



# CHAPITRE 48

## Systeme respiratoire

### Aperçu du chapitre

---

- 48.1 Les échanges gazeux à travers les surfaces respiratoires
- 48.2 Branchies, respiration cutanée et système trachéal
- 48.3 Poumons
- 48.4 Structures et mécanismes de ventilation chez les mammifères
- 48.5 Transport gazeux dans les fluides corporels

### Introduction

---

Chaque cellule du corps de l'animal doit pouvoir établir des échanges avec son environnement. Chez les organismes unicellulaires, ces échanges bidirectionnels se font directement à travers la membrane cellulaire. Dans les organismes multicellulaires, cependant, la plupart des cellules ne sont pas en contact avec l'environnement extérieur et doivent compter sur des systèmes spécialisés pour le transport et les échanges. Bien que ces systèmes contribuent à des transferts volumineux, les propriétés de transport à travers la membrane plasmique ne changent pas. Dans le règne animal, afin que les besoins de chaque cellule soient rencontrés, de nombreuses adaptations structurelles ont abouti à une augmentation substantielle des surfaces où le transport s'effectue. L'interface entre l'air de l'environnement et le sang dans les poumons des mammifères fournit un excellent exemple de l'efficacité associée à une plus grande surface. Au cours d'une simple inspiration, vous transportez, à travers 80 m<sup>2</sup> de membrane alvéolaire, des milliards de molécules d'oxygène dans vos capillaires sanguins. Dans ce chapitre et le chapitre 49, nous décrivons la respiration et la circulation, les deux systèmes qui entretiennent directement les autres systèmes d'organes et les tissus de l'organisme.

## 48.1 Les échanges gazeux à travers les surfaces respiratoires

### Objectifs

1. Décrire les échanges gazeux à travers les membranes.
2. Expliquer la loi de diffusion de Fick.
3. Comparer les stratégies évolutives pour l'optimisation de la diffusion gazeuse.

Un des défis physiologiques majeurs auxquels sont confrontés les animaux multicellulaires est l'acquisition d'oxygène en quantité suffisante avec l'élimination du dioxyde de carbone (figure 48.1). L'oxygène est utilisé dans les mitochondries pour la respiration cellulaire, un processus qui produit du  $\text{CO}_2$  comme déchet (voir chapitre 7). La respiration au niveau de l'organisme implique une série de processus que l'on ne retrouve pas au niveau cellulaire ; ils vont des mécanismes respiratoires aux échanges d'oxygène et de dioxyde de carbone dans les organes spécialisés.

Les invertébrés disposent d'une large variété d'organes respiratoires, notamment les épithéliums, les trachées et les branchies. Certains vertébrés, comme les poissons et les larves d'amphibiens, utilisent aussi des branchies ; des amphibiens adultes utilisent leur peau ou d'autres épithéliums comme organe respiratoire externe accessoire ou principal.

De nombreux amphibiens adultes, des reptiles, des oiseaux et des mammifères sont pourvus de poumons pour assurer leur respiration externe. Chez les animaux aquatiques et terrestres, l'oxygène diffuse dans le sang alors que le dioxyde de carbone s'en échappe par diffusion dans ces organes respiratoires hautement vascularisés. Dans les tissus, la



**Figure 48.1** Les éléphants de mer sont des champions de la respiration. Plongeant à de grandes profondeurs, les éléphants de mer peuvent retenir leur respiration pendant plus de deux heures, descendre et remonter rapidement, tout en supportant des plongées répétées sans souffrir de détresse respiratoire apparente.

direction de la diffusion des gaz est inversée par rapport à celle que l'on observe dans les organes respiratoires.

La mécanique, la morphologie et l'évolution des systèmes respiratoires constituent, avec les principes de la diffusion gazeuse entre le sang et les tissus, les sujets de ce chapitre.

### Les échanges gazeux impliquent une diffusion à travers des membranes

Puisque les membranes plasmiques doivent être entourées d'eau pour rester stables, l'environnement externe dans les échanges gazeux est toujours aqueux, même chez les animaux terrestres ; dans ce cas, l'oxygène de l'air se dissout dans une fine couche de liquide qui couvre les surfaces respiratoires.

Chez les vertébrés, les gaz diffusent dans la couche aqueuse couvrant les cellules épithéliales qui bordent les organes respiratoires. Le processus de diffusion est passif, assuré seulement par la différence des concentrations d' $\text{O}_2$  et de  $\text{CO}_2$  des deux côtés des membranes et leur solubilité relative dans la membrane plasmique. Pour les gaz dissous, la concentration est exprimée habituellement en termes de pression ; nous expliquerons cela un peu plus tard.

En général le taux de diffusion entre deux régions obéit à une relation appelée **loi de diffusion de Fick**. Pour un gaz dissous, la vitesse de diffusion ( $R$ ) est directement proportionnelle à la différence de pression  $Dp$  entre les deux côtés de la membrane et la surface ( $A$ ) à travers laquelle le gaz diffuse. En outre,  $R$  est inversement proportionnel à la distance ( $d$ ) à parcourir par le gaz. Une constante de diffusion spécifique à la molécule,  $D$ , dépend de la taille de la molécule, de la perméabilité de la membrane et de la température. La formule de la loi de Fick s'écrit comme suit :

$$R = \frac{DA\Delta p}{d}$$

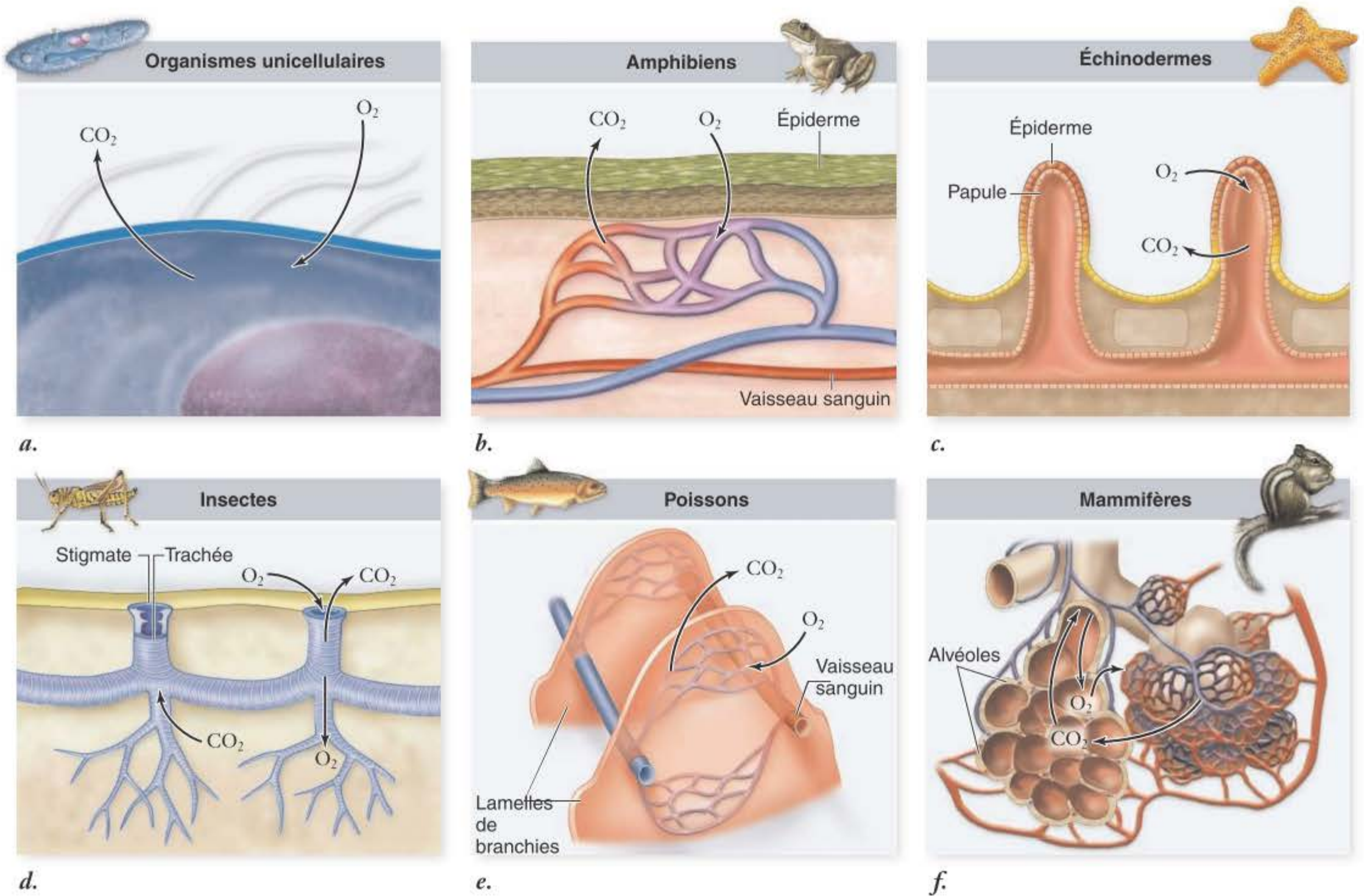
Les changements majeurs dans le mécanisme de respiration qui sont survenus durant l'évolution des animaux (voir figure 48.1) ont eu tendance à optimiser la vitesse de diffusion. En examinant la loi de Fick, on constate que la sélection naturelle peut optimiser  $R$  en favorisant des modifications qui (1) augmentent la surface,  $A$ , (2) qui réduisent la distance,  $d$ , ou (3) qui augmentent la différence de concentration,  $Dp$ . Au cours de l'évolution des systèmes respiratoires, tous ces facteurs ont été adaptés.



**Analyse de données** Qu'est-ce qui augmenterait le plus le taux de diffusion, agrandir la surface de la membrane ou amplifier la différence de pression des deux côtés de la membrane ?

### L'évolution a maximisé la diffusion gazeuse

Les taux d'oxygène requis par la respiration cellulaire ne peuvent plus être obtenus par la seule diffusion lorsque la distance à parcourir dépasse environ 0,5 mm. Cette restriction limite sérieusement la taille des organismes qui obtiennent leur oxygène entièrement par diffusion directe à partir de l'environnement. Les bactéries, les archées et les protistes sont suffisamment petits pour qu'une telle diffusion suffise, même dans certaines formes coloniales (figure 48.2a), mais la plupart des animaux multicellulaires requièrent des adaptations structurelles pour favoriser les échanges gazeux.



**Figure 48.2** Les différents types d'échange gazeux dans le règne animal. *a.* Les gaz diffusent directement dans les organismes unicellulaires. *b.* La plupart des amphibiens et de nombreux autres animaux ont une respiration transcutanée. Des amphibiens sont pourvus de poumons. *c.* Chez les échinodermes, la surface respiratoire est accrue par des projections tubulaires (papules). *d.* Les insectes respirent par un système trachéal étendu. *e.* Les branchies des poissons fournissent une vaste surface respiratoire et un échange à contre-courant. *f.* Les alvéoles des poumons mammaliens offrent une surface respiratoire étendue, mais ne permettent pas les échanges par contre-courant. L'air inhalé contient du  $\text{CO}_2$ , mais le taux est plus élevé dans les poumons; aussi, plus de  $\text{CO}_2$  est exhalé qu'inhalé; de même le taux d' $\text{O}_2$  est plus élevé dans l'air frais, d'où l'influx d' $\text{O}_2$ .

### Augmenter la différence de concentration en oxygène

La plupart des phylums d'invertébrés sont dépourvus d'organes respiratoires spécialisés, mais ils ont acquis des moyens d'améliorer la diffusion. De nombreux organismes créent un courant aqueux qui remplace, de manière continue, l'eau qui couvre les surfaces respiratoires; souvent, ce sont des battements ciliaires qui produisent ce mouvement. En raison de ce courant aqueux permanent, la concentration externe d'oxygène ne diminue pas malgré la diffusion. Certaines des molécules d'oxygène qui passent dans l'organisme sont extraites de l'eau environnante, mais l'eau appauvrie en oxygène est continuellement remplacée. Ceci maximise la différence de concentration, le  $Dp$  de l'équation de Fick.

### Augmenter la surface et diminuer la distance

D'autres invertébrés plus avancés, les mollusques, les arthropodes et les échinodermes, ainsi que les vertébrés, possèdent des organes respiratoires, comme des branchies, des trachées et des poumons, qui augmentent la surface utile à la diffusion (voir figure 48.2). Ces adaptations

rapprochent également l'environnement externe, l'eau ou l'air, du liquide interne, le sang ou l'hémolymphe, qui parcourt en général tout le corps. Les organes respiratoires augmentent ainsi le taux de diffusion en agrandissant la surface ( $A$ ) et en réduisant la distance ( $d$ ) à parcourir par les gaz.

### Synthèse 48.1

Les gaz doivent être dissous afin de pouvoir diffuser à travers les membranes. La direction de la diffusion est imposée par la différence de concentration (gradient) entre les deux côtés. Selon la loi de Fick, la vitesse de diffusion est accélérée par une augmentation de la différence de pression et de la surface de membrane et diminuée par une plus grande distance à parcourir. Les stratégies de l'évolution ont donc eu pour but d'augmenter le gradient et la surface et de réduire la distance que les gaz doivent parcourir.

- Quel est le facteur modifié par les battements ciliaires continus ?

## 48.2 Branchies, respiration cutanée et système trachéal

### Objectifs

1. Décrire le mode d'action des branchies.
2. Expliquer l'avantage du flux à contre-courant.

Les **branchies** sont des extensions tissulaires spécialisées qui se projettent dans l'eau. Les branchies peuvent être simples, comme dans les papules des échinodermes (figure 48.2c), ou complexes, comme dans les branchies très tortueuses des poissons (figure 48.2e). La forte augmentation de la surface de diffusion que les branchies offrent permet aux organismes aquatiques d'extraire beaucoup plus d'oxygène de l'eau que ce qui serait possible par leur seule surface corporelle. Dans cette section nous nous concentrons sur les branchies chez les vertébrés.

D'autres surfaces humides externes sont également impliquées dans les échanges gazeux chez certains vertébrés et les invertébrés. Par exemple, les échanges gazeux à travers la peau sont une stratégie courante dans de nombreux groupes d'amphibiens.

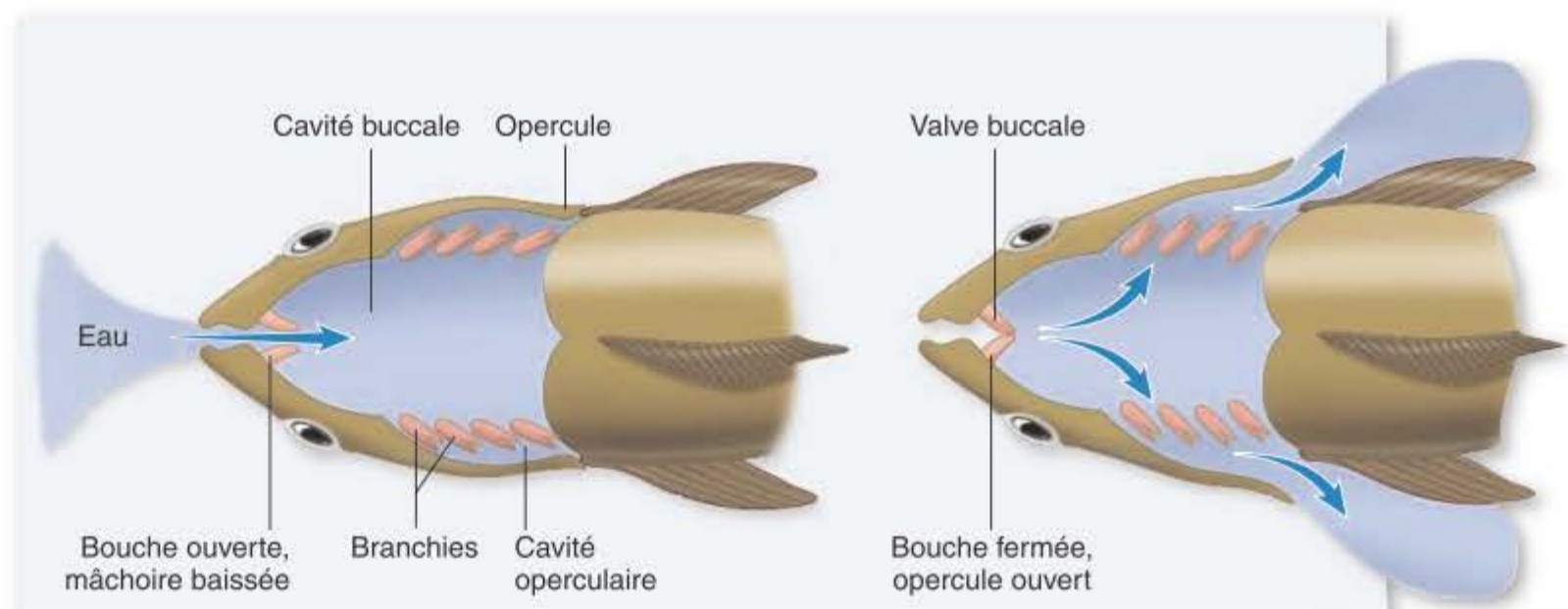
Les arthropodes terrestres comme les insectes ont adopté un autre système : leurs trachées permettent des échanges gazeux à travers leur exosquelette (figure 48.2d).

### Les poissons et les larves d'amphibiens sont pourvus de branchies externes

Les branchies externes ne sont pas enfermées dans des structures corporelles. Des vertébrés dotés de branchies externes sont, par exemple, les larves de nombreux poissons et amphibiens, ainsi que des amphibiens, comme l'axolotl, qui conserve des caractères larvaires durant toute sa vie (figure 48.3).

Un des désavantages des branchies extérieures est la nécessité d'une constante agitation requise pour assurer un contact avec de l'eau riche en oxygène. Les branchies fortement ramifiées offrent, toutefois, une résistance significative au mouvement, ce qui rend cette forme de respiration inefficace, sauf chez les animaux plus petits. Un autre désavantage est la fragilité de l'épithélium dont la minceur est nécessaire aux échanges gazeux ; les branchies externes sont facilement endommagées.

**Figure 48.4** Comment la plupart des poissons osseux respirent. Les branchies sont suspendues entre la cavité buccale (la bouche) et la cavité operculaire. La respiration se déroule en deux phases. La valve buccale est ouverte et la mâchoire est baissée, ce qui amène l'eau dans la cavité buccale pendant que la cavité operculaire est fermée. La valve buccale se ferme et l'opercule s'ouvre, ce qui entraîne l'eau à travers les branchies vers l'extérieur.



**Figure 48.3** Certains amphibiens ont des branchies externes. Des amphibiens aquatiques, les larves et certaines espèces qui passent leur vie entière dans l'eau comme cet axolotl utilisent des branchies externes, pour extraire l'oxygène de l'eau.



### Les chambres branchiales protègent les branchies chez certains invertébrés

Chez d'autres types d'animaux aquatiques, des *chambres branchiales* spécialisées se sont développées ; elles permettent à l'eau de passer sur les branchies immobiles. Les mollusques, par exemple, ont une *cavité palléale* qui communique avec l'extérieur et qui contient les branchies. Les contractions de la paroi musculaire de la cavité palléale permettent l'aspiration et l'expulsion de l'eau à travers le siphon exhalant (voir chapitre 34).

Chez les crustacés, la chambre branchiale est située entre la masse corporelle et l'exosquelette de l'animal. Cette chambre contient des branchies et s'ouvre à la surface sous un membre. Le mouvement du membre attire l'eau dans la chambre branchiale, créant ainsi un courant sur les branchies.

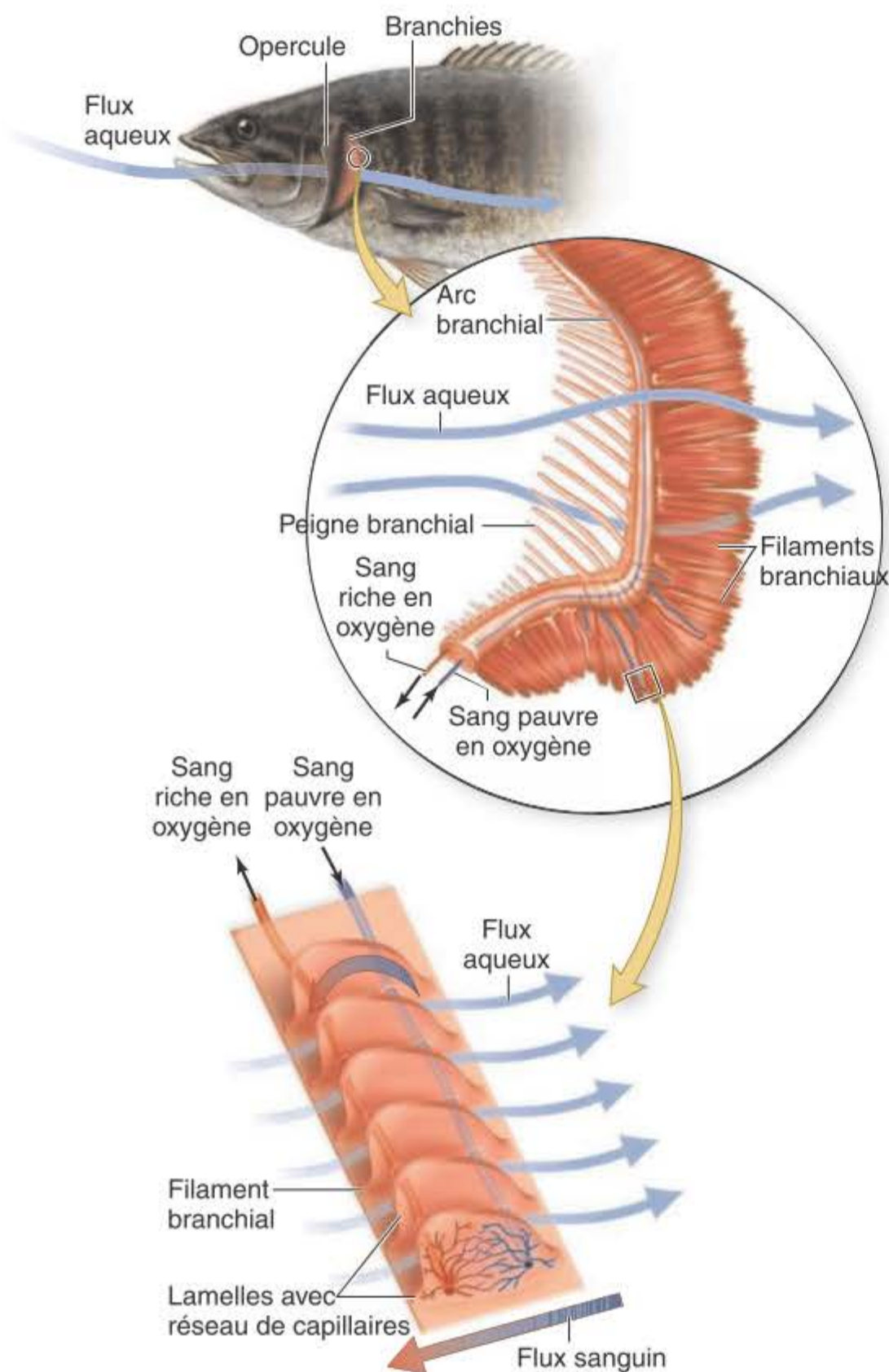
### Les branchies des poissons osseux sont couvertes d'un opercule

Les branchies des poissons osseux sont situées entre la cavité orale, parfois appelée cavité buccale (bouche), et les *cavités operculaires* où les branchies sont abritées (figure 48.4). Les deux types de cavité fonctionnent comme des pompes qui s'agrandissent alternativement afin d'aspirer l'eau dans la bouche, de la faire passer sur les branchies et de l'expulser à travers les opercules ouverts.

Certains poissons osseux qui nagent continuellement, comme le thon, ont des opercules pratiquement immobiles. Ces poissons nagent avec leur bouche partiellement ouverte, ce qui force l'eau à passer en permanence sur les branchies ; c'est une forme de *ventilation forcée*. La plupart des poissons osseux, cependant, ont des opercules souples qui permettent une activité de pompage. Par exemple, le rémora, un poisson qui se fixe au dos d'un requin, utilise la respiration forcée pendant que le requin nage, mais recourt au pompage au moyen de ses opercules lorsque le requin est immobile.

Il y a entre trois et sept arcs branchiaux de chaque côté de la tête du poisson. Chaque arc branchial est composé de deux rangées de *filaments branchiaux*, et chaque filament branchial contient des plaques membraneuses minces, ou *lamelles*, qui sont suspendues dans le courant aqueux (figure 48.5). L'eau passe sur les lamelles dans une direction seulement.

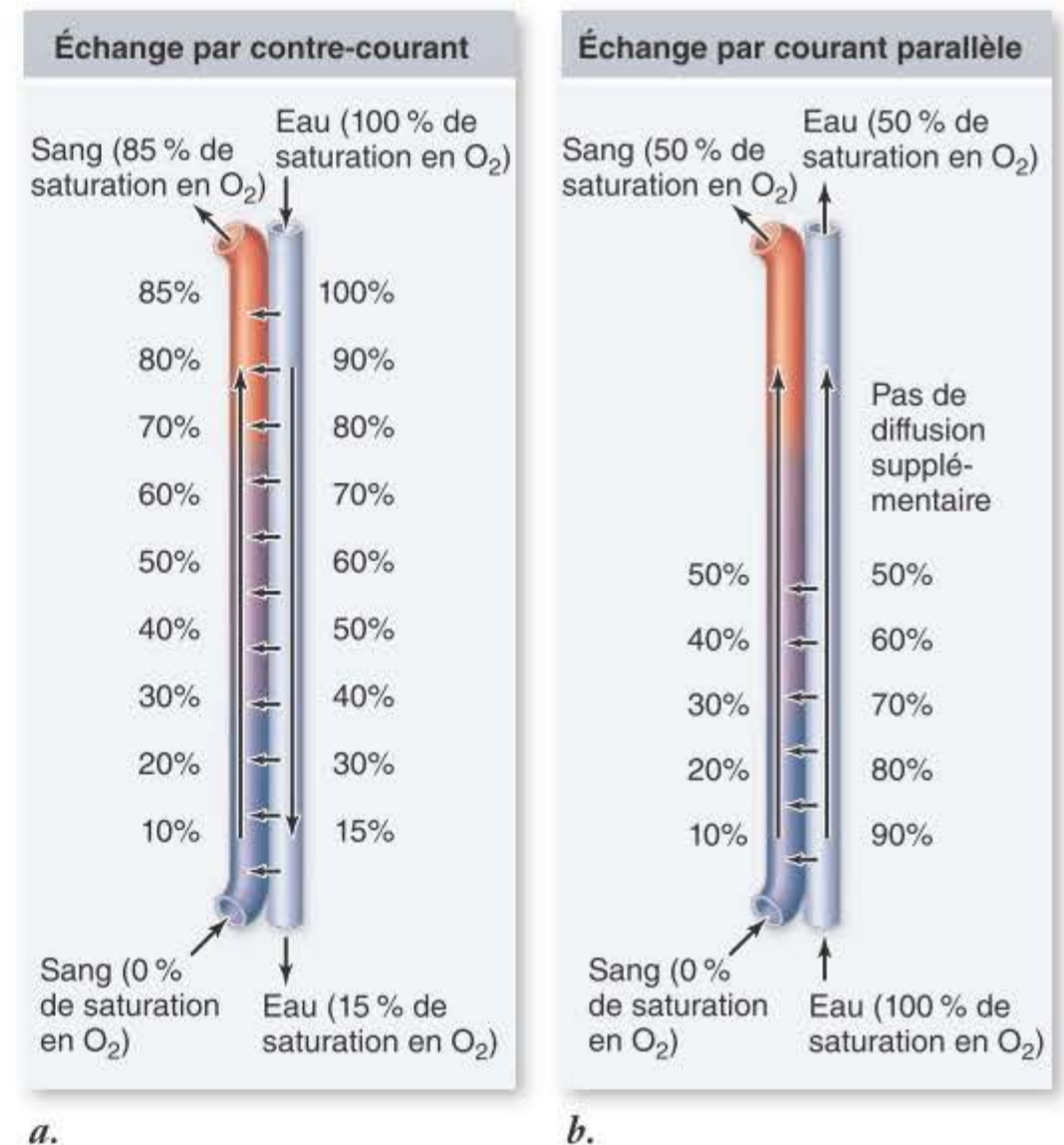
Dans chaque lamelle, le sang coule dans une direction qui est *opposée* à la direction du mouvement de l'eau. Ce processus est appelé



**Figure 48.5 Structure d'une branchie de poisson.** L'eau passe à partir de l'arc branchial sur les filaments (de gauche à droite sur le schéma), puis entre les lamelles toujours en direction opposée à la direction du flux sanguin à l'intérieur des lamelles. Le succès de la fonction branchiale dépend de manière critique de ce flux à contre-courant de l'eau et du sang.

**flux à contre-courant** ; il optimise l'oxygénation du sang en augmentant le gradient de concentration de l'oxygène le long de la voie de diffusion, accroissant ainsi le  $D_p$  de la loi de diffusion de Fick. La figure 48.6a montre les avantages d'un système de flux à contre-courant. Celui-ci assure qu'un gradient de concentration d'oxygène persiste entre le sang et l'eau sur toute la longueur des lamelles des branchies. Ce qui permet à l'oxygène de poursuivre sa diffusion tout au long des lamelles, si bien que le sang quittant les branchies est presque aussi riche en oxygène que l'eau parvenant aux branchies.

Si le sang et l'eau coulaient dans la même direction, le flux serait *parallèle* (figure 48.6b). Dans ce cas, la différence de concentration à travers les lamelles branchiales tomberait rapidement avec le passage de



**Figure 48.6 Échange par contre-courant.** Ce processus d'oxygénation du sang est le plus efficace de tous ceux qui sont connus dans la nature. Lorsque le sang et l'eau coulent en directions opposées (a.), la différence initiale de concentration d'oxygène entre l'eau et le sang est faible, mais suffisante pour que l'O<sub>2</sub> diffuse de l'eau vers le sang. Pendant que l'oxygène diffuse dans le sang et augmente sa concentration sanguine, le sang rencontre l'eau avec des concentrations d'oxygène encore plus élevées. À chaque point, la concentration d'oxygène est plus élevée dans l'eau, si bien que la diffusion continue. Dans cet exemple, le sang atteint une concentration d'O<sub>2</sub> de 85 %. Lorsque le sang et l'eau coulent dans la même direction (b.), l'O<sub>2</sub> peut diffuser de l'eau dans le sang rapidement au début, mais le taux de diffusion ralentit avec la diffusion croissante de l'oxygène de l'eau vers le sang, jusqu'à ce que finalement les concentrations d'oxygène dans l'eau et dans le sang s'égalisent. Dans cet exemple, la concentration d'O<sub>2</sub> dans le sang ne peut excéder 50 %.

**Analyse de données** Dans le système d'échange à contre-courant, où le long du vaisseau sanguin l'oxygène diffuserait-il le plus de l'eau dans le sang ? Où cela surviendrait-il dans le système d'échange par courant parallèle ?

l'oxygène de l'eau vers le sang, et la diffusion nette d'oxygène cesserait, les concentrations dans l'eau et dans le sang ayant atteint la même valeur.

En raison des échanges gazeux à contre-courant, les branchies des poissons sont les plus efficaces de tous les organes respiratoires.

## Une respiration cutanée requiert une humidité constante

L'oxygène et le dioxyde de carbone peuvent diffuser à travers des surfaces cutanées (peau) chez certains vertébrés (voir figure 48.2b). Le plus souvent, ces vertébrés sont aquatiques, comme les amphibiens et certaines tortues de mer, et ils ont des surfaces de peau mince très vascularisées. Le processus d'échange d'oxygène et de dioxyde de carbone à travers la peau est appelé **respiration cutanée**. Chez les amphibiens, elle est complète, et parfois remplace, l'activité pulmonaire. Bien que rares, certains amphibiens terrestres, comme les salamandres pléthodontides, recourent exclusivement à la respiration cutanée.

Les reptiles terrestres ont une peau sèche, dure et écailleuse qui non seulement prévient la dessiccation, mais empêche aussi toute respiration cutanée, qui est utilisée par les amphibiens. Certains reptiles aquatiques ont, cependant, la capacité de respirer à travers la peau. Par exemple, les tortues marines à carapace molle peuvent rester submergées et inactives dans des sédiments de rivière durant des heures sans avoir à ventiler leurs poumons. À ce niveau d'activité, la respiration cutanée à travers la peau qui couvre la gorge procure assez d'oxygène aux tissus. La tortue commune, dite de Floride, utilise la respiration cutanée pour lui permettre de rester submergée. Durant l'hiver, ces tortues marines peuvent rester submergées durant de nombreux jours sans respiration aérienne.

## Les arthropodes respirent par le système trachéal

Les arthropodes n'ont pas un organe respiratoire unique. Le système respiratoire de la plupart des arthropodes terrestres consiste en petits conduits aériens couverts de cuticule et ramifiés, appelés *trachées* (voir figure 48.2d). Ces trachées, qui se ramifient finalement en trachéoles très petites, sont une série de tubes qui assurent les transferts gazeux à travers tout le corps. Les trachéoles sont en contact direct avec les cellules individuelles et l'oxygène diffuse directement à travers les membranes plasmiques.

L'air passe dans la trachée par des pores spéciaux dans l'exosquelette, appelés *stigmates*, qui, chez la plupart des arthropodes terrestres, peuvent être ouverts et fermés par des valves. La capacité de prévenir la perte aqueuse par fermeture des stigmates a été une adaptation essentielle qui a facilité l'invasion de la terre ferme par les arthropodes.

### Synthèse 48.2

Les branchies sont des structures très divisées fournissant une vaste surface pour les échanges gazeux. Dans le flux à contre-courant, le sang dans les branchies coule dans une direction opposée à celle de l'eau afin de maintenir un gradient et de maximiser les échanges gazeux. Certains amphibiens recourent à la respiration cutanée. Un système trachéal très ramifié a évolué chez les arthropodes, et a été pourvu de valves comme adaptation à la vie terrestre.

- Quelles sont les dispositions anatomiques nécessaires pour un système de flux à contre-courant ?

### Objectifs

1. Expliquer pourquoi les poumons sont plus efficaces dans l'air que les branchies.
2. Comparer les mécanismes respiratoires des amphibiens et des reptiles.
3. Décrire le cycle respiratoire des oiseaux.

Malgré la grande efficacité des branchies comme organes respiratoires dans un environnement aquatique, elles ont été remplacées chez les animaux terrestres pour deux raisons principales.

1. **L'air offre moins de support que l'eau.** Les fines lamelles membraneuses des branchies ne disposent pas de support structural interne et dépendent de l'eau pour leur soutien. Un poisson hors de l'eau, bien qu'il soit exposé à plus d'oxygène, suffoque rapidement parce que ses branchies s'affaissent et forme une masse tissulaire dans laquelle la surface de diffusion est fortement réduite. Contrairement aux branchies, les passages aériens internes, comme les trachées et les poumons, restent ouverts, parce que le corps lui-même fournit le support structural nécessaire.
2. **L'eau s'évapore.** L'air atmosphérique est rarement saturé de vapeur d'eau, sauf immédiatement après une forte pluie. En conséquence, les organismes terrestres qui sont entourés d'air cèdent continuellement de l'eau à l'atmosphère. Les branchies perdraient beaucoup trop d'eau en raison de leur vaste surface.

Le poumon minimise l'évaporation en déplaçant l'air à travers un passage tubulaire ramifié. Le système trachéal des arthropodes utilise également une tubulure interne pour minimiser l'évaporation.

L'air aspiré dans les voies respiratoires devient saturé en vapeur d'eau avant d'atteindre les régions internes du poumon. Dans ces zones, une membrane mince et humide permet les échanges gazeux. Contrairement au flux unidirectionnel de l'eau qui est si efficace dans la fonction respiratoire des branchies, l'air entre et sort par les mêmes conduits aériens, un système à courant bidirectionnel. Les oiseaux ont un système respiratoire exceptionnel, comme nous le décrirons plus loin.

## La respiration aérienne tire avantage de la pression partielle des gaz

L'air sec contient 78,09 % d'azote, 20,95 % d'oxygène, 0,93 % d'argon et d'autres gaz inertes et 0,03 % de dioxyde de carbone. Les courants de convection permettent à l'air de maintenir une composition constante à des altitudes d'au moins 100 kilomètres, bien que la *quantité* d'air présent (le nombre de molécules) diminue avec l'altitude.

En raison de la force de gravité, l'air exerce une pression vers le bas sur les objets qui se trouvent sous lui. Un appareil qui mesure la pression de l'air est appelé un *baromètre*, et 760 mm Hg est la pression barométrique de l'air au niveau de la mer. Une pression de 760 mm Hg est aussi définie comme une atmosphère (1,0 atm) de pression.

Chaque type de gaz contribue à la pression atmosphérique totale selon sa proportion dans l'ensemble. La contribution de chaque gaz est

appelée **pression partielle** et est indiquée par  $P_{N_2}$ ,  $P_{O_2}$  et  $P_{CO_2}$ , etc. Au niveau de la mer, les pressions partielles de  $N_2$ ,  $O_2$  et  $CO_2$  sont :

$$P_{N_2} = 760 \times 79,02 \% = 600,6 \text{ mm Hg}$$

$$P_{O_2} = 760 \times 20,95 \% = 159,2 \text{ mm Hg}$$

$$P_{CO_2} = 760 \times 0,03 \% = 0,2 \text{ mm Hg}$$

Les humains ne survivent pas longtemps à des altitudes supérieures à 6 000 mètres. Bien que l'air à ces altitudes contienne encore 20,95 % d'oxygène, la pression atmosphérique n'est que d'environ 380 mm Hg, ainsi sa  $P_{O_2}$  n'est que 80 mm Hg ( $380 \times 20,95 \%$ ), la moitié seulement de la quantité d'oxygène disponible au niveau de la mer.

Dans les sections suivantes, nous décrivons la respiration pulmonaire chez les vertébrés en commençant par les reptiles et les amphibiens. Nous examinons ensuite la fonction pulmonaire chez les mammifères et les poumons très adaptés et spécialisés des oiseaux.

## Les amphibiens et les reptiles respirent de manière différente

Les poumons des amphibiens sont des évaginations du tube digestif en forme de sacs (figure 48.7). Bien que la surface interne de ces sacs soit agrandie par des plis, les amphibiens disposent de beaucoup moins de surface pulmonaire pour les échanges gazeux que les autres vertébrés terrestres. Chaque poumon d'amphibien est connecté à la partie arrière de la cavité orale, ou pharynx, l'ouverture vers chaque poumon étant contrôlée par une valve, la glotte.

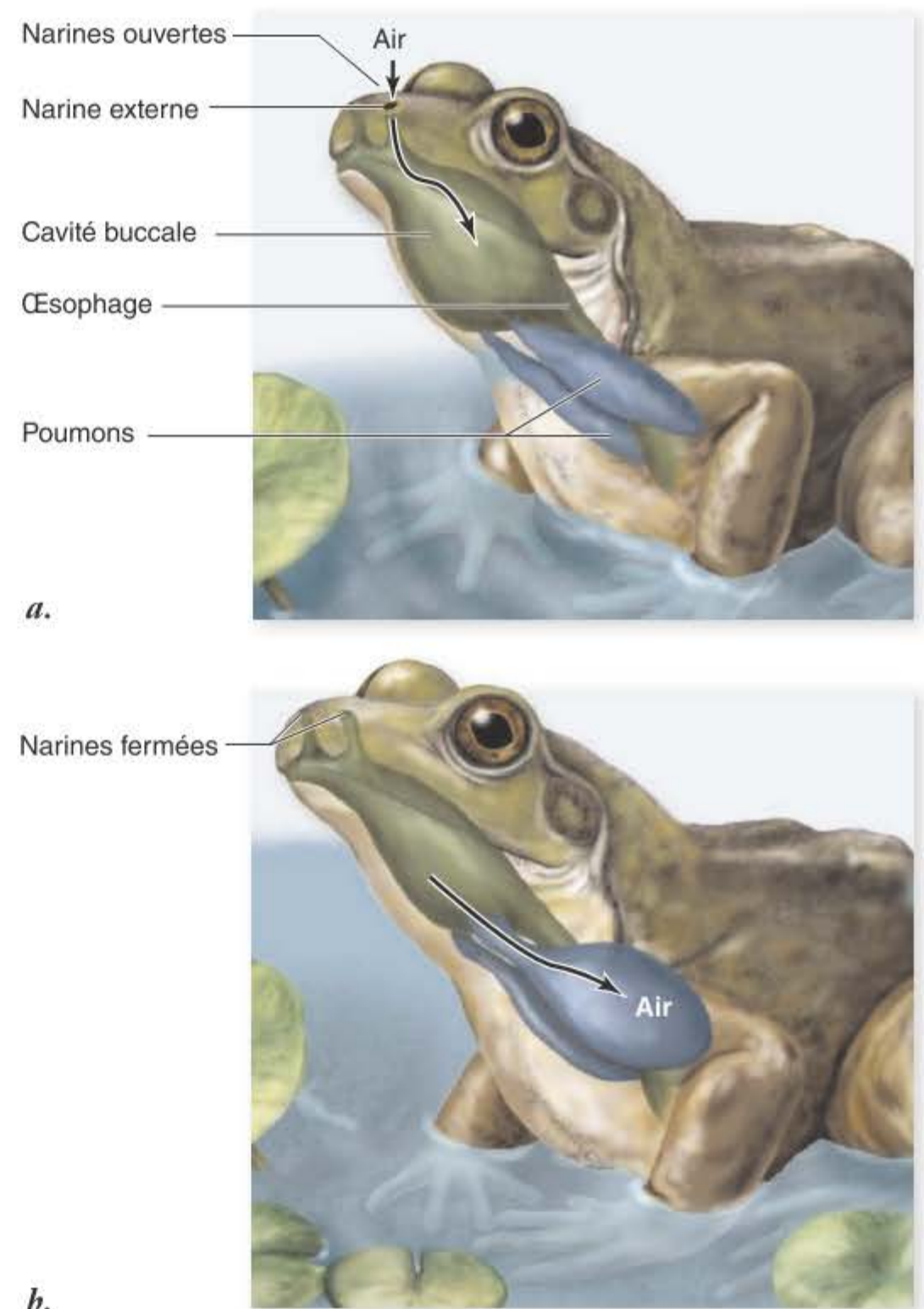
Les amphibiens ne respirent pas comme les autres vertébrés terrestres. Les amphibiens chassent l'air dans leurs poumons ; ils remplissent d'air leur cavité orale (figure 48.7a), ferment la bouche et les narines, et en élevant le plancher de leur cavité orale, ils poussent l'air dans leurs poumons. C'est le principe de la bonbonne d'air pressurisé qui sert à gonfler des ballons (figure 48.7b). C'est ce que l'on appelle la **respiration par pression positive**, comme on le pratique pour ranimer une victime en insufflant de l'air dans ses poumons par la bouche-à-bouche.

Chez la plupart des reptiles, l'animal respire par expansion musculaire de sa cage thoracique. Cette action diminue la pression pulmonaire par rapport à celle de l'atmosphère, et la plus forte pression atmosphérique déplace l'air dans les poumons. Ce type de ventilation est appelé **respiration par pression négative**. En effet, l'air est attiré à l'intérieur par l'animal, comme s'il aspirait de l'eau par une paille ; il ne pousse pas l'air comme le font les amphibiens.

## Les poumons mammaliens ont une surface fortement accrue

Les animaux endothermiques, comme les oiseaux et les mammifères, ont un taux métabolique plus élevé et ont donc besoin de plus d'oxygène (voir chapitre 7). Ces deux groupes de vertébrés disposent d'un système respiratoire plus complexe et plus efficace que celui des animaux ectothermes. L'évolution de systèmes respiratoires plus efficaces est une adaptation aux besoins accrus de la respiration cellulaire chez les endothermes.

Les poumons des mammifères contiennent des millions d'**alvéoles**, des sacs minuscules assemblés en grappes (figure 48.8). Ce qui procure à chaque poumon une énorme surface pour les échanges gazeux. Chaque alvéole est composé d'un épithélium épais d'une seule cellule, et

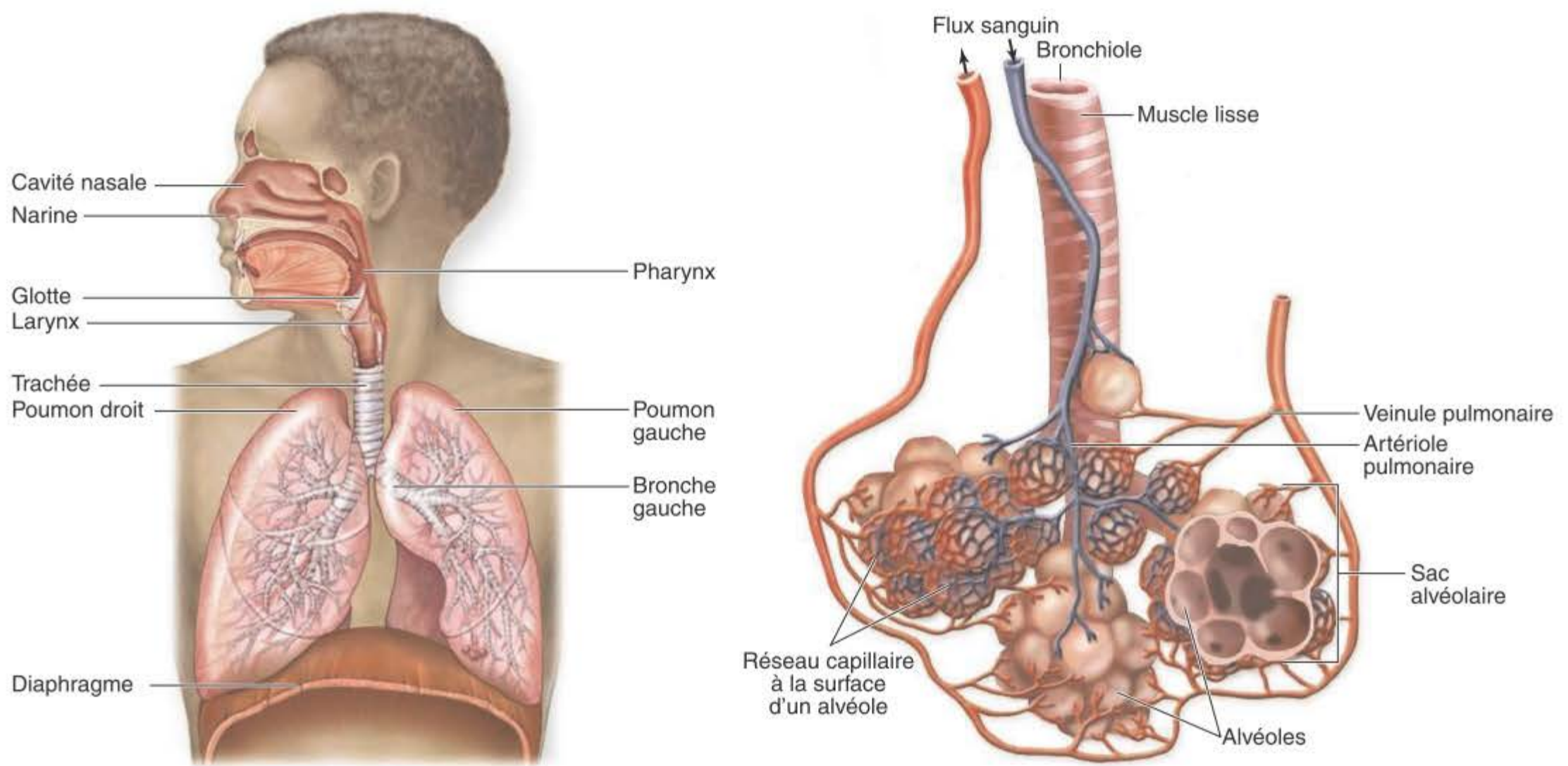


**Figure 48.7 Les poumons d'amphibiens.** Chaque poumon de cette grenouille est une évagination du tube digestif ; il se remplit d'air à la suite de la pression positive produite dans la cavité buccale. *a.* La cavité buccale se dilate et l'air afflue par les narines ouvertes. *b.* Les narines se ferment et la cavité buccale est comprimée, ce qui crée une pression positive qui remplit les poumons. Les poumons d'amphibiens sont relativement peu efficaces car ils sont dépourvus des structures pulmonaires qui procurent une vaste surface d'échange gazeux aux autres vertébrés terrestres.

est entouré par des capillaires sanguins dont la paroi ne comporte également qu'une seule couche cellulaire. Ainsi, la distance  $d$  que l'air doit parcourir par diffusion est très petite, de l'ordre de 0,5 à 1,5 mm.

L'air inhalé passe par la bouche et le nez, le pharynx, puis le larynx (la boîte vocale), où il passe par une ouverture ménagée entre les cordes vocales, la *glotte*, dans un tube consolidé par des anneaux cartilagineux en forme de C, la trachée. On utilise également le terme de *trachée* pour désigner les tubes respiratoires des arthropodes, mais il est évident que les deux types de structure ne sont pas homologues. La trachée mammalienne se divise en bronches droite et gauche, qui entrent dans les poumons et se subdivisent en bronchioles qui conduisent l'air dans les alvéoles.

Ces alvéoles sont entourés par un réseau capillaire extrêmement dense. Tous les échanges gazeux entre l'air et le sang se produisent à travers la paroi alvéolaire. Les ramifications des bronchioles et le grand nombre d'alvéoles se combinent pour augmenter la surface respiratoire, qui dépasse de loin celle des amphibiens et des reptiles. Chez l'homme, il y a environ 300 millions d'alvéoles dans chacun des deux poumons, et



**Figure 48.8** Le système respiratoire humain et la structure pulmonaire des mammifères. Dans les poumons des mammifères, des millions d'alvéoles groupés à l'extrémité des bronchioles offrent une vaste surface qui permet des échanges gazeux efficaces avec le sang.

la surface totale disponible pour la diffusion pourrait atteindre 80 mètres carrés, ou près de 42 fois la surface du corps. Des détails sur les échanges gazeux à l'interface alvéolaire avec les capillaires sanguins sont fournis dans les sections qui suivent.

### Le système respiratoire des oiseaux est un système d'écoulement hautement efficace

Le système respiratoire aviaire est une structure unique qui fournit aux oiseaux la respiration la plus efficace parmi tous les vertébrés terrestres. Contrairement au poumon mammalien, qui se termine par des alvéoles aveugles, le poumon aviaire transmet l'air à travers des conduits aériens étroits appelés parabronches, dans lesquels les gaz sont échangés. L'air y passe dans une seule direction, à la manière du flux aqueux unidirectionnel sur les branchies des poissons.

Chez les autres vertébrés terrestres, l'air frais inhalé est mélangé avec l'air vicié appauvri en oxygène qui n'a pas été exhalé lors du cycle respiratoire précédent. Les poumons des amphibiens, des reptiles et des mammifères ne sont jamais complètement vides. Chez les oiseaux, seul l'air frais entre dans les parabronches pulmonaires et l'air vicié sort des poumons par une autre voie. Le flux aérien unidirectionnel dans les parabronches d'un poumon d'oiseau est produit par l'action des sacs aériens antérieurs et postérieurs, que l'on ne trouve que dans cette classe de vertébrés (figure 48.9a). Lorsque ces sacs sont dilatés durant l'inhalation, ils captent l'air et, lorsqu'ils sont comprimés durant l'exhalation, ils poussent l'air dans et à travers les poumons.

La respiration chez les oiseaux se déroule en deux cycles (figure 48.9b). Chaque cycle comporte une phase d'inspiration et une phase d'expiration, mais l'air inhalé au cours d'un cycle n'est pas exhalé avant le second cycle.

À l'inspiration, les sacs aériens antérieurs et postérieurs se dilatent. Toutefois, l'air inhalé n'entre que dans les sacs aériens postérieurs ; les antérieurs se remplissent de l'air venant des poumons. À l'expiration, l'air expulsé des sacs aériens antérieurs est exhalé, et l'air chassé des sacs aériens postérieurs entrent dans les poumons. Ce processus est répété dans le second cycle.

Le flux aérien unidirectionnel procure un second avantage : le sang circule dans les poumons d'oiseaux à un angle de 90° par rapport au flux aérien. Ce flux à contre-courant n'est pas aussi efficace que le contre-courant à 180° des branchies de poissons, mais il est capable d'extraire plus d'oxygène de l'air que ne peut le faire un poumon de mammifère.

En raison de ces adaptations respiratoires, un moineau peut voler à 6 000 mètres d'altitude, alors qu'une souris, qui a une masse corporelle et un taux métabolique semblables, mourrait rapidement du manque d'oxygène.

#### Synthèse 48.3

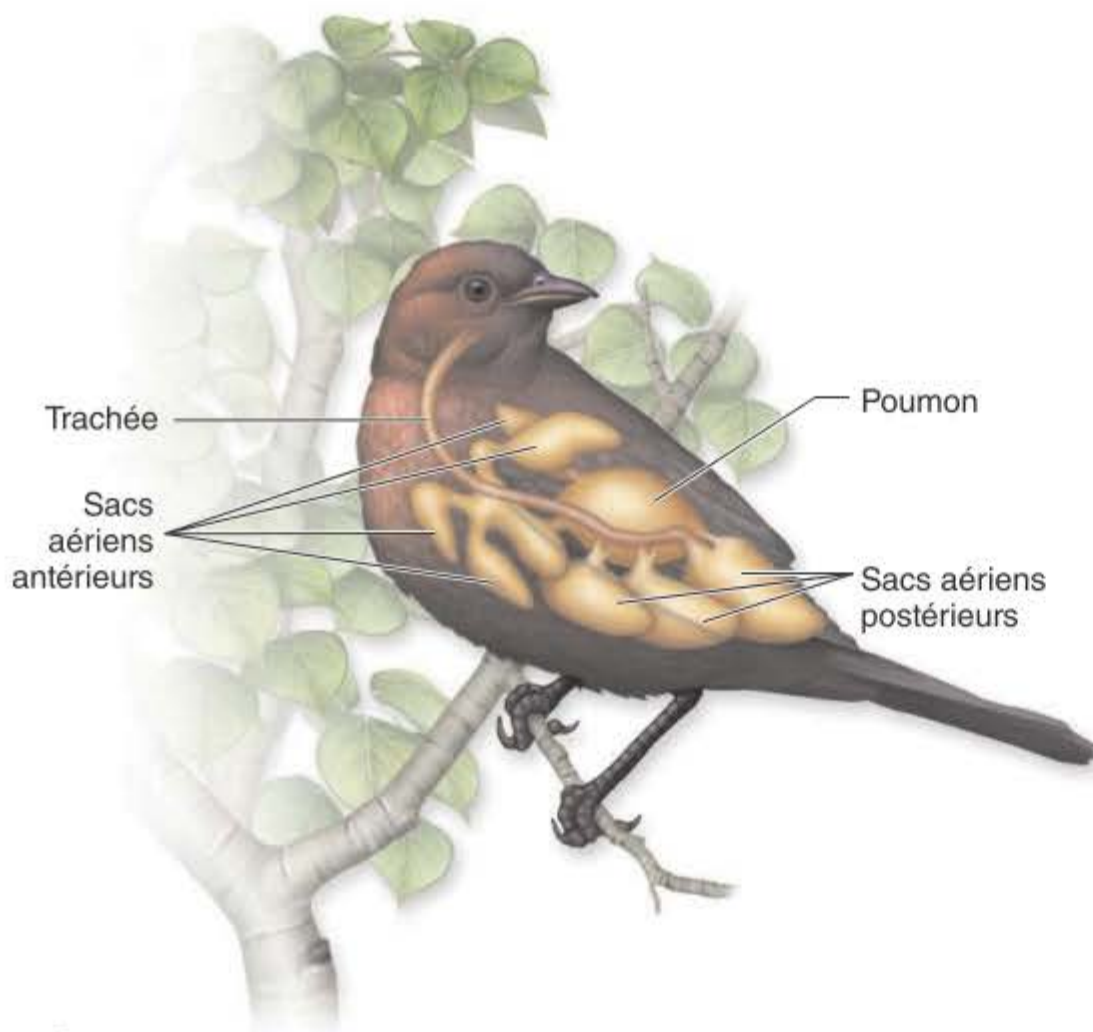
Les poumons fournissent une vaste surface pour les échanges gazeux tout en minimisant l'évaporation ; contrairement aux branchies, ils comportent des structures de support qui empêchent leur collapsus. Les amphibiens poussent l'air dans leurs poumons ; la plupart des reptiles ainsi que tous les oiseaux et tous les mammifères aspirent l'air dans leurs poumons en dilatant la cavité thoracique. Le système respiratoire des oiseaux, particulièrement efficace, est basé sur un flux aérien unidirectionnel et un flux sanguin à contre-courant.

- Quelle pression sélective aurait entraîné l'acquisition de poumons très efficaces par les oiseaux ?

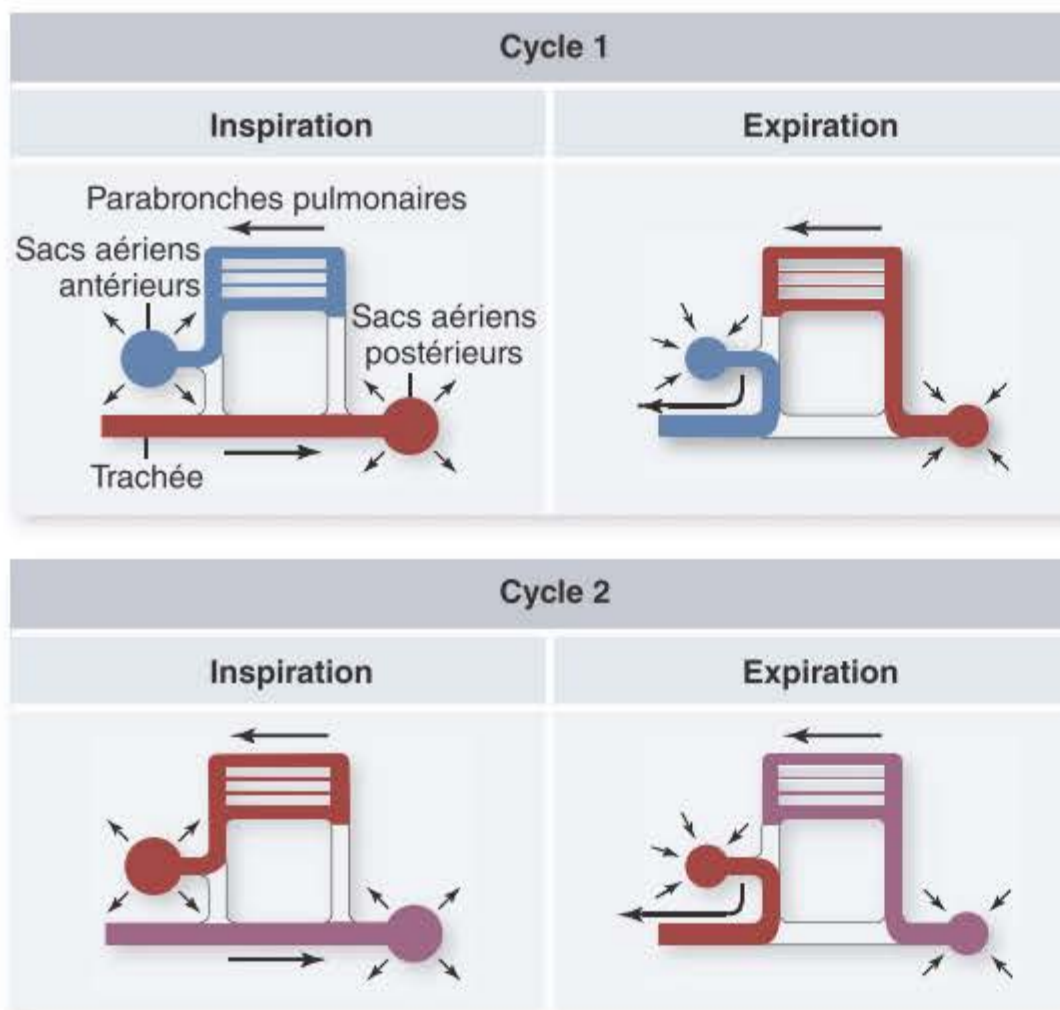
## 48.4 Structures et mécanismes de ventilation chez les mammifères

### Objectifs

1. Expliquer ce que l'on entend par espace mort anatomique.
2. Décrire comment le système nerveux régule la respiration.
3. Énumérer et caractériser les principales maladies respiratoires.



a.



b.

**Figure 48.9 Comment un oiseau respire.** a. Les oiseaux disposent de sacs aériens qui sont divisés en un groupe antérieur et en un groupe postérieur et qui s'étendent entre les organes internes et dans les os. b. La respiration se déroule en deux cycles. *Cycle 1* : l'air inhalé (en rouge) passe de la trachée dans les sacs aériens postérieurs, d'où il est ensuite expulsé dans les poumons. *Cycle 2* : l'air est aspiré des poumons dans les sacs antérieurs et expiré ensuite par la trachée. Dans les poumons, l'air suit toujours la même direction, de l'arrière vers l'avant (de droite à gauche dans ce schéma). Ces cycles se déroulent toujours simultanément; durant l'inspiration, de l'air frais entre dans les sacs postérieurs en même temps que l'air de la respiration précédente qui se trouvait dans les poumons gagne les sacs aériens antérieurs. Au cours de l'expiration, le nouvel air passe des sacs aériens postérieurs dans les poumons en même temps que l'air des sacs aériens antérieurs est rejeté hors de l'organisme. Au même moment, une autre respiration d'air inhalé (pourpre) entre dans le cycle 1.

Chaque poumon contient environ 30 milliards de capillaires, près de 100 capillaires par alvéole. Ainsi, un alvéole peut être considéré comme une bulle d'air microscopique dont la surface entière baigne dans le sang. à cette interface, les gaz sont échangés rapidement.

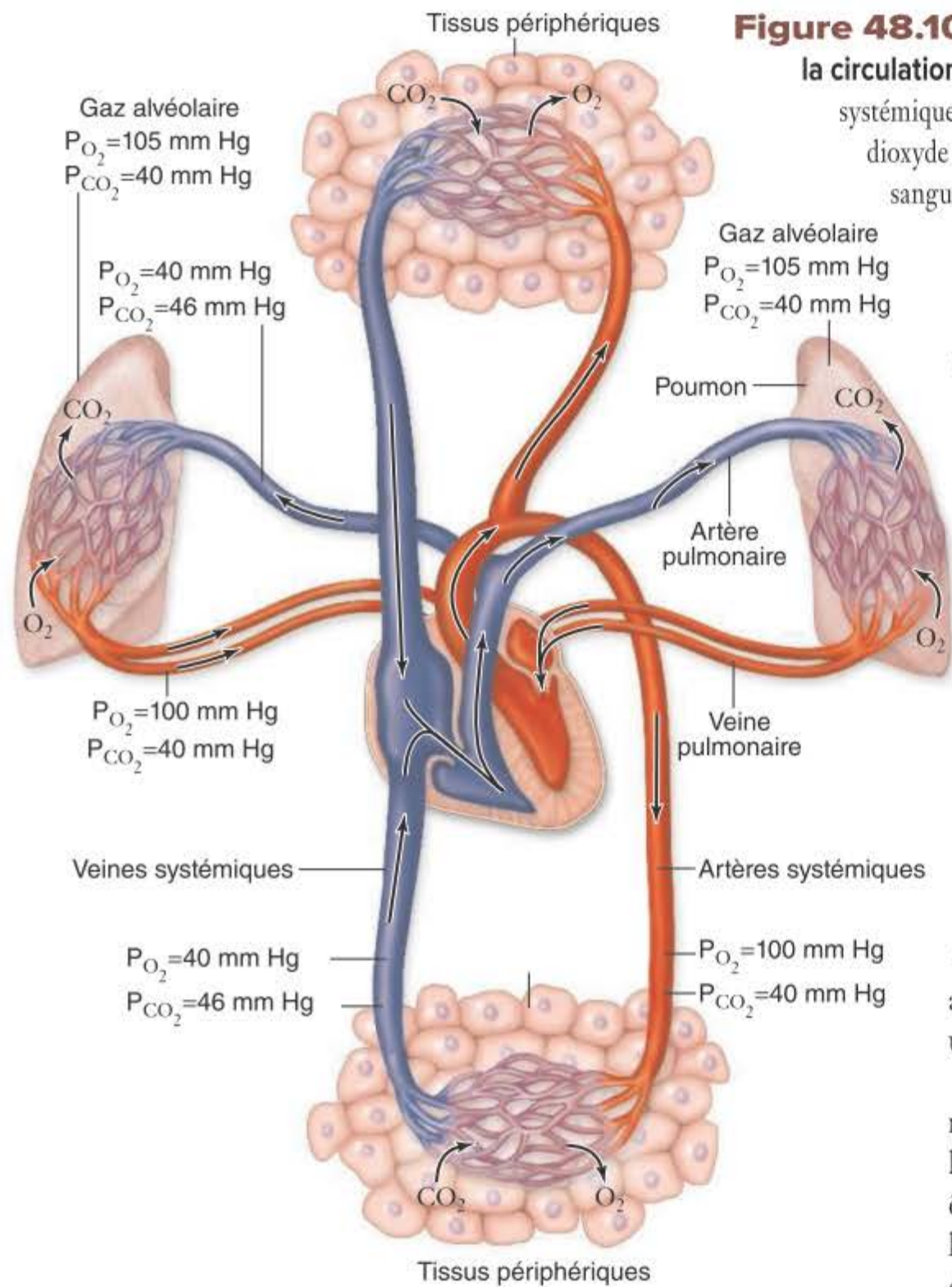
Le sang provenant de la circulation systémique, dépourvu d'oxygène, a une pression partielle d'oxygène ( $P_{O_2}$ ) d'environ 40 mm Hg, alors que la  $P_{O_2}$  dans les alvéoles est d'environ 105 mm Hg. La différence de pression, la  $Dp$  de la loi de Fick, est de 65 mm Hg, ce qui conduit à un déplacement de l'oxygène vers le sang. Le sang quittant les poumons à la suite de cet échange gazeux contient normalement une  $P_{O_2}$  d'environ 100 mm Hg. Comme vous le constatez, les poumons font un travail d'oxygénation du sang efficace, mais imparfait. La figure 48.10 montre ces changements de la  $P_{O_2}$  du sang, ainsi que ceux de la teneur plasmatique en dioxyde de carbone ( $P_{CO_2}$ ).

### La structure et la fonction pulmonaires permettent le cycle respiratoire

Chez l'homme et d'autres mammifères, l'extérieur de chaque poumon est couvert d'une fine membrane appelée **membrane pleurale viscérale**. Une seconde membrane, la **membrane pleurale pariétale**, borde la paroi interne de la cavité thoracique. L'espace entre les deux membranes, la **cavité pleurale**, est normalement très étroit et rempli de liquide. Celui-ci est responsable de l'adhérence des deux membranes; les poumons sont ainsi solidarisés à la cavité thoracique. Les membranes pleurales emballent chaque poumon séparément; si le collapsus d'un poumon survient à la suite d'une perforation des membranes, l'autre poumon peut continuer à fonctionner.

Durant l'inhalation, le volume thoracique est agrandi par contraction de deux groupes musculaires, les *muscles intercostaux externes* et le *diaphragme*. La contraction des muscles intercostaux externes soulève les côtes et dilate la cage thoracique. Le **diaphragme** est un feuillet convexe de muscle strié séparant la cavité thoracique de la cavité abdominale; sa contraction l'abaisse et lui donne une forme plus aplatie. Il s'ensuit une augmentation des volumes thoracique et pulmonaire, avec en conséquence un appel d'air par pression négative ainsi qu'une pression accrue sur les organes abdominaux (figure 48.11a).

Le thorax et les poumons ont un certain degré d'élasticité, c'est-à-dire qu'ils résistent à la distension et ils reviennent sur eux-mêmes quand les forces de dilatation cessent. L'expansion du thorax et des poumons durant l'inspiration place ces structures sous une tension élastique. Le relâchement des muscles intercostaux externes et du diaphragme produit une expiration passive, puisqu'il libère la tension élastique et permet ainsi au thorax et aux poumons de reprendre leur volume de



**Figure 48.10 Échanges gazeux dans les capillaires sanguins des poumons et de la circulation systémique.** À la suite des échanges gazeux pulmonaires, les artères systémiques transportent du sang oxygéné avec une concentration relativement basse de dioxyde de carbone ( $\text{CO}_2$ ). Après transfert de l'oxygène ( $\text{O}_2$ ) dans les tissus, son taux sanguin dans les veines systémiques est bas et la teneur en  $\text{CO}_2$  accrue.

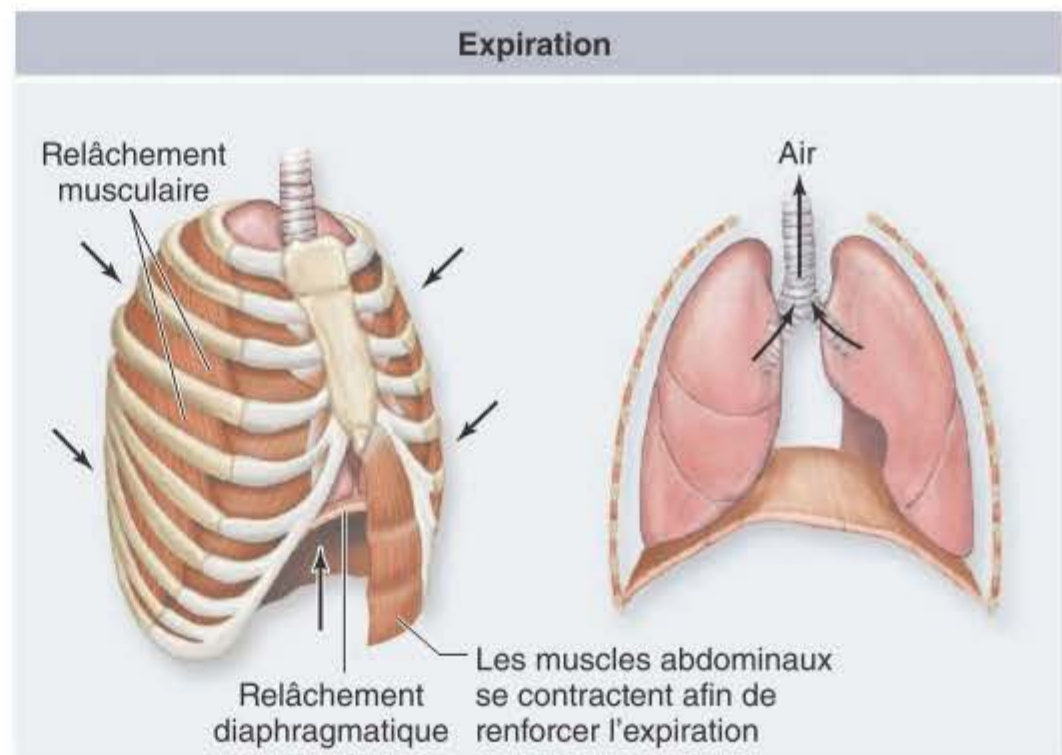
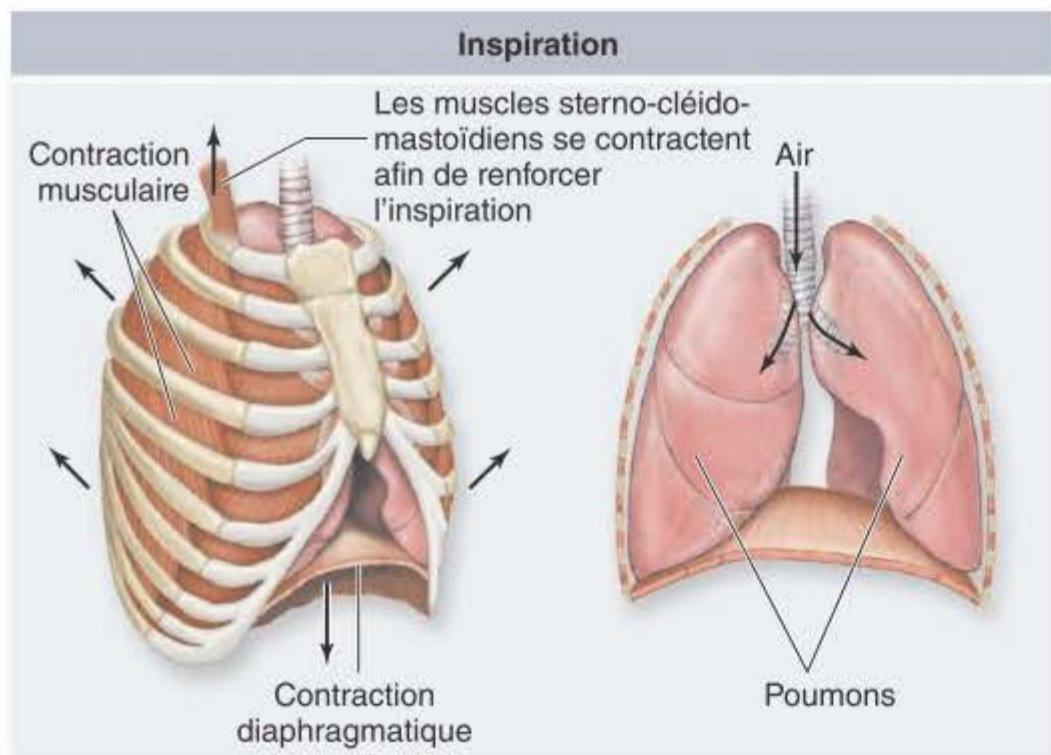
départ. Vous pouvez expirer plus profondément en contractant vos muscles abdominaux, comme lorsque vous gonflez un ballon (figure 48.11b).

### L'efficacité de la ventilation dépend de la capacité pulmonaire et du rythme respiratoire

Divers termes sont utilisés pour décrire les changements de volume pulmonaire durant la respiration. Au repos, chaque respiration mobilise un volume courant d'environ 500 mL d'air lors d'une inspiration ou d'une expiration. Environ 150 millilitres du volume courant sont contenus dans la trachée, les bronches et bronchioles, dans lesquels aucun échange gazeux n'a lieu. L'air dans cet *espace mort anatomique* se mélange à l'air frais au cours de l'inspiration. C'est une des raisons pour lesquelles la respiration chez les mammifères n'est pas aussi efficace que chez les oiseaux, dont les poumons sont traversés par un flux aérien unidirectionnel.

La quantité d'air qui peut être expirée après une inspiration maximale forcée est appelée capacité vitale. Cette valeur, en moyenne 4,6 litres chez les hommes jeunes et 3,1 litres chez les femmes jeunes, peut être informative sur le plan clinique, puisque une capacité vitale anormalement basse peut indiquer que les alvéoles sont endommagées à la suite de diverses maladies pulmonaires.

Le rythme et la profondeur de la respiration maintiennent normalement la  $P_{\text{O}_2}$  et la  $P_{\text{CO}_2}$  dans les limites physiologiques. Si la respiration est insuffisante pour maintenir ces valeurs normales (une augmentation de la  $P_{\text{CO}_2}$  est le signe le plus sensible), on dit que la personne hypoventile. Si la respiration est excessive pour un taux métabo-



**Figure 48.11 Comment un homme respire.** a. Inspiration. La contraction du diaphragme et l'expansion de la paroi thoracique augmentent le volume thoracique et pulmonaire, ce qui aspire l'air dans les poumons. b. Expiration. La rétraction élastique ramène le diaphragme et la paroi thoracique en position normale, ce qui réduit le volume de la cavité thoracique et expulse l'air des poumons par la trachée. Notez que l'inspiration peut être renforcée par la contraction de muscles respiratoires accessoires, comme les sterno-cléido-mastoïdiens, et l'expiration peut être renforcée par contraction des muscles abdominaux.

lique particulier, entraînant une  $P_{CO_2}$  anormalement basse, on dit que la personne **hyperventile**.

La respiration accrue qui survient durant un exercice modéré n'est pas nécessairement une hyperventilation. En effet, la respiration plus rapide et plus profonde est adaptée à un taux métabolique accru, et les taux de gaz sanguins restent dans la norme. Nous allons décrire maintenant comment la respiration est régulée pour répondre aux besoins métaboliques.

## La ventilation est sous le contrôle du système nerveux

Chaque respiration est déclenchée par des neurones situés dans un *centre de contrôle respiratoire* localisé dans le bulbe rachidien. Ces neurones stimulent la contraction du diaphragme et des muscles intercostaux externes, causant ainsi l'inspiration. Lorsque ces neurones interrompent

leurs signaux, les muscles inspiratoires se relâchent et l'expiration survient. Bien qu'il s'agisse de muscles squelettiques, ils sont en général contrôlés automatiquement. Ce contrôle peut cependant être maîtrisé et l'on peut volontairement hyperventiler ou hypoventiler (retenir sa respiration).

Les neurones du tronc cérébral doivent pouvoir répondre aux changements de  $P_{O_2}$  et  $P_{CO_2}$  dans le sang afin de respecter l'homéostasie. Pour démontrer ce mécanisme, il suffit simplement de retenir sa respiration. Le taux sanguin de dioxyde de carbone s'élève immédiatement, et le taux sanguin d'oxygène chute. Après un bref délai, le besoin de respirer induit par les changements dans les gaz du sang devient irrésistible. La cause première est l'augmentation du taux sanguin de dioxyde de carbone, comme l'indique l'élévation de la  $P_{CO_2}$ , plutôt que la chute du taux d'oxygène.

Une augmentation de la  $P_{CO_2}$  cause une production accrue d'acide carbonique ( $H_2CO_3$ ), qui abaisse le pH sanguin. Une chute du

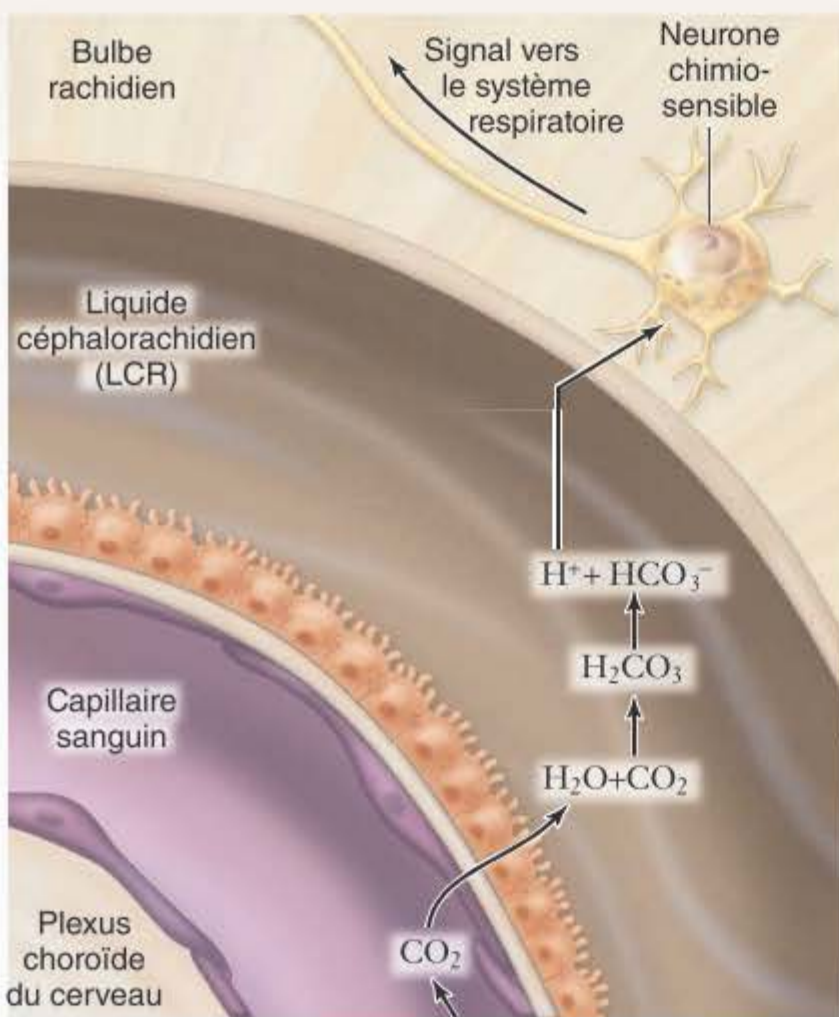
### RÉFLEXION SCIENTIFIQUE

**Question :** quelle est la relation entre le pH du liquide céphalorachidien (LCR), le rythme respiratoire et la pression partielle du dioxyde de carbone dans le sang ( $P_{CO_2}$ )?

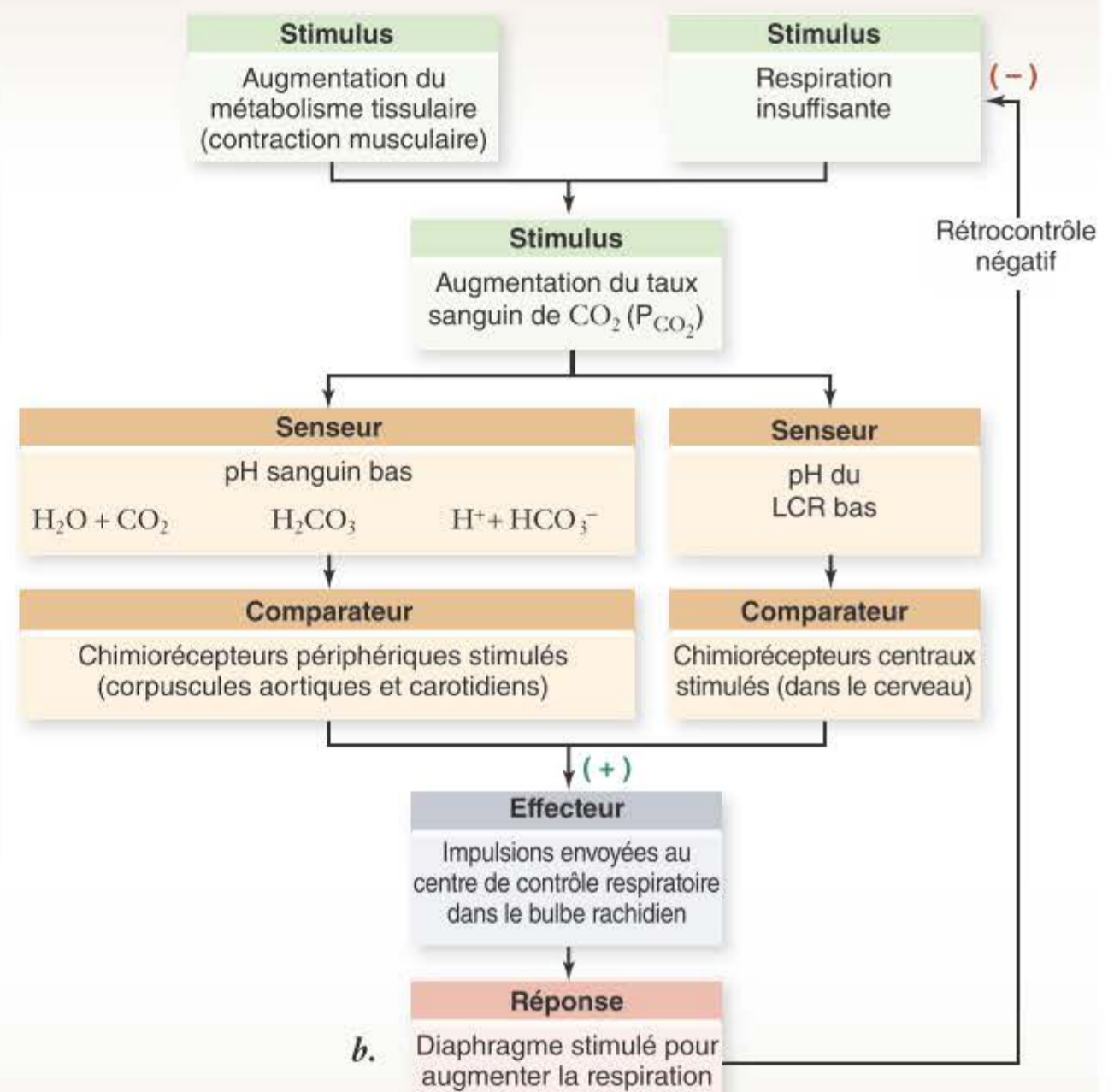
**Hypothèse :** le pH du LCR, détecté par des chimiorécepteurs cérébraux sensibles au pH, modifie le rythme respiratoire.

**Prédiction :** abaisser le pH du LCR (par réduction de la concentration de  $HCO_3^-$ ) stimulera la respiration et, en conséquence, réduira la  $P_{CO_2}$ .

**Expérience :** des patients atteints d'une maladie pulmonaire obstructive chronique (MPOC) ont un taux de  $HCO_3^-$  dans le LCR plus élevé que la moyenne. Une partie du LCR chez ces patients a été remplacée par du CSF dont le contenu en  $HCO_3^-$  était normal et la  $P_{CO_2}$  a été mesurée.



a.



b.

**Résultat :** la diminution du contenu en  $HCO_3^-$  (et la chute correspondante du pH du LCR) a entraîné une accélération de la respiration, qui a eu comme conséquence une diminution de la  $P_{CO_2}$  artérielle.

**Conclusion :** la chute de pH (causée par le changement de concentration du  $HCO_3^-$ ) est détectée par les chimiorécepteurs cérébraux des ions  $H^+$ . Le cerveau envoie des impulsions au centre de contrôle respiratoire dans le bulbe rachidien, qui amplifie la respiration. De même, lorsque la concentration en  $CO_2$  dans le sang augmente en raison d'une respiration insuffisante ou d'une augmentation du métabolisme tissulaire, le pH du sang et du LCR diminue, ce qui stimule les chimiorécepteurs centraux cérébraux et les chimiorécepteurs des corpuscules aortiques et carotidiens. Les récepteurs envoient alors des signaux au centre de contrôle du bulbe rachidien, ce qui augmente la ventilation et ramène la  $P_{CO_2}$  à des niveaux normaux.

**Figure 48.12** Régulation de la respiration par des chimiorécepteurs sensibles au pH.

pH sanguin stimule les neurones chimiosensibles dans les **corpuscules carotidiens et aortiques**, localisés dans l'aorte et l'artère carotide (figure 48.12b). Ces récepteurs périphériques envoient des impulsions au centre de contrôle respiratoire, qui déclenche alors une augmentation de la respiration. Le cerveau contient aussi des chimiorécepteurs centraux qui sont stimulés par une chute du pH du liquide céphalorachidien (LCR) (figure 48.12a).

Une personne ne peut hyperventiler volontairement pendant très longtemps. La diminution de la  $P_{CO_2}$  plasmatique et l'augmentation de pH dans le plasma et le LCR causée par l'hyperventilation éteint le réflexe de respiration. Les gens peuvent tenir leur respiration plus longtemps s'ils ont d'abord hyperventilé, parce qu'il faut plus de temps pour que le taux de dioxyde de carbone se rétablisse, et non parce que l'hyperventilation augmente l'oxygène sanguin.

Chez les gens avec des poumons normaux, la  $P_{O_2}$  ne devient un stimulus respiratoire significatif qu'à haute altitude, où la  $P_{O_2}$  atmosphérique est basse. Les symptômes du manque d'oxygène à haute altitude correspondent à ce que l'on appelle le mal des montagnes, qui suscite une sensation de faiblesse, des céphalées, des nausées, des vomissements et un ralentissement des fonctions mentales. Tous ces symptômes sont dus à la  $P_{O_2}$  basse et ceux-ci peuvent être soulagés par l'apport d'un supplément d'oxygène.

## Les maladies respiratoires restreignent les échanges gazeux

Toute affection qui obstrue le flux aérien de manière chronique est appelée **maladie pulmonaire obstructive chronique (MPOC)**. Les principales sont l'asthme, la bronchite chronique et l'emphysème. Dans l'asthme, un allergène déclenche la libération d'histamine et d'autres agents inflammatoires qui causent une constriction bronchique serrée et parfois une suffocation. D'autres MPOC sont causées fréquemment par le tabagisme, mais peuvent aussi résulter de la pollution aérienne ou de l'exposition professionnelle à des irritants aériens.

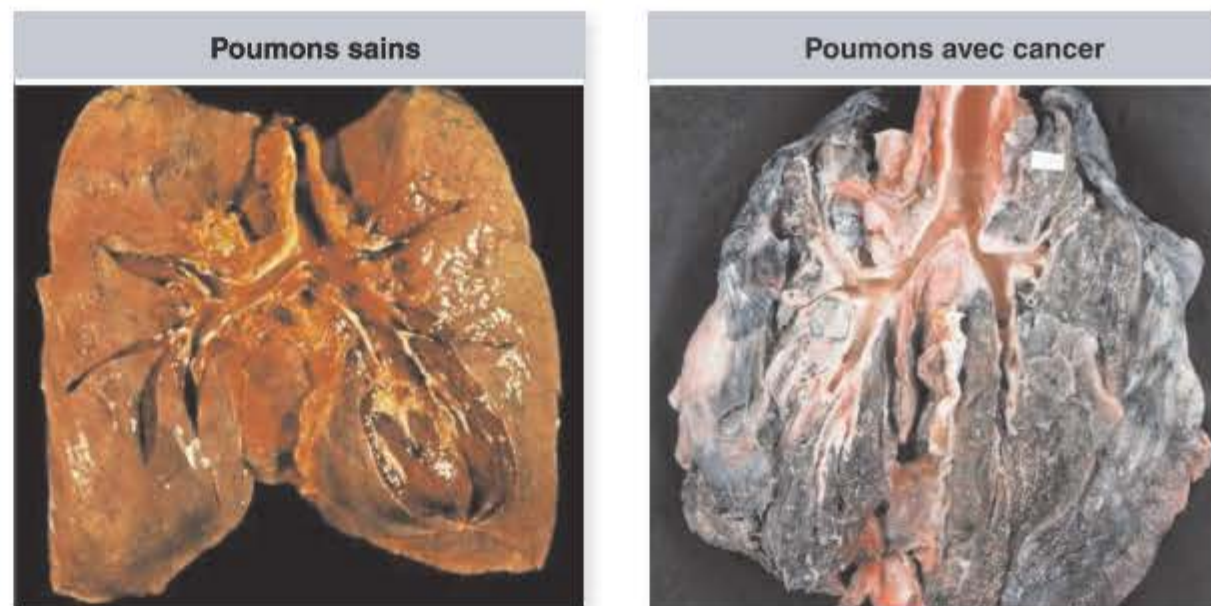
### Emphysème

Dans l'emphysème, les parois alvéolaires sont rompues et les alvéoles sont plus grandes, mais moins nombreuses. Les poumons deviennent fibreux et perdent leur élasticité. Les voies aériennes s'ouvrent correctement durant l'inhalation, mais elles évoluent vers un collapsus et à l'obstruction du flux expiratoire. Les emphysémateux sont rapidement épuisés car ils dépensent trois ou quatre fois la quantité normale d'énergie uniquement pour respirer. Le tabagisme est responsable de 80 à 90 % des morts dus à l'emphysème.

**?** **Question** Sur base de la loi de Fick, comment l'emphysème affecte-t-il la diffusion des gaz vers l'intérieur et vers l'extérieur du poumon ?

### Cancer du poumon

Le **cancer pulmonaire** est responsable de plus de décès que toute autre forme de cancer. Sa cause la plus importante est la cigarette, suivie de loin par la pollution de l'air (figure 48.13). Le cancer du poumon suit ou accompagne la MPOC.



**Figure 48.13** Comparaison d'un poumon sain (a.) et d'un poumon avec cancer (b.)

Plus de 90 % des tumeurs pulmonaires proviennent de la muqueuse des grosses bronches. Lorsqu'une tumeur envahit la paroi bronchique et grandit autour d'elle, elle comprime la voie aérienne et peut causer le collapsus des parties pulmonaires plus distales. La croissance d'une tumeur produit souvent de la toux, mais celle-ci est un symptôme tellement courant chez les fumeurs qu'il constitue rarement un signal d'alarme. Souvent, le premier signe de trouble grave est l'expectoration de sang.

Le cancer pulmonaire métastase (s'étend) si rapidement qu'il a généralement déjà envahi d'autres organes au moment du diagnostic. La chance de guérison d'un cancer pulmonaire métastaté est faible ; 3 % seulement des patients survivent pendant 5 ans après le diagnostic.

### Synthèse 48.4

Chez l'homme, chaque respiration déplace un volume inspiratoire et expiratoire d'environ 500 ml ; 150 ml restent dans les passages tubulaires où aucun échange gazeux n'a lieu (espace mort anatomique). La profondeur et le rythme de la ventilation sont régulés surtout par des neurones dans le bulbe rachidien qui sont sensibles à la concentration de  $CO_2$ . Des maladies comme les MPOC limitent les échanges gazeux par obstruction du flux aérien. Le cancer pulmonaire, associé au tabagisme, a un faible taux de survie.

- *En quoi la respiration des mammifères diffère-t-elle de celle des oiseaux ?*

## 48.5 Transport gazeux dans les fluides corporels

### Objectifs

1. Décrire la structure de l'hémoglobine.
2. Décrire comment l'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène change selon les conditions environnementales.
3. Expliquer comment le dioxyde de carbone est transporté par le sang.

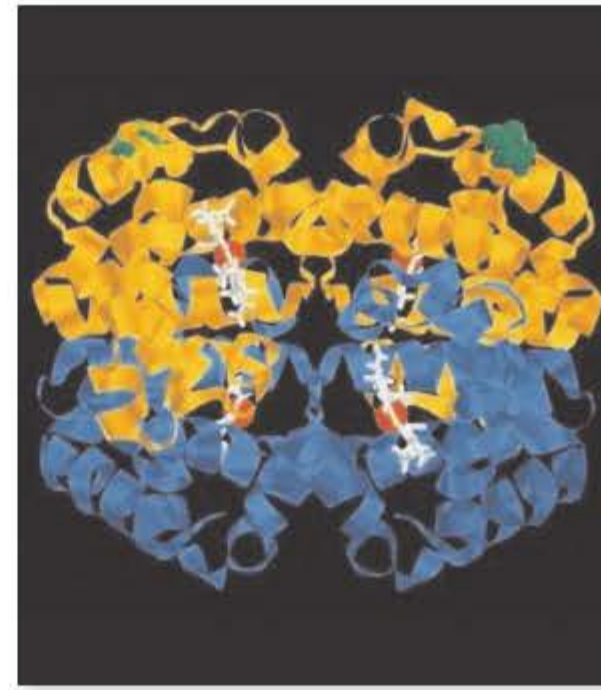
La quantité d'oxygène qui peut être dissoute dans le plasma sanguin dépend directement de la  $P_{O_2}$  de l'air dans les alvéoles. Lorsque les poumons fonctionnent normalement, le plasma sanguin quittant les poumons contient presque autant d'oxygène dissous que ce qui est théoriquement possible étant donné la  $P_{O_2}$  de l'air dans les alvéoles. Cependant, en raison de la faible solubilité de l'oxygène dans l'eau, le plasma sanguin ne peut contenir qu'un maximum de 3 mL d' $O_2$  par litre. Or, le sang entier transporte presque 200 mL d' $O_2$  par litre. En effet, la plus grande partie de l'oxygène est liée à des molécules d'hémoglobine à l'intérieur des globules rouges.

## Les pigments respiratoires transportent l'oxygène

L'**hémoglobine** est une protéine composée de quatre chaînes polypeptidiques et de quatre composants organiques appelés *groupes hèmes*, chacun contenant en son centre un atome de fer, qui peut lier une molécule d'oxygène (figure 48.14). Ainsi, chaque molécule d'hémoglobine peut transporter quatre molécules d'oxygène.

L'hémoglobine se charge d'oxygène dans la circulation pulmonaire, formant ainsi l'**oxyhémoglobine**. Cette molécule a une couleur rouge brillant. Lorsque le sang passe par les capillaires dans le reste du corps, une partie de l'oxyhémoglobine libère l'oxygène et devient de la **désoxyhémoglobine**, qui est de couleur rouge sombre, mais elle donne une teinte bleutée aux tissus. En raison de ces changements de couleur, les vaisseaux qui transportent le sang oxygéné sont toujours représentés en rouge dans les illustrations, et les vaisseaux qui transportent le sang appauvri en oxygène sont représentés en bleu.

L'hémoglobine est une protéine ancienne qui n'est pas seulement le transporteur d'oxygène de tous les vertébrés, mais aussi de nombreux invertébrés, y compris les annélides, les mollusques, les échinodermes et les vers plats ; même certains protistes, y ont également recours pour la même fonction. Cependant, de nombreux autres invertébrés utilisent des transporteurs d'oxygène différents, par exemple l'**hémocyanine**. Dans cette protéine, l'atome liant l'oxygène est le cuivre au lieu du fer. L'hémocyanine ne se trouve pas dans des cellules sanguines, mais est dissoute dans le liquide circulant (hémolymphe) des arthropodes et de certains mollusques.



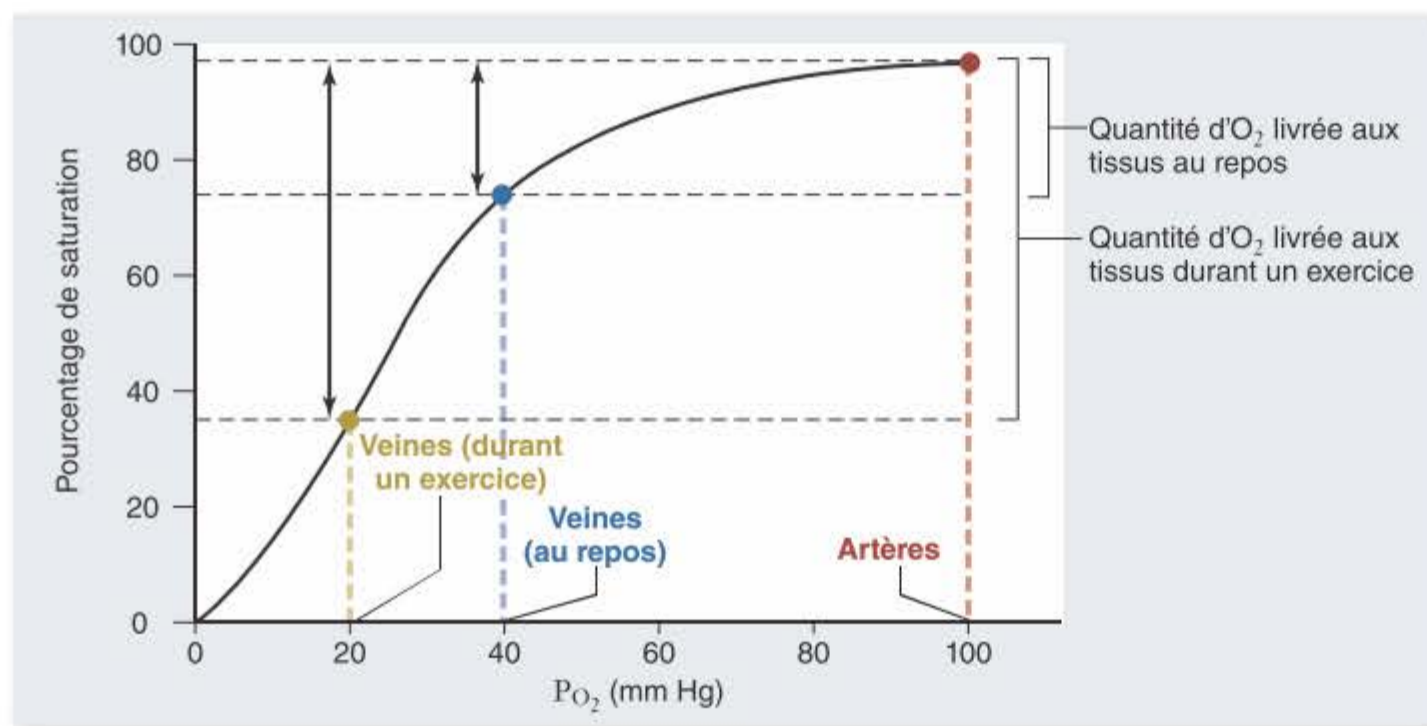
**Figure 48.14** Structure de l'hémoglobine de l'adulte. L'hémoglobine consiste en quatre chaînes polypeptidiques, deux chaînes alpha (en bleu) et deux chaînes bêta (en doré). Chaque chaîne est associée à un groupe hème (en blanc), et chaque groupe hème contient un atome de fer central (bille rouge), qui peut se lier à une molécule d' $O_2$ .

## L'hémoglobine et la myoglobine constituent une réserve d'oxygène

À une  $P_{O_2}$  sanguine de 100 mm Hg, le niveau trouvé dans le sang quittant les alvéoles, environ 97 % de l'hémoglobine dans les globules rouges est sous forme d'oxyhémoglobine, c'est-à-dire une saturation de l'hémoglobine à 97 %.

Chez une personne au repos, le sang qui revient au cœur dans les veines systémiques a une  $P_{O_2}$  d'environ 40 mm Hg. Sous une telle  $P_{O_2}$ , la saturation de l'hémoglobine n'est plus que de 75 %. Chez une personne au repos, dès lors, 22 % de l'oxyhémoglobine (97 % moins 75 %) a livré son oxygène aux tissus. En d'autres termes, un cinquième de l'oxygène est livré aux tissus et quatre cinquièmes sont gardés en réserve dans le sang. Une représentation graphique de ces changements est appelée courbe de dissociation de l'oxyhémoglobine (figure 48.15).

Cette grande réserve d'oxygène peut se révéler très utile. Elle permet au sang de répondre aux besoins d'oxygène suscités par des efforts physiques aussi bien qu'au repos. Au cours d'un exercice, le métabolisme musculaire accéléré consomme davantage d'oxygène et diminue la  $P_{O_2}$  du sang veineux. Par exemple, la  $P_{O_2}$  du sang veineux peut tomber à 20 mm Hg ; dans ce cas, la saturation de l'hémoglobine n'est plus que de 35 % (voir figure 48.15). Puisque le sang artériel contient encore



**Figure 48.15** Courbe de dissociation de l'oxyhémoglobine. L'hémoglobine capte l' $O_2$  dans les poumons, et le sang oxygéné est transporté par les artères vers les cellules de l'organisme. Le sang qui entre dans les veines est appauvri en oxygène puisqu'une partie a été livrée aux tissus pour assurer la respiration cellulaire.

**Analyse de données**  
Comment pourriez-vous déterminer la quantité d'oxygène livrée aux tissus ?

97 % d'oxyhémoglobine, la quantité d'oxygène livré est maintenant de 62 % (97 % moins 35 %), au lieu de 22 % au repos.

En plus de cette fonction, la réserve d'oxygène dans le sang pourrait assurer la survie pendant 4 ou 5 min si la respiration venait à être interrompue ou si le cœur cessait de battre.

Une seconde réserve d'oxygène est disponible dans la myoglobine, une molécule liant l'oxygène et présente dans les cellules musculaires. La myoglobine est composée d'une seule chaîne polypeptidique avec un atome de fer qui peut fixer une molécule d'O<sub>2</sub>. L'affinité de la myoglobine pour l'oxygène est plus forte que celle de l'hémoglobine, ce qui signifie que, lorsque le taux d'oxygène tombe dans les cellules musculaires, la myoglobine contiendra de l'oxygène après épuisement de l'apport venant de l'hémoglobine. Les mammifères qui plongent à grande profondeur, comme l'éléphant de mer de la figure 48.1, sont capables de rester dans l'eau durant de longues périodes en partie en raison du taux élevé d'oxygène maintenu dans leur myoglobine musculaire.

**Analyse de données** Sur base des informations qui précèdent, une personne en bonne santé pourrait-elle bénéficier de manière significative d'un apport de 100 % d'oxygène à la suite d'un exercice intense comme un sprint de 400 m ?

## L'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène dépend du pH et de la température

Le transport d'oxygène dans le sang est affecté par d'autres conditions, notamment la température et le pH. Le CO<sub>2</sub> provenant du métabolisme tissulaire se combine à l'H<sub>2</sub>O pour former de l'acide carbonique (H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>),

qui se dissocie en bicarbonate et en H<sup>+</sup>, abaissant ainsi le pH. Cette réaction se passe surtout dans les globules rouges, où le pH plus bas diminue l'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène, et facilite ainsi sa libération.

L'effet du pH sur l'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène est appelé **effet Bohr**, il résulte de la liaison de H<sup>+</sup> à l'hémoglobine et est illustré graphiquement par un glissement de la courbe de dissociation de l'hémoglobine vers la droite (figure 48.16a).

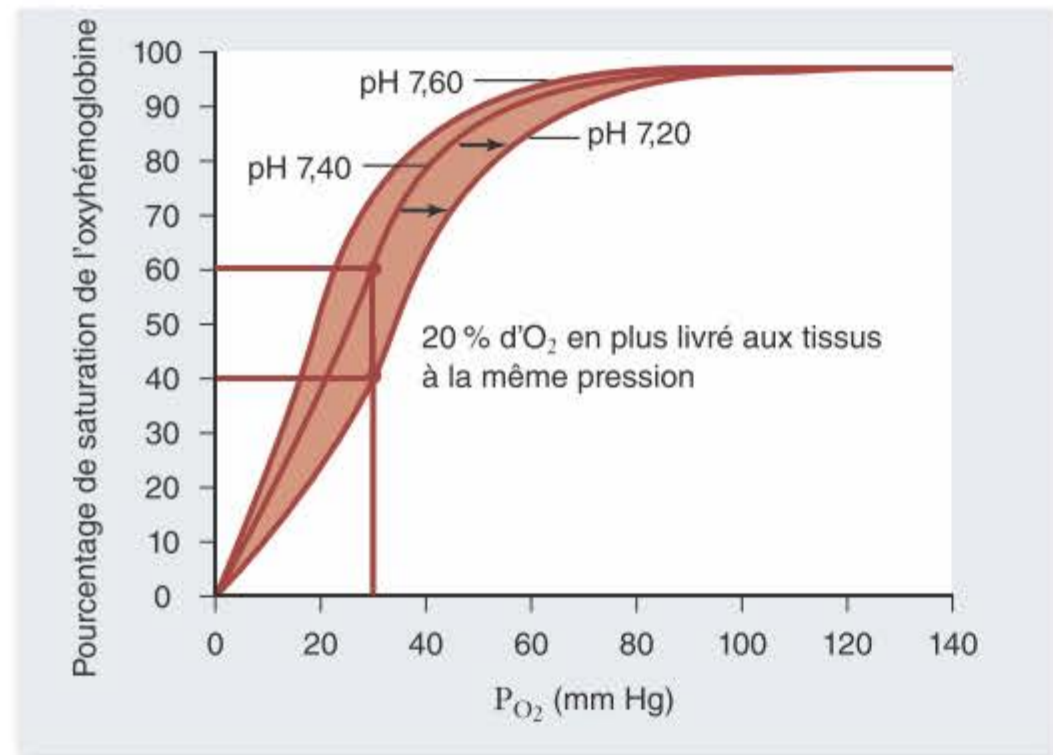
Une augmentation de température a un effet semblable sur l'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène (figure 48.16b). Puisque les muscles squelettiques produisent du dioxyde de carbone plus rapidement durant un effort physique et que les muscles actifs produisent de la chaleur, le sang décharge un plus grand pourcentage d'oxygène durant un exercice.

## Le dioxyde de carbone est transporté surtout sous forme d'ion bicarbonate

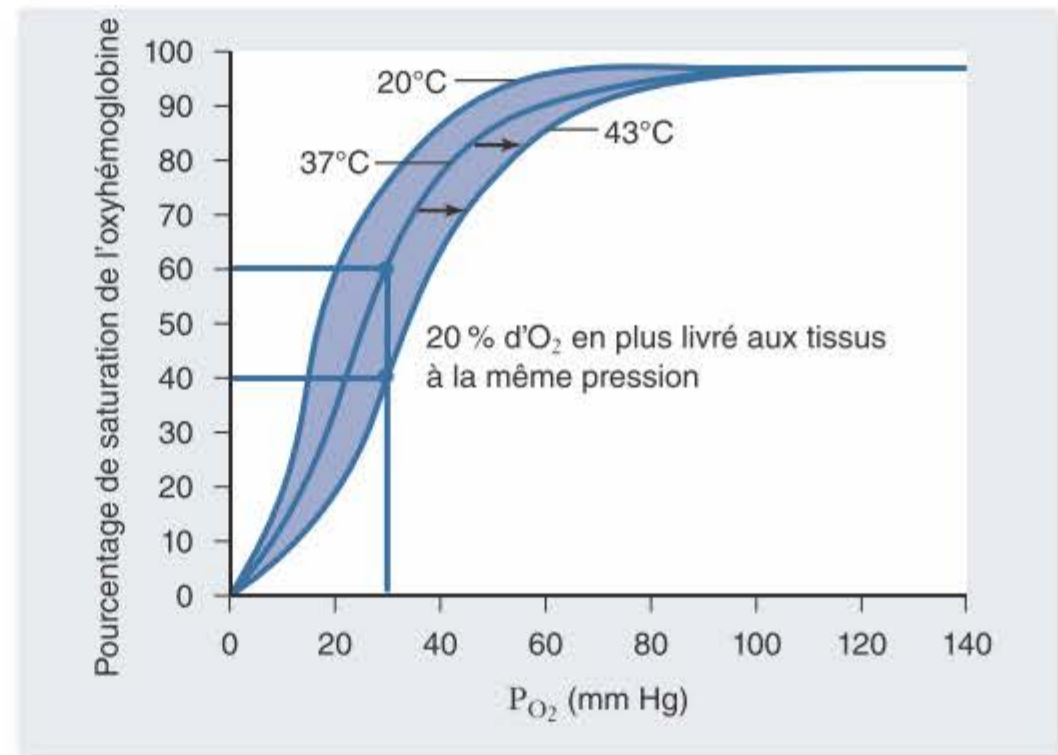
Le CO<sub>2</sub> sanguin est dissous dans le plasma à raison de 8 % et l'hémoglobine en lie environ 20 %. Puisque le CO<sub>2</sub> se lie à la partie protéique de l'hémoglobine et non au fer présent dans les groupes hèmes, il n'entre pas en compétition avec l'oxygène ; cependant, il impose à l'hémoglobine un changement de forme et réduit ainsi son affinité pour l'oxygène.

Le reste de CO<sub>2</sub> (72 %) diffuse dans les globules rouges, où l'anhydrase carbonique catalyse sa combinaison avec l'eau pour former l'acide carbonique (H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>), qui se dissocie alors en bicarbonate (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) et en ions hydrogène (H<sup>+</sup>). Les H<sup>+</sup> se lient à la désoxyhémoglobine et le bicarbonate sort de l'érythrocyte dans le plasma via un transporteur qui échange un ion Cl<sup>-</sup> pour un HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> (phénomène de Hamburger).

Cette réaction enlève de grandes quantités de CO<sub>2</sub> du plasma, ce qui maintient un gradient de diffusion qui favorise le passage de plus de



a. Décalage du pH



b. Décalage de la température

**Figure 48.16 Effets du pH et de la température sur la courbe de dissociation de l'oxyhémoglobine.** a. Un pH sanguin bas et (b.) une température sanguine plus élevée déplacent la courbe de dissociation de l'oxyhémoglobine vers la droite, facilitant ainsi la livraison d'oxygène. Cet exemple montre une diminution du pourcentage de saturation de l'oxyhémoglobine de 60 % à 40 %, ce qui indique qu'un surplus d'oxygène de 20 % a été livré aux tissus.

**Analyse de données** Pour une pO<sub>2</sub> donnée, comment le pourcentage de saturation de l'oxyhémoglobine varie-t-il en réponse à des changements de température ?

**Question** Quel effet peut avoir l'augmentation de la pression artérielle sur la livraison d'oxygène aux tissus durant l'exercice ?

CO<sub>2</sub> dans le plasma à partir des tissus environnants (figure 48.17a). Cette formation de H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> est aussi importante pour le maintien de l'équilibre acide-base du sang, car HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> sert de tampon principal du plasma sanguin.

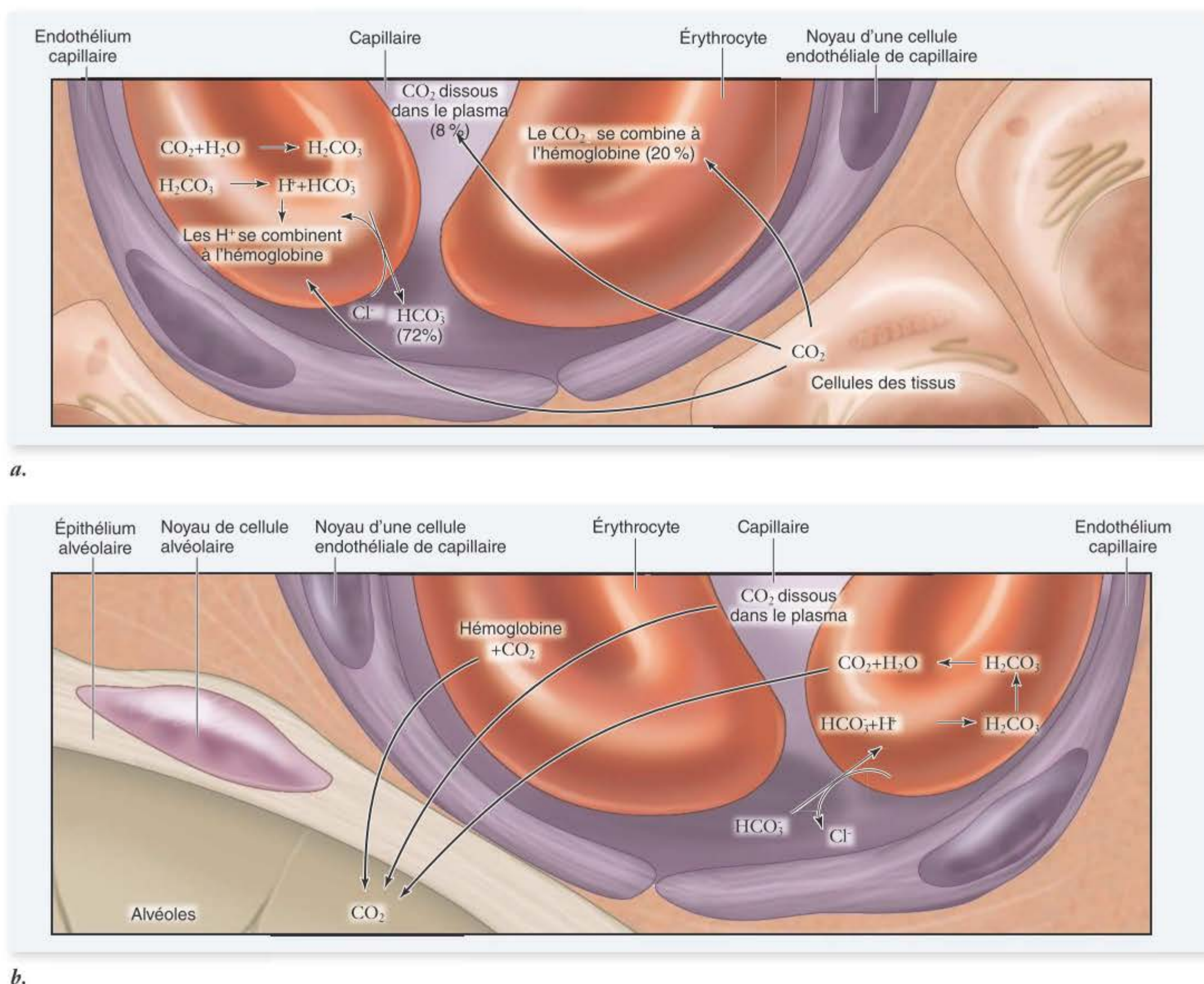
Dans les poumons, la P<sub>CO<sub>2</sub></sub> basse de l'air dans les alvéoles inverse la réaction de l'anhydrase carbonique, qui cette fois convertit l'H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> en H<sub>2</sub>O et CO<sub>2</sub> (figure 48.17b). Le CO<sub>2</sub> sort des globules rouges et diffuse dans les alvéoles, d'où il quitte l'organisme par exhalation.

L'hémoglobine peut aussi transporter d'autres gaz dissous, notamment l'oxyde nitrique (NO), qui joue un rôle important dans la vasodilatation. Le monoxyde de carbone (CO) se lie plus fortement à l'hémoglobine que ne le fait l'oxygène, ce qui explique pourquoi un empoisonnement par le monoxyde de carbone peut être mortel. La peau des victimes de ce type d'accident prend souvent une coloration rouge vif en raison de la charge en CO de l'hémoglobine.

### Synthèse 48.5

L'hémoglobine comprend quatre chaînes peptidiques, chacune associée à un groupe hème contenant du fer et capable de lier l'O<sub>2</sub>. L'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène dépend du pH et de la température ; à pH bas et à température plus élevée, les tissus libèrent davantage l'O<sub>2</sub>. Le dioxyde de carbone est transporté dans le sang de trois manières : dissous dans le plasma, lié à l'hémoglobine et sous forme de bicarbonate plasmatique à la suite de l'intervention de l'anhydrase carbonique dans les globules rouges.

- Quelles sont les différences dans les transports sanguins de l'oxygène et du dioxyde de carbone ?



**Figure 48.17** Transport sanguin du dioxyde de carbone. *a.* Passage dans le courant sanguin. Le CO<sub>2</sub> est transporté de trois manières : dissous dans le plasma, lié à la partie protéique de l'hémoglobine et comme bicarbonate (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>), qui se forme dans les globules rouges. La réaction du CO<sub>2</sub> avec H<sub>2</sub>O pour former H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> (acide carbonique) est catalysée par l'anhydrase carbonique dans les globules rouges. *b.* Élimination du courant sanguin. Lorsque le sang passe dans les capillaires pulmonaires, ces réactions sont inversées, le gaz CO<sub>2</sub> se reforme et est expiré.



## 48.1 Les échanges gazeux à travers les surfaces respiratoires

*Les échanges gazeux impliquent une diffusion à travers des membranes.*

La diffusion est un processus passif ; la vitesse de diffusion ( $R$ ) augmente avec le gradient de concentration et la surface des échanges, mais diminue avec la distance (loi de Fick).

*L'évolution a maximisé la diffusion gazeuse.*

La plupart des phylums d'invertébrés sont dépourvus d'organe respiratoire spécialisé, mais ont acquis des mécanismes qui augmentent les différences de concentration en oxygène. La plupart des autres animaux possèdent des organes respiratoires.

## 48.2 Branchies, respiration cutanée et système trachéal

*Les poissons et les larves d'amphibiens sont pourvus de branchies externes.*

Les branchies augmentent la surface respiratoire destinée aux échanges gazeux ; cependant, elles requièrent un environnement aqueux.

Les chambres branchiales protègent les branchies chez certains invertébrés.

Certains invertébrés aquatiques ont des chambres branchiales dans lesquelles l'eau riche en oxygène est aspirée et passe sur des branchies. Les mollusques sont pourvus d'une cavité palléale dans laquelle l'eau est aspirée, puis dont elle est expulsée.

*Les branchies des poissons osseux sont couvertes d'un opercule.*

Chez les poissons osseux, la diffusion des gaz est maximisée par un échange à contre-courant, dans lequel le sang qui passe dans les branchies circule dans une direction opposée au flux de l'eau passant sur les branchies (figures 48.4 et 48.5).

*Une respiration cutanée requiert une humidité constante.*

De nombreux amphibiens et quelques reptiles utilisent une respiration cutanée pour les échanges gazeux.

*Les arthropodes respirent par le système trachéal.*

Les trachées et les trachéoles sont des conduits étroits qui s'ouvrent à l'extérieur par des orifices appelés stigmates ; ils permettent à l'air d'accéder directement aux cellules. Pouvoir ouvrir ou fermer les stigmates a permis aux arthropodes d'envahir la terre ferme.

## 48.3 Poumons

Les poumons minimisent l'évaporation et contiennent des tissus de soutien qui préviennent le collapsus des membranes où se font les échanges gazeux ; ils constituent ainsi une adaptation adéquate à la vie terrestre (figure 48.8)

*La respiration aérienne tire avantage de la pression partielle des gaz.*

La pression partielle des gaz désigne la proportion de la pression atmosphérique attribuée à chaque composant gazeux. Elle détermine le gradient de pression qui assure les échanges gazeux.

*Les amphibiens et les reptiles respirent de manière différente.*

Les amphibiens insufflent l'air dans leurs poumons par une pression positive ; les reptiles aspirent l'air en recourant à une pression négative (figure 48.7)

*Les poumons mammaliens ont une surface fortement accrue.*

La surface des poumons mammaliens est énorme en raison du grand nombre d'alvéoles, enveloppés par un réseau dense de capillaires (figure 48.8).

Le système respiratoire des oiseaux est un système d'écoulement hautement efficace.

Dans le système respiratoire des oiseaux, le flux aérien est unidirectionnel. L'air circule à travers un système respiratoire dont la fonction comporte deux cycles en manière telle que l'air frais et l'air vicié ne se mélangent jamais (figure 48.9)

## 48.4 Structures et mécanismes de ventilation chez les mammifères

*La structure et la fonction pulmonaires permettent le cycle respiratoire.*

Les échanges gazeux dépendent des différences dans les pressions partielles. Les poumons se remplissent par contraction du diaphragme et des muscles intercostaux externes, créant une pression négative (figure 48.11).

*L'efficacité de la ventilation dépend de la capacité pulmonaire et du rythme respiratoire.*

Le rythme respiratoire normal maintient les pressions partielles d'oxygène et de dioxyde de carbone dans des normes étroites. Des taux de dioxyde de carbone trop élevés entraîne une hyperventilation et des taux trop bas sont suivis d'hypoventilation.

*La ventilation est sous le contrôle du système nerveux.*

Chaque respiration est stimulée par des neurones dans le centre de contrôle des voies respiratoires, surtout ceux qui permettent de détecter les niveaux de  $\text{CO}_2$ . Les êtres humains peuvent volontairement hypo- ou hyperventiler, mais seulement durant un temps limité.

*Les maladies respiratoires restreignent les échanges gazeux.*

L'emphysème se produit lorsque les parois alvéolaires se rompent, ce qui rend la respiration très coûteuse en énergie. Le cancer du poumon, causé principalement par le tabagisme, a un taux de mortalité élevé.

## 48.5 Transport gazeux dans les fluides corporels

*Les pigments respiratoires transportent l'oxygène.*

L'hémoglobine augmente la capacité du sang à transporter l'oxygène au-delà de ce qui peut se dissoudre dans le plasma (figure 48.15).

*L'hémoglobine se compose de quatre chaînes polypeptidiques, deux chaînes  $\alpha$  et deux chaînes  $\beta$ , chacune d'entre elles est associée à un groupe hème contenant du fer qui peut lier l' $\text{O}_2$  (figure 48.14).*

*L'hémoglobine et la myoglobine constituent une réserve d'oxygène.*

La plus grande partie de l'oxygène transporté par l'hémoglobine reste dans le sang et est disponible en cas de besoin. En outre, la myoglobine des cellules musculaires a une affinité pour l'oxygène plus forte que celle de l'hémoglobine et sert donc de réserve d'oxygène supplémentaire.

*L'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène dépend du pH et de la température.*

L'affinité de l'hémoglobine pour l'oxygène diminue avec la baisse du pH ainsi qu'avec une hausse de la température (figure 48.16). Par conséquent, abaisser le pH et élever la température favorisent la libération de l'oxygène.

*Le dioxyde de carbone est transporté surtout sous forme d'ion bicarbonate.*

La plupart du dioxyde de carbone diffuse dans les globules rouges et se combine à l'eau pour former du bicarbonate au cours d'une réaction catalysée par l'anhydrase carbonique.



## COMPRÉHENSION

- Si vous retenez votre respiration pendant une longue période, les taux de  $\text{CO}_2$  du corps sont susceptibles de \_\_\_\_\_, et le pH de fluides du corps est susceptible de \_\_\_\_\_.
  - augmentation, augmentation
  - diminution, augmentation
  - augmentation, diminution
  - diminution, diminution
- L'augmentation de l'efficacité des échanges gazeux chez les vertébrés a été provoquée par l'ensemble des mécanismes suivants, sauf
  - respiration cutanée.
  - flux d'air unidirectionnel.
  - contre-courant du flux sanguin.
  - anneaux cartilagineux de la trachée.
- Quel est le moyen principal par lequel le dioxyde de carbone est transporté vers les poumons ?
  - Dissous dans le plasma
  - Lié à l'hémoglobine
  - Comme le monoxyde de carbone
  - Comme bicarbonate
- Les branchies sont trouvées chez
  - les poissons.
  - les amphibiens.
  - les invertébrés aquatiques.
  - tous ces animaux.
- La loi de diffusion de Fick dit que la vitesse de diffusion est directement proportionnelle
  - aux différences de surface entre la section du vaisseau sanguin et le tissu.
  - aux différences de pression entre les deux côtés de la membrane et à la surface à travers laquelle la diffusion a lieu.
  - aux différences de pression entre l'intérieur de l'organisme et l'extérieur.
  - à la température de la molécule de gaz.
- La respiration cutanée nécessite
  - une peau humide et très vascularisée.
  - l'absence de branchies et de poumons.
  - un environnement riche en oxygène.
  - des températures basses.
- L'hypoventilation survient
  - à la suite d'une respiration rapide.
  - lorsque le taux d'oxygène diminue.
  - lorsque les volumes inspiratoires sont exceptionnellement bas.
  - lorsque la pression partielle de dioxyde de carbone est faible.
- La plus grande partie du dioxyde de carbone est
  - dissoute dans le plasma.
  - liée à l'hémoglobine.
  - combinée à de l'eau dans les globules rouges pour former l'acide carbonique.
  - stockée dans les poumons avant expiration.

## APPLICATION

- Lorsque vous prenez une grande respiration, votre ventre se déplace parce que
  - avaler de l'air augmente le volume de la cavité thoracique.
  - votre ventre ne doit pas bouger lorsque vous prenez une grande respiration parce que vous voulez augmenter le volume de votre cage thoracique et non de votre cavité abdominale.

- contracter les muscles abdominaux fait ressortir votre ventre, générant une pression négative dans vos poumons.
  - lorsque votre diaphragme se contracte, il se déplace vers le bas et pousse votre cavité abdominale en avant.
- Les mammifères marins sont capables de retenir leur souffle pendant de longues périodes sous l'eau, car
    - contrairement aux humains, ils n'hypoventilent pas.
    - la pression partielle de dioxyde de carbone n'augmente pas sous l'eau.
    - la myoglobine dans les tissus musculaires fournit une réserve d'oxygène.
    - le cerveau des mammifères marins est dépourvu de récepteurs qui réagissent aux impulsions provenant des corpuscules aortiques et carotidiens.
  - Le système de flux à contre-courant ne fonctionne pas dans les poumons, car il
    - requiert de l'oxygène dissous dans un flux aqueux.
    - est restreint aux poissons.
    - ne fonctionne que lors du déplacement des organismes.
    - ne peut pas fonctionner en présence de dioxyde de carbone.
  - Les organes respiratoires d'invertébrés et de vertébrés sont semblables en ce
    - qu'ils utilisent une respiration à pression négative.
    - ils profitent de systèmes de contre-courant.
    - ils augmentent la surface disponible pour la diffusion.
    - l'air circule à travers l'organe dans un sens.
  - Les alpinistes peuvent rencontrer des difficultés à des altitudes élevées, car
    - la pression partielle d'oxygène est inférieure à plus haute altitude.
    - plus de  $\text{CO}_2$  est produit à haute altitude.
    - la concentration de tous les éléments de l'air est plus faible en altitude.
    - la température plus froide diminue l'activité métabolique de l'oxygène à haute altitude.
  - Au cours d'un exercice plus d'oxygène est délivré aux muscles, car
    - les muscles actifs produisent plus de  $\text{CO}_2$ , ce qui abaisse le pH du sang.
    - les muscles actifs produisent de la chaleur.
    - a et b
    - ni a ni b

## RÉVISION

- Comparez le fonctionnement et l'efficacité des branchies des poissons avec les poumons des amphibiens, des oiseaux et des mammifères.
- Qu'est-ce qui se passe lorsque, au cours d'un exercice, les besoins en oxygène des tissus périphériques augmentent considérablement ?
- Expliquez comment les bactéries, les archéobactéries, les protistes et de nombreux phylums d'invertébrés peuvent survivre sans organe respiratoire.