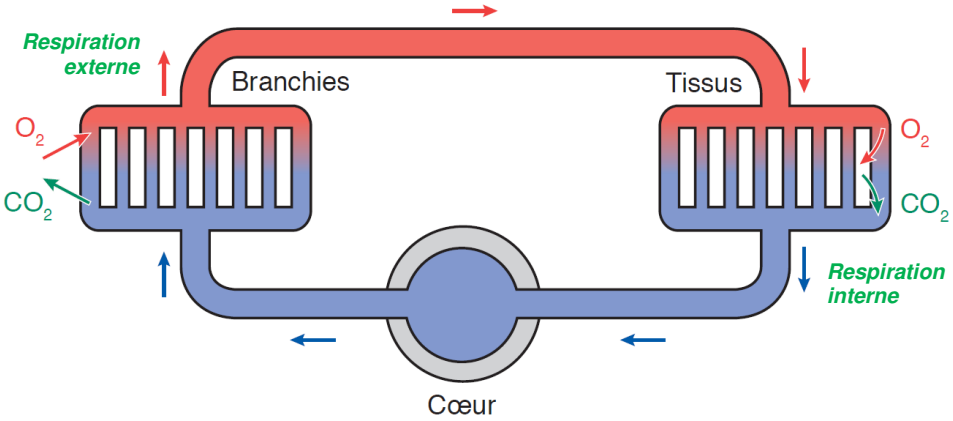


FIGURE 46. Principe simplifié de la circulation chez les Téléostéens.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

b. Cas d'une circulation double : les Mammifères

- Chez les Mammifères, le **cœur** est divisé en **deux sous-parties** (**cœur gauche** et **cœur droit**) reliées **chacune** à une **boucle de circulation** ; ***ces deux boucles de circulation (systémique + pulmonaire)*** définissent une **double circulation**.

- On peut noter les phénomènes suivants (figures 47-48 + figure 49) :
  - Au **niveau pulmonaire**, 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**.

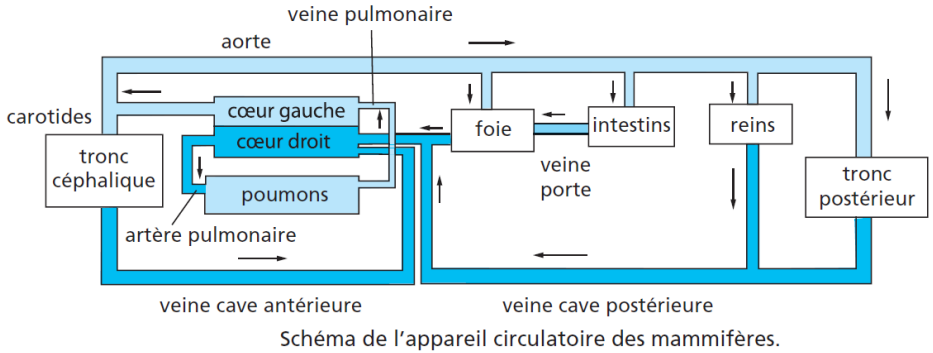


FIGURE 47. Organisation fonctionnelle de l'appareil circulatoire des Mammifères.
D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

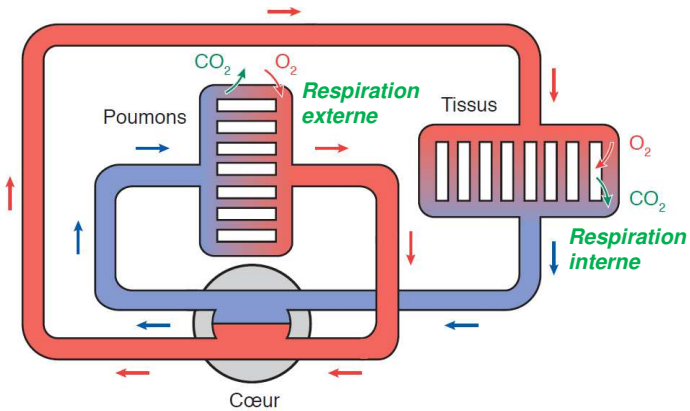


FIGURE 48. Principe simplifié de la circulation chez les Mammifères.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

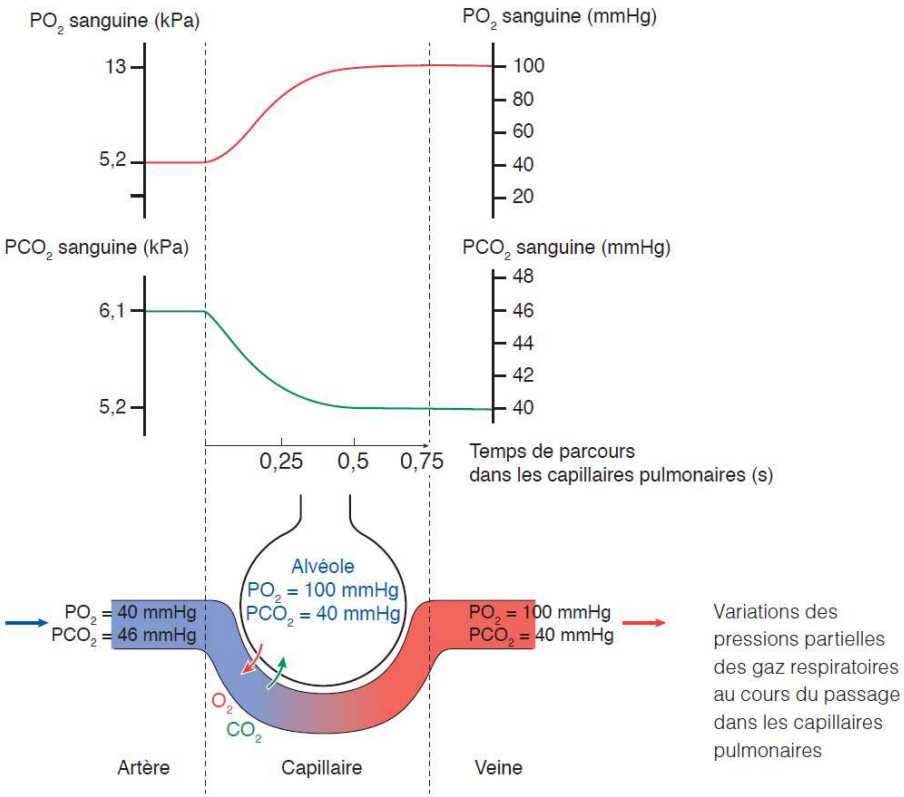


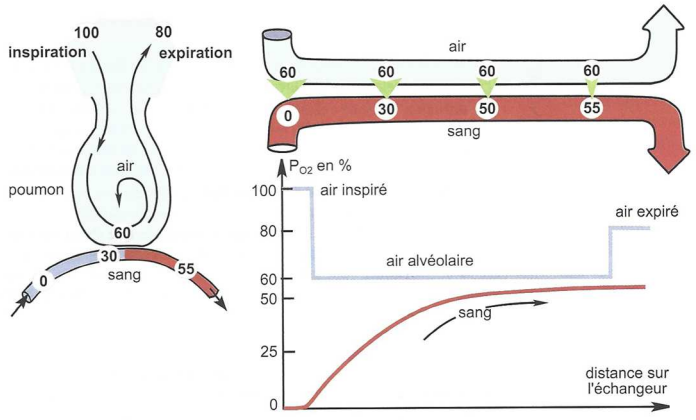
FIGURE 49. Les échanges gazeux alvéolaires et le rôle des gradients de pressions partielles en gaz respiratoires. [*Connaître des chiffres*]. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

C. Une coopération des circulations des fluides externe et interne : le couplage respiration-circulation

- La **concomitance** et la **conjonction** de la **mise en mouvement du fluide interne** et du **milieu de vie** permettent de **maintenir** les **différentiels de pression partielle en gaz respiratoires** qui facilitent les échanges.
- Ce **couplage** existe cependant selon des **modalités plus ou moins efficaces**.

1. Le système à renouvellement des deux milieux en milieu aérien : cas des Mammifères

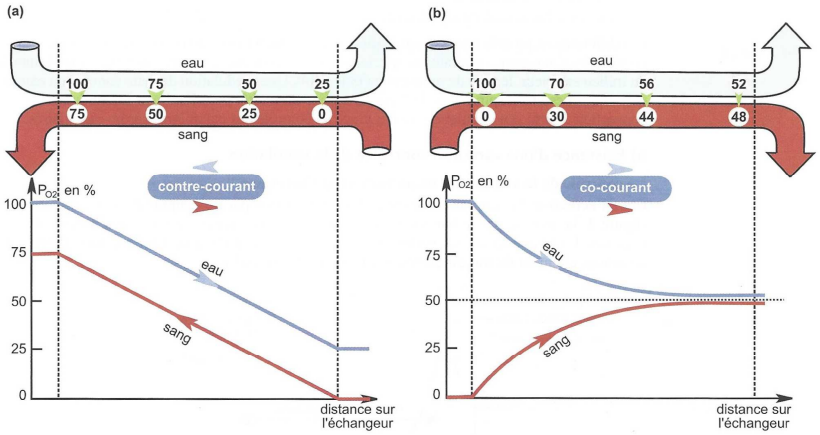
- Chez les **Mammifères**, la **circulation de l'air** est **bidirectionnelle** et permet, grâce au **renouvellement régulier de l'air alvéolaire** par une portion d'air frais, une **composition stable de l'air alvéolaire** (à **pression partielle en dioxygène** plus **faible** que **l'air frais inspiré**, mais aussi que **l'air vicié expiré**) (figure 50).
- La **circulation sanguine** autour de **l'alvéole** permet **l'hématose du sang**, le dispositif assurant une **charge en dioxygène proche de celle de l'air alvéolaire** (légèrement **inférieure**) (figure 50).



Échanges air-sang à travers l'échangeur pulmonaire d'un mammifère.
Les P_{O_2} sont données en unités arbitraires : 100 correspond à la P_{O_2} du milieu environnant et 0 à la P_{O_2} du sang afférent. En vert, le gradient de P_{O_2} qui permet le flux de diffusion *(D'après R. Hill, 2012)*.

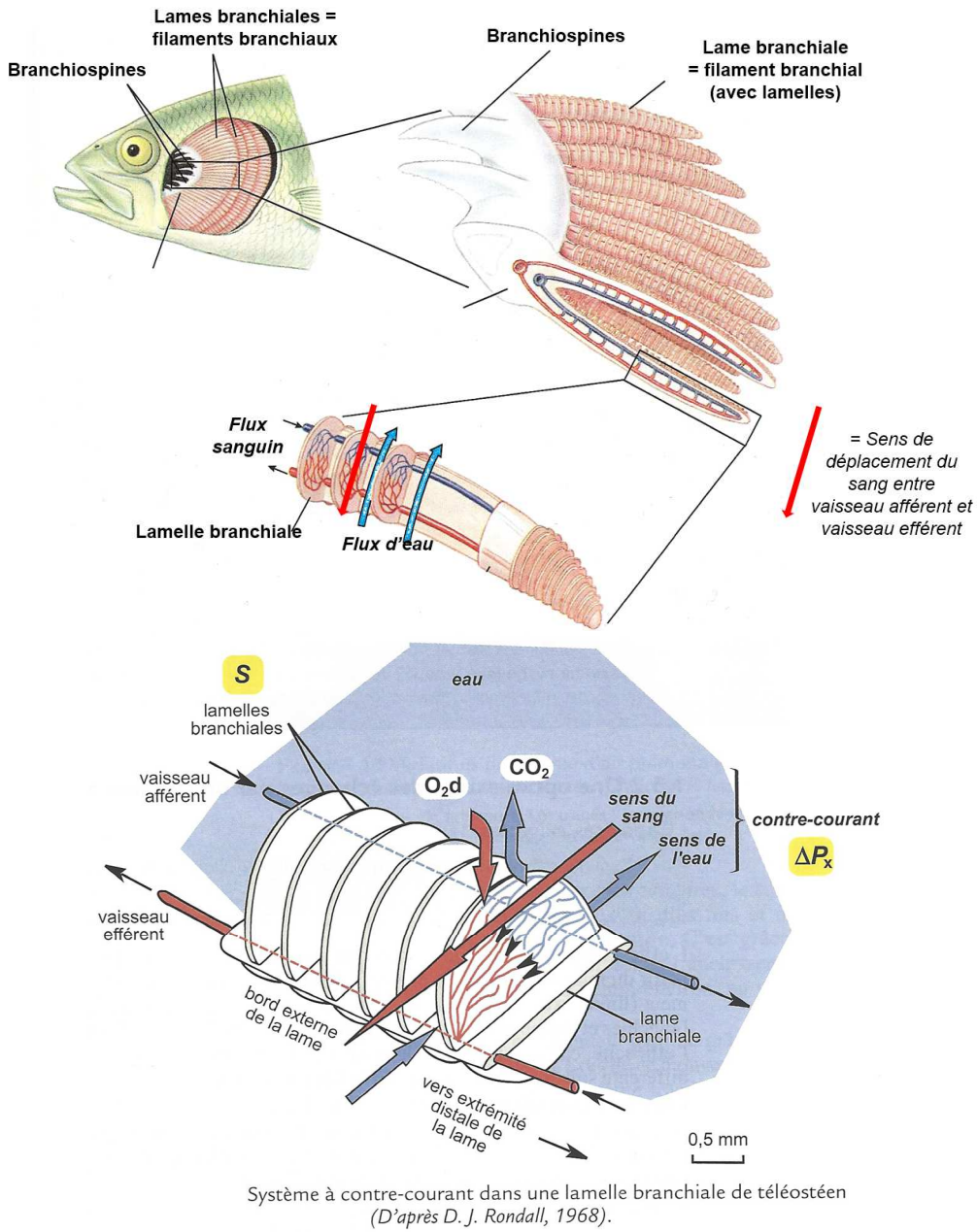
FIGURE 50. Couplage respiration-circulation chez les Mammifères. D'après PEYCRU *et al.* (2014).

2. Les systèmes en milieu aquatique : systèmes concourant (ex. Écrevisse) *vs.* à contre-courant (cas des Téléostéens)



Échanges de O_2 entre fluide externe et fluide interne dans un système à contre-courant **(a)** ou à co-courant **(b)**.
Les unités arbitraires de P_{O_2} sont les mêmes que sur la figure 1.12.
En vert, le gradient de P_{O_2} qui permet le flux de diffusion *(D'après R. Hill, 2012)*.

FIGURE 51. Couplage respiration-circulation chez les Téléostéens (à gauche) et chez les Décapodes (à droite). D'après PEYCRU *et al.* (2014).



Système à contre-courant dans une lamelle branchiale de téléostéen
(D'après D. J. Rondall, 1968).

FIGURE 52. Le système à contre-courant chez les Téléostéens.
D'après HICKMAN *et al.* (2008), traduit, et PEYCRU *et al.* (2014).

- On rappelle que les **différentiels de pression partielles** entre **milieu intérieur** et **fluide externe** sont **plus faibles en milieu aquatique** qu'en **milieu aérien**.
- Deux systèmes existent (figure 52) :
  - Le **système co-courant** ou **système concourant** où ***les deux fluides circulent dans le même sens***. La **pression partielle en dioxygène** tend alors vers la **moyenne entre celle du fluide interne afférent**, **et celle du fluide externe avant extraction**. Le **coefficient d'extraction du dioxygène du milieu** est alors **inférieur à 50 %**. L'**Écrevisse** présente cette modalité.
  - Le **système à contre-courant** où ***les deux fluides circulent dans des sens opposés***. Le **fluide externe le plus chargé en dioxygène** se trouve en contact du **fluide interne le plus chargé en dioxygène également** (et **inversement** pour les **fluides les moins chargés**) de sorte que le **différentiel de pression partielle** demeure **entretenu tout le long de l'échangeur**. Représenté chez les **Téléostéens** (figure 53), ce système permet d'atteindre un **coefficient d'extraction du dioxygène** compris **entre 70 et 90 %**. C'est de loin le **système le plus performant**, adapté au **milieu aquatique**.

3. Une modulation de l'activité circulatoire en lien avec l'activité ventilatoire

- Lorsque les **mouvements ventilatoires s'accélèrent**, on note que les **paramètres cardio-vasculaires** (fréquence cardiaque, volume d'éjection systolique, débit cardiaque) **augmentent également** : les **centres nerveux respiratoires** agissent également sur **l'activité circulatoire**.
- Cela assure une **coordination des deux fonctions**, par exemple dans le cas d'un **effort physique**.

Voir chapitre 10 (Circulation animale)

Bilan (adapté du programme)	✓ La **convection externe** et la **convection interne** des **fluides** maintiennent les **gradients de pression partielle** à travers **l'échangeur**. ✓ La **modulation de la quantité de gaz échangés** passe essentiellement par des **variations contrôlées de la convection**. ✓ Le **paramètre limitant** de la **respiration** dépend de la **solubilité différentielle de l'O_2** et du **CO_2** en milieu **aquatique** et **aérien** ; le **stimulus du contrôle** de la **respiration** est **différent dans l'air** (plutôt le **CO_2**) et **dans l'eau** (plutôt l'**O_2**).

III. La prise en charge et le déplacement des gaz au sein du fluide circulant : l'exemple des Mammifères

- 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**.

Capacités exigibles	✓ **Relier** les conditions locales de la fixation et du relargage du dioxygène aux propriétés de l'hémoglobine et au fonctionnement de l'hématie. *L'hémoglobine humaine de l'adulte sera le seul exemple abordé.* ✓ **Expliquer** l'intérêt du transport dans l'hématie.

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

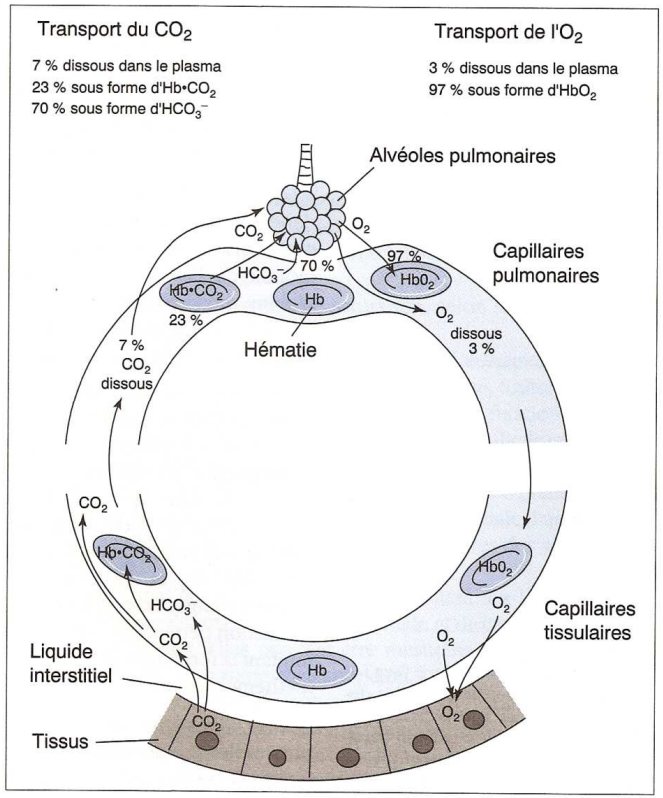


FIGURE 53. Couplage des échanges de gaz respiratoires entre échangeurs et tissus chez l'Homme. [*Connaître des chiffres*]. D'après RICHARD *et al.* (1997).

TABLEAU VI. 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

C'est un peu pénible mais… **les valeurs avancées varient selon les auteurs** !!! J'utilise les données de RICHARD *et al.* (1997).

- Le **dioxygène** est **transporté majoritairement (97 %** en moyenne**) par l'hémoglobine**, le reste (3 %) étant **transporté** sous **forme dissoute dans le plasma** (tableau VI + figure 53).
- ***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, figure 53) [*valeurs moyennes*] :
  - À **7 % sous forme dissoute** dans le **plasma**,
  - À **23 % combiné à l'hémoglobine** (on parle alors de **carbhémoglobine = carbaminohémoglobine**),
  - 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**. Cette enzyme catalyse la réaction dans les deux sens !*
*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**.

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

1. L'hémoglobine, une protéine de structure quaternaire à groupement prosthétique ferreux 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** :

$$\mathbf{Hb + 4\ O_2 \leftrightarrows Hb(O_2)_4}$$
Désoxyhémoglobine *Oxyhémoglobine*

- Notons que la fixation de dioxygène entraîne un **changement de conformation** de la **protéine**.
- L'**oxyhémoglobine** et plus encore la **déxosyhémoglobine** (**effet HALDANE** : voir plus bas) sont par ailleurs capables de ***fixer 4 molécules de CO_2***, devenant la **carbhémoglobine** ou **carbaminohémoglobine**, par les réactions suivantes :

$$\mathbf{HbO_8 + 4\ CO_2 \leftrightarrows Hb(CO_2)_4 + 4\ O_2}$$
Oxyhémoglobine *Carbhémoglobine*

$$\mathbf{Hb + 4\ CO_2 \leftrightarrows Hb(CO_2)_4}$$
Désoxyhémoglobine *Carbhémoglobine*

> **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** :
> $$\mathbf{R - NH_2 + CO_2 \leftrightarrows R - NH - COO^- + H^+}$$
> *[Notons dès à présent **l'acidification** qui en découle]*

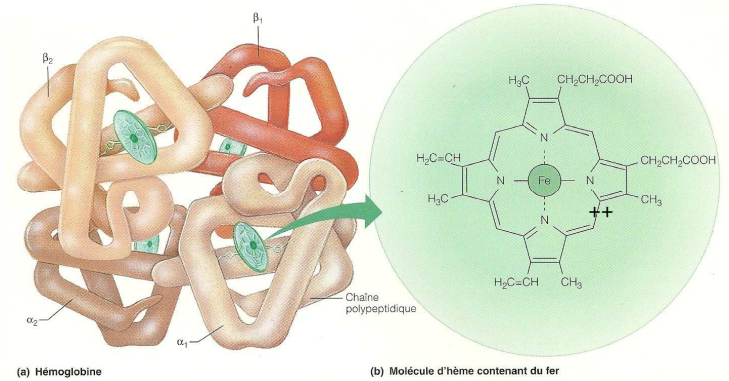


FIGURE 54. Organisation de l'hémoglobine et gros plan sur l'hème. D'après MARIEB (2005).

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

a. Une protéine allostérique

- L'hémoglobine présente une **saturation** qui augmente en **fonction de la P_{O2}** de manière **sigmoïde** (figure 55). 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 différent**…

> ***Attention, une protéine allostérique possède forcément une structure quaternaire.***

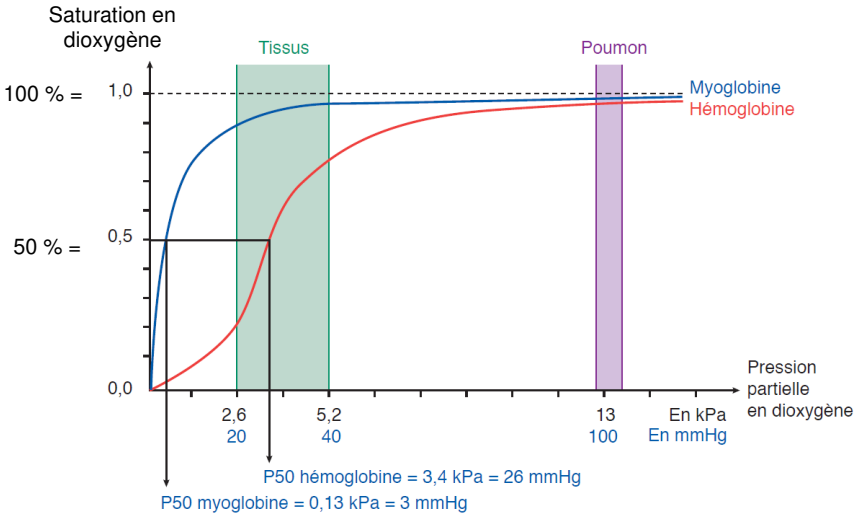
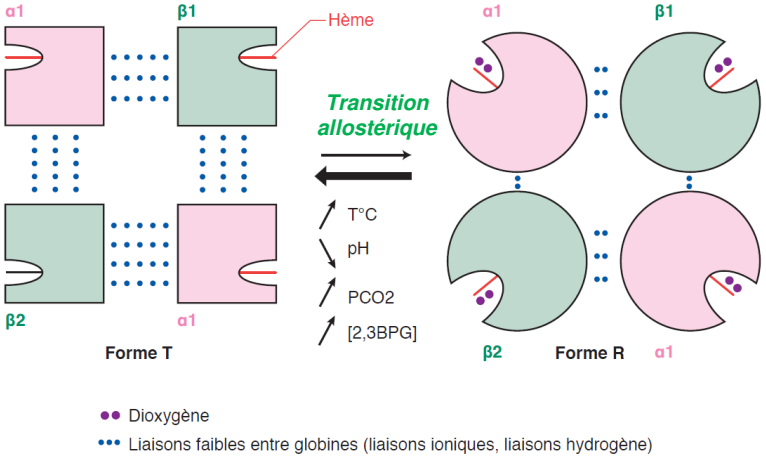


FIGURE 55. Cinétique de l'hémoglobine Hb et de la myoglobine Mb humaines.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

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

- Voir figure 56.
- 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** (figure 57), c'est-à-dire la ***transconformation des autres sous-unités par allostérie*** 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.

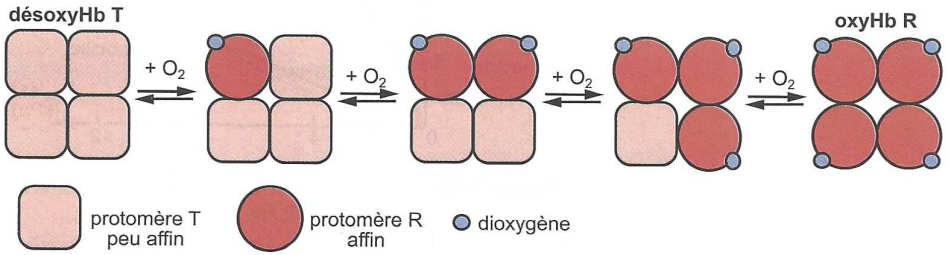


Une hausse de la température, de la P_{CO2}, de la concentration en 2,3-BPG ,et une baisse du pH facilitent le passage de l'hémoglobine sous forme T et la libération du dioxygène au niveau des tissus.

FIGURE 56. Formes T et R de l'hémoglobine. D'après SEGARRA *et al.* (2015), corrigé.

✓ *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 **pression 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.*



Un modèle de la transition allostérique de l'hémoglobine.

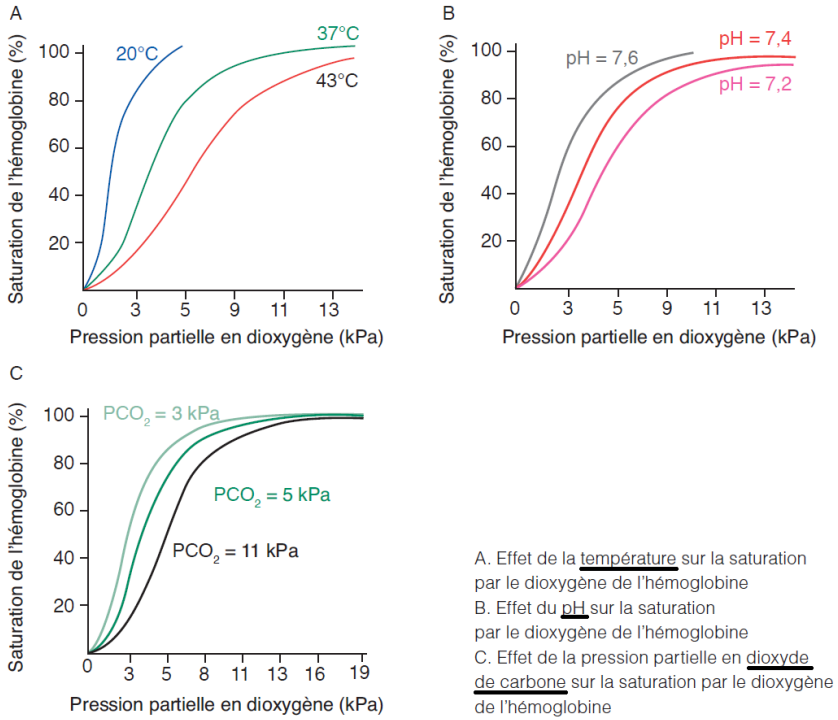
FIGURE 57. La transition allostérique. D'après PEYCRU *et al.* (2014).

*Il existe **deux modèles de transition allostérique** mais ce point n'est pas au programme. Celui qui est présenté est le **modèle séquentiel**.*

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

- En étudiant la **cinétique de l'hémoglobine** (revoir la figure 55), 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.

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



A. Effet de la température sur la saturation par le dioxygène de l'hémoglobine
B. Effet du pH sur la saturation par le dioxygène de l'hémoglobine
C. Effet de la pression partielle en dioxyde de carbone sur la saturation par le dioxygène de l'hémoglobine

FIGURE 58. 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 58) ; ce paramètre a toutefois **peu d'impact chez les Mammifères** où la **température** est globalement **régulée** ; il favorise toutefois la **libération de dioxygène** dans les **tissus échauffés** lors d'un **effort physique** par exemple.

- ***La baisse du pH (augmentation de l'acidité) diminue l'affinité de l'hémoglobine pour le dioxygène*** (figure 58) ; or on a vu que le pH ambiant diminuait en présence de CO_2 (voir les réactions chimique page 31) ; 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 58).

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 59). Le 2,3-BPG est un produit dérivé de la **glycolyse** présent dans les hématies qui semble **s'accumuler lors d'un effort sportif** (voir C.1.d). 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.

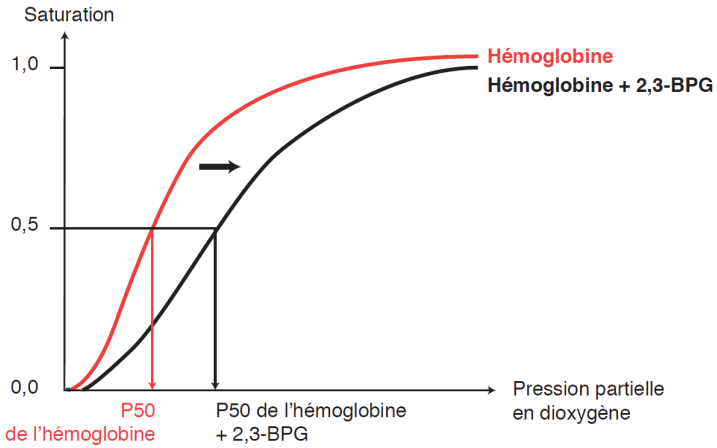
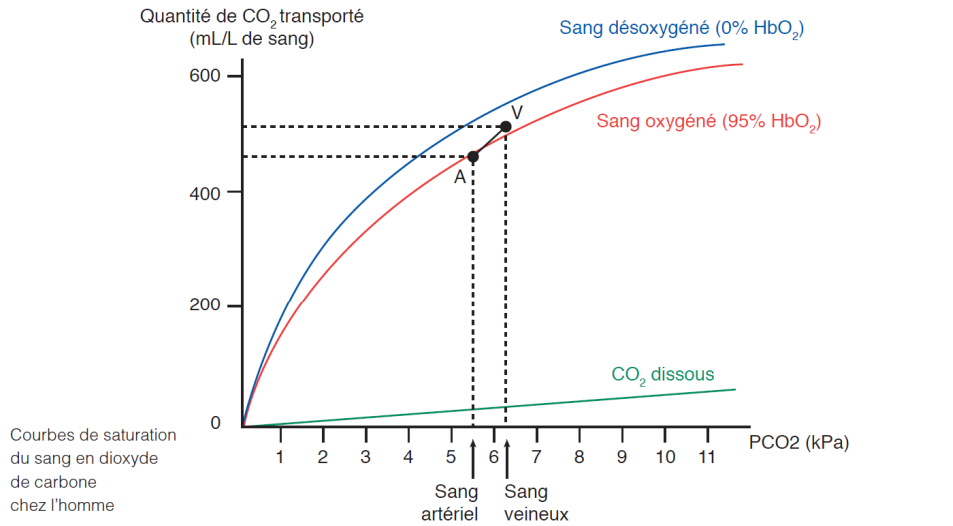


FIGURE 59. Effet du 2,3-BPG sur l'hémoglobine. D'après SEGARRA *et al.* (2015), modifié.

5. L'hémoglobine, une protéine qui fixe 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 60) 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 CO_2 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 60. Effet de l'oxygénation sur la saturation du sang en dioxyde de carbone (effet HALDANE). D'après SEGARRA *et al.* (2015).

C. Les hématies, cellules renfermant l'hémoglobine

- Chez les **Mammifères** (comme chez les **autres Vertébrés** et de **nombreux Métazoaires** – voir D), les **pigments** sont **cellularisés**, c'est-à-dire ***enfermés dans des cellules***.
- Ces ***cellules comportant les pigments respiratoires (hémoglobines)*** s'appellent des **globules rouges** ou **érythrocytes** (du gr. *erythros*, rouge).

> ***Les globules rouges des Mammifères sont dépourvus de noyau (et plus globalement de toute compartimentation)*** : ce sont des **hématies**. Ces cellules ont donc **une durée de vie courte** (**125 jours chez l'Homme** ; 40 jours chez la Souris ; 225 jours chez le Lama), ne pouvant **pas réaliser leur propre synthèse protéique** une fois leur **différenciation achevée**. Elles **se forment** dans la **moelle osseuse** et achèvent leur vie dans le **foie** ou la **rate** où elles sont **dégradées**.
>
> Notons que les **autres Vertébrés** présentent des **érythrocytes nucléés** !

1. Des cellules sanguines adaptées au transport des gaz respiratoires

a. Des cellules abondantes, composant 99 % des éléments figurés du sang

La **composition complète du sang** est abordée dans le **chapitre 10 (Circulation animale)**

- **99 % des cellules sanguines** sont des **hématies**, cette **abondance** assurant l'efficacité de la **prise en charge des gaz respiratoires**.

b. Des cellules biconcaves, à forte surface d'échanges, et réversiblement déformables, ce qui facilite leur passage dans les capillaires

- Les **hématies de Mammifères** (figure 61) sont des cellules dont le **diamètre** avoisine **7 µm** pour **2-3 µm d'épaisseur**.
- Leur **forme biconcave** leur permet de présenter un **rapport surface/volume** supérieur à celui d'une sphère, ce qui contribue à leur **efficacité dans les échanges de matière** (notamment en **gaz respiratoires**).

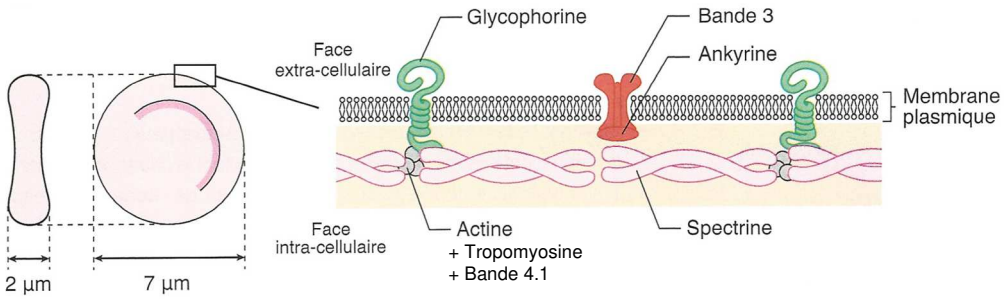


FIGURE 61. Hématie avec un focus sur la membrane (et l'association membrane-cytosquelette). D'après SEGARRA *et al.* (2015).

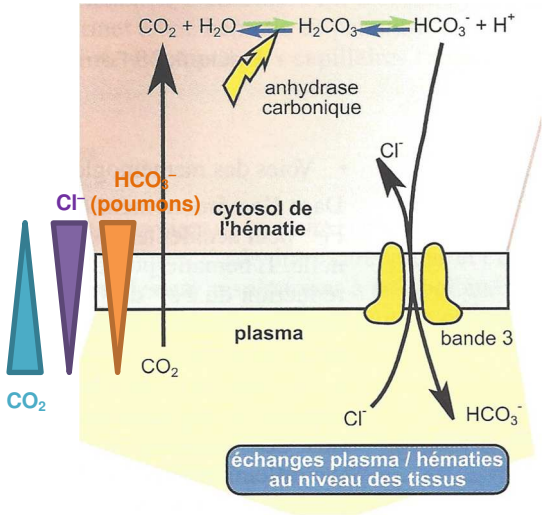
- La **forme des hématies** est maintenue, malgré les **fortes pressions sanguines**, par un **assemblage cytosquelettique particulier** : la membrane est reliée à un **tapissage sous-jacent de spectrines (filaments intermédiaires)** en lien avec des **protéines membranaires** variées (ex. complexe bande 3-ankyrine) (figure 61).
- Cet **assemblage** autorise une **déformation des hématies** lors de leur **passage dans les capillaires** (de **diamètre** souvent **inférieur** à celui de l'hématie : 2-4 µm) et un **retour élastique à la forme initiale** dans les **vaisseaux plus larges**.

> Notons que les **glycophorines** sont des ***protéines porteuses de déterminants du soi comme les marqueurs des groupes sanguins***. Elles **participent** aussi à la **stabilité de l'édifice membrane-cytosquelette**.

c. Un équipement protéique en lien avec le transport des gaz respiratoires

- Les **protéines érythrocytaires propres** en lien avec le **transport des gaz respiratoires** sont principalement :
  - L'**hémoglobine**, ***protéine de structure quaternaire assurant le transport du dioxygène et d'une partie notoire du dioxyde de carbone***.
  - L'**anhydrase carbonique**, ***enzyme catalysant la condensation du CO_2 et de l'eau en acide carbonique H_2CO_3*** (rapidement et spontanément **dissocié en HCO_3^- et H^+**).
  - La **protéine bande 3 (« canal » / échangeur anionique)** (figure 62) qui est un ***échangeur anionique HCO_3^-/Cl^- favorisant l'entrée (tissus) ou la sortie (poumons) de HCO_3^- cytosolique*** ; cette protéine représenterait **un quart des protéines membranaires** de l'hématie.

C'est un **cotransport** de type **antiport**.



On parle de **translocation des chlorures** (***chloride shift*** – je ne sais pas trop comment le traduire rigoureusement) ou encore d'**effet HAMBURGER** (*du nom du scientifique néerlandais qui l'a mis en évidence ; rien à voir avec le sandwich*) pour désigner ce ***transfert réversible d'ions chlorures par association avec le transfert d'ions hydrogéno-carbonates***.

C'est le **gradient en HCO_3^-** – différent selon qu'on se situe au niveau **pulmonaire** ou **tissulaire** – qui contrôle le **sens de réalisation** du phénomène.

Le gradient de Cl^- garde la même orientation, quelle que soit la localisation.

FIGURE 62. L'échangeur anionique bande 3 et l'effet HAMBURGER.
D'après PEYCRU *et al.* (2014).
*Au niveau des **poumons**, la bande 3 fonctionne fait toujours entrer des Cl^- mais les HCO_3^- rentrent dans l'hématie où ils sont rétroconvertis en CO_2.*

d. Un métabolisme particulier (notamment : fermentation lactique), limitant l'interférence avec les gaz respiratoires

- Comme beaucoup de cellules de l'organisme, l'**hématie** présente des **perméases à glucose (transporteurs GLUT)**.
- Toutefois, **l'absence de mitochondries** induit une **impossibilité d'oxydation complète de ce substrat** qui subit la **glycolyse**, le **pyruvate** étant fermenté en acide **lactique** (figure 63).
- L'**absence de respiration cellulaire** implique que le **transport du dioxygène** n'entre **pas en compétition avec son utilisation catabolique locale**.

Quelques particularités du catabolisme des hématies

- L'**état d'ionisation de l'ion fer (Fe^{2+}/ Fe^{3+})** peut être **modifié par la présence importante** de **dioxygène** : l'**ion Fe^{2+}** est alors **oxydé en Fe^{3+}** ; on parle alors de **méthémoglobine (MetHb)** pour désigner cette ***hémoglobine où les ions fer sont à l'état ferrique (Fe^{3+})***. À cause de cette **oxydation**, cette **méthémoglobine** **ne peut plus** **fixer le dioxygène**. La ***réduction du fer ferrique Fe^{3+} en fer ferreux Fe^{2+}***, catalysée par la **méthémoglobine réductase**, nécessite des **électrons prélevés** aux **coenzymes d'oxydoréduction** (NAD^+/NADH, H^+ et $NADP^+$/NADPH, H^+) de l'hématie.
  (!) L'oxygène a donc bien une **petite fonction catabolique** dans l'hématie !
- La **glycolyse érythrocytaire** produit, par **dérivation isomérisante** (catalysée par la BPG mutase), du **2,3 BPG (2,3-bisphosphorglycérate)** qui rejoint ensuite la **glycolyse**. La **quantité de 2,3-BPG augmente** dans les **hématies à forte glycolyse**, c'est-à-dire à **forte activité** ; observable par exemple lors d'un **effort physique**, cette accumulation agit comme **effecteur allostérique négatif** (voir page 34) sur les **hématies** en diminuant leur **affinité pour le dioxygène** et donc en favorisant son **relargage dans les tissus**, en cas d'**activité importante** de l'organisme.

Ces informations nécessitent de **maîtriser** le chapitre 5 de deuxième année (Dynamiques métaboliques des cellules eucaryotes).

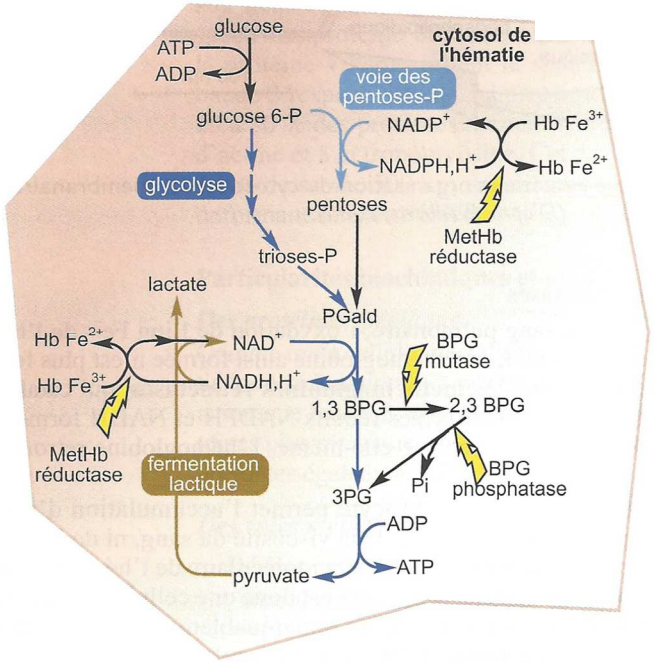
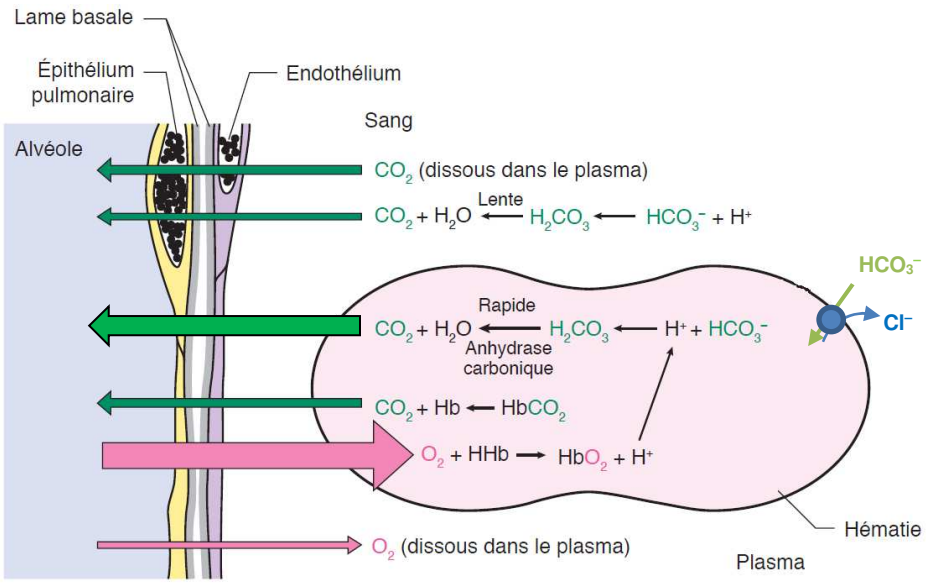


FIGURE 63. Le catabolisme des hématies. D'après PEYCRU *et al.* (2014).
*On retiendra seulement la **formation de 2,3 BPG** et, bien sûr, la **fermentation lactique**.*

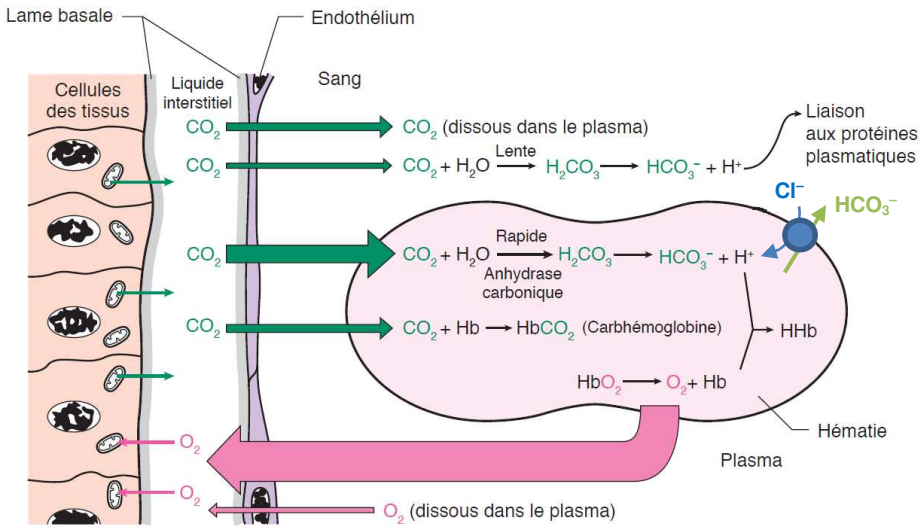
2. Modalités de la participation des hématies au transport sanguin des gaz respiratoires

Ayez absolument en tête les **données chiffrées** de la page 31 (**parts des divers types de modalités de transfert** pour le **dioxygène** et le **dioxyde de carbone**).

- Voir figures 64-65.



Échanges au niveau de la barrière alvéolo-capillaire.



Échanges au niveau des tissus consommateurs.

FIGURE 64. Les échanges gazeux respiratoires et le transport des gaz (avec un focus sur l'hématie). D'après SEGARRA *et al.* (2015), modifié.

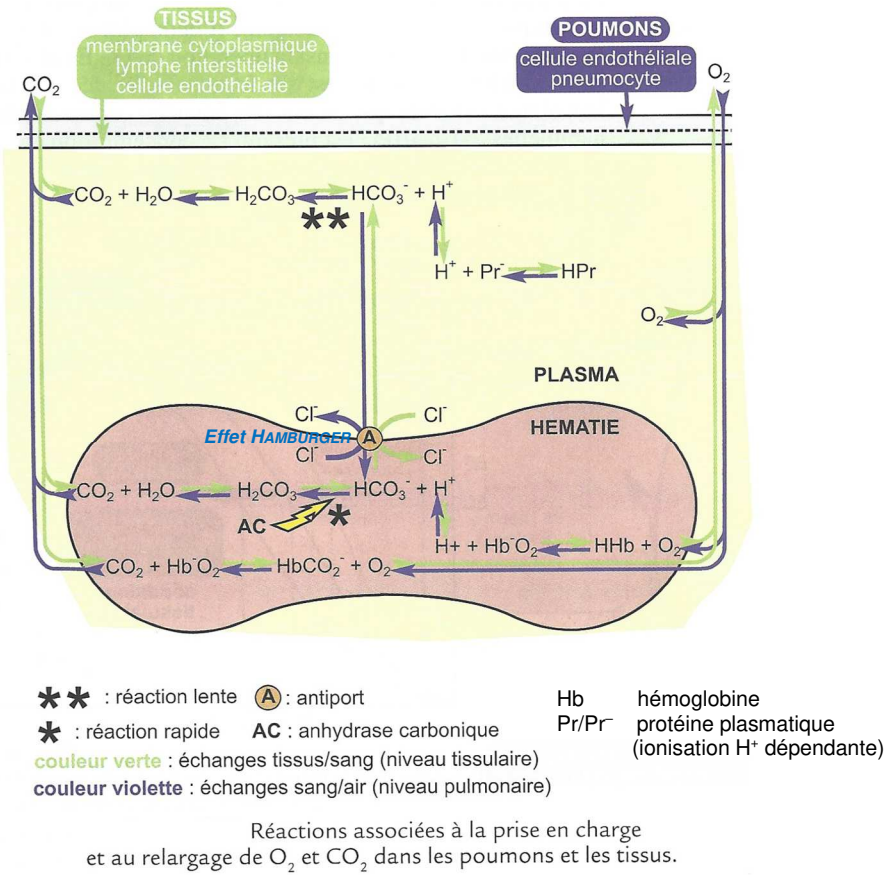


FIGURE 65. Les échanges gazeux respiratoires et le transport des gaz (avec un focus sur l'hématie) : une autre vision. D'après PEYCRU *et al.* (2014).

a. Prise en charge érythrocytaire et plasmatique des gaz respiratoires au niveau pulmonaire

- Au **niveau pulmonaire** (figures 64-65), on note :

  ➢ Concernant le dioxygène
  - La **diffusion du dioxygène** dans le **plasma** et **surtout dans l'hématie**, et sa **fixation par l'hémoglobine** (en lien avec la **pression partielle locale** du gaz).
  - [Il reste **un peu d'O_2** dans le **plasma**]

  ➢ Concernant le dioxyde de carbone
  - Une **diffusion du CO_2** vers l'air alvéolaire (depuis le plasma ou l'hématie) ;
  - Une **conversion des ions hydrogénocarbonates en CO_2, rapide dans l'hématie** (grâce à l'**anhydrase carbonique**) et lente dans le plasma ;
  - L'**entrée dans l'hématie**, par la **protéine bande 3** (contre échange inverse avec des ions Cl^- : effet HAMBURGER), d'**ions hydrogénocarbonates**. En effet, leur **intense conversion en CO_2 dans l'hématie (grâce à l'anhydrase carbonique)** génère une **diminution de leur concentration érythrocytaire** d'où un **appel d'ions HCO_3^- venant du plasma**, par **gradient de concentration** ;
  - Un **relargage du CO_2** porté par la **carbhémoglobine** ;

b. Prise en charge érythrocytaire des gaz respiratoire au niveau des tissus consommateurs

- Au **niveau tissulaire** (figures 64-65), on note :

  ➢ Concernant le dioxygène
  - La **diffusion du dioxygène** hors du **plasma** et **surtout hors de l'hématie**, suite à sa **libération par l'hémoglobine** (en lien avec la **pression partielle locale** du gaz).

  ➢ Concernant le dioxyde de carbone
  - Une **diffusion du CO_2** hors des **tissus** vers le **plasma** ;
  - Une **conversion du CO_2 en ions hydrogénocarbonates**, **rapide dans l'hématie** (grâce à l'**anhydrase carbonique**) et lente dans le plasma ;
  - La **sortie de l'hématie**, par la **protéine bande 3** (contre échange inverse avec des ions Cl^- : effet HAMBURGER), d'**ions hydrogénocarbonates**. En effet, leur **intense accumulation dans l'hématie (grâce à l'anhydrase carbonique)** génère une **augmentation de leur concentration érythrocytaire** d'où un **efflux d'ions HCO_3^- vers le plasma**, par **gradient de concentration** ;
  - Une **fixation** d'une **partie du CO_2** sur l'**hémoglobine** : formation de **carbhémoglobine**.

D. Unité et diversité des pigments chez les Métazoaires

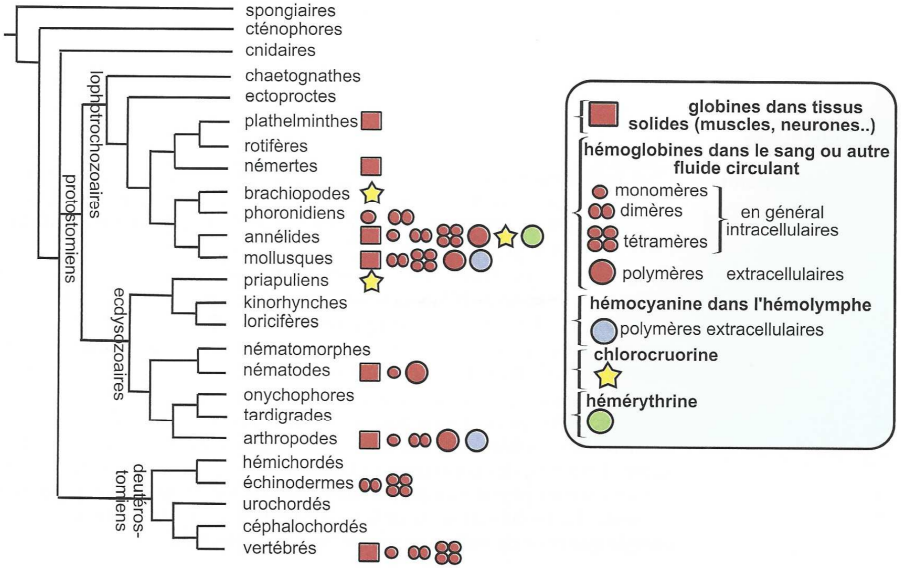


FIGURE 66. Unité et diversité des pigments chez les Métazoaires. D'après PEYCRU *et al.* (2014).

TABLEAU VII. Unité et diversité des pigments chez les Métazoaires.
D'après GILLES *et al.* (2006).

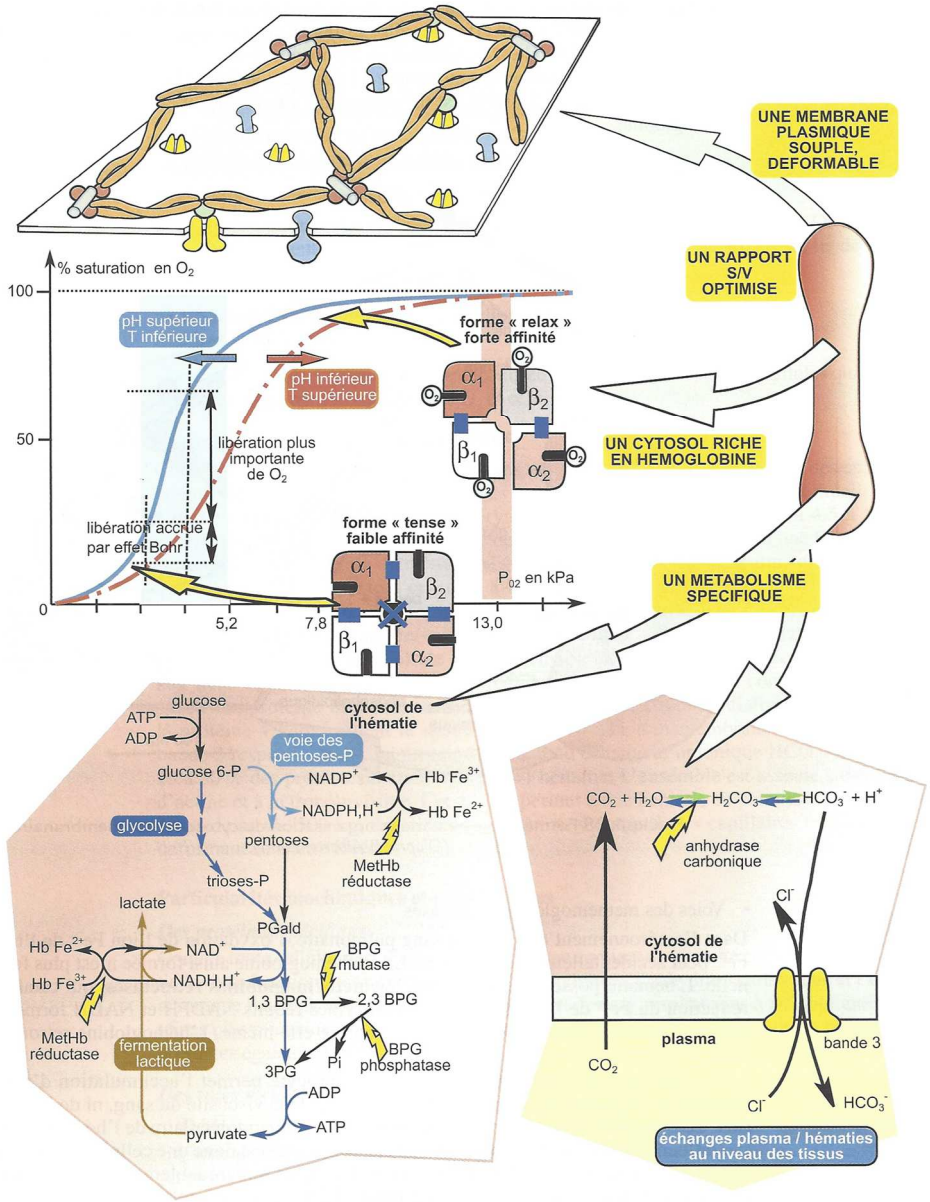
Chlorocruorine	
Couleur : verte	
Structure : protéine – porphyrine – fer	
Toujours en solution	PM 2.750.000
Sabellidæ, Serpulidæ, Chlorhæmidæ, Ampharetidæ	
Hémérythrine	
Couleur : rouge-violacé	
Structure : protéine contenant du fer	
Toujours dans des cellules sanguines	PM 108.000
Sipunculiens, Priapulides, Brachiopodes, certains polychætes	
Hémocyanine	
Couleur : bleu	
Structure : protéine contenant du cuivre	
Toujours en solution	PM 300.000 à 9.000.000
Nombreux mollusques et crustacés, arachnomorphes	
Hémoglobine	
Couleur : rouge	
Structure : protéine – porphyrine – fer	
En solution ou dans des cellules :	
Dans des cellules sanguines	
Cyclostomes	PM 19-23.000
Tous les autres vertébrés	PM 68.000
Différents invertébrés	PM 23-36.000
En solution	
Différents invertébrés	PM 1,5 à 3.000.000
Larve de Chironome	PM 31.000
Myoglobine intracellulaire	PM 17.000

- Les **pigments respiratoires** sont **très présents chez les Métazoaires** (figure 66, tableau VII) ; ce sont toujours des **métalloprotéines** avec un **hème fixateur de dioxygène**.
- La **famille des globines** (de couleur **rouge**, **ion Fe^{2+}**) est la plus **répandue**, dans les **tissus** (ex. **myoglobine** des Mammifères) comme les **liquides circulants** (ex. **hémoglobine** des Mammifères).
- La famille des **hémocyanines** (de couleur **bleue**, **ion Cu^{2+}**) est répandue chez les **Mollusques** et **'crustacés'** (cas de l'Écrevisse). Ils ne sont **pas cellularisés**.

E. Bilan

- Voir figure 67.

Bilan (adapté du programme)	✓ Les **caractéristiques** de **molécules à fonction de transport** conditionnent les **capacités d'échange**. ✓ La **quantité de transporteurs** limite aussi la **quantité d'oxygène transporté** et la **performance**.



Relations structure-fonction de l'hématie.

FIGURE 67. Le rôle des hématies et de l'hémoglobine dans le transport des gaz respiratoires.
D'après PEYCRU *et al.* (2014).

Schémas-bilans

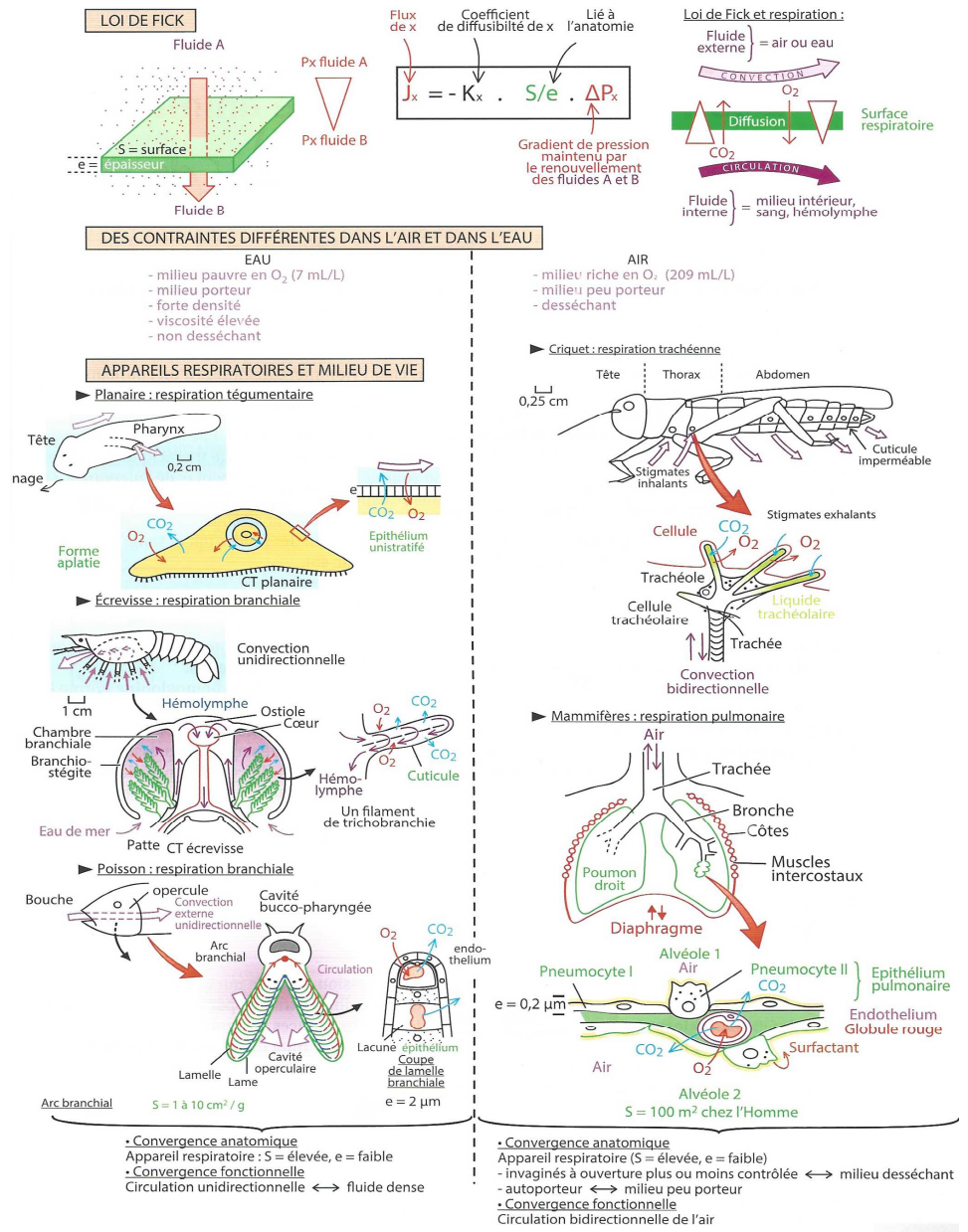


FIGURE 68. Respiration animale et milieu de vie. D'après SAINTPIERRE *et al.* (2017).

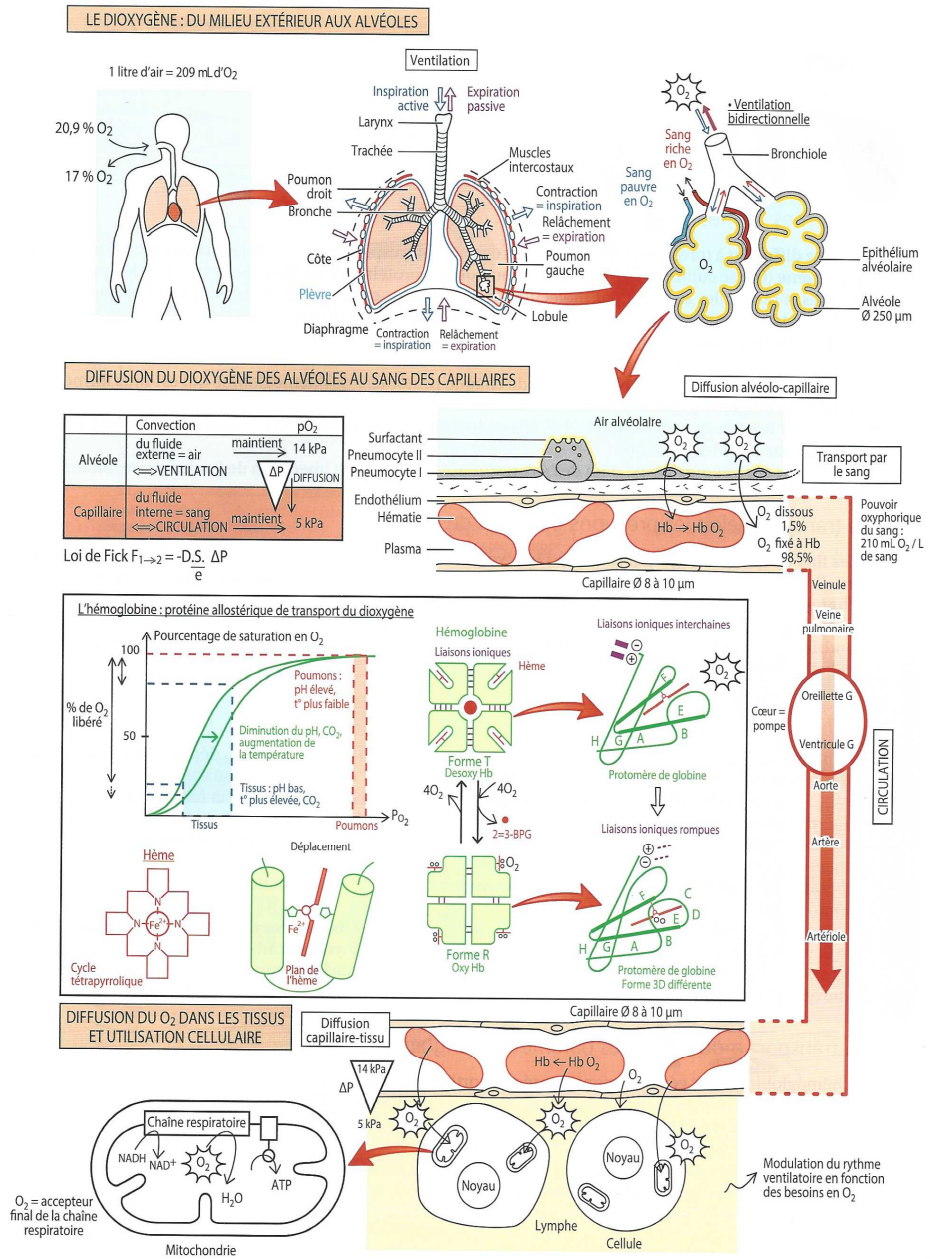


FIGURE 69. Le dioxygène chez les Mammifères : de l'atmosphère aux cellules consommatrices. D'après SAINTPIERRE *et al.* (2017).

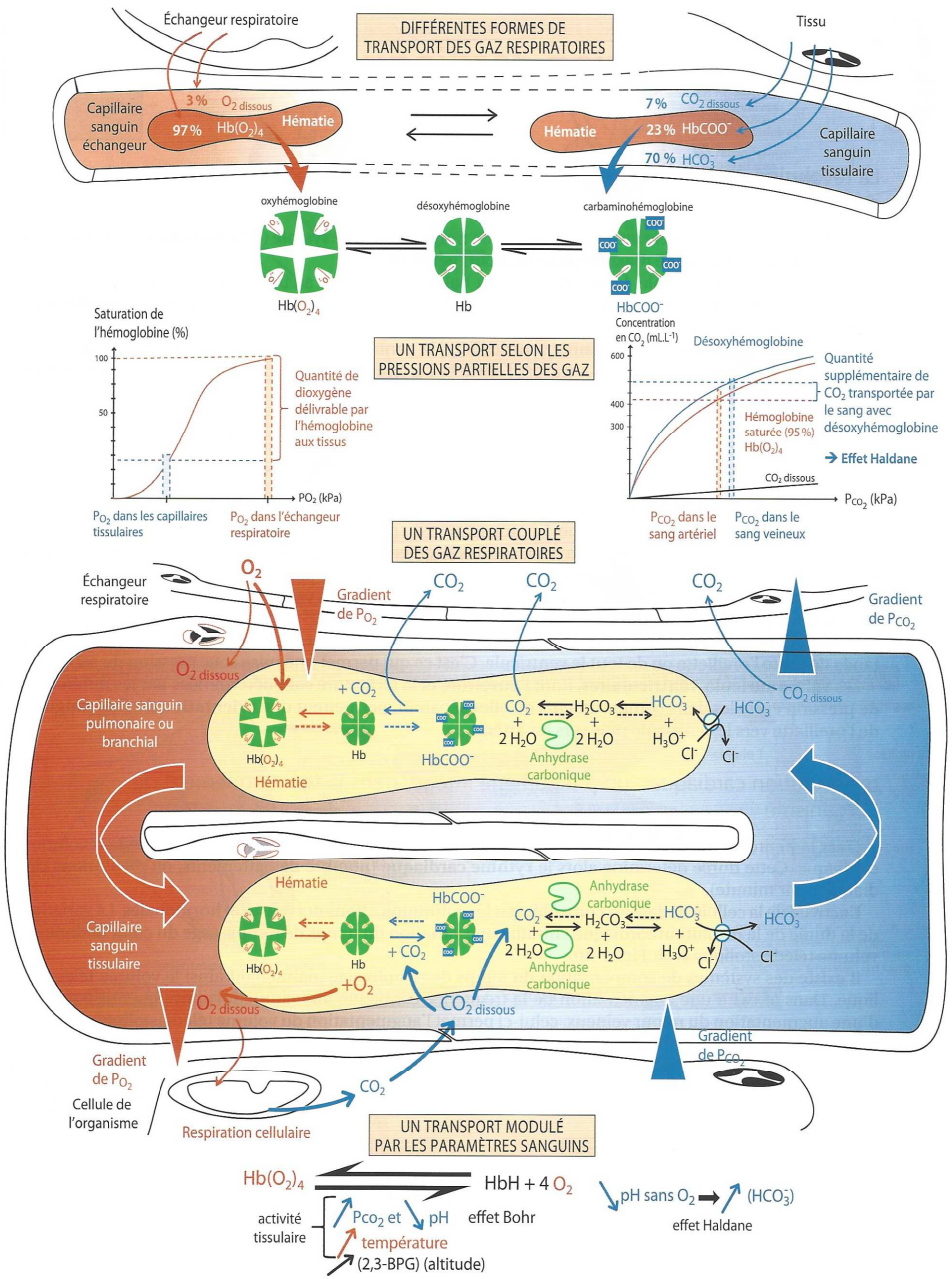


FIGURE 70. Le transport sanguin des gaz respiratoires. D'après SAINTPIERRE *et al.* (2017).

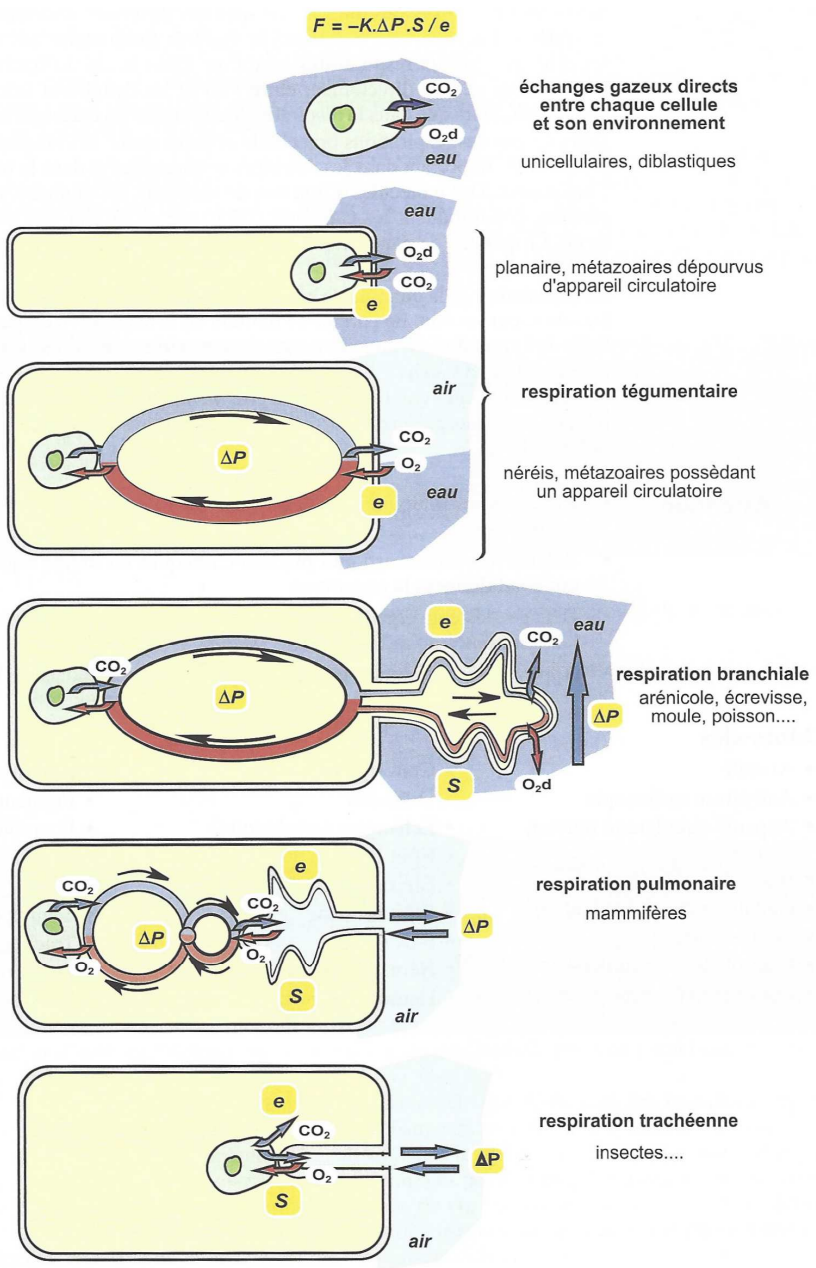


FIGURE 71. La respiration animale : vue d'ensemble. D'après PEYCRU *et al.* (2014).

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes

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

*Le **plan** ne soit 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.

- Échangeurs respiratoires
° Organisation + histologie de **l'appareil trachéen** (Insectes)
° Organisation + histologie de **l'appareil respiratoire** (Mammifères)
° Organisation + histologie de **l'appareil trachéen** (Insectes)
° Organisation + histologie de **l'appareil respiratoire** (Mammifères)
[° **Osmorégulation** chez les **Téléostéens**]

- Convection externe (ventilation)
[° **Ventilation trachéenne** (mouvements du corps, ouverture/fermeture des stigmates, rôle des sacs aériens si présents…)]
° **Ventilation pulmonaire** [valeurs à connaître]
° **Volumes** et **capacités respiratoires**
° **Ventilation branchiale (Téléostéens)** (modèle en deux temps)
[° **Ventilation branchiale (Écrevisse)**]
° Documents/graphes illustrant le **contrôle des EG**
[Le détail des voies de contrôle n'est pas au programme]

- Convection interne (circulation)
° **Système circulatoire** des Mammifères
° **Système circulatoire** des Téléostéens
° **Système circulatoire** de l'Écrevisse
° **Pressions partielle des gaz respiratoires** au niveau alvéolaire
° Graphe du **couplage respiration-circulation**
°° Chez les **Mammifères**
°° Chez les **Téléostéens** (système à contre-courant)
°° Chez **l'Écrevisse** (système co-courant)

- Les gaz respiratoires dans le sang : hémoglobine (Hb), hématie
° **Représentation simplifiée** de l'**Hb**
° **Courbe de saturation** de l'**Hb**
° **Allostérie** de l'**Hb**
° **Graphes** montrant les effets de **divers paramètres** sur la cinétique de l'**Hb**
° **Hématie** : structure, organisation membranaire
° Prise en charge des **gaz respiratoires** par le **sang** (dont les **hématies**)

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

Vous devez en outre **savoir** / **pouvoir** [faire le lien avec les TP de zoologie]
° Expliciter et dessiner l'organisation tissulaire du **poumon de Mammifères**, de la **trachée**
° Expliciter et dessiner l'organisation tissulaire de la **branchie de Téléostéens**
° Expliciter et dessiner **l'organisation tissulaire des trachées d'Insectes**
° Expliciter et dessiner **l'organisation tissulaire des branchies de l'Écrevisse**

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).

BEAUMONT, A., J.-P. TRUCHOT & L. DU PASQUIER (1995). *Respiration. Circulation. Système immunitaire.* Dunod, Paris, 263 pages.

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.

CALVINO, B. (2003). *Introduction à la physiologie. Cybernétique et régulations.* 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.

ECKERT, R., D. RANDALL, W. BURGGREN & K. FRENCH (1999). *Physiologie animale. Mécanismes et adaptations.* Traduction de la 4e édition américaine (1e édition 1978) par F. MATH. De Boeck, Paris – Bruxelles (B).

GILLES, R., M. ANCTIL, F. BAGUET, M. CHARMANTIER, R. GILLES Jr., A. PÉQUEUX, J.-C. PLUMIER & P. SÉBERT (2006). *Physiologie animale.* Illustrations G. DELCOURT. De Boeck, Bruxelles (B).

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

HICKMAN, Jr., C. P., L. S. ROBERTS, S. L. KEEN, A. LARSON, H. l'ANSON & D. J. EISENHOUR (2008). *Integrated Principles of Zoology.* McGraw-Hill, 14e édition.

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).

SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN, Y. KRAUSS, I. MOLLIÈRE & H. CLAUCE (2017). *Mémento Biologie BCPST 1re et 2e années.* Vuibert, Paris.

SCHMIDT, R. F. (1999). *En bref… Physiologie.* De Boeck, Paris – Bruxelles.

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.

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 2

I. Unité et diversité de quelques échangeurs gazeux chez les Métazoaires 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 surfaces d'échanges gazeux respiratoires : large surface, fine épaisseur, fréquents mécanismes d'entretien des gradients de pression partielles 3
2. Les échanges gazeux, un processus dépendant du milieu de vie : atouts et inconvénients du milieu aérien et du milieu aquatique 3
B. L'existence d'une respiration tégumentaire seule ou partielle chez de nombreux taxons (aquatiques ou aériens) 4
1. Une respiration exclusivement tégumentaire chez des organismes variés 4
a. Cas des taxons aquatiques 4
b. Cas des taxons terrestres 5
2. Une respiration partiellement tégumentaire chez la plupart des organismes : une illustration au travers de l'exemple des Vertébrés 5
C. Les échangeurs gazeux chez les Animaux aériens, des organes invaginés soutenus par le squelette et ramifiés jusqu'aux surfaces d'échanges avec les tissus consommateurs ou le sang 6
1. Des voies respiratoires invaginées et ramifiées en lien avec la faible portance du milieu aérien et son caractère desséchant 7
a. Adaptation au caractère peu porteur du milieu aérien 7
b. Adaptation au caractère desséchant du milieu aérien 7
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 9
a. La présence de taenidies dans les trachées des Insectes 9
b. La présence d'une cage thoracique enfermant les poumons des Mammifères et d'anneaux cartilagineux au niveau des ramifications 9
c. La présence de surfactant évitant les collapsus dans les alvéoles pulmonaires des Mammifères 9
3. Une importante surface d'échanges gazeux et une faible distance entre fluide externe et organisme 9
a. Un échange direct avec les cellules au niveau de fines trachéoles chez les Insectes 9
b. Un échange avec le milieu intérieur au niveau des alvéoles chez les Mammifères 10
α. Une importante surface d'échanges 10
β. Le poumon, organe fortement vascularisé et présentant une barrière hémato-alvéolaire très fine 10
4. Des organes protégés des agressions mécaniques et biologiques 11
a. Chez les Insectes : soies atriales et nature cuticulaire des trachées 11
b. Chez les Mammifères : mucus et ciliature + macrophages 11
D. Les échangeurs gazeux chez les Animaux aquatiques, des organes évaginés, au moins ancrés sur le squelette, assurant des échanges avec le milieu intérieur : les branchies 11
1. Des surfaces évaginées en lien avec la forte portance du milieu aquatique 13
2. Une importante surface d'échanges et une faible distance entre fluide externe et fluide interne 13
a. Les trichobranchies des Décapodes, des différenciations tégumentaires de structure filamenteuse 13
b. Les holobranchies des Téléostéens, des différenciations pharyngiennes 14
c. Des adaptations à des différentiels de pression partielle milieu extérieur/milieu intérieur plus faibles que dans le milieu aérien 14
3. Des appareils ancrés sur le squelette, et consolidées par des structures limitant l'écrasement 15
a. Un ancrage sur le squelette 15
α. Un ancrage sur l'exosquelette chez les Décapodes : des branchies appendiculaires (podobranchies), articulaires (arthrobranchies) et latérales (pleurobranchies) 15
β. Un ancrage sur l'endosquelette chez les Téléostéens : les arcs branchiaux (portant aussi des branchiospines bloquant les particules alimentaires) 15
b. Une consolidation par le squelette : cuticule autour des filaments de l'Écrevisse, arêtes branchiales dans les filaments des Téléostéens 15
c. Des cellules en piliers empêchant les collapsus 16
4. Des organes protégés des agressions mécaniques et osmotiques 16
a. Dans les deux exemples retenus : des branchies « internes » (= protégées dans une cavité branchiale) 16
b. Une protection contre les chocs osmotiques et ioniques 16
α. Cas de nombreux 'invertébrés' aquatiques comme l'Écrevisse : l'osmoconformité (isotonicité entre milieu interne et milieu externe) 16
β. Cas des Téléostéens (avec hypo- ou hypertonicité du milieu interne par rapport aux milieu externe) : une osmorégulation stricte à laquelle participent des cellules à ions (= ionocytes) branchiales 16

II. Une mise en mouvement (« convection ») des fluides externes et internes qui assure largement l'entretien des gradients de pression partielle en gaz respiratoires 17
A. La « convection » externe : un transport des gaz respiratoires par mise en mouvement du fluide externe (ventilation au sens large) 17
1. La ventilation en milieu aérien, milieu peu dense facile à déplacer 18
a. Chez les Insectes [limite programme] : un processus d'importance variable 18
α. La possibilité d'une simple diffusion sans ventilation 18
β. La possibilité d'une ventilation unidirectionnelle ou bidirectionnelle 18
γ. Une ventilation qui, lorsqu'elle est présente, implique des cycles de contraction musculaire, d'ouverture-fermeture des stigmates et éventuellement des sacs aériens 18
b. Chez les Mammifères : un processus bidirectionnel dû à des cycles d'inspiration-expiration permis par des muscles spécialisés 19
α. Un processus permis par les plèvres, des muscles et des os (cage thoracique) 19
β. Mécanismes de l'inspiration : un processus plutôt actif qui implique une dépression par rapport au milieu aérien extérieur 19
γ. Mécanismes de l'expiration : un processus plutôt passif qui implique une surpression par rapport au milieu aérien extérieur 19
2. L'irrigation active des branchies en milieu aquatique, milieu dense imposant des flux unidirectionnels 21
a. Cas de l'Écrevisse [limite programme] : une irrigation branchiale favorisée par les déplacements et les mouvements rythmiques du scaphognathite 21
b. Cas des Téléostéens : des cycles ventilatoires impliquant les cavités buccale et branchiale [+ la possibilité d'une nage dynamique] 21
3. La ventilation, une fonction modulable 23
a. Une modulation à l'effort et en cas de variation de la concentration sanguine en CO_2 chez les organismes aériens 23
α. Cas des Mammifères : des contrôles passant par des chémorécepteurs centraux ou périphériques 23
β. Cas des Insectes : une influence de l'activité musculaire sur la quantité de liquide trachéolaire et une perception de la pCO_2 trachéenne 25
b. Une modulation des mouvements ventilatoires également possible chez les organismes aquatiques plutôt en lien avec l'oxygénation du milieu 25

α. Une modulation possible des mouvements du scaphognathite chez l'Écrevisse 25
β. Une modulation possible des mouvements ventilatoires chez les Téléostéens en lien avec des chémorécepteurs et des mécanorécepteurs branchiaux 25
B. La « convection » interne : un transport des gaz respiratoires dans le milieu intérieur chez la plupart des organismes (sauf Insectes) 26
1. La notion de milieu intérieur chez les organismes 26
2. Cas des 'crustacés' Décapodes : un système circulatoire ouvert où circule de l'hémolymphe 27
3. Cas des Vertébrés : un système circulatoire fermé où circule le sang 27
a. Cas d'une circulation simple : les Téléostéens 27
b. Cas d'une circulation double : les Mammifères 28
C. Une coopération des circulations des fluides externe et interne : le couplage respiration-circulation 29
1. Le système à renouvellement des deux milieux en milieu aérien : cas des Mammifères 29
2. Les systèmes en milieu aquatique : systèmes concourant (ex. Écrevisse) *vs.* à contre-courant (cas des Téléostéens) 29
3. Une modulation de l'activité circulatoire en lien avec l'activité ventilatoire 30

III. La prise en charge et le déplacement des gaz au sein du fluide circulant : l'exemple des Mammifères 31
A. Un transport pigmentaire ultra-dominant pour le dioxygène et notoire pour le dioxyde de carbone 31
B. L'hémoglobine, protéine allostérique de transport gazeux à structure quaternaire et à fonctionnement modulable 32
1. L'hémoglobine, une protéine de structure quaternaire à groupement prosthétique ferreux capable de fixer le dioxygène, l'hème 32
2. L'hémoglobine, une protéine à cinétique sigmoïde de fixation et de libération du dioxygène qui s'explique par un fonctionnement allostérique 32
a. Une protéine allostérique 32
b. Une allostérie qui favorise la fixation ou la libération de dioxygène 32
3. L'hémoglobine, une protéine à cinétique compatible avec les pressions partielles en dioxygène régnant dans l'organisme 33
4. L'hémoglobine, une protéine à cinétique modifiable par des conditions régnant dans l'hématie : impact de la température, du pH ou de la P_{CO2} (effet BOHR) et de la présence de 2,3-BPG 33
5. L'hémoglobine, une protéine qui fixe mieux le dioxyde de carbone à l'état désoxygéné qu'oxygéné : l'effet HALDANE 34
C. Les hématies, cellules renfermant l'hémoglobine 35
1. Des cellules sanguines adaptées au transport des gaz respiratoires 35
a. Des cellules abondantes, composant 99 % des éléments figurés du sang 35
b. Des cellules biconcaves, à forte surface d'échanges, et réversiblement déformables, ce qui facilite leur passage dans les capillaires 35
c. Un équipement protéique en lien avec le transport des gaz respiratoires 35
d. Un métabolisme particulier (notamment : fermentation lactique), limitant l'interférence avec les gaz respiratoires 35
2. Modalités de la participation des hématies au transport sanguin des gaz respiratoires 36
a. Prise en charge érythrocytaire et plasmatique des gaz respiratoires au niveau pulmonaire 37
b. Prise en charge érythrocytaire des gaz respiratoire au niveau des tissus consommateurs 37
D. Unité et diversité des pigments chez les Métazoaires 37
E. Bilan 38
Schémas-bilans 39
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 41
Références 41
Plan du chapitre 42
Plan simplifié (3 niveaux) 43
Plan très simplifié (2 niveaux) 44

Plan simplifié (3 niveaux)

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 2

I. Unité et diversité de quelques échangeurs gazeux chez les Métazoaires 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
2. Les échanges gazeux, un processus dépendant du milieu de vie : atouts et inconvénients du milieu aérien et du milieu aquatique 3
B. L'existence d'une respiration tégumentaire seule ou partielle chez de nombreux taxons (aquatiques ou aériens) 4
1. Une respiration exclusivement tégumentaire chez des organismes variés 4
2. Une respiration partiellement tégumentaire chez la plupart des organismes : une illustration au travers de l'exemple des Vertébrés 5
C. Les échangeurs gazeux chez les Animaux aériens, des organes invaginés soutenus par le squelette et ramifiés jusqu'aux surfaces d'échanges avec les tissus consommateurs ou le sang 6
1. Des voies respiratoires invaginées et ramifiées en lien avec la faible portance du milieu aérien et son caractère desséchant 7
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 9
3. Une importante surface d'échanges gazeux et une faible distance entre fluide externe et organisme 9
4. Des organes protégés des agressions mécaniques et biologiques 11
D. Les échangeurs gazeux chez les Animaux aquatiques, des organes évaginés, au moins ancrés sur le squelette, assurant des échanges avec le milieu intérieur : les branchies 11
1. Des surfaces évaginées en lien avec la forte portance du milieu aquatique 13
2. Une importante surface d'échanges et une faible distance entre fluide externe et fluide interne 13
3. Des appareils ancrés sur le squelette, et consolidées par des structures limitant l'écrasement 15
4. Des organes protégés des agressions mécaniques et osmotiques 16

II. Une mise en mouvement (« convection ») des fluides externes et internes qui assure largement l'entretien des gradients de pression partielle en gaz respiratoires 17
A. La « convection » externe : un transport des gaz respiratoires par mise en mouvement du fluide externe (ventilation au sens large) 17
1. La ventilation en milieu aérien, milieu peu dense facile à déplacer 18
2. L'irrigation active des branchies en milieu aquatique, milieu dense imposant des flux unidirectionnels 21
3. La ventilation, une fonction modulable 23
B. La « convection » interne : un transport des gaz respiratoires dans le milieu intérieur chez la plupart des organismes (sauf Insectes) 26
1. La notion de milieu intérieur chez les organismes 26

2. Cas des 'crustacés' Décapodes : un système circulatoire ouvert où circule de l'hémolymphe 27
3. Cas des Vertébrés : un système circulatoire fermé où circule le sang 27
C. Une coopération des circulations des fluides externe et interne : le couplage respiration-circulation 29
1. Le système à renouvellement des deux milieux en milieu aérien : cas des Mammifères 29
2. Les systèmes en milieu aquatique : systèmes concourant (ex. Écrevisse) *vs.* à contre-courant (cas des Téléostéens) 29
3. Une modulation de l'activité circulatoire en lien avec l'activité ventilatoire 30

III. La prise en charge et le déplacement des gaz au sein du fluide circulant : l'exemple des Mammifères 31
A. Un transport pigmentaire ultra-dominant pour le dioxygène et notoire pour le dioxyde de carbone 31
B. L'hémoglobine, protéine allostérique de transport gazeux à structure quaternaire et à fonctionnement modulable 32
1. L'hémoglobine, une protéine de structure quaternaire à groupement prosthétique ferreux capable de fixer le dioxygène, l'hème 32
2. L'hémoglobine, une protéine à cinétique sigmoïde de fixation et de libération du dioxygène qui s'explique par un fonctionnement allostérique 32
3. L'hémoglobine, une protéine à cinétique compatible avec les pressions partielles en dioxygène régnant dans l'organisme 33
4. L'hémoglobine, une protéine à cinétique modifiable par des conditions régnant dans l'hématie : impact de la température, du pH ou de la P_{CO2} (effet BOHR) et de la présence de 2,3-BPG 33
5. L'hémoglobine, une protéine qui fixe mieux le dioxyde de carbone à l'état désoxygéné qu'oxygéné : l'effet HALDANE 34
C. Les hématies, cellules renfermant l'hémoglobine 35
1. Des cellules sanguines adaptées au transport des gaz respiratoires 35
2. Modalités de la participation des hématies au transport sanguin des gaz respiratoires 36
D. Unité et diversité des pigments chez les Métazoaires 37
E. Bilan 38

Schémas-bilans 39
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 41
Références 41
Plan du chapitre 42
Plan simplifié (3 niveaux) 43
Plan très simplifié (2 niveaux) 44

Plan très simplifié (2 niveaux)

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 2

I. Unité et diversité de quelques échangeurs gazeux chez les Métazoaires 2
A. Les échanges gazeux, un processus dépendant de lois physico-chimiques et des contraintes du milieu 2
B. L'existence d'une respiration tégumentaire seule ou partielle chez de nombreux taxons (aquatiques ou aériens) 4
C. Les échangeurs gazeux chez les Animaux aériens, des organes invaginés soutenus par le squelette et ramifiés jusqu'aux surfaces d'échanges avec les tissus consommateurs ou le sang 6
D. Les échangeurs gazeux chez les Animaux aquatiques, des organes évaginés, au moins ancrés sur le squelette, assurant des échanges avec le milieu intérieur : les branchies 11

II. Une mise en mouvement (« convection ») des fluides externes et internes qui assure largement l'entretien des gradients de pression partielle en gaz respiratoires 17
A. La « convection » externe : un transport des gaz respiratoires par mise en mouvement du fluide externe (ventilation au sens large) 17
B. La « convection » interne : un transport des gaz respiratoires dans le milieu intérieur chez la plupart des organismes (sauf Insectes) 26
C. Une coopération des circulations des fluides externe et interne : le couplage respiration-circulation 29

III. La prise en charge et le déplacement des gaz au sein du fluide circulant : l'exemple des Mammifères 31
A. Un transport pigmentaire ultra-dominant pour le dioxygène et notoire pour le dioxyde de carbone 31
B. L'hémoglobine, protéine allostérique de transport gazeux à structure quaternaire et à fonctionnement modulable 32
C. Les hématies, cellules renfermant l'hémoglobine 35
D. Unité et diversité des pigments chez les Métazoaires 37
E. Bilan 38

Schémas-bilans 39
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 41
Références 41
Plan du chapitre 42
Plan simplifié (3 niveaux) 43
Plan très simplifié (2 niveaux) 44

© 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 juin 2018 • Dernière actualisation : juillet 2021.
Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com
Adresse de téléchargement : https://www.tanguy-jean-svt.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.