

Chapitre 3

La respiration : une fonction en interaction directe avec le milieu

Cours

PLAN DU CHAPITRE

- 1 Des flux diffusifs à travers les surfaces d'échanges respiratoires
- 2 Convection du fluide et entretien des gradients de diffusion
- 3 Transport des gaz respiratoires par le sang

ZOOM

- 1 L'hématie
- 2 Coopérativité de l'hémoglobine
- 3 Place des échangeurs dans la circulation

INTRODUCTION

La respiration cellulaire produit du dioxyde de carbone (CO_2) et consomme du dioxygène (O_2). À l'échelle d'un organisme, la fonction de respiration regroupe les processus qui approvisionnent les cellules en O_2 et évacuent le CO_2 . Les échanges gazeux respiratoires (EGR) s'opèrent entre l'organisme animal et son environnement, aérien ou aquatique, au travers d'échangeurs en lien avec les contraintes du milieu de vie, et par diffusion selon la loi de Fick.

- Quelles sont les caractéristiques des surfaces d'échanges respiratoires ?
- Comment les gradients de diffusion sont-ils entretenus ?
- Comment les gaz respiratoires sont-ils transportés dans le sang ?

1 Des flux diffusifs à travers les surfaces d'échanges respiratoires

1.1 Des surfaces spécialisées ou non

Les organismes unicellulaires, comme les paramécies, réalisent les échanges gazeux respiratoires à travers la membrane plasmique. Chez les vers de terre, qui sont des métazoaires bilatériens, les cellules épidermiques et celles de l'épithélium digestif échangent les gaz respiratoires directement avec l'atmosphère du sol qui les borde. L'épiderme ou tégument fonctionne alors comme un échangeur respiratoire, non spécialisé, entre lymphe interstitielle et environnement. On parle

de **respiration tégumentaire**. On la rencontre aussi chez la grenouille où elle est associée à une respiration pulmonaire. Elle ne permet d'assurer la totalité des besoins respiratoires que si la taille de l'animal est assez faible, le rapport surface tégumentaire/volume de l'animal élevé, ou l'activité réduite. Elle requiert une **perméabilité** tégumentaire élevée et met en jeu des surfaces peu protégées, présentes chez les animaux vivant dans l'eau ou en milieu humide.

Chez la plupart des bilatériens, et dans tous les exemples étudiés en TP, il existe des échangeurs respiratoires spécialisés, **branchies**, **poumons** ou **trachées**, et un appareil circulatoire qui assure la mise en mouvement du milieu intérieur.

1.2 Une organisation commune aux divers échangeurs respiratoires

a) Des surfaces étendues et des barrières minces

Chez un **mammifère**, les échanges gazeux respiratoires entre l'air et le sang se font dans les poumons vers lesquels des voies aériennes, extra-pulmonaires et intra-pulmonaires, assurent l'acheminement de l'air ambiant jusqu'aux poumons. Les voies aériennes (bronches puis bronchioles), soutenues par du cartilage, se ramifient jusqu'à une multitude de sacs, les **alvéoles pulmonaires** formant une surface très étendue (S) aux parois très fines (épaisseur e sur la [figure 3.1](#)).

Voir TP1, figure TP1.3 et chapitre 1, figure 1.7

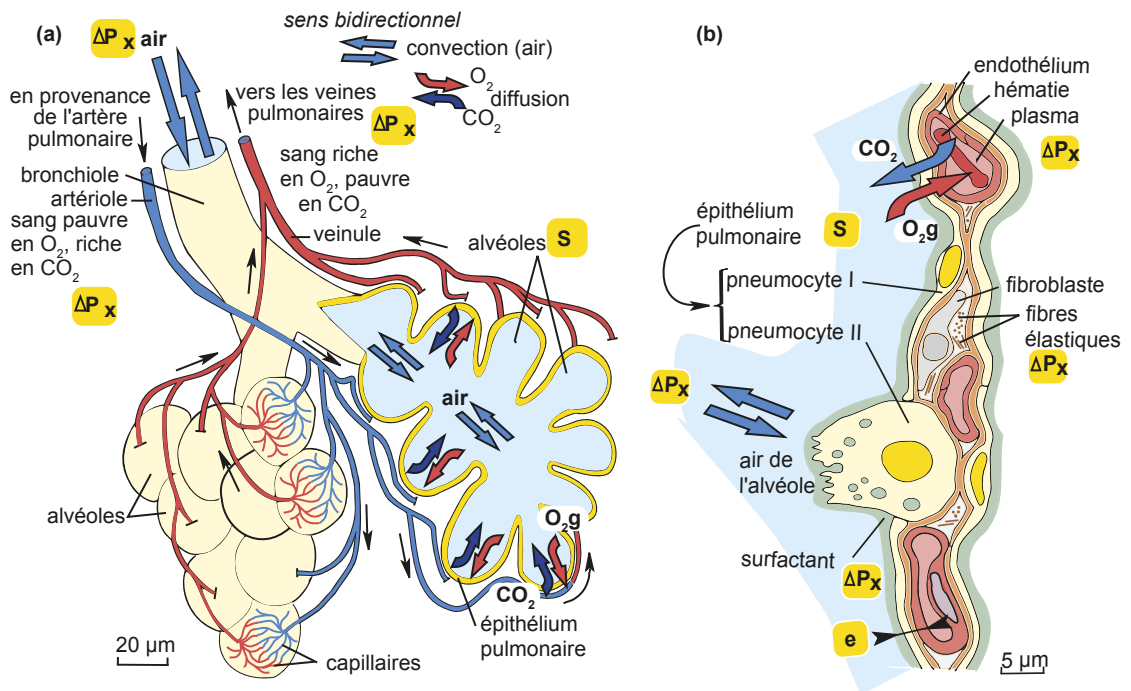


Figure 3.1 Les échanges au niveau des alvéoles pulmonaires.

(a) Lobules pulmonaires ; (b) paroi alvéolaire ΔP_x : gradient de pression partielle, S : surface, e : épaisseur.

Voir TP 2, figures TP2.2 et TP2.3

Les **branchies** des téléostéens sont protégées par les opercules des **cavités branchiales** et baignées par un courant d'eau qui entre par la bouche et ressort, à l'arrière, par les ouïes. Chaque branchie est soutenue par un arc branchial qui porte deux héli-branchies, formées chacune d'une rangée de plusieurs dizaines à plusieurs centaines de **filaments branchiaux** hérissés de **lamelles branchiales** ([figure 3.2](#)).

b) Une organisation optimisant les flux diffusifs

O₂ et CO₂ sont de petites molécules lipophiles. Leur passage au travers de diverses interfaces (paroi capillaire, épithélium respiratoire) est exclusivement réalisé par **diffusion simple**.

Le flux diffusif J_x est donné par la **loi de Fick** :

$$J_x = -K_x \cdot (S/e) \Delta P_x$$

où K_x est une constante de diffusibilité, S la surface et e l'épaisseur de l'interface, ΔP_x la différence de pression partielle du gaz x de part et d'autre de l'échangeur. Le caractère passif de ce transport représente une économie d'énergie importante pour l'organisme.

Les surfaces respiratoires spécialisées des animaux présentent des convergences reliées à la loi de Fick.

- Une **grande surface** de contact avec l'environnement (S sur les figures) : ce paramètre est augmenté par l'existence de nombreux **replis** internalisés (alvéoles pulmonaires ; S = 100 m² chez l'homme) ou externalisés (lamelles branchiales des téléostéens ; S = 1 à 10 cm²/g d'animal).
- Une barrière de **faible épaisseur** (e sur les figures) sépare le fluide externe (eau ou air) du milieu intérieur : quelques microns pour l'épithélium branchial des téléostéens ; quelques dixièmes de microns pour l'épithélium alvéolaire des mammifères.

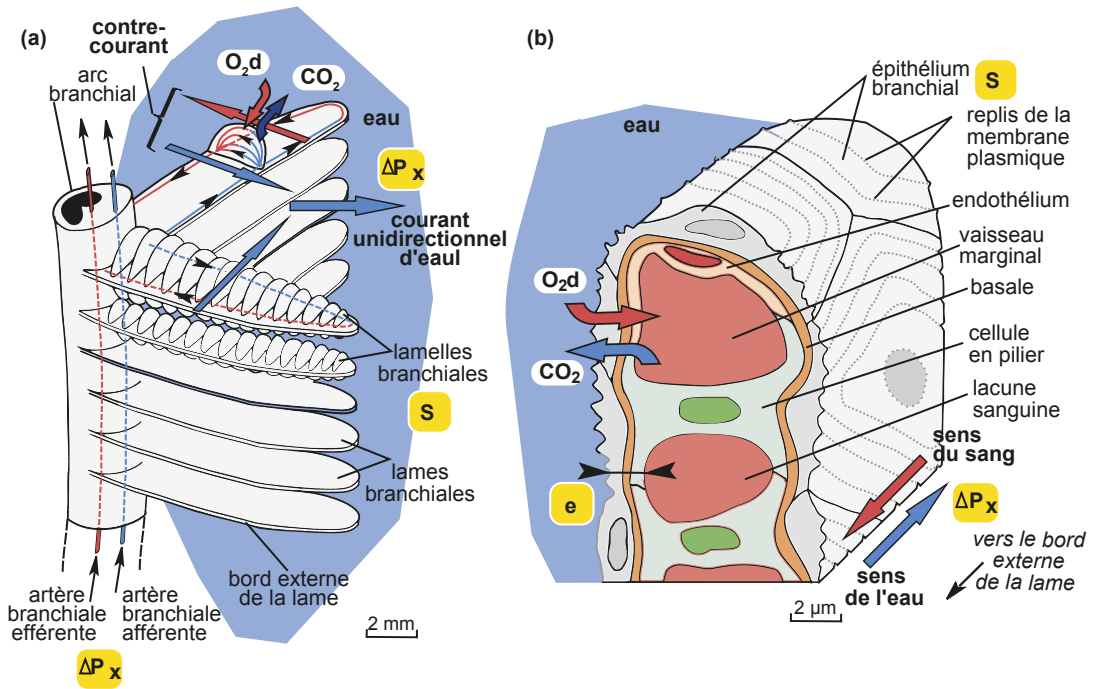


Figure 3.2 Organisation fonctionnelle des branchies d'un téléostéen. (a) Secteur d'une branchie ; (b) détail d'une lamelle.

1.3 Une organisation en lien avec les contraintes du milieu de vie

Les caractéristiques physiques des milieux aquatiques et terrestre en relation avec la respiration sont résumées dans le **tableau 3.1**.

Tableau 3.1 Caractéristiques physiques des milieux aquatiques et terrestre.

Caractère	Milieux aquatiques (eau douce, milieu marin)	Milieu aérien (= terrestre)
Densité	forte ($d = 1$) → poussée d'Archimède assurant le soutien de l'échangeur	faible → soutien de l'échangeur assuré par l'organisme
Viscosité	forte → frottements importants déplacement d'eau coûteux en énergie	faible → frottements réduits déplacements d'air peu coûteux en énergie
Teneur en O_2	Faible ; faible solubilité de O_2 dans l'eau	forte (21 % O_2 dans l'air)
Diffusibilité des gaz	faible → diffusion lente des gaz dissous	forte → diffusion aisée des gaz

Voir TP 4, figure TP4.3

a) Des surfaces d'échange externalisées en milieu aquatique

Chez un poisson téléostéen comme chez la moule, les EGR se font à travers les branchies, entre l'environnement aquatique et le milieu intérieur. Malgré leurs différences, ces structures présentent des **convergences fonctionnelles**.

- Elles sont localisées superficiellement dans une cavité protégée (cavité sous-operculaire chez les téléostéens, cavité palléale chez la moule).
- Elles sont **externalisées** dans un milieu qui les soutient et où elles ne risquent pas de se déshydrater.
- Un courant d'eau parcourt la cavité branchiale (de la bouche vers l'opercule chez les téléostéens, de la partie ventrale de la coquille vers la boutonnière chez la moule) ; il permet de ventiler les branchies.

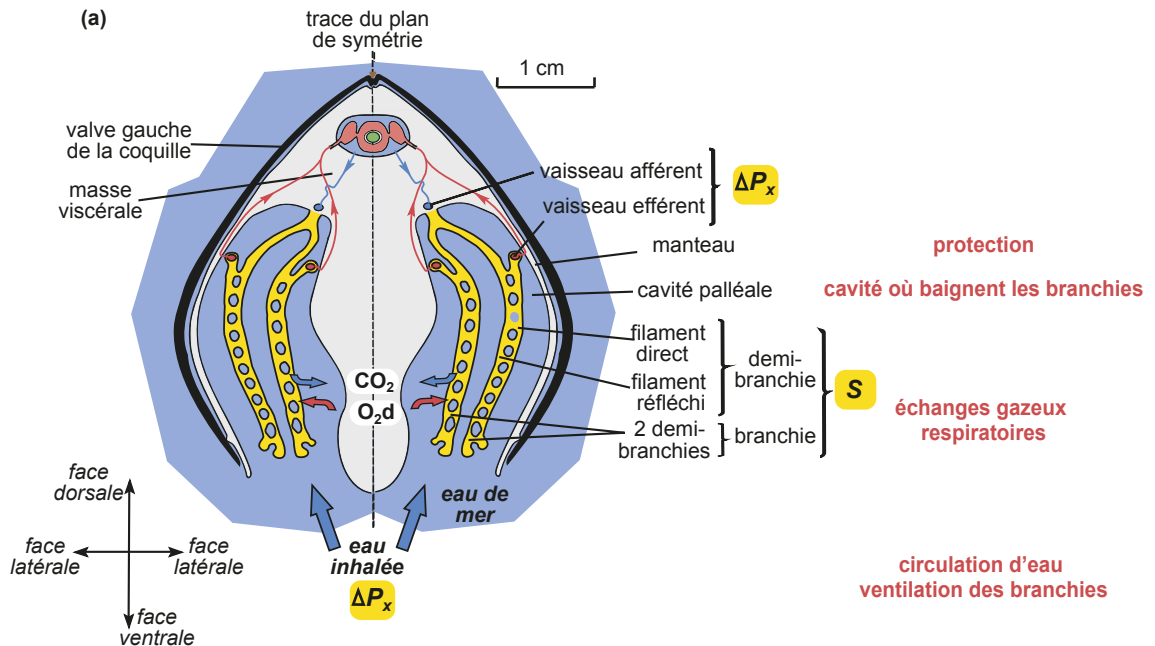


Figure 3.3 Des branchies externalisées et protégées.

(a) Branchies de moule dans la cavité palléale.

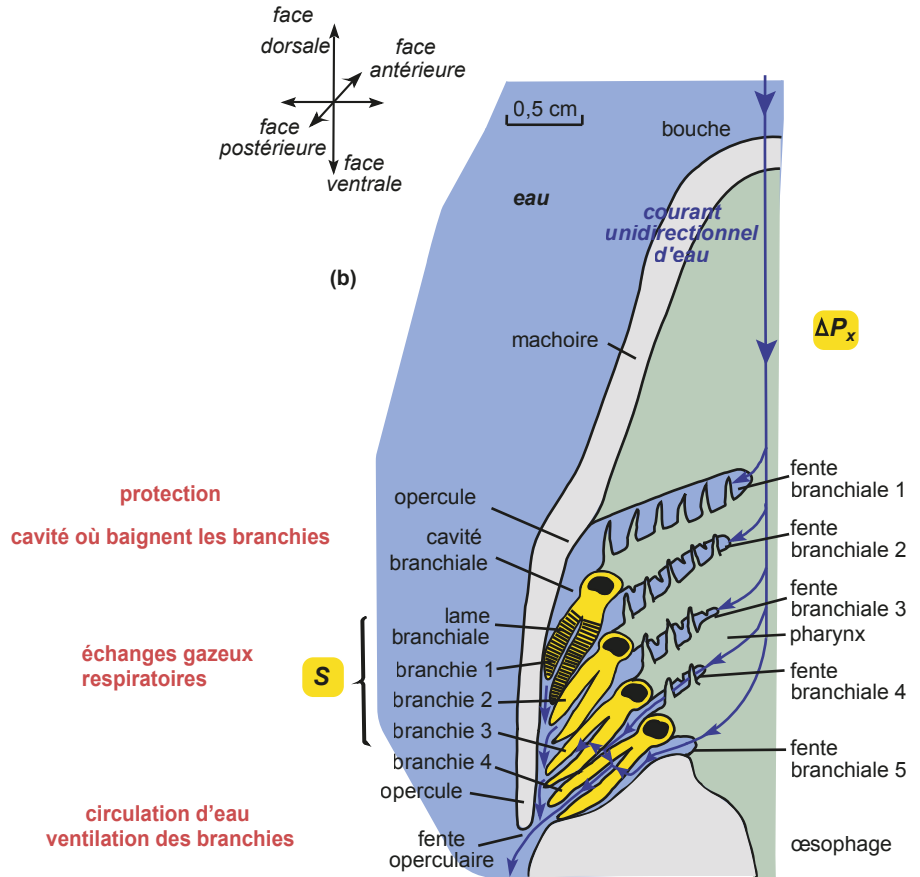


Figure 3.3 Des branchies externalisées et protégées.

(b) Branchies de poisson dans la cavité branchiale.

Voir TP 3,
figure TP3.5

b) Des surfaces d'échanges invaginées en milieu aérien

Les échangeurs respiratoires en milieu aérien, comme les poumons de la souris ou les trachées du criquet, présentent des convergences fonctionnelles.

- Ces surfaces d'échanges sont **internalisées dans l'organisme** qui en assure le soutien, alors que le milieu extérieur est peu porteur.
- Elles sont reliées à l'air ambiant par des **ouvertures réduites** (narines chez les mammifères, stigmates chez les insectes), ce qui limite les pertes d'eau. Entre ces ouvertures et la surface d'échange respiratoire, l'air extérieur est humidifié.
- Elles forment des structures en cul-de-sac qu'une **mince couche** protège de la déshydratation. Les alvéoles pulmonaires sont recouvertes d'un surfactant phospholipidique, donc hydrophobe, qui, par ses propriétés tensioactives, évite que les parois alvéolaires ne se collent lors de l'expiration (collapsus). Le système trachéen des insectes est formé d'invaginations du tégument, au bout desquelles les cellules trachéolaires contiennent un petit volume de liquide trachéolaire (figure 3.3).

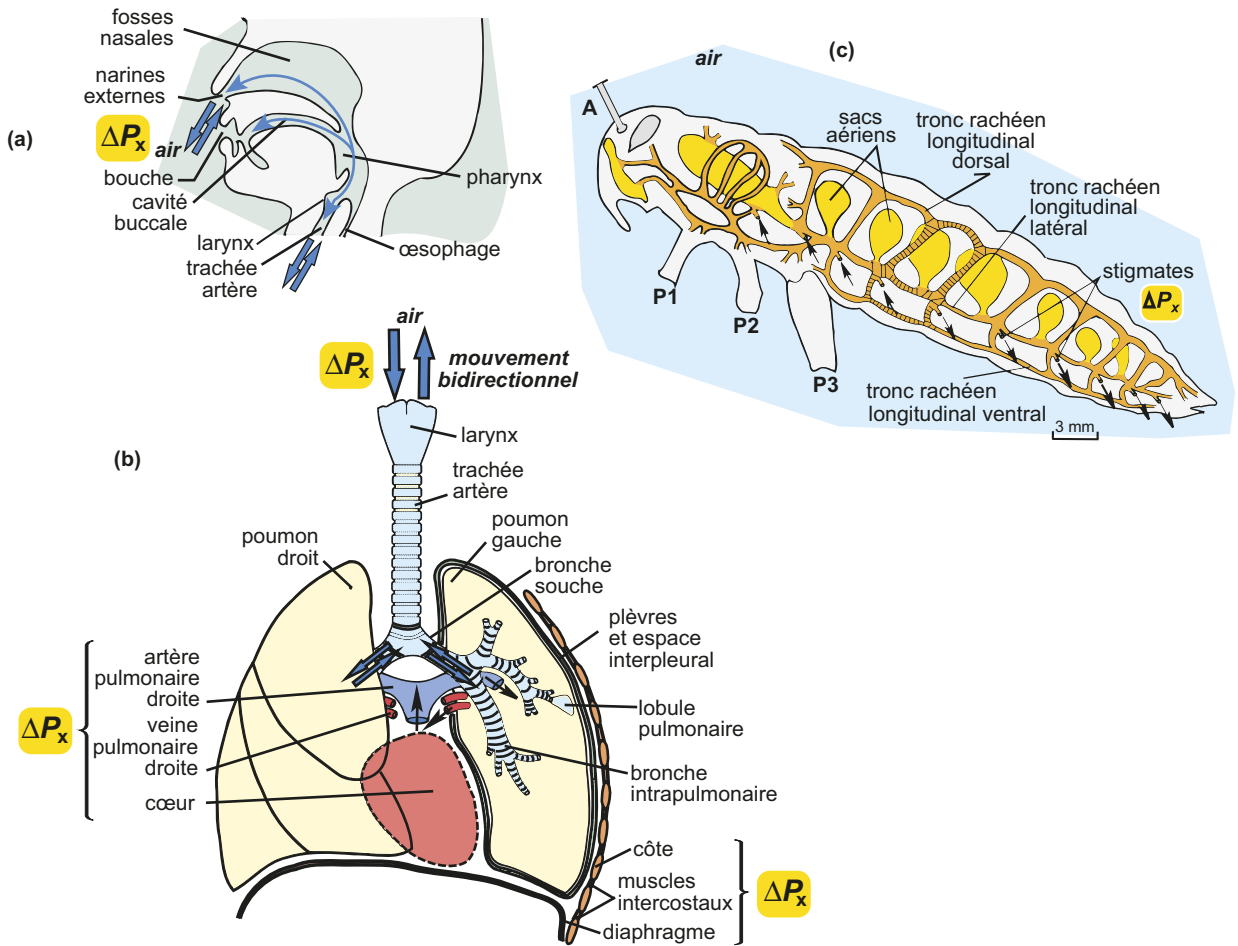


Figure 3.4 Des appareils respiratoires internalisés en milieu aérien.

(a) et (b) Chez l'homme ; (c) coupe longitudinale schématique d'un criquet montrant la disposition de l'appareil trachéen.

1.4 Deux types de fluides internes échangent avec le milieu extérieur

a) Échanges avec un liquide circulant

Dans le cas de la respiration branchiale et de la respiration pulmonaire, les échanges gazeux respiratoires sont réalisés avec un liquide interne mobilisé par l'appareil circulatoire. Celui-ci assure la prise en charge et le transport des gaz respiratoires : il existe une synergie entre l'appareil respiratoire et l'appareil circulatoire. Ces liquides circulants sont formés d'une **matrice extracellulaire liquide** et de **cellules** en suspension. On en distingue deux types selon le plan d'organisation.

- Le **sang** des téléostéens et des mammifères circule dans un appareil circulatoire fermé.
- L'**hémolymphe**, chez la moule, circule tantôt dans les vaisseaux et tantôt dans des lacunes, espaces non limités par un endothélium, où baignent directement les cellules. C'est un système ouvert.

ZOOM 3

Place des échangeurs dans la circulation

b) Échanges directs entre cellules et environnement : respiration trachéenne

Chez le criquet, comme chez tous les insectes, les gaz respiratoires sont échangés, pour l'essentiel, directement entre l'air et chaque cellule, à travers le liquide trachéolaire (figure 3.5). La quantité de ce liquide varie suivant l'intensité de l'activité métabolique du tissu environnant. Quand elle est forte (muscle en activité par exemple), le volume diminue, réduisant d'autant la distance franchie à l'état dissous dans ce liquide par les gaz respiratoires.

Pour des tissus à activité moyenne, la distance entre une cellule et une trachéole n'excède pas 30 µm, soit l'équivalent de deux ou trois cellules, ce qui permet la diffusion des gaz respiratoires. Le liquide circulant n'a aucun rôle dans le transport de O₂.

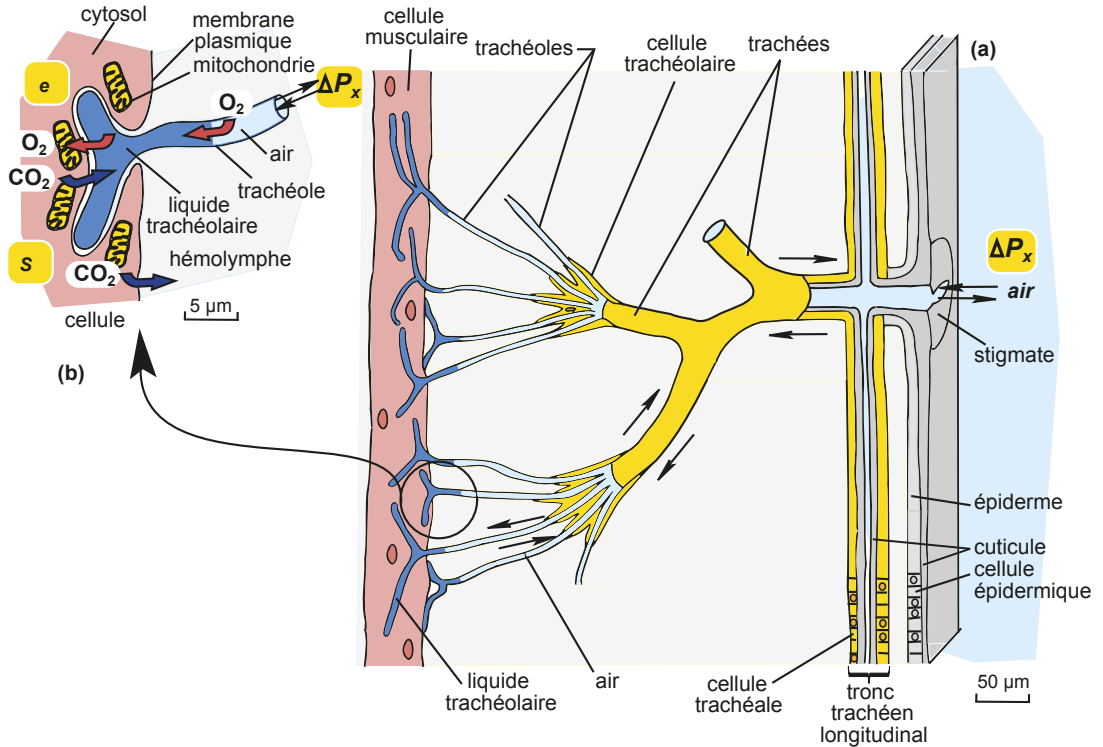


Figure 3.5 L'échangeur trachéen : échanges directs entre l'air et les tissus.

(a) D'un stigmatum aux cellules ; (b) cellule trachéolaire et trachéole.

1.5 Des flux diffusifs entretenus par des convections

La **convection** est un mouvement de masse d'un fluide porteur (liquide ou gaz), généré par un gradient de pression du fluide et dû à l'action mécanique d'une pompe. Les molécules du fluide se déplacent ensemble, dans la même direction. Dans le fonctionnement des échangeurs respiratoires, on observe fréquemment des mécanismes de convection du fluide externe (eau ou air), d'une part, du fluide interne (sang ou hémolymphe), d'autre part (figure 3.6). Ils permettent d'entretenir le gradient de pression partielle (ΔP_x sur les figures) de part et d'autre de l'échangeur et contribuent à l'optimisation des flux diffusifs. La convection du fluide externe au contact de l'échangeur respiratoire constitue la **ventilation**. La convection du fluide interne, ou **circulation** se fait dans les vaisseaux de l'appareil circulatoire, sous l'effet mécanique du cœur.

Voir ouvrage de 2^e année

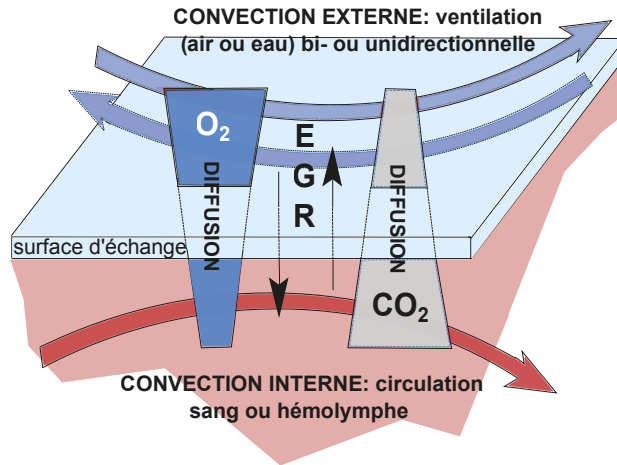


Figure 3.6 Diffusion et convection au niveau d'une surface respiratoire.

2

Convection externe et entretien des gradients de diffusion

2.1 Ventilation du fluide externe par une pompe

Les modalités de la ventilation du fluide externe seront d'abord illustrées par l'étude de la ventilation branchiale d'un téléostéen.

Les cavités branchiales d'un téléostéen, sous ses opercules, sont parcourues en permanence par un courant d'eau qui entre par la bouche, traverse les fentes branchiales et ressort par les ouïes. Le moteur de ce **courant de convection unidirectionnel** est un système de **double pompe** musculo-squelettique, buccale et operculaire, dont le fonctionnement est modélisé dans la [figure 3.7](#).

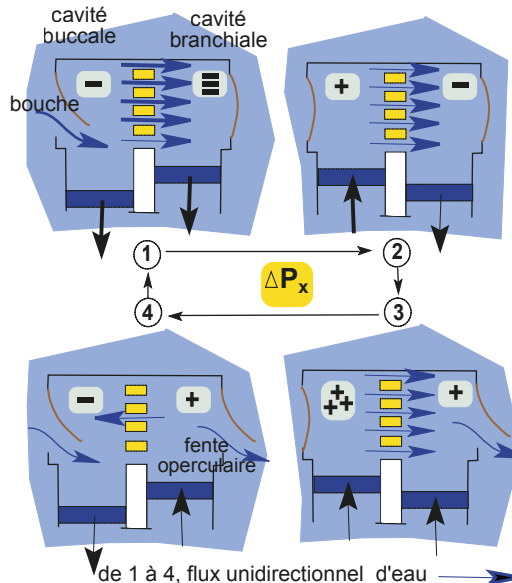


Figure 3.7 Modélisation des phases du cycle de la ventilation chez un téléostéen.

Inspiration (étapes 1 et 2) et expiration (étapes 3 et 4). 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).

Deux chambres (la bouche et la cavité sous-operculaire d'un côté de la tête) communiquent par une cloison perforée (les fentes branchiales). Chacune est en relation avec un piston, correspondant à la musculature de la mandibule et du palais, d'une part (piston buccal), à celle des opercules, d'autre part (piston operculaire). La bouche et la lame membraneuse du bord des opercules fonctionnent comme des valves. Le cycle ventilatoire d'un téléostéen, d'une durée de l'ordre de la seconde, peut être décomposé en plusieurs phases, correspondant à une inspiration (étapes 1 et 2), entrée d'eau riche en O_2 , et une expiration (étapes 3 et 4), rejet d'eau appauvrie en O_2 . Ainsi, la ventilation du fluide externe est assurée par une ou des pompes (deux pompes, alternativement aspirantes et foulantes chez les téléostéens), qui établissent un gradient de pression du fluide externe permettant sa circulation au voisinage de l'échangeur respiratoire.

2.2 Ventilation en fonction du milieu

Les modalités de la convection externe peuvent être mises en relation avec les caractéristiques physico-chimiques du milieu extérieur (eau ou air).

a) Ventilation unidirectionnelle en milieu aquatique

La ventilation des branchies est fréquemment réalisée par des courants de convection **unidirectionnels** : l'eau rentre par la bouche, se trouve canalisée par les lamelles branchiales (figure 3.3), et ressort par les ouïes. Un tel flux unidirectionnel permet de limiter le coût énergétique de la mise en mouvement de l'eau, fluide visqueux.

L'absence de mélange entre milieu nouvellement inspiré et milieu déjà appauvri en O_2 favorise le maintien du gradient de diffusion et l'extraction de O_2 . D'autre part, un dispositif à contre-courant avec la circulation est parfois possible, optimisant encore les gradients de pression partielle ΔP (voir § 2.3).

b) Ventilation bidirectionnelle en milieu aérien

Chez les mammifères (figure 3.8) les mouvements de la cage thoracique, solidaire des poumons par les plèvres, sont à l'origine de la convection de l'air. Le cycle ventilatoire, d'une durée moyenne de 4 secondes chez l'homme au repos, alterne une inspiration active et une expiration passive. Une ventilation **bidirectionnelle** est retrouvée en général chez les animaux aériens. En limitant le renouvellement de l'air, elle réduit la déshydratation au niveau des surfaces respiratoires. Cela est compatible avec une bonne oxygénation des tissus, car l'air est riche en O_2 et facile à ventiler (faible viscosité).

Remarque

Chez certains animaux aériens, la ventilation au niveau de l'échangeur fait intervenir des mouvements unidirectionnels de l'air. C'est le cas chez les oiseaux, qui possèdent des poumons tubulaires. Chez certains insectes, la spécialisation des stigmates inhalants et exhalants permet aussi un courant unidirectionnel de l'air dans certaines portions du système trachéen. Le pourcentage d'air renouvelé à chaque cycle ventilatoire, et donc l'efficacité de la capture du O_2 , sont alors augmentés.

On observe donc, aussi bien en milieu aérien qu'en milieu aquatique, des **convergences fonctionnelles** dans la mise en mouvement du milieu externe.

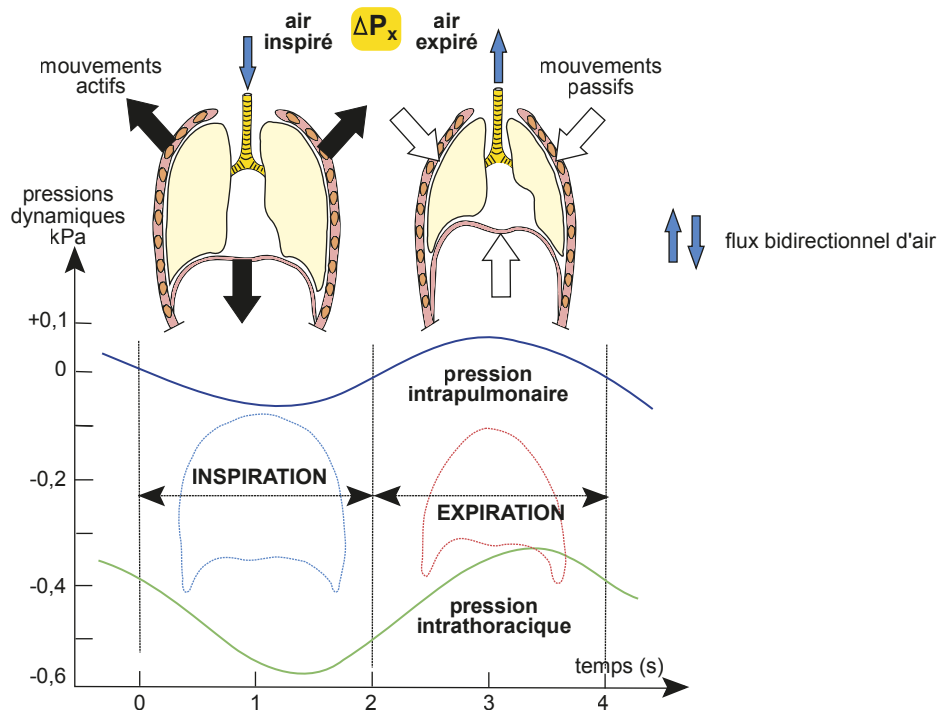


Figure 3.8 Ventilation pulmonaire chez les mammifères (ex.de l'homme).
(D'après J. P. Truchot, 1995).

2.3 Des modes de ventilation déterminant l'efficacité d'extraction d'O₂

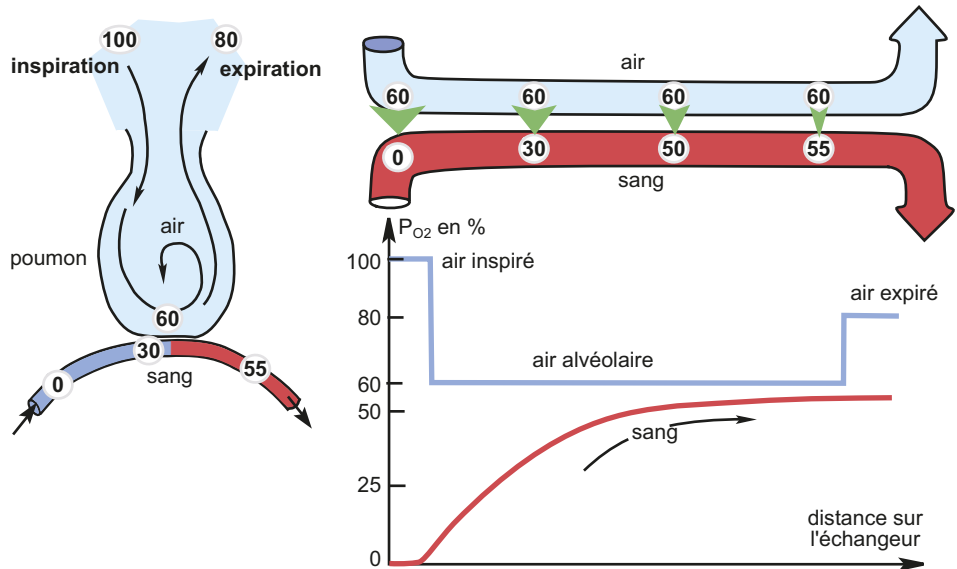


Figure 3.9 Échanges air/sang à travers l'échangeur d'un mammifère.

Les pressions partielles en O₂ (PO₂) sont données en unités arbitraires : 100 correspond à la PO₂ du milieu environnant et 0 à la PO₂ du sang afférent. En vert, sur le graphique, le gradient de PO₂ qui permet le flux de diffusion.

Chez les mammifères, l'efficacité d'extraction d'O₂ reste inférieure à 50 %. En effet, la composition de l'air alvéolaire est maintenue dans un état stationnaire, dans lequel sa PO₂, inférieure à celle de l'air environnant du fait du mélange air frais-air vicié, reste constante et supérieure à celle du sang. O₂ diffuse de l'air alvéolaire vers le sang. Le dispositif est tel que le sang qui quitte l'alvéole est légèrement plus pauvre en O₂ que l'air expiré (figure 3.9) qui a perdu environ 2 % du dioxygène présent initialement.

Chez les téléostéens, le coefficient d'extraction de l'O₂ depuis l'eau dépasse 70 % grâce à un système à contre-courant (figure 3.10). Le flux sanguin dans les lamelles (du bord externe de la lamelle vers son bord interne) est globalement parallèle et de sens opposé au flux d'eau canalisé entre ces lamelles, du bord interne de la lamelle vers son bord externe.

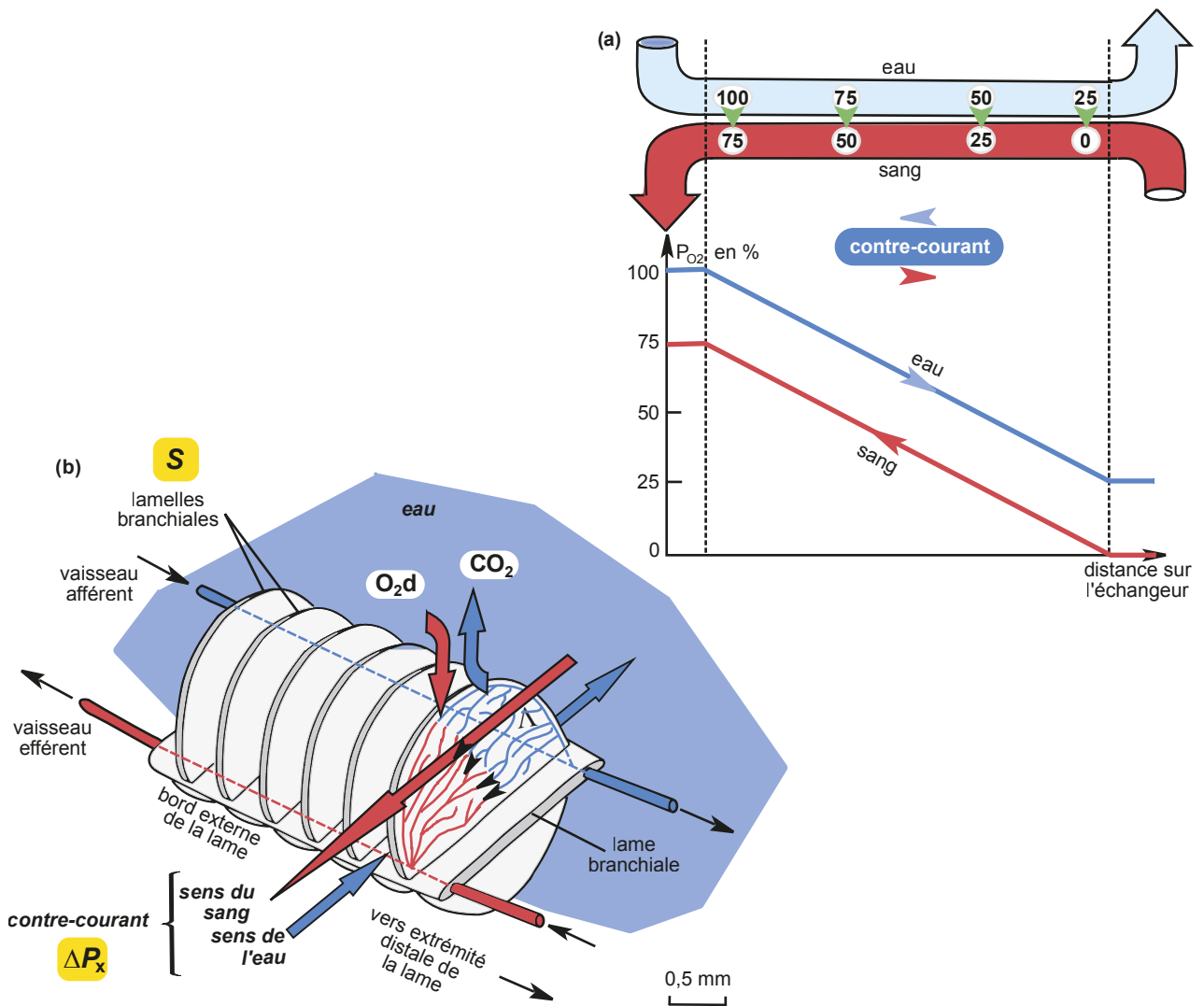


Figure 3.10 Système à contre-courant dans une lamelle branchiale de téléostéen (a) et échanges de O₂ entre fluide externe et fluide interne dans un système à contre-courant (b).

PO₂ en unités arbitraires comme sur la figure 3.9. En vert, le gradient de PO₂ qui permet le flux de diffusion (D'après R. Hill, 2012).



2.4 Contrôles ventilatoires

a) Contrôle de la ventilation pulmonaire chez l'Homme

Chez l'homme, on peut facilement constater une accélération de la ventilation pulmonaire au cours d'un **effort musculaire** par exemple. Cette réponse, qui accroît l'apport en O_2 et l'élimination du CO_2 , est adaptée à l'augmentation des **besoins** des muscles en activité. L'augmentation d'activité des cellules musculaires au cours de l'exercice a pour conséquence immédiate une baisse de la PO_2 et une hausse de la PCO_2 dans le sang, ainsi qu'une baisse de pH. Des **chémorecepteurs** sensibles à ces variations sont en relation par voie nerveuse avec les centres respiratoires bulbaires qui déclenchent les réponses ventilatoires.

b) Des stimuli variables selon le milieu

Un contrôle de la ventilation en fonction des besoins ou des conditions de milieu est observé chez la plupart des animaux pourvus d'échangeurs respiratoires spécialisés. On constate que le stimulus déclenchant une augmentation du débit ventilatoire est le plus souvent :

- en milieu aquatique, une baisse de la PO_2 ;
- en milieu aérien, une hausse de la PCO_2 .

En effet, en milieu aquatique, la forte solubilité du CO_2 permet son élimination rapide, alors que la faible solubilité de l' O_2 limite l'efficacité de son prélèvement. On identifie là aussi des convergences fonctionnelles entre taxons éloignés.

La convection du fluide interne est contrôlée quant à elle par des modifications du rythme cardiaque.

Voir ouvrage
de 2^e année

3

Transport des gaz respiratoires par le sang

Chez de nombreux bilatériens, les gaz sont transportés entre les cellules et l'échangeur respiratoire, par un liquide (sang, hémolymphe) mis en mouvement par l'appareil circulatoire.

ZOOM 3

Place des échangeurs
dans la circulation

3.1 Un transport convectif entre deux surfaces de diffusion

Chez les mammifères, où le système circulatoire est clos, les poumons et les autres organes sont perfusés par deux boucles circulatoires distinctes : c'est une **double circulation**. La présence de deux circuits permet une pression sanguine basse dans la circulation pulmonaire. Ceci autorise un épithélium pulmonaire très mince, favorable aux échanges.

Les échanges gazeux respiratoires se font par **diffusion** à deux niveaux : d'une part entre le sang des capillaires pulmonaires et l'air, par l'échangeur respiratoire, et d'autre part entre le sang des capillaires systémiques et les cellules, à travers leur membrane (figure 3.11). La **convection** interne participe, avec la ventilation, au maintien des gradients de diffusion de part et d'autre de ces surfaces d'échange, dont la faible épaisseur permet un équilibre rapide des pressions partielles. Les gaz respiratoires étant très peu solubles dans l'eau, ils sont essentiellement **transportés sous une forme combinée** à une autre molécule.

3.2 L'hémoglobine et le transport intracellulaire des gaz respiratoires

Chez de nombreux animaux, il existe des pigments transportant le O_2 . Le **pouvoir oxyphorique** du sang (*i.e.* sa capacité à transporter le O_2) repose sur la présence de **l'hémoglobine**, qui sera prise comme exemple d'étude. Dans les hématies, 99 % du dioxygène sanguin et 2 % du CO_2 sont associés à l'hémoglobine.

DÉCOUVERTE 1

Pigments
oxyphoriques

ZOOM 3

L'Hématie

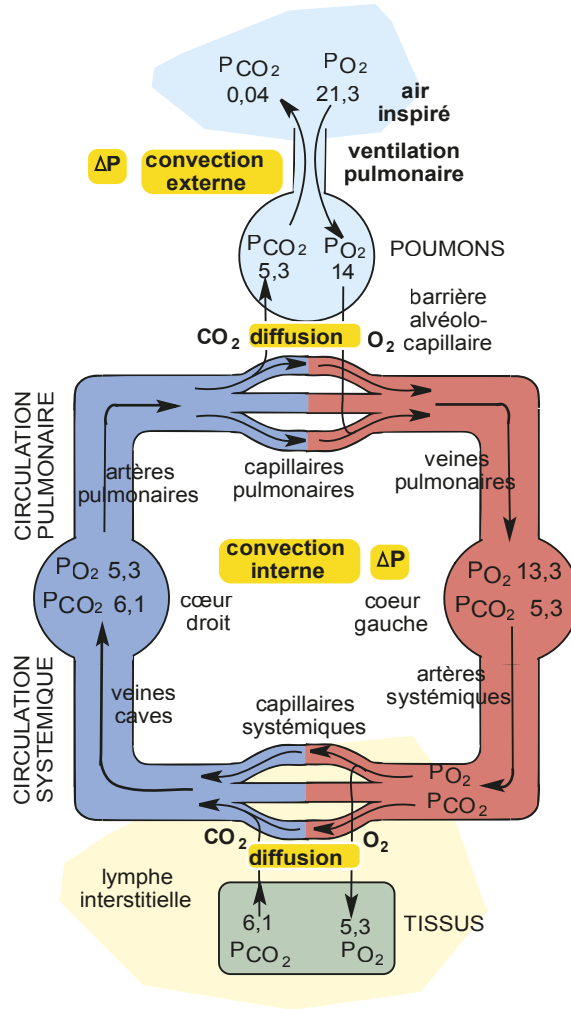
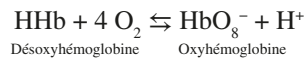


Figure 3.11 Échanges gazeux respiratoires au niveau d'un poumon de mammifère et des tissus (valeurs de PO_2 et PCO_2 en kPa.).

Voir chapitre 9,
§ 4.3c

a) Une fixation spécifique et réversible de O_2

L'hémoglobine est une protéine à structure quaternaire, formée de quatre sous-unités pouvant fixer chacune réversiblement une molécule d' O_2 . L' O_2 peut ainsi se combiner réversiblement à l'hémoglobine suivant l'équation :



b) Une fixation selon une cinétique allostérique

La **courbe expérimentale de saturation** de cette molécule (figure 3.12) consigne le pourcentage de saturation ($[\text{oxyhémoglobine}]/[\text{hémoglobine totale}]$) en fonction de la PO_2 . Elle présente une allure allostérique (ou sigmoïde) ; on définit la P_{50} , valeur de la PO_2 pour laquelle le pourcentage de saturation est de 50 %. Cette valeur se situe dans l'intervalle des PO_2 tissulaires.

Au niveau des poumons, la PO_2 est élevée et la **saturation** de l'hémoglobine humaine est proche de 100 %. La saturation demeure élevée sur une gamme étendue de pressions partielles en O_2 , grâce à la forte affinité de l'hémoglobine pour le O_2 dans ces conditions. Dans des tissus au repos, la saturation est encore de 75 %. Le **coefficient d'utilisation de l' O_2** sanguin moyen (valeur Q sur la figure 3.12) est alors en moyenne de 25 %.

Près des tissus à forte activité respiratoire, la PO_2 de la **lymphe interstitielle** peut atteindre des valeurs inférieures à la P_{50} . La saturation peut diminuer jusqu'à 20 % et le **coefficient d'utilisation de O_2** (valeur Q' sur la figure 3.12) atteint 80 %. Ainsi la libération d' O_2 par l'oxyhémoglobine se fait d'autant plus facilement que les besoins respiratoires sont forts. L'hémoglobine est donc un très bon **agent de transport du dioxygène**, apte à **charger** ou à **libérer** le dioxygène suivant la PO_2 locale.

ZOOM 2

Coopérativité de l'hémoglobine

Ces propriétés reposent sur le caractère oligomérique de l'hémoglobine qui fixe O_2 de manière coopérative en passant d'une forme T (à faible affinité pour O_2) à une forme R (à forte affinité), et le relâche lors de la transition inverse (R en T).

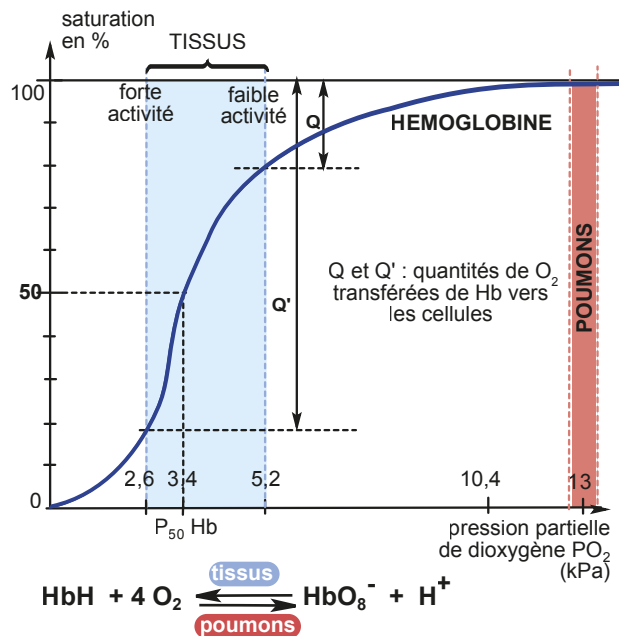


Figure 3.12 Courbe de saturation de l'hémoglobine.

c) Une fixation contrôlée

Les propriétés de l'hémoglobine vis-à-vis du dioxygène dépendent de divers paramètres.

- La **température** : l'oxygénation de l'hémoglobine étant exothermique, une hausse de la température favorise la dissociation de l'oxyhémoglobine.
- Le **pH et le CO_2** : les ions H^+ et le CO_2 se fixent sur des sites distincts de ceux de l' O_2 et stabilisent la forme T de l'hémoglobine à faible affinité pour l' O_2 . Dans le sang tissulaire, ces deux paramètres varient en même temps puisque la prise en charge du CO_2 sous forme de HCO_3^- libère des ions H^+ . L'effet d'une baisse de pH associée à une hausse de CO_2 sur la dissociation de l'oxyhémoglobine est appelé **effet Bohr**.

- Le **2,3-BPG** est un effecteur de l'hémoglobine se fixant sur un site spécifique au centre de l'hémoglobine. Il stabilise alors la forme T, qui libère plus aisément O₂. La concentration en 2,3-BPG augmente dans l'hématie, en particulier lors d'un séjour prolongé en altitude (où la PO₂ atmosphérique est plus faible qu'en plaine), en fonction du contrôle enzymatique des voies formant ou consommant le 2,3-BPG.

L'**abondance du pigment** est un facteur de contrôle à long terme du **pouvoir oxyphorique** du sang. La concentration en hémoglobine sanguine est particulièrement importante chez les mammifères plongeurs. Chez l'homme, elle augmente lors d'un séjour prolongé en altitude à la suite de la formation de nouvelles hématies en réponse à la baisse de pression partielle de O₂. Des **variations** pathologiques (anémies) peuvent être dues à la baisse du nombre des hématies.

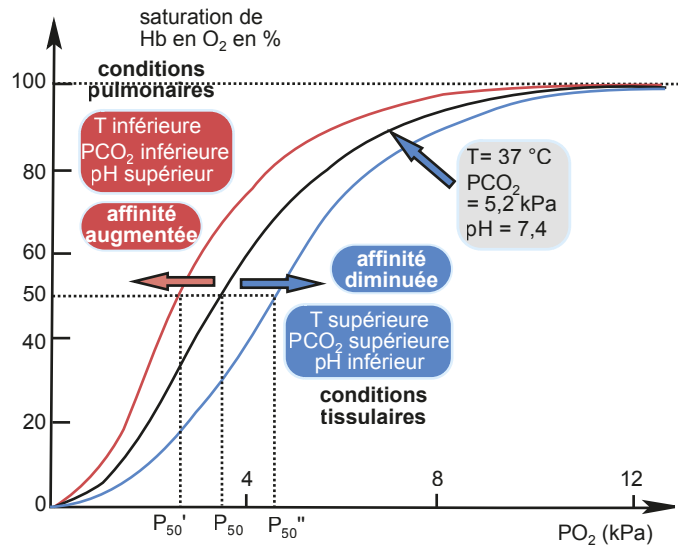


Figure 3.13 Effets de la température, du pH (à PCO₂ constant) et de la PCO₂ (à pH constant) sur la courbe de dissociation de l'hémoglobine.

3.3 Diverses formes de transport du CO₂

Le CO₂ sanguin se trouve sous trois états.

- Une très faible proportion est transportée à l'état **dissous** dans le plasma ;
- La forme principale de transport du CO₂ dans le sang est constituée par les ions hydrogénocarbonates (HCO₃⁻) qui se forment, grâce à l'anhydrase carbonique présente dans les hématies, à la suite d'une combinaison avec l'eau :



- Cette succession d'équilibres est déplacée dans le sens direct au niveau des tissus (prise en charge du CO₂ tissulaire) et dans le sens indirect au niveau des poumons (libération du CO₂). Les ions HCO₃⁻ formés dans les globules rouges sont exportés vers le plasma où ils sont transportés. Un échangeur anionique de la membrane des hématies réalise un antiport avec des ions Cl⁻ (figure 3.15). Il s'ensuit un flux d'eau (du plasma vers l'hématie au niveau des tissus, en sens inverse au niveau pulmonaire) : le volume des hématies varie alors légèrement.
- Le CO₂ peut se **combinaisonner** à l'hémoglobine sous forme de **carbamino-hémoglobine** (ou carbhémoglobine), notée HbCO₂⁻. Il peut réagir alors avec un groupement amine primaire en position N-terminale d'une globine β pour former une fonction amide, avec libération d'un H⁺. Une molécule d'hémoglobine peut donc fixer deux molécules de CO₂.

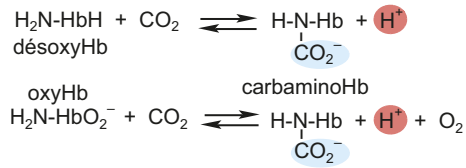
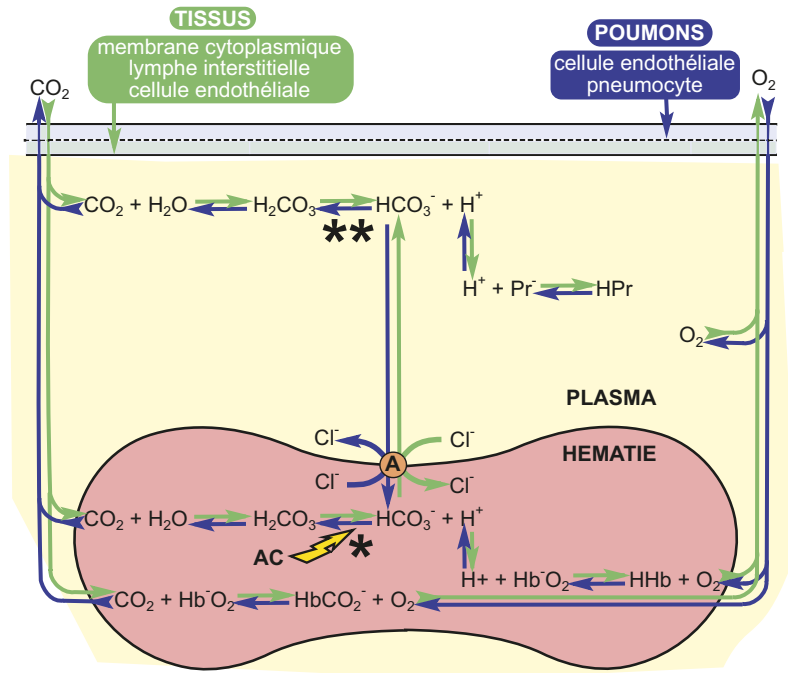


Figure 3.14 Prise en charge et libération du CO₂ par la carbaminohémoglobine.

Cette fixation **ne fait pas suite à une interaction protéine ligand-spécifique**. Le CO₂ peut se lier à d'autres protéines du sang, mais seule la carbhémoglobine est quantitativement importante. La réaction est **réversible** et peut se faire avec la désoxyhémoglobine ou avec l'hémoglobine. Dans ce cas, la fixation du CO₂ favorise la libération d'O₂, la carbaminohémoglobine ayant une conformation tendue (peu affine au O₂).

Dans les tissus, la libération d'O₂ par l'oxyhémoglobine HbO₂⁻ s'accompagne d'une fixation de H⁺. Elle devient désoxyhémoglobine HbH. Cela déplace l'équilibre dans le sens de la prise en charge du CO₂ qui libère des H⁺. De ce fait, le sang peut transporter plus de CO₂ quand l'hémoglobine est sous forme désoxyhémoglobine. C'est **l'effet Haldane**. Les réactions inverses se produisent dans le sang pulmonaire (figure 3.14). Effet Bohr et effet Haldane contribuent à optimiser les échanges gazeux respiratoires (tableau 3.3).



** : réaction lente A : antiport Pr : protéine plasmatique
 * : réaction rapide AC : anhydrase carbonique
 couleur verte : échanges tissus/sang (niveau tissulaire)
 couleur violette : échanges sang/air (niveau pulmonaire)

Figure 3.15 Prise en charge et relargage de O₂ et CO₂ dans les poumons et les tissus.

Tableau 3.3 Optimisation des échanges gazeux cellulaires et pulmonaires.

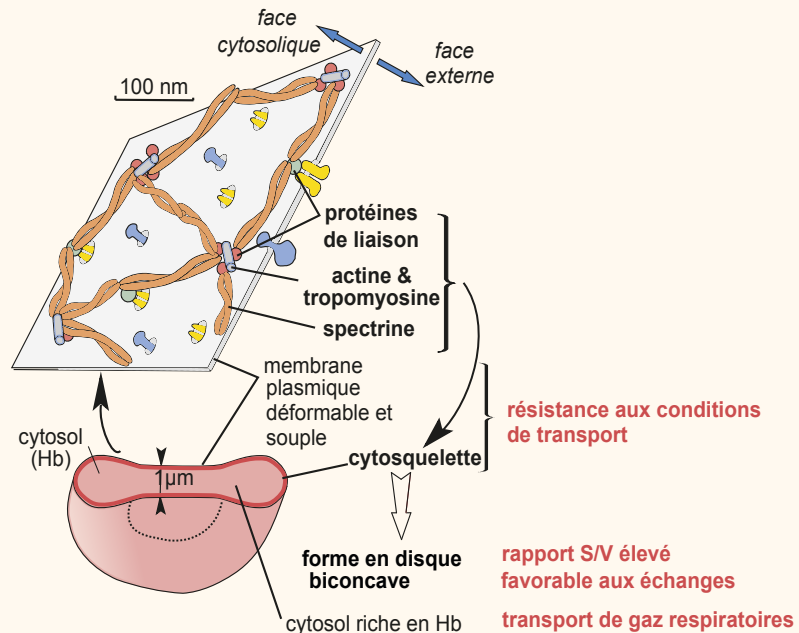
	Niveau d'échange	Facteurs	Effet	Conséquence
Effet Bohr	Tissus	$\text{PCO}_2 \uparrow$; $\text{pH} \downarrow$	Hb plus stable : affinité Hb/ $\text{O}_2 \downarrow$	Libération $\text{O}_2 \uparrow$
	Poumons	$\text{PCO}_2 \downarrow$; $\text{pH} \uparrow$	Hb moins stable : affinité de Hb pour $\text{O}_2 \uparrow$	Fixation $\text{O}_2 \uparrow$
Effet Haldane	Tissus	Fixation de H^+ par Hb	Équilibre déplacé dans le sens de la formation de HCO_3^-	Fixation $\text{CO}_2 \uparrow$
	Poumons	Libération de H^+ par Hb	Équilibre déplacé dans le sens de la formation de CO_2	Libération $\text{CO}_2 \uparrow$

ZOOM 1

L'hématie

Une cellule spécialisée

Les hématies sont des cellules biconcaves sans noyau, formées dans la moelle osseuse. Elles sont 4,5 à 5 millions par μL de sang chez l'homme et ont une durée de vie de 120 jours environ. La forme de l'hématie permet un rapport surface/volume élevé favorable aux échanges gazeux diffusifs. Sa membrane plasmique reliée au cytosquelette lui confère la résistance mécanique qui lui permet de supporter les variations de volume associées au transport du CO_2 (voir § 3.3). Elle est aussi déformable, ce qui est essentiel lors du passage dans les capillaires sanguins dont le diamètre est parfois inférieur au sien. Enfin, sa concentration élevée en Hb (145 g par L de sang) et son catabolisme anaérobie sont autant de caractères favorisant le transport du dioxygène.



Relations structure-fonction de l'hématie.

Un contenu protéique spécifique

- Des protéines permettant le transport des gaz respiratoires
Les protéines essentielles aux fonctions de l'hématie sont l'hémoglobine (transport d' O_2 et CO_2), l'anhydrase carbonique et l'échangeur anionique (transport de CO_2 sous forme d'ions HCO_3^-). Comme d'autres cellules, les hématies contiennent des perméases au glucose et des ATPases Na-K dépendantes.
- Des voies métaboliques particulières
Dépourvues de mitochondries, les hématies réalisent une fermentation lactique, et ainsi, n'utilisent pas l' O_2 qu'elles transportent. Elles possèdent aussi une enzyme qui transforme spécifiquement le 1-BPG produit dans la glycolyse en 2,3-BPG, effecteur allostérique de l'hémoglobine, par un shunt (une dérivation) de la glycolyse.

Les hématies possèdent des méthémoglobine réductases qui catalysent la réduction du Fe^{3+} de l'hème grâce aux coenzymes réduits NADPH et NADH formés par la voie des pentoses phosphates et par la glycolyse elle-même. L'hémoglobine retrouve ainsi sa forme active si l'ion Fe^{2+} est oxydé dans l'environnement oxygéné du sang.

ZOOM 2

Coopérativité de l'hémoglobine

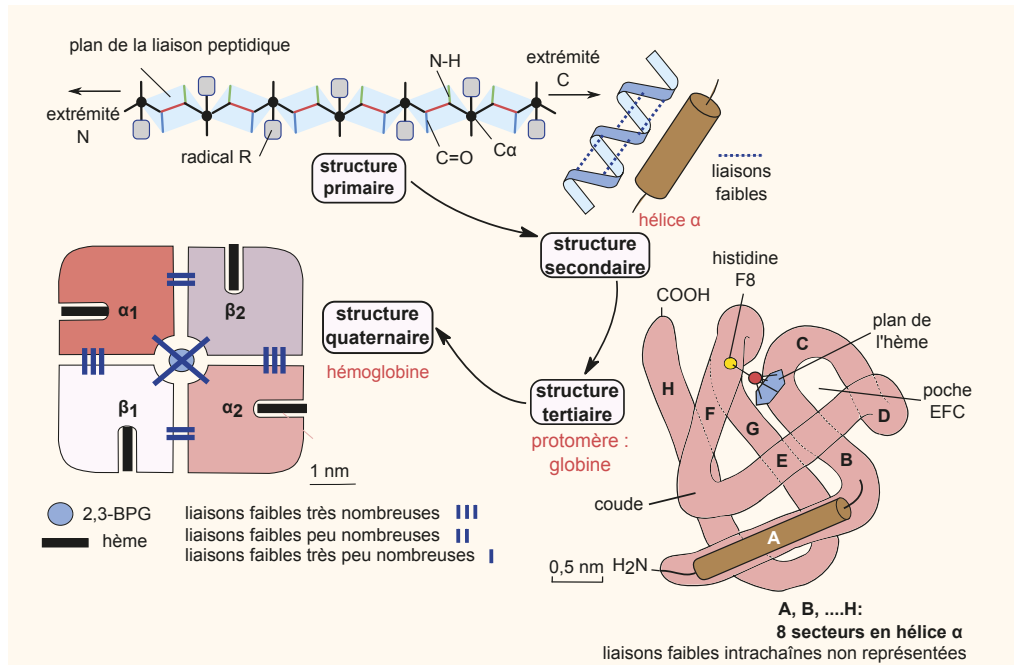
L'hémoglobine humaine est une protéine globulaire, à structure quaternaire, de 5,5 nm de diamètre. Ses quatre sous-unités, deux globines α (α_1 et α_2) et deux β (β_1 et β_2), ont des structures tertiaires semblables à celle de la myoglobine (protéine monomérique qui stocke O_2 dans les myocytes), avec huit domaines en hélice α , notés A à H. Chaque globine est reliée de façon covalente à un cation de fer (Fe^{2+} , en rouge sur la figure), lui-même relié par 4 liaisons covalentes à un groupement non protéique cyclisé, l'hème (en bleu sur la figure), qui est logé dans une poche hydrophobe (EFC sur la figure) ménagée par le repliement de la globine. Le fer peut alors lier réversiblement une molécule d' O_2 . Il reste à l'état réduit (Fe^{2+}) même dans l'hémoglobine oxygénée. Son oxydation en Fe^{3+} (dans des situations pathologiques) conduit à la formation de méthémoglobine, impropre au transport de O_2 . Les quatre globines sont liées deux à deux, notamment par des liaisons ioniques.

Si on dissocie les sous-unités de l'hémoglobine par une dénaturation ménagée, chaque sous-unité isolée présente une courbe de saturation michaelienne. L'affinité variable pour O_2 repose donc sur des interactions entre les chaînes : c'est l'**effet coopératif**.

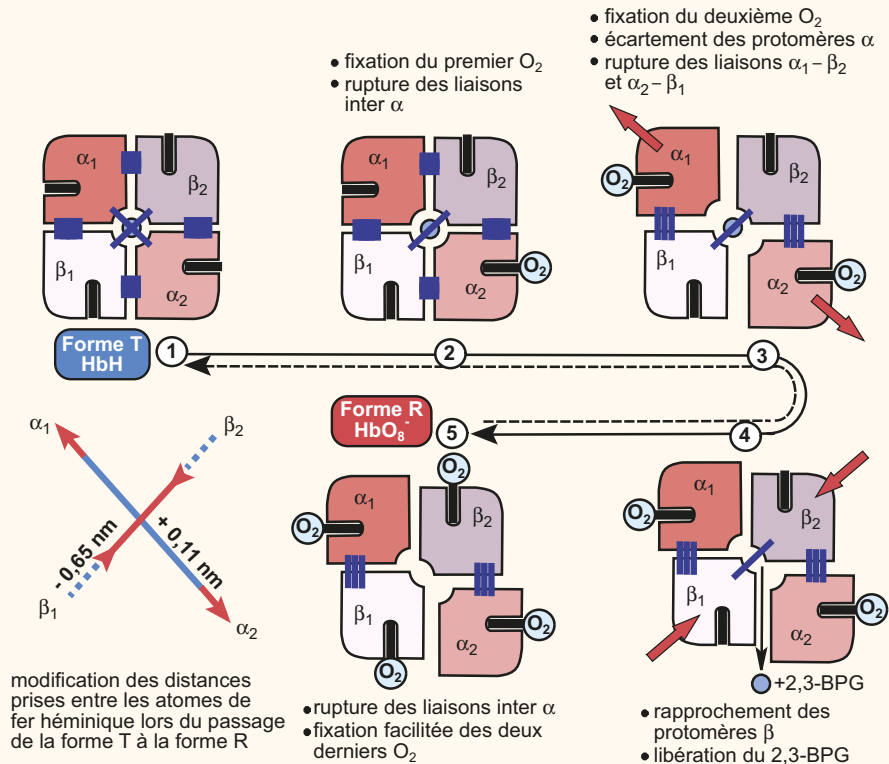
La fixation de O_2 par la désoxyhémoglobine (puis sa libération par l'oxyhémoglobine) s'accompagnent de changements progressifs de conformation des quatre protomères et de la molécule entière : les dimères $\alpha_1\beta_1$ et $\alpha_2\beta_2$ basculent l'un par rapport à l'autre, suite à la rupture des liaisons faibles intra- et inter-chaînes (puis à leur réassociation) : c'est la **transition allostérique**.

Ce changement de conformation est initié par la fixation d'une première molécule d' O_2 sur le **fer de l'hème** d'une des globines α (dont l'hème est plus accessible). Il s'ensuit un déplacement de l'ion Fe^{2+} qui se répercute à la globine, puis à l'ensemble de la molécule d'hémoglobine.

Ce changement de conformation permet d'interpréter l'allure sigmoïde de la courbe de dissociation de l'hémoglobine. On reconnaît deux états de l'hémoglobine : la **forme T** (tendue) est celle de la désoxyhémoglobine, et la **forme R** (relâchée), celle de l'oxyhémoglobine. La forme T a une faible affinité pour O_2 , la forme R une forte affinité. La fixation d' O_2 sur une première globine stabilise la forme R, par suite de la rupture de liaisons ioniques entre les globines. Lors de la libération d' O_2 , ces liaisons sont rétablies, ce qui stabilise la forme T. Le 2,3-BPG, en se fixant entre les 4 globines, stabilise la forme T. La transition vers la forme R s'accompagne de sa libération.



Les quatre niveaux de structure de l'hémoglobine.



Un modèle de la transition allostérique de l'hémoglobine (effet coopératif).

ZOOM 3

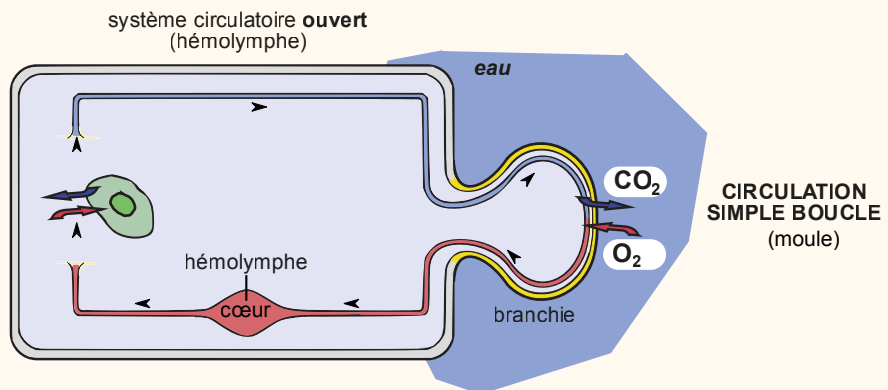
Place de l'échangeur respiratoire dans la circulation

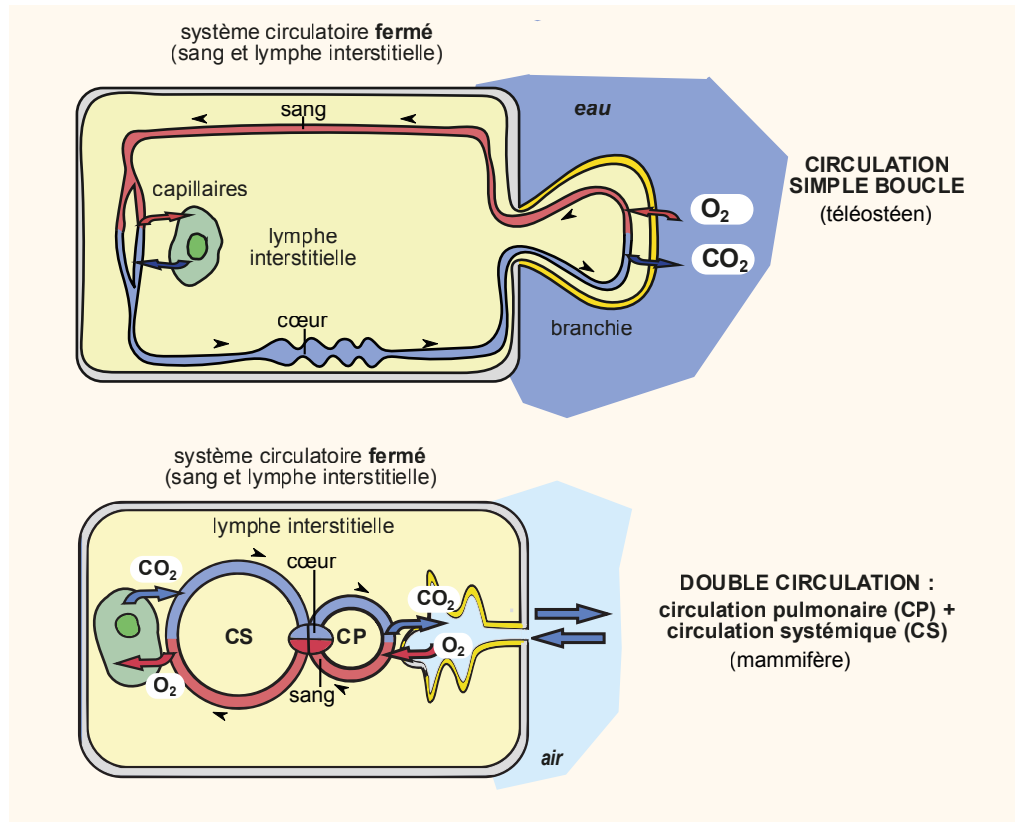
Efficacité du transport des gaz respiratoires et caractéristiques de l'appareil circulatoire sont liées.

- Celui-ci est **ouvert** (comme chez la moule, où l'hémolymphe circule dans des vaisseaux et des lacunes) ; ou **fermé**, *i.e.* entièrement endigué dans des vaisseaux (comme chez les vertébrés), ce qui permet des échanges plus efficaces (pression et débit du fluide interne plus élevés).
- La circulation est **simple** (irrigation des branchies) ou **double** (irrigation des poumons de mammifères, avec deux passages par le cœur cloisonné) (figure 3.8). Dans ce dernier cas, la faible pression sanguine dans la circulation pulmonaire autorise une épaisseur réduite de l'épithélium respiratoire, ce qui favorise les échanges malgré sa fragilité.

appareil circulatoire		
ouvert		fermé
ex. : moule		ex. : vertébrés
faible	gradient de pression hydrostatique	élevé
faible	débit convectif	élevé
limité	contrôle vasculaire	diversifié

une boucle	deux boucles
ex. : téléostéens	ex. : mammifères
	circulation pulmonaire à basse pression
	circulation systémique à haute pression





DÉCOUVERTE

Diversité des pigments oxyphoriques

La présence d'un pigment respiratoire accroît puissamment le pouvoir oxyphorique du sang ou de l'hémolymphe, comme cela a été vu pour l'hémoglobine. Il existe un nombre restreint de familles moléculaires de pigments respiratoires, toujours des **métalloprotéines**. La fonction de pigment respiratoire semble avoir été sélectionnée indépendamment un grand nombre de fois au cours de l'évolution, ce qui constitue une convergence. Les pigments peuvent être dissous dans le liquide circulant (localisation extracellulaire) ou dans le cytoplasme de cellules spécialisées. La localisation intracellulaire permet d'augmenter le pouvoir oxyphorique du liquide circulant, car le pigment trouve alors au sein des cellules un milieu spécifique isolé du plasma et favorisant le transport des gaz.

La principale famille de pigments est celle des **hémoglobines**. Le nombre de leurs sous-unités est très variable, leur localisation peut être intra- ou extracellulaire.

L'**hème** est le groupement non protéique commun aux diverses hémoglobines. Il est formé de 4 cycles pyrroles (C_4H_5N) auxquels est lié un atome de fer ferreux. Le fer reste à l'état ferreux lors de la fixation d' O_2 , ce n'est pas une oxydation. Le CO peut se fixer réversiblement à l'hémoglobine, tout comme l' O_2 , mais avec une affinité supérieure. Il est donc extrêmement nocif puisqu'il provoque une diminution considérable du pouvoir oxyphorique.

Pigment	Localisation	Métal	organismes
Hémoglobine	intracellulaire	Fe ²⁺	mammifères, oiseaux, poissons, insectes
	extracellulaire	Fe ²⁺	arénicole, chironome
Chlorocruonine	extracellulaire	Fe ²⁺	certaines annélides
Hémérythrine	intracellulaire	Fe ²⁺ Fe ³⁺ sans hème	certaines annélides
Hémocyanine	extracellulaire	Cu ²⁺	mollusques, arthropodes crustacés

La **leghémoglobine** est une protéine fixatrice de dioxygène présente chez les fabacées où elle assure le maintien d'une faible PO₂ au voisinage des bactéries fixatrices de N₂. Elle est monomérique : sa structure est très proche celle d'une globine de mammifères. Elle est responsable de la couleur rosée des nodosités des racines d'espèces végétales.

L'arénicole possède une hémoglobine particulière. Extracellulaire, elle peut être lyophilisée puis réhydratée sans contrainte de compatibilité cellulaire, et elle fixe plus d'O₂ que l'hémoglobine humaine. Des pistes de recherches pourraient mener à fabriquer un produit utilisable en cas d'hémorragie ou un pansement oxygénant contre les plaies chroniques.

Voir TP6, § 3

Réviser

Résumé

Les surfaces d'échanges respiratoires présentent des ressemblances structurales et fonctionnelles. Ces surfaces étendues et minces sont le siège de flux gazeux diffusifs, selon la loi de Fick. Des flux convectifs renouvellent les fluides externes, eau ou air (ventilation) et internes (circulation du sang ou de l'hémolymphe) ; ils permettant le maintien d'un gradient de pression partielle (ΔP) de part et d'autre de l'échangeur et l'optimisation des flux diffusifs. L'organisation des échangeurs est liée aux contraintes physico-chimiques du milieu de vie (échangeurs externalisés en milieu aquatique, internalisés en milieu aérien).

Les cellules s'approvisionnent en O₂ et évacuent le CO₂ produit du catabolisme cellulaire par des flux diffusifs avec le liquide circulant (en général) ou directement avec l'atmosphère des trachées, chez les insectes.

La présence de pigments respiratoires et de systèmes moléculaires spécialisés dans le transport de O₂ et CO₂ conditionne fortement les capacités de transport et d'échange. Chez les mammifères, les conditions locales de la fixation et du relargage du dioxygène peuvent ainsi être reliées aux propriétés de l'hémoglobine et au fonctionnement des hématies, cellules très spécialisées dans le transport des gaz respiratoires.

L'hémoglobine assure la prise en charge du dioxygène sous forme combinée HbO₈⁻. La courbe de saturation de l'hémoglobine par O₂ présente une allure sigmoïde indiquant une affinité variable pour O₂, croissante avec la PO₂. Sa conformation passe d'une forme tendue T, peu affine pour O₂, à une forme R relâchée, affine pour O₂, par transition allostérique grâce à la structure quaternaire de la protéine. L'hémoglobine est donc un excellent agent de transport, apte à charger ou à libérer O₂ selon les conditions de pression partielle locales.

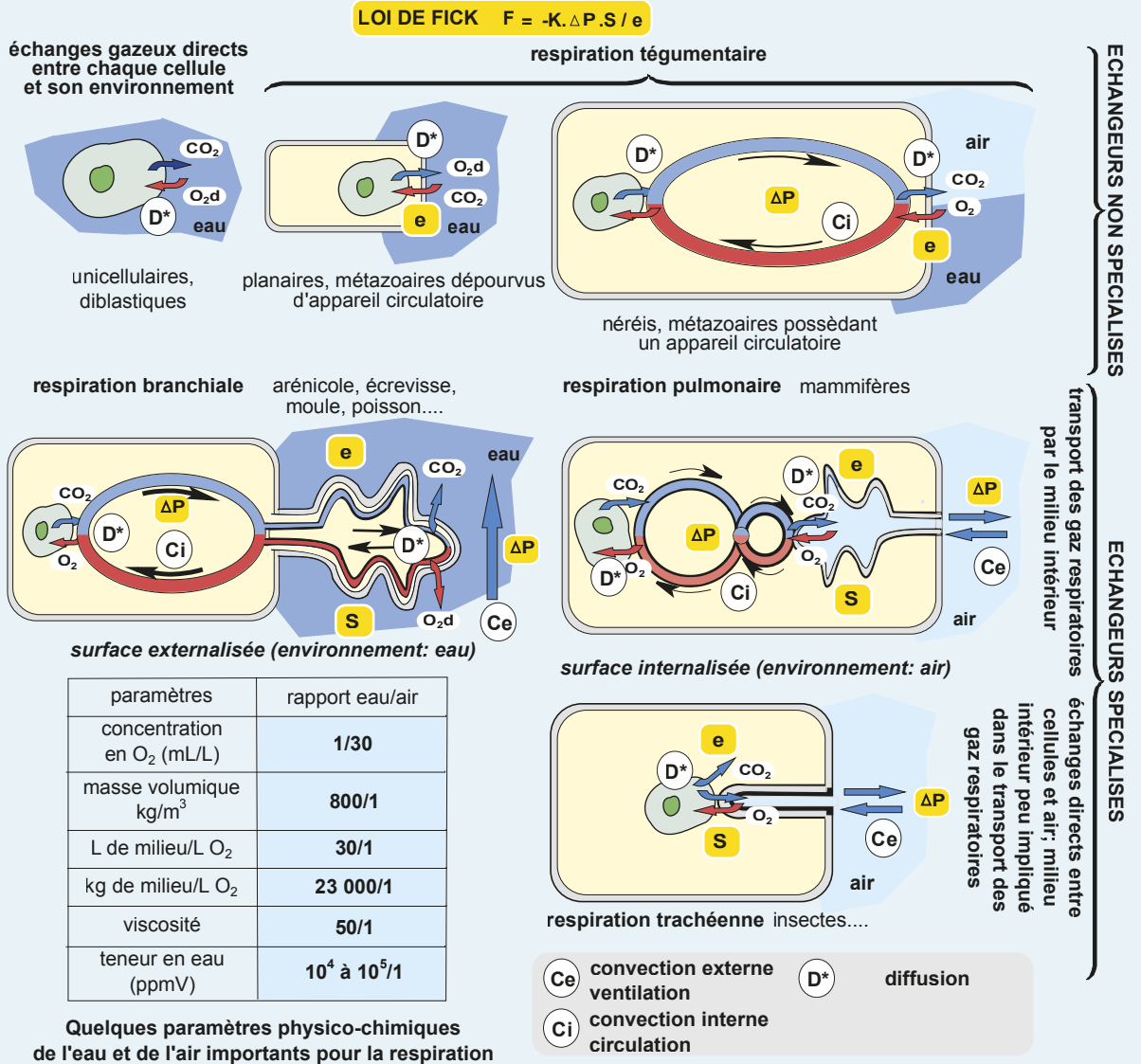


Figure de synthèse Organisation des différents échangeurs respiratoires en relation avec la loi de Fick et l'environnement.

S'entraîner

QCM de connaissances

- 1 Chez les métazoaires, les échanges gazeux respiratoires :
 - a. Ont lieu uniquement au niveau de la partie antérieure du corps.
 - b. Ont lieu au niveau de surfaces d'échanges, spécialisées ou non.
 - c. Sont indépendants des contraintes du milieu de vie.
 - d. Sont en relation avec l'activité métabolique de l'organisme.
- 2 À propos de la convection des fluides :
 - a. Elle permet d'optimiser les flux diffusifs.
 - b. Elle présente des convergences selon les milieux de vie.
 - c. Elle se fait toujours à contre-courant entre l'extérieur et l'intérieur.
 - d. Elle n'a aucun coût énergétique.
- 3 À propos des branchies :
 - a. Elles sont présentes chez tous les animaux aquatiques.
 - b. Chez les téléostéens, elles reçoivent du sang artériel riche en CO_2 .
 - c. Elles sont toujours associées à une circulation à contre-courant.
 - d. Elles sont soutenues grâce à la forte viscosité de l'eau.
- 4 À propos du dioxygène dans le milieu de vie :
 - a. Sa concentration est de 21 % environ dans l'air atmosphérique.
 - b. Sa pression partielle diminue quand l'altitude augmente.
 - c. Sa concentration dans l'eau augmente avec la température.
 - d. Sa concentration est plus élevée dans l'eau de mer que dans l'eau douce (à la même température).

QCM à partir de documents

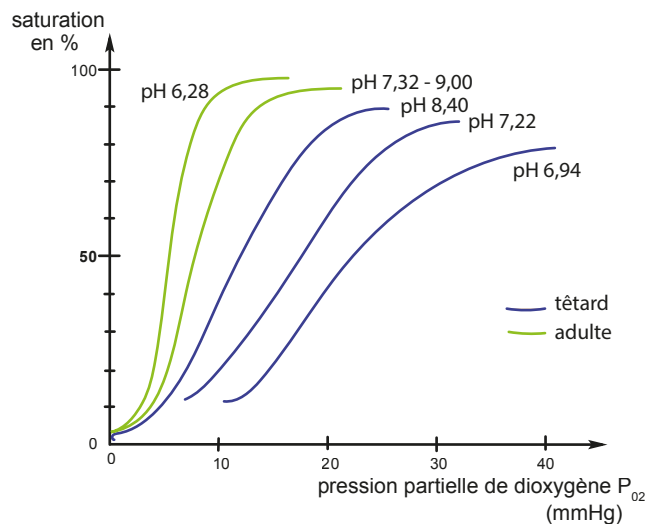


Figure 3.16 Courbes de dissociation de l'oxygène du sang du têtard de grenouille par rapport à l'adulte (D'après R. Gilles et al.).

- 1 La P_{50} est plus faible pour le têtard que pour l'adulte. Cela signifie que l'hémoglobine de têtard :
 - a. Est moins saturée en O_2 que celle de la grenouille pour une pression partielle donnée.
 - b. Est plus affine pour l' O_2 que celle de la grenouille.
 - c. Est moins sensible aux variations de pH que celle de la grenouille.
 - d. N'a pas une cinétique allostérique.
- 2 Ceci est à mettre en relation :
 - a. Avec la faible disponibilité de O_2 dans l'eau par rapport à l'air.
 - b. Avec les fortes variations de pH observées dans l'eau.
 - c. Avec la forte viscosité de l'eau.
 - d. Avec la forte teneur en eau du milieu.
- 3 Si l'on compare les courbes de saturation de l'adulte et du têtard :
 - a. Le pH n'a d'effet ni sur l'un ni sur l'autre.
 - b. L'effet du pH est inversé.
 - c. L'effet Haldane est responsable des variations entre l'adulte et le têtard.

Questions de synthèse courte

- 1 Échanges gazeux respiratoires et milieu de vie.
- 2 Comparer respiration pulmonaire et respiration trachéenne.
- 3 L'hématie, une cellule spécialisée.

Sujets sur documents (analyse et mise en relation)

Exercice 1 Effet de la température sur l'hémoglobine

Comparaison du comportement de l'hémoglobine de mammouth laineux et de l'éléphant d'Asie en fonction de la température

(D'après le sujet Biologie B, concours Agro-Véto 2012)

On souhaite comparer le comportement de l'hémoglobine de deux éléphantidés, le mammouth laineux (*Mammuthus primigenius*) qui a colonisé les hautes latitudes entre 2 et 1,2 millions d'années au moment des périodes glaciaires, et l'éléphant d'Asie (*Elephas indicus*), une espèce vivant en zone tropicale. On sait que chez des mammifères vivant dans des environnements très froids, la température de la peau, surtout celle des pattes, peut descendre largement en dessous de la température interne qui est maintenue constante, en général proche de 37 °C. On synthétise ces deux hémoglobines grâce à des techniques de génie génétique, en utilisant les données du séquençage d'un ADN extrait d'un spécimen de mammouth laineux sibérien (daté d'il y a 43 000 ans), et celles de l'ADN de l'éléphant d'Asie. On mesure in vitro la saturation en dioxygène de chacune des hémoglobines en fonction de la pression partielle en dioxygène (PO_2 exprimé en mm Hg)

Expérience 1 : L'expérience est réalisée, en absence d'effecteurs (–2,3-BPG), pour deux températures : 11 et 37 °C.

Expérience 2 : On mesure la saturation des deux hémoglobines en fonction de la pression partielle en dioxygène à 11 °C, en présence de l'effecteur 2,3 bisphosphoglycérate (+2,3-BPG). Les manipulations ont été réalisées à pH = 7. Les résultats sont donnés dans le graphe ci-dessous : éléphant d'Asie (EA) et mammouth laineux (ML).

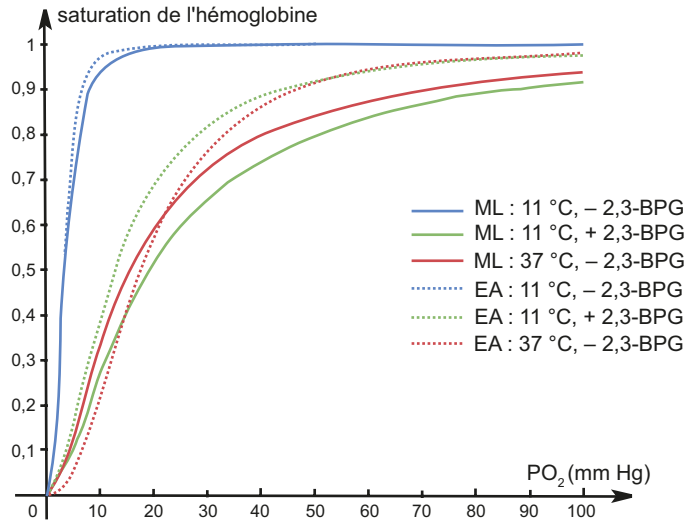


Figure 3.17 Courbes de dissociation de l'hémoglobine de l'éléphant d'Asie et du mammouth laineux dans différentes conditions.

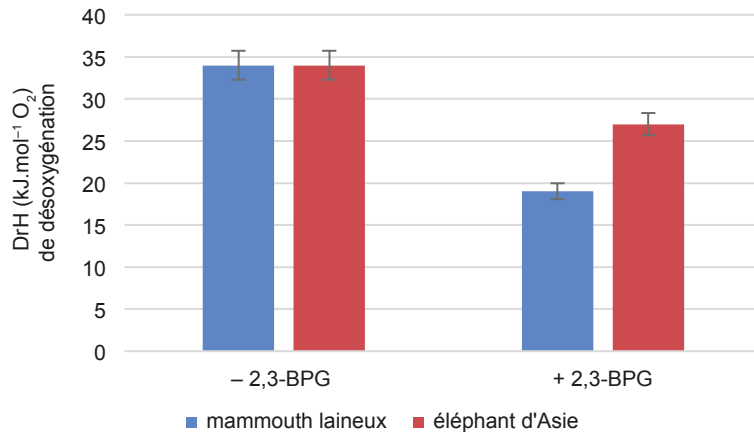


Figure 3.18 Relation entre milieu de vie et enthalpie de désoxygénation de l'hémoglobine.

La désoxygénation de l'hémoglobine est endothermique. On mesure l'enthalpie moyenne de la réaction de désoxygénation de l'hémoglobine ; elle est notée rH et exprimée en kJ.mol⁻¹ de dioxygène. La mesure est réalisée à partir d'oxyhémoglobine saturée à 100 % pour l'hémoglobine de mammouth laineux et d'éléphant d'Asie en absence ou en présence de 2,3-BPG. La valeur de rH est une valeur moyenne obtenue à partir d'expériences réalisées à 11 °C à pH 7.

- 1 Analysez les courbes obtenues pour l'expérience 1 (figure 3.17) et concluez quant à l'effet de la température sur les propriétés de ces deux hémoglobines, en absence de 2,3-BPG. Vous exploiterez les valeurs de P₅₀.
- 2 Exploitez les résultats de l'expérience 2 (figure 3.18) pour mettre en évidence l'effet cellulaire du 2,3-BPG sur ces deux hémoglobines à la température étudiée.
- 3 Dégagez l'intérêt de ces résultats.

Exercice 2 Hypoxie et altitude

Chez nombre d'espèces de mammifères, un animal vivant en plaine et transporté en altitude (hypoxie modérée) réagit par un changement de l'affinité de son hémoglobine pour O_2 . On a montré l'implication du 2,3-BPG, présent dans les globules rouges.

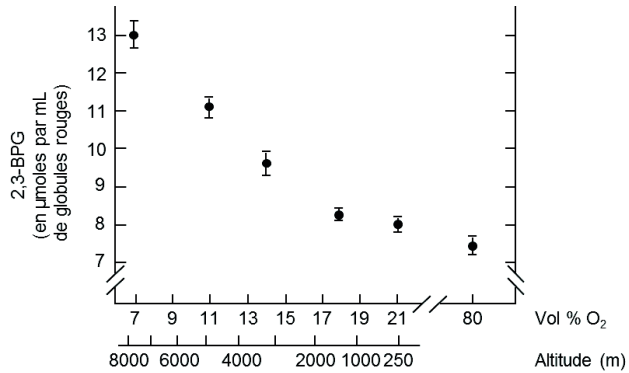


Figure 3.19 Concentration de 2,3-BPG dans les globules rouges chez des rats exposés pendant 24 heures à des conditions hypoxiques.

(Les altitudes correspondant aux concentrations en dioxygène utilisées sont précisées). Pour mimer la diminution de pression partielle en dioxygène avec l'altitude, on utilise un mélange de gaz contenant des proportions de dioxygène plus faibles que la proportion normale (21 % du volume de l'air).

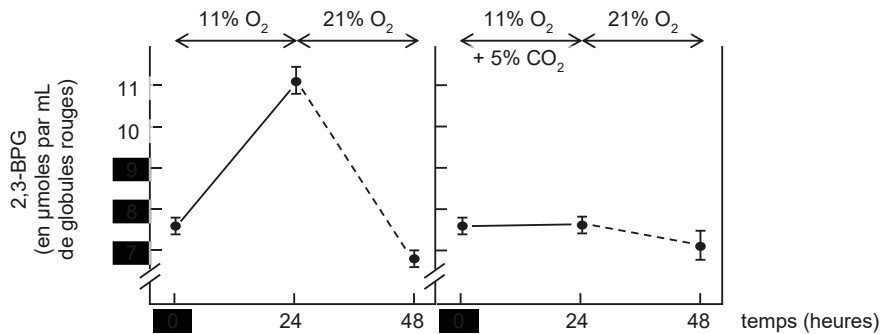


Figure 3.20 Effet du CO_2 sur l'accumulation de 2,3-BPG lors d'une hypoxie.

On soumet des rats à des conditions hypoxiques (passage de 21 % à 11 % de O_2) pendant 24 heures puis on les ramène à la situation normale (21 % de O_2). On mesure la concentration en 2,3-BPG dans les globules rouges au début et à la fin de l'épisode hypoxique, puis 24 heures après le retour à la normale. À gauche, la concentration sanguine en CO_2 est libre d'évoluer. À droite, la concentration sanguine en CO_2 est maintenue à un niveau très élevé pendant l'épisode hypoxique par un air à 5 % de CO_2 (contre 0,04 % dans l'atmosphère normale).

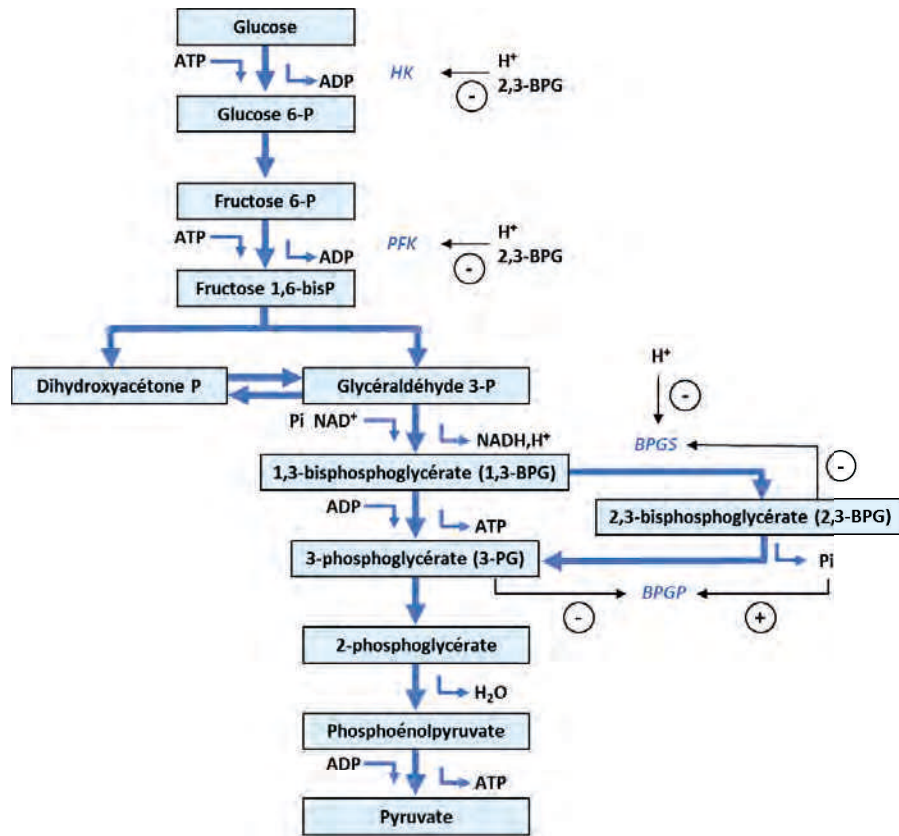
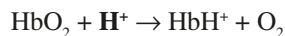
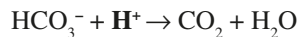


Figure 3.21 Étapes de la glycolyse dans les globules rouges et le placenta, incluant la synthèse du 2,3-BPG par la 2,3-bisphosphoglycérate synthase (BPGS) et sa dégradation par la 2,3-bisphosphoglycérate phosphatase (BPGP).

Deux enzymes clés de la glycolyse, l'hexokinase (HK) et la phosphofruktokinase (PFK) sont également indiquées. La régulation de ces enzymes par différents ions et molécules (H^+ , 2,3-BPG, 3-PG, Pi) est également indiquée.

Une des principales réactions à l'hypoxie lors du passage en altitude est l'hyperventilation (augmentation de la fréquence respiratoire et du volume courant). Cette hyperventilation entraîne une augmentation du pH sanguin (alcalose). Le pH sanguin est notamment régulé par les équilibres suivants dans le sang :



- 1 À l'aide de vos connaissances et de la [figure 3.19](#), expliquez comment un transport de la plaine vers l'altitude modifie la concentration en 2,3-BPG et l'affinité de l'hémoglobine pour le O_2 .
- 2 Expliquez comment l'hypoxie et l'hyperventilation conduisent à l'alcalose.
- 3 Quelles sont les conséquences de l'alcalose sur la concentration en 2,3-BPG dans l'hématie ?

Exercice 3 Respiration et masse corporelle chez les mammifères

On cherche à comparer certains aspects de la respiration chez des mammifères de masse différente, de la musaraigne à l'éléphant. Pour cela, on détermine la consommation de O_2 par unité de masse et unité de temps (intensité respiratoire) d'une part, et la surface alvéolaire par unité de masse corporelle d'autre part, chez des animaux d'espèces différentes. On détermine également la courbe de saturation de l'hémoglobine chez diverses espèces dans des conditions de température, pH et PCO_2 identiques. La figure 3.22 présente ces résultats.

- 1 Comment peut-on interpréter les variations d'intensité respiratoire en fonction de la masse des différentes espèces (figure 3.22a) ? On rappelle que le rapport surface/volume de l'animal diminue quand sa taille augmente.
- 2 À partir des données fournies par la figure 3.22b, analysez le rapport entre masse corporelle et surface alvéolaire chez les mammifères. Mettez en relation ces données avec celles de la figure 3.22a.
- 3 Analysez les résultats de la figure 3.22c.
- 4 En conclusion, indiquez comment les caractéristiques pulmonaires et celles de l'hémoglobine des espèces étudiées permettent d'assurer les besoins respiratoires d'espèces de mammifères de masses corporelles différentes.

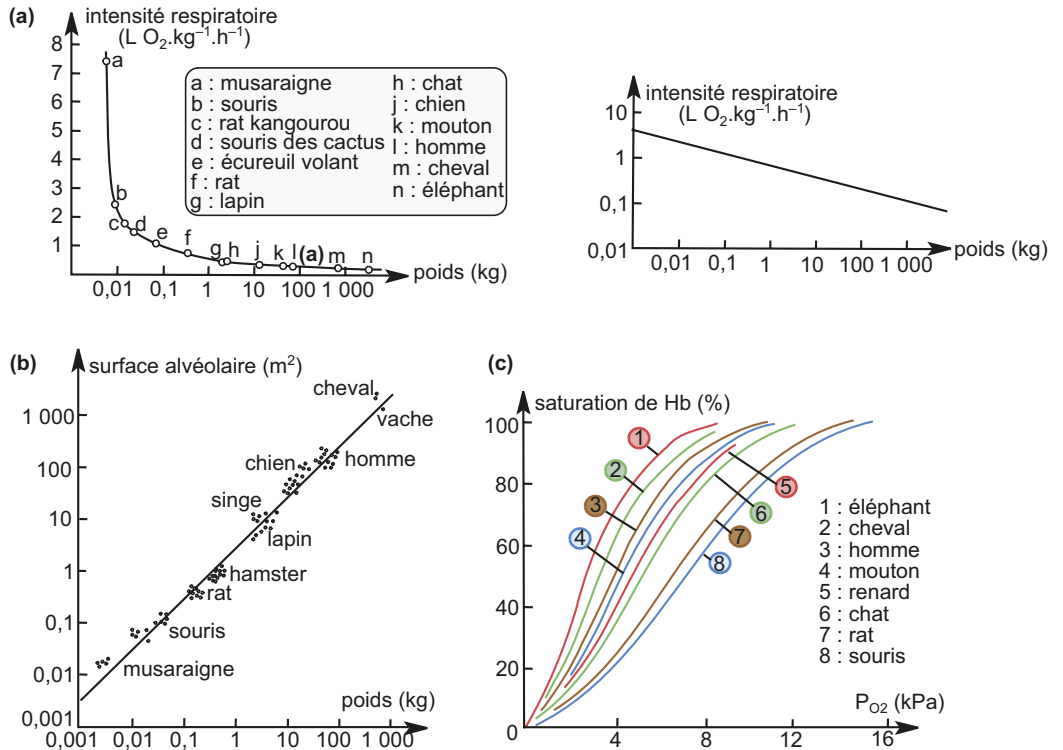


Figure 3.22 Quelques caractéristiques de la respiration chez divers mammifères.

(a) Relations entre intensité respiratoire et masse chez différents mammifères (D'après Schmidt-Nielsen, 1983, cité par R. Gilles, 2006) ; (b) relation surface alvéolaire/masse chez les mammifères (Weibel et al., dans Schmidt Nielsen, 1980) ; (c) courbes de saturation de l'hémoglobine de mammifères de tailles différentes, à température, pH et P_{CO_2} identiques (Schmit Nielsen, 1972, 1997).