

# La circulation et les échanges gazeux

# 42



## VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 42.1** Comment des appendices plumeux aident-ils cet animal à survivre ?

## CONCEPTS CLÉS

- 42.1** Les systèmes cardiovasculaires mettent en relation les surfaces d'échange et toutes les cellules de l'organisme
- 42.2** Chez les mammifères, les cycles coordonnés des contractions du cœur rendent possible la circulation double
- 42.3** La pression artérielle et le débit sanguin sont le reflet de la structure et de l'agencement des vaisseaux sanguins
- 42.4** Les divers composants du sang participent aux échanges, au transport et à l'immunité
- 42.5** Les échanges gazeux s'effectuent à travers des surfaces respiratoires spécialisées
- 42.6** La respiration permet de ventiler les poumons
- 42.7** Les pigments respiratoires qui captent les gaz et les transportent sont des adaptations qui favorisent les échanges gazeux

## Les échanges avec le milieu extérieur

L'animal de la **figure 42.1** ressemble à une créature de film de science-fiction, mais il s'agit d'un animal réel, appelé axolotl (*Ambystoma mexicanum*), une salamandre vivant dans les étangs peu profonds du Mexique. Les appendices plumeux rouges qui coiffent la tête de cet adulte albinos sont des branchies. Bien que les branchies externes soient rares chez les animaux adultes, elles permettent à l'axolotl d'accomplir une fonction vitale, commune à tous les animaux : échanger des substances avec le milieu extérieur.

Le transfert de substances entre un axolotl (ou tout autre animal) et le milieu extérieur se déroule au niveau cellulaire. Les ressources nécessaires, notamment les nutriments et les molécules d'oxygène ( $O_2$ ), traversent la membrane plasmique pour pénétrer dans le cytoplasme ; quant aux déchets, notamment le dioxyde de carbone ( $CO_2$ ), ils quittent la cellule en traversant la même membrane. Les organismes unicellulaires échangent les substances directement avec le milieu externe, aussi à travers leur membrane cellulaire. Par contre, la plupart des organismes multicellulaires sont incapables d'effectuer des échanges directs de substances entre chacune de leurs cellules et le milieu extérieur. Un grand nombre d'animaux, dont les humains, possèdent donc des systèmes respiratoires spécialisés où ont lieu les échanges avec le milieu et des systèmes circulatoires qui transportent ensuite les substances reçues vers le reste du corps.

La coloration rougeâtre ainsi que la structure ramifiée des branchies de l'axolotl rendent compte d'un lien étroit entre les échanges et le transport. De minuscules vaisseaux sanguins se trouvent tout près de la surface de chacun des filaments des branchies. L' $O_2$  dissous dans l'eau environnante diffuse à travers cette surface pour

pénétrer dans le sang, tandis que le CO<sub>2</sub> diffuse du sang vers l'eau. Cette diffusion est rapide, car la distance à franchir est très courte. Les contractions du cœur de l'axolotl propulsent ensuite le sang oxygéné des filaments branchiaux vers tous les tissus du corps. Là, d'autres échanges se produisent, aux quels participent des nutriments, l'O<sub>2</sub>, le CO<sub>2</sub> et d'autres déchets.

Les échanges gazeux et le transport interne font l'objet d'un lien fonctionnel non seulement chez les axolotls, mais également chez la plupart des animaux ; c'est pourquoi nous étudierons simultanément le système cardiovasculaire et le système respiratoire. À partir d'un certain nombre d'exemples de ces deux systèmes chez diverses espèces, nous explorerons les points communs tout autant que la diversité remarquable des formes et de l'organisation. Nous verrons aussi comment ces deux systèmes contribuent à l'homéostasie, c'est-à-dire au maintien de l'équilibre physiologique (voir le concept 40.2).

## CONCEPT 42.1

### Les systèmes cardiovasculaires mettent en relation les surfaces d'échange et toutes les cellules de l'organisme

Toutes les cellules de l'organisme doivent participer aux échanges moléculaires qu'un animal entretient avec son environnement afin d'absorber de l'O<sub>2</sub> et des nutriments, d'une part, et de rejeter du CO<sub>2</sub> et d'autres déchets, d'autre part. Les petites molécules autour ou à l'intérieur des cellules, dont l'O<sub>2</sub> et le CO<sub>2</sub>, se déplacent par **diffusion**, un mouvement thermique aléatoire (voir le concept 7.3). Lorsqu'il y a une différence de concentration, comme cela se produit entre une cellule et son environnement immédiat, la diffusion peut engendrer un mouvement net. Toutefois, un tel mouvement est très lent lorsqu'il a lieu sur des distances supérieures à quelques millimètres, car le temps que prend une substance pour diffuser d'un endroit à l'autre est proportionnel au *carré* de la distance. Ainsi, s'il faut 1 s à une certaine quantité de glucose pour diffuser sur 100 μm, il faut 100 s pour que la même quantité diffuse sur 1 mm, et près de 3 h pour 1 cm.

Étant donné que le mouvement net par diffusion ne se déroule rapidement que sur de très courtes distances, comment chaque cellule d'un animal peut-elle participer aux échanges ? La sélection naturelle a apporté deux adaptations générales qui permettent des échanges efficaces pour toutes les cellules de l'animal.

La première adaptation est un plan d'organisation corporelle simple qui favorise le contact direct entre le milieu externe et la majorité ou la totalité des cellules. Chaque cellule peut donc échanger des substances directement avec le milieu externe. Ce plan d'organisation corporelle est caractéristique de certains invertébrés, dont les cnidaires et les vers plats. La seconde adaptation est celle que l'on observe en l'absence de plan d'organisation corporelle simple : elle prend la forme d'un système cardiovasculaire, qui fait circuler du liquide entre l'environnement immédiat de chaque cellule et les tissus. Grâce à ce système, les échanges avec l'environnement et les échanges avec les tissus se produisent sur de très courtes distances.

### Les cavités gastrovasculaires

Examinons d'abord des animaux dont le plan d'organisation fait en sorte qu'une grande partie de leurs cellules sont en contact avec l'environnement et peuvent vivre sans système cardiovasculaire distinct. Chez les méduses, les hydres et d'autres cnidaires, une enveloppe corporelle renferme une **cavité gastrovasculaire** centrale, utilisée tant pour la digestion que pour la distribution des substances dans le corps (voir la figure 41.6). Le liquide présent dans la cavité communique avec l'eau du milieu externe par un orifice ; de cette manière, les couches cellulaires interne et externe sont en contact avec le liquide environnant. Chez l'hydre, de minces prolongements de la cavité gastrovasculaire s'étendent dans les tentacules. Les méduses et d'autres cnidaires sont dotés d'une cavité gastrovasculaire ramifiée encore plus complexe (**figure 42.2a**).

Chez les animaux dotés d'une cavité gastrovasculaire, les couches de tissus internes et externes baignent dans le liquide, ce qui facilite les échanges de gaz et de déchets cellulaires. Seules les cellules de la couche interne de la cavité ont un accès direct aux nutriments libérés par la digestion. Toutefois, comme la paroi du corps ne comprend que deux couches cellulaires, les nutriments n'ont pas à diffuser sur une grande distance pour atteindre les cellules de la couche externe.

Les planaires et la plupart des autres vers plats sont également dépourvus de systèmes cardiovasculaires. Leur cavité gastrovasculaire, combinée à la forme aplatie de leur corps, est bien adaptée à l'échange de substances avec le milieu externe (**figure 42.2b**). Un corps aplati optimise en effet les échanges par diffusion, car la surface est accrue, et les distances de diffusion, réduites au minimum.

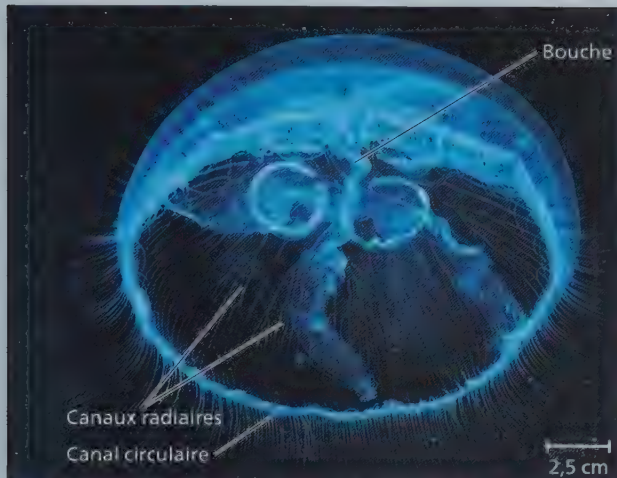
### Les systèmes cardiovasculaires ouverts et clos

Un système cardiovasculaire a trois composants structureux : un liquide circulatoire, un réseau de vaisseaux et une pompe musculaire, en l'occurrence un **cœur**. Le cœur fait circuler le sang en utilisant de l'énergie métabolique pour élever sa pression hydrostatique, c'est-à-dire la pression qu'exerce le liquide sur les vaisseaux environnants. Le sang circule dans l'organisme, puis revient au cœur.

En transportant un liquide dans tout le corps, le système circulatoire établit un lien fonctionnel entre le milieu aqueux des cellules du corps et les organes qui échangent des gaz, absorbent des nutriments et éliminent les déchets. Chez les mammifères, par exemple, l'O<sub>2</sub> de l'air inhalé diffuse à travers à peine deux couches de cellules dans les poumons avant d'atteindre le sang. Le système cardiovasculaire peut ensuite acheminer le sang oxygéné dans toutes les parties du corps. Lorsque ce sang arrive dans les tissus par de minuscules vaisseaux sanguins, l'O<sub>2</sub> qu'il contient n'a plus qu'à diffuser sur une très courte distance pour pénétrer dans le liquide qui baigne les cellules.

Les systèmes cardiovasculaires sont soit clos, soit ouverts. Dans un **système cardiovasculaire ouvert**, le liquide circulatoire, appelé **hémolymphe**, est également le *liquide interstitiel* dans lequel baignent les cellules. Les arthropodes (comme les criquets) et certains mollusques (comme les palourdes) ont un système cardiovasculaire ouvert. Le cœur pompe l'hémolymphe dans le réseau de cavités entourant les organes, c'est-à-dire les sinus (**figure 42.3a**). C'est dans ces sinus que se produisent les échanges gazeux et chimiques entre l'hémolymphe et les

▼ **Figure 42.2** Le transport interne dans les cavités gastrovasculaires.



(a) Méduse *Aurelia sp.*, un cnidaire. On voit ici la face inférieure de la méduse (pôle oral). La bouche conduit à une cavité gastrovasculaire complexe, dont les canaux radiaux communiquent avec un canal circulaire. Les liquides circulent dans la cavité gastrovasculaire sous l'action des cellules ciliées qui tapissent les canaux.



(b) Planaire *Dugesia sp.*, un ver plat. La bouche et le pharynx sur la face ventrale du ver conduisent à une cavité gastrovasculaire très ramifiée, montrée en rouge foncé sur ce spécimen (MP).

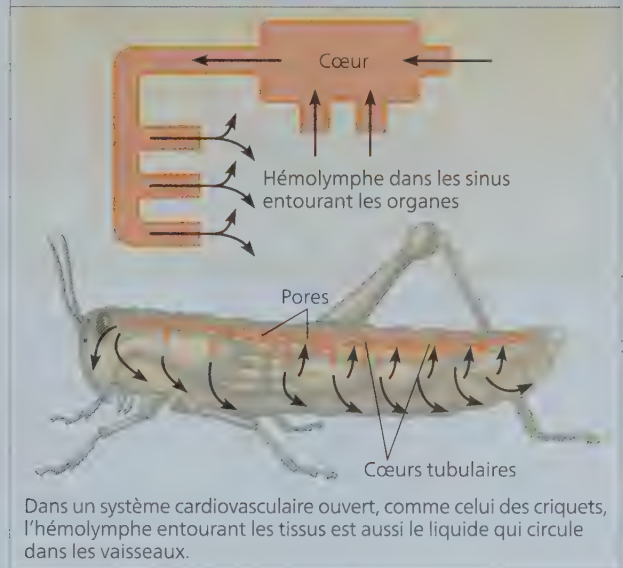
**ET SI ?** ► Supposons qu'une cavité gastrovasculaire comporte une ouverture à chacune de ses deux extrémités et que le liquide entre dans la cavité par une extrémité pour en ressortir par l'autre. Comment cette organisation changerait-elle le fonctionnement de la cavité au regard des échanges gazeux et de la digestion ?

cellules. L'hémolymphe retourne au cœur quand celui-ci se relâche; en chemin, elle traverse des pores pourvus de valves, lesquelles se ferment quand le cœur se contracte. Les mouvements du corps compriment périodiquement les sinus, ce qui facilite la circulation de l'hémolymphe. Le système cardiovasculaire des gros crustacés, comme les homards (*Homarus spp.*) et les crabes, possède un réseau de vaisseaux plus développé de même qu'un organe de pompage accessoire.

Dans un **système cardiovasculaire clos**, le liquide circulatoire est appelé **sang**. Confiné dans les vaisseaux, le sang constitue un liquide distinct du liquide interstitiel (**figure 42.3b**). Un ou plusieurs cœurs pompent le sang dans de grands vaisseaux qui se divisent en plus petits vaisseaux parcourant les tissus et les organes. Les échanges chimiques se déroulent entre le sang et le liquide interstitiel, ainsi qu'entre le liquide interstitiel et les cellules du corps. Les annélides (dont les vers de terre), les

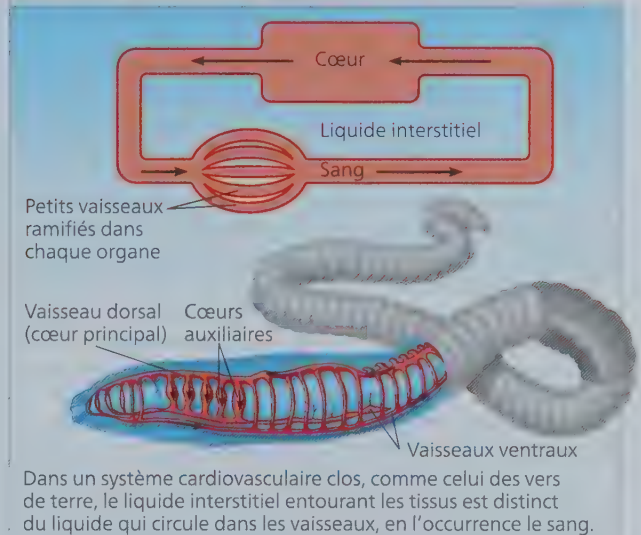
▼ **Figure 42.3** Les systèmes cardiovasculaires ouverts et les systèmes cardiovasculaires clos.

(a) Système cardiovasculaire ouvert



Dans un système cardiovasculaire ouvert, comme celui des criquets, l'hémolymphe entourant les tissus est aussi le liquide qui circule dans les vaisseaux.

(b) Système cardiovasculaire clos



Dans un système cardiovasculaire clos, comme celui des vers de terre, le liquide interstitiel entourant les tissus est distinct du liquide qui circule dans les vaisseaux, en l'occurrence le sang.

céphalopodes (dont les calmars et les pieuvres) et tous les vertébrés ont un système cardiovasculaire clos.

Le système cardiovasculaire ouvert et le système cardiovasculaire clos sont aussi répandus l'un que l'autre chez les animaux, ce qui donne à penser que chacun offre des avantages du point de vue de l'évolution. Par exemple, comparativement aux systèmes clos, les systèmes cardiovasculaires ouverts requièrent une pression hydrostatique plus faible, et donc moins d'énergie. Aussi, chez certains invertébrés, les systèmes cardiovasculaires ouverts remplissent bien d'autres fonctions. Par exemple, les araignées utilisent la pression hydrostatique produite par leur système cardiovasculaire ouvert pour étirer leurs pattes. Les

systèmes circulatoires clos présentent également leurs avantages. Entre autres, la pression artérielle y est suffisamment élevée pour permettre un transport efficace de l'O<sub>2</sub> et des nutriments chez les animaux les plus gros et les plus actifs. Par exemple, parmi les mollusques, seules les espèces les plus grosses et les plus actives, telles que les calmars et les pieuvres, ont des systèmes cardiovasculaires clos. Par ailleurs, les systèmes clos sont particulièrement bien adaptés à la régulation de la distribution du sang dans les organes, comme nous le verrons plus loin dans ce chapitre. Dans notre étude plus détaillée des systèmes cardiovasculaires clos, nous nous intéresserons notamment aux vertébrés.

## L'organisation des systèmes cardiovasculaires chez les vertébrés

On emploie souvent le terme **système cardiovasculaire** pour désigner le cœur et les vaisseaux sanguins chez les vertébrés. Pompé par le cœur, le sang circule dans un réseau extraordinairement élaboré de vaisseaux. Chez un humain adulte, la longueur totale des vaisseaux sanguins équivaut à deux fois la circonférence de la Terre à l'équateur!

Les artères, les veines et les capillaires sont les trois principaux types de vaisseaux sanguins. Dans chaque type, le sang circule dans une seule direction. Les **artères** acheminent le sang propulsé par le cœur vers les organes du corps. Au sein des organes, les artères se divisent en **artérioles**, de plus petits vaisseaux qui transportent le sang vers les capillaires. Les **capillaires** sont des vaisseaux microscopiques à la paroi poreuse et très mince. Des réseaux de ces vaisseaux, appelés **lits capillaires**, infiltrent les tissus. Ils passent à proximité de chaque cellule du corps, à une distance équivalente au diamètre de quelques cellules. Des gaz dissous et d'autres substances chimiques sont échangés par diffusion à travers la mince paroi qui sépare le sang des capillaires et le liquide interstitiel entourant les cellules. Les capillaires convergent à leur extrémité pour former des **veinules**, qui se jettent à leur tour dans des **veines**, les vaisseaux qui ramènent le sang au cœur.

Il importe de se rappeler que les artères et les veines se distinguent par la *direction* dans laquelle elles transportent le sang, et non par leur contenu en O<sub>2</sub> ou par d'autres caractéristiques du sang qu'elles contiennent. Toutes les artères transportent le sang *du cœur vers les capillaires*, et toutes les veines renvoient le sang *des capillaires vers le cœur*. Seules les veines portes font exception : elles acheminent le sang entre des paires de lits capillaires. Par exemple, la veine porte hépatique achemine le sang des lits capillaires du système digestif vers ceux du foie.

Le cœur de tous les vertébrés comporte deux cavités musculaires ou plus. Les cavités qui reçoivent le sang revenant au cœur sont les **oreillettes**, tandis que les cavités qui pompent le sang hors du cœur sont les **ventricules**. Le nombre de cavités ainsi que la façon dont elles sont séparées les unes des autres diffèrent considérablement selon les groupes de vertébrés, comme nous le constaterons dans la section suivante. Ces différences importantes traduisent l'adéquation entre la forme et la fonction à laquelle la sélection naturelle a donné lieu.

### La circulation simple

Chez les requins, les raies et les poissons osseux, le sang circule dans le corps et revient à son point de départ en un seul circuit (boucle). Ce type de circulation est appelé **circulation simple** (figure 42.4a). Le cœur de ces animaux comprend deux cavités :

une oreillette et un ventricule. Le sang qui entre dans le cœur s'accumule dans l'oreillette avant d'atteindre le ventricule. La contraction du ventricule pousse ensuite le sang vers un lit capillaire dans les branchies, où il y a diffusion nette d'O<sub>2</sub> dans le sang et de CO<sub>2</sub> hors du sang. Quand le sang quitte les branchies, les capillaires convergent dans un vaisseau qui achemine le sang oxygéné vers les lits capillaires de tout le corps. Une fois les échanges gazeux effectués dans les lits capillaires, le sang emprunte les veines et retourne au cœur.

Dans la circulation simple, le sang qui sort du cœur doit traverser deux lits capillaires avant de retourner au cœur. Lorsque ce liquide passe dans un lit capillaire, la force motrice qui le propulse, soit la pression artérielle, chute de façon importante, pour des raisons que nous verrons plus loin dans le présent chapitre. Cette baisse de la pression artérielle dans les branchies limite la vitesse à laquelle le sang se rend dans le reste du corps. Quand l'animal nage, toutefois, la contraction et le relâchement de ses muscles aident à accélérer la circulation, plutôt lente.

### La circulation double

Les amphibiens, les reptiles et les mammifères sont pourvus de deux circuits de circulation sanguine, dont l'ensemble est appelé **circulation double** (figure 42.4b et c). Chez ces animaux, les pompes des deux circuits forment un seul organe : le cœur. Le fait d'avoir deux pompes dans un seul cœur simplifie la coordination des cycles de contractions.

Dans un des circuits, le côté droit du cœur pompe le sang désoxygéné vers les lits capillaires des tissus où s'effectuent les échanges gazeux, là où le sang capte de l'O<sub>2</sub> et rejette du CO<sub>2</sub>. Chez la plupart des vertébrés, dont les reptiles et les mammifères, cette partie de la circulation est appelée *circulation pulmonaire* parce que les échanges gazeux ont lieu dans les poumons. Chez beaucoup d'amphibiens, on lui donne le nom de *circulation pulmocutanée* parce que les lits capillaires où s'effectuent les échanges gazeux se trouvent tant dans les poumons que dans la peau.

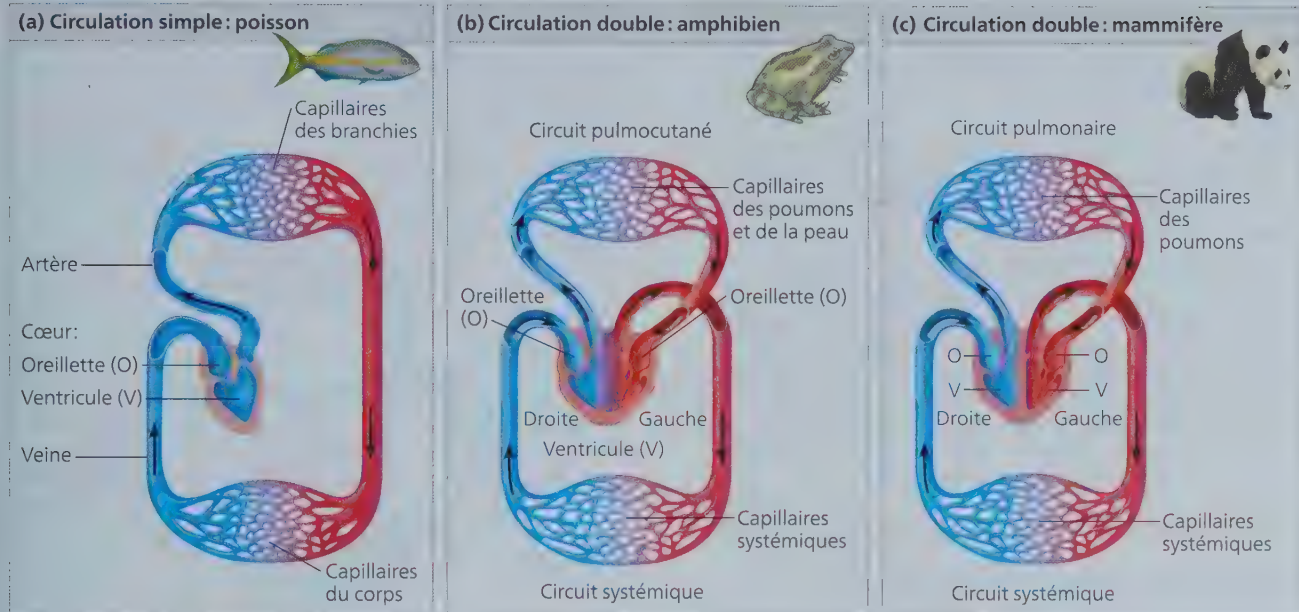
L'autre circuit, appelé *circulation systémique*, commence après que le sang a quitté les organes où se font les échanges gazeux. Le côté gauche du cœur pompe ce sang oxygéné vers les lits capillaires de tous les tissus du corps. Une fois que les tissus ont capté l'O<sub>2</sub> de même que les nutriments et rejeté le CO<sub>2</sub> et les déchets, le sang appauvri en O<sub>2</sub> revient vers le cœur. Ainsi s'achève la circulation systémique.

Ce système de circulation double assure un apport vigoureux de sang à l'encéphale, aux muscles et aux autres organes, parce que le sang est pompé une seconde fois après que sa pression a chuté dans les lits capillaires des poumons ou de la peau. De fait, la pression du sang est souvent plus élevée dans le circuit systémique que dans le circuit d'échanges gazeux. C'est là une grande différence d'avec la circulation simple, où le sang circule sous une faible pression directement des organes d'échanges gazeux aux autres organes du corps.

### Les variantes évolutives de la circulation double

**ÉVOLUTION** Certains vertébrés dotés d'une circulation double respirent de façon intermittente. Par exemple, les amphibiens et de nombreux reptiles remplissent leurs poumons d'air périodiquement et peuvent demeurer de longs moments sans avoir besoin d'échanges gazeux, ou alors ils peuvent compter sur des échanges gazeux qui s'effectuent dans un tissu autre que celui

▼ **Figure 42.4** Des exemples de circulation simple et de circulation double chez les vertébrés.



Les poissons osseux, les raies et les requins ont une circulatoire simple: leur cœur est muni de deux cavités.

Chez les amphibiens, les reptiles et les mammifères, la circulation sanguine comporte deux circuits et deux pompes, qui fusionnent en un cœur à plusieurs cavités.

Notons que les systèmes circulatoires sont montrés ici comme si l'animal nous faisait face. C'est pourquoi le côté droit de leur cœur est à gauche sur la page, et vice versa.

**Légende** ■ Sang riche en O<sub>2</sub>  
■ Sang pauvre en O<sub>2</sub>

des poumons, habituellement la peau. Chez les organismes à respiration intermittente, on observe toutes sortes d'adaptations qui permettent au système cardiovasculaire de contourner temporairement les poumons, en partie ou totalement:

- Les grenouilles et les autres amphibiens sont pourvus d'un cœur à trois cavités: deux oreillettes et un ventricule (voir la figure 42.4b). Le ventricule est muni d'une crête qui dévie la majeure partie (environ 90%) du sang riche en O<sub>2</sub> de l'oreillette gauche vers la circulation systémique et qui dévie la majeure partie du sang appauvri en O<sub>2</sub> de l'oreillette droite vers la circulation pulmocutanée. Lorsqu'elle est sous l'eau, la grenouille tire avantage de la division incomplète du ventricule et modifie sa circulation. En gros, elle coupe la circulation de sang vers ses poumons temporairement non fonctionnels. Le sang poursuit plutôt sa route vers la peau, qui devient l'unique organe d'échanges gazeux pendant que la grenouille est sous l'eau.
- Le cœur des tortues, des serpents et des lézards comporte trois cavités et l'unique ventricule est partiellement cloisonné en deux cavités séparées droite et gauche. Les deux grosses artères, appelées aortes, sortent du cœur et donnent naissance à la circulation systémique. Comme chez les amphibiens, le système cardiovasculaire permet de moduler la quantité relative de sang circulant vers les poumons et le reste du corps.
- Chez les alligators, les caïmans et d'autres crocodiliens, les ventricules sont complètement séparés par un septum, mais la circulation pulmonaire et la circulation systémique se rejoignent là où les artères quittent le cœur. Cette

communication permet aux valvules artérielles de détourner le sang de la circulation pulmonaire vers la circulation systémique quand l'animal est sous l'eau.

Chez les oiseaux et les mammifères, qui respirent presque tous de façon continue, la circulation double diffère de celle des autres vertébrés. Comme dans l'exemple du panda géant (*Ailuropoda melanoleuca*) de la figure 42.4c, le cœur comporte deux oreillettes et deux ventricules complètement cloisonnés. La partie gauche du cœur ne reçoit et ne pompe que du sang riche en O<sub>2</sub>, tandis que la partie droite ne traite que du sang pauvre en O<sub>2</sub>. Contrairement aux amphibiens et à beaucoup de reptiles, les oiseaux et les mammifères ne peuvent pas modifier leur circulation vers les poumons sans modifier aussi celle de tout le corps.

Comment la sélection naturelle a-t-elle conduit à cette adaptation de la circulation double chez les oiseaux et les mammifères? Étant donné que ces animaux sont des endothermes, ils utilisent environ 10 fois plus d'énergie que les ectothermes de tailles comparables (voir le concept 40.4). Leurs systèmes cardiovasculaires doivent donc fournir environ 10 fois plus de carburant et d'O<sub>2</sub> à leurs tissus et rejeter 10 fois plus de CO<sub>2</sub> et autres déchets. Cette abondante circulation de substances est possible grâce à un cœur volumineux et à deux circuits séparés et alimentés de manière indépendante: le circuit systémique et le circuit pulmonaire. L'apparition d'un cœur puissant à quatre cavités chez des oiseaux et des mammifères, dont les ancêtres sont différents, témoigne d'une évolution convergente (voir le concept 22.3).

Dans la prochaine section, nous nous concentrerons sur la circulation chez les mammifères ainsi que sur l'anatomie et la physiologie de l'organe clé du système cardiovasculaire: le cœur.

1. En quoi la circulation de l'hémolymphe dans un système circulatoire ouvert ressemble-t-elle à la circulation de l'eau dans une fontaine extérieure ?
2. Dans le passé, on estimait que les cœurs à trois cavités munis d'une cloison incomplète étaient moins bien adaptés à la fonction circulatoire que les cœurs des mammifères. Quel avantage ce point de vue négligeait-il ?
3. **ET SI ?** ► Le cœur d'un fœtus qui se développe normalement comporte un petit orifice entre l'oreillette droite et l'oreillette gauche. Il arrive que cet orifice ne se referme pas complètement juste après la naissance. S'il n'y a pas de correction par chirurgie, quel sera son effet sur le contenu en O<sub>2</sub> du sang qui entre dans la circulation systémique ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

**CONCEPT 42.2**

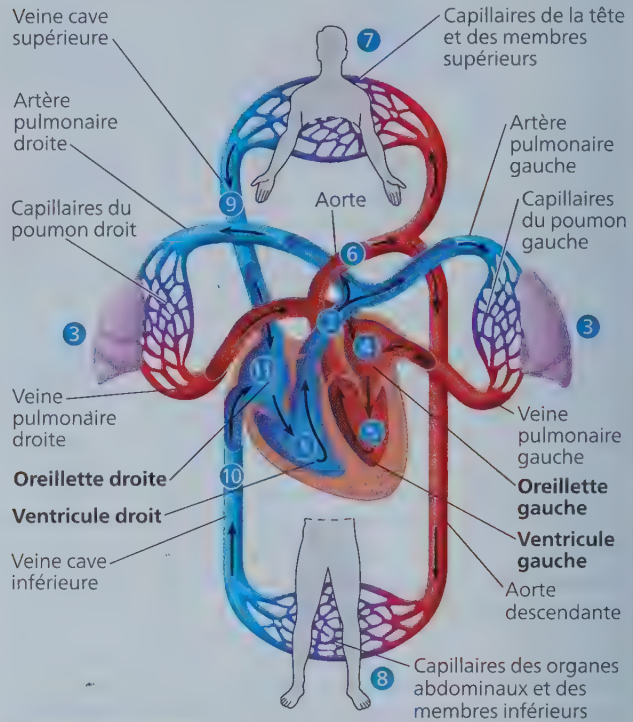
## Chez les mammifères, les cycles coordonnés des contractions du cœur rendent possible la circulation double

La distribution d'O<sub>2</sub> aux organes du corps ne peut tolérer d'interruption. D'ailleurs, cet apport est si vital que certaines cellules du cerveau meurent au bout de quelques minutes si elles manquent d'O<sub>2</sub>. Comment le système cardiovasculaire des mammifères réussit-il à s'acquitter des besoins incessants (mais variables) de l'organisme en O<sub>2</sub> ? Pour répondre à cette question, nous devons examiner les composants de ce système et le fonctionnement de chacun d'entre eux.

### La circulation chez les mammifères

En lisant l'explication détaillée sur la circulation sanguine dans le système cardiovasculaire des mammifères, reportez-vous aux chiffres correspondants de la **figure 42.5**. Nous allons commencer par la circulation pulmonaire (poumons). ① La contraction du ventricule droit pompe le sang vers les poumons par l'intermédiaire du tronc pulmonaire ②, qui se subdivise en artères pulmonaires droite et gauche. À mesure qu'il s'écoule dans les lits capillaires des poumons droit et gauche ③, le sang capte de l'O<sub>2</sub> et perd du CO<sub>2</sub>. Le sang enrichi en O<sub>2</sub> revient des poumons par l'intermédiaire des veines pulmonaires droite et gauche pour rejoindre l'oreillette gauche du cœur ④. Ensuite, le sang riche en O<sub>2</sub> s'écoule dans le ventricule gauche du cœur ⑤, à mesure que le ventricule s'ouvre et que l'oreillette gauche se contracte. Le ventricule gauche expulse le sang riche en O<sub>2</sub> vers les tissus du corps par l'intermédiaire de la circulation systémique. Le sang quitte le ventricule gauche par l'aorte ⑥, qui transporte le sang aux autres artères parcourant le corps. Les premières branches de l'aorte sont les artères coronaires (elles ne figurent pas sur le schéma), lesquelles apportent du sang au muscle cardiaque lui-même. Puis les branches suivantes de l'aorte débouchent sur les lits capillaires de la tête et des bras ⑦ (ou des membres antérieurs). L'aorte descend ensuite dans l'abdomen et fournit du sang riche en O<sub>2</sub> aux lits capillaires

▼ **Figure 42.5** Le système cardiovasculaire des mammifères: vue d'ensemble. Il faut comprendre que les deux circulations travaillent simultanément et non en série, comme la numérotation du schéma pourrait le faire croire. Les deux ventricules se contractent presque en même temps et pompent le même volume de sang. Toutefois, le volume total de sang se déplaçant dans le circuit systémique est beaucoup plus élevé que celui dans la circulation pulmonaire.



**HABILITÉS VISUELLES** ► Supposons que vous suiviez le trajet d'une molécule de CO<sub>2</sub>, depuis le moment où elle se trouve dans une artériole du pouce droit jusqu'à sa sortie du corps dans l'air expiré. Quel est le nombre minimum de lits capillaires traversés par cette molécule ?

des organes abdominaux et des jambes ⑧ (ou des membres postérieurs). Dans les capillaires, il y a une diffusion nette d'O<sub>2</sub> du sang vers les tissus, et de CO<sub>2</sub> (produit par la respiration cellulaire) des tissus vers le sang. Les capillaires se rejoignent pour former des veinules dont le sang s'écoule dans les veines. Le sang appauvri en O<sub>2</sub> provenant de la tête, du cou et des membres antérieurs est canalisé dans une grande veine appelée veine cave supérieure ⑨. Une autre grande veine, la veine cave inférieure, recueille le sang du tronc et des membres postérieurs ⑩. Les deux veines caves déversent leur sang dans l'oreillette droite ⑪, à partir de laquelle le sang appauvri en O<sub>2</sub> se déverse dans le ventricule droit avant de retourner aux poumons.

### Le cœur des mammifères: une étude détaillée

Un examen plus détaillé du cœur humain nous permettra de mieux comprendre le fonctionnement du cœur des mammifères (**figure 42.6**). Le cœur humain est situé derrière le sternum ; il a environ la taille d'un poing fermé et se compose surtout de tissu musculaire cardiaque (voir la figure 40.5). Les deux oreillettes ont une paroi relativement mince et servent de réservoirs au sang qui retourne au cœur depuis les poumons ou les autres

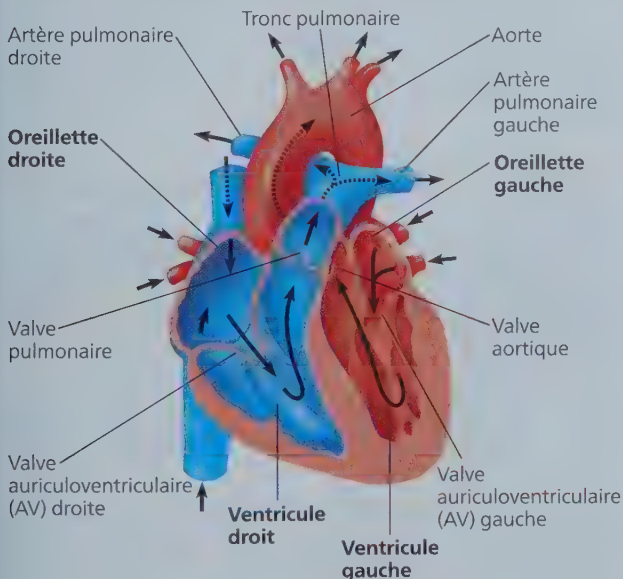
tissus du corps; la majeure partie du sang qui entre dans les oreillettes s'écoule dans les ventricules lorsque les quatre cavités du cœur se relâchent. Le reste est transféré par la contraction des oreillettes avant que les ventricules commencent à se contracter. Comparativement aux oreillettes, les ventricules ont une paroi plus épaisse et leurs contractions sont beaucoup plus puissantes, surtout celles du ventricule gauche, qui doit envoyer le sang à tous les organes du corps par la circulation systémique. Bien que la contraction du ventricule gauche soit plus forte que celle du ventricule droit, les deux ventricules pompent la même quantité de sang à chaque contraction.

Le cœur se contracte et se relâche de façon rythmique. Lorsqu'il se contracte, il agit telle une pompe foulante et expulse le sang dans le tronc pulmonaire et dans l'aorte. Lorsqu'il se relâche, il agit telle une pompe aspirante et ses cavités se remplissent de sang. Un cycle complet, comportant une phase d'éjection et une autre de remplissage, se nomme **révolution cardiaque**, ou cycle cardiaque. La phase de contraction de la révolution cardiaque s'appelle **systole** et la phase de relaxation **diastole** (figure 42.7).

Le **débit cardiaque** ( $D_c$ ) correspond au volume de sang éjecté par minute par chaque ventricule. Il dépend de deux facteurs: le nombre de contractions par unité de temps, c'est-à-dire la **fréquence cardiaque** ( $f_c$ , autrement dit, le nombre de battements cardiaques par minute) et le **volume systolique** ( $V_s$ ), c'est-à-dire la quantité de sang expulsée par un des ventricules à chaque contraction. Le volume systolique moyen de l'humain s'élève à environ 70 mL par battement (0,070 L/batt.). Si on multiplie ce volume systolique par une fréquence cardiaque au repos de 72 batt./min, on obtient un débit cardiaque de 5 L/min. C'est à peu près l'équivalent du volume sanguin total du corps humain. Le débit cardiaque peut être multiplié par cinq pendant un exercice intense et peut ainsi répondre à la demande accrue en  $O_2$ .

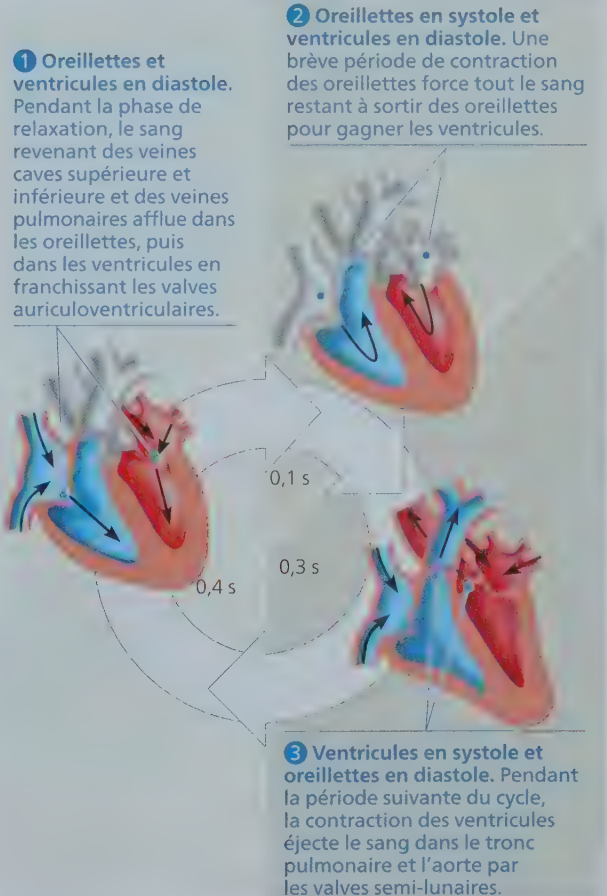
▼ **Figure 42.6** Le cœur des mammifères: une étude détaillée.

Notez la présence des valvules, qui empêchent le sang de refluer dans le cœur, de même que l'épaisseur différente des parois musculaires des oreillettes et des ventricules gauche et droit.



Le cœur comporte quatre valves qui empêchent le sang de refluer et qui contribuent à l'orienter dans la bonne direction (voir les figures 42.6 et 42.7). Composées de replis de tissu conjonctif nommés cuspidés ou valvules, ces valves s'ouvrent quand elles sont poussées d'un côté et se referment quand elles sont poussées de l'autre côté. Entre chaque oreillette et chaque ventricule se trouve une **valve auriculoventriculaire** (**valve AV**). Les cuspidés des valves AV sont ancrés dans les ventricules par de fins cordons de collagène (les cordages tendineux) qui les empêchent de remonter dans les oreillettes durant la systole ventriculaire. La pression produite par la puissante contraction des ventricules ferme les valves AV, empêchant le sang de retourner dans les oreillettes. La **valve mitrale** (ou valve bicuspide), c'est-à-dire la valve AV située entre l'oreillette gauche et le ventricule gauche, est composée de deux cuspidés, alors que la **valve tricuspide**, située entre l'oreillette droite et le ventricule droit, en comporte trois. Les **valves semi-lunaires**, composées chacune de trois valvules, sont situées aux deux sorties du cœur. La **valve aortique** ferme l'artère à la sortie du ventricule gauche et la **valve pulmonaire** sépare ce dernier

▼ **Figure 42.7** La révolution cardiaque. Chez un humain adulte au repos dont la fréquence cardiaque est d'environ 72 batt./min, une révolution cardiaque prend environ 0,8 s. Notez que, durant la majeure partie de la révolution cardiaque, soit 0,7 s, les oreillettes sont relâchées et se remplissent du sang issu des veines.



du ventricule droit. Ces valves sont ouvertes de force par la pression des contractions ventriculaires. Quand les ventricules se relâchent, le sang commence à revenir vers le cœur, fermant les valves au passage. Cela l'empêche de refluer dans les ventricules.

Vous pouvez entendre la fermeture des deux séries de valves cardiaques avec un stéthoscope ou en pressant votre oreille sur la poitrine d'un ami (ou d'un chien que vous connaissez bien). Vous entendrez le claquement produit par la fermeture des valves. Ils comprennent deux temps, répétés à l'infini jusqu'à la mort: «toc-tac». Le premier (soit le «toc») correspond au reflux du sang contre les valves AV. Le second (le «tac»), plus clair, correspond aux vibrations causées par la fermeture des valves semi-lunaires.

Le refoulement du sang par une valve défectueuse peut provoquer un bruit du cœur anormal appelé **souffle cardiaque**. Certaines personnes naissent avec un souffle cardiaque; chez d'autres, les valves sont endommagées à la suite d'une infection (causée par le rhumatisme articulaire aigu, une inflammation du cœur ou d'autres tissus consécutive à certaines infections bactériennes, par exemple). La plupart des souffles cardiaques ne réduisent pas l'efficacité du débit sanguin au point de justifier une intervention chirurgicale. Toutefois, lorsque c'est le cas, on peut remplacer la valve défectueuse par une valve artificielle.

## La régulation de la fréquence cardiaque

Chez les vertébrés, le cœur produit ses propres battements. Certaines cellules du muscle cardiaque sont autorythmiques; elles peuvent se contracter spontanément, c'est-à-dire indépendamment des signaux du système nerveux. On peut observer ces contractions rythmiques dans un tissu qu'on retire du cœur et qu'on dépose dans un contenant de verre en laboratoire! Chacune possède sa propre fréquence de contraction. Mais comment leurs contractions sont-elles coordonnées dans un cœur intact? La réponse réside dans un groupe de cellules autorythmiques, les *cellules cardionectrices*, formant le système cardionecteur.

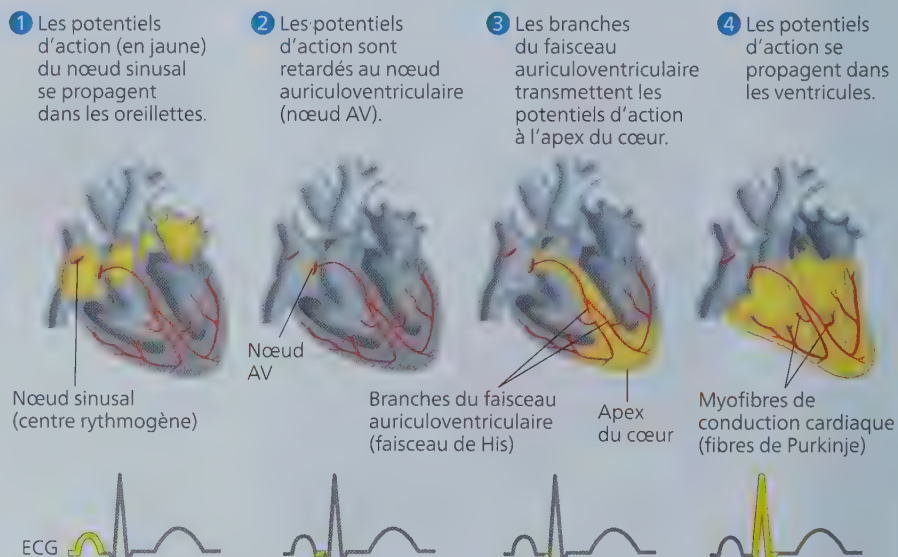
► **Figure 42.8** La régulation de la fréquence cardiaque. Les signaux électriques suivent un trajet déterminé pour réguler la fréquence cardiaque. Les schémas du haut montrent le mouvement de ces signaux (en jaune) durant la révolution cardiaque; les parties en orangé montrent les cellules musculaires spécialisées dans la régulation électrique du rythme cardiaque. Sous chaque étape, les régions du tracé correspondant aux différentes phases enregistrées lors de l'électrocardiogramme (ECG) sont colorées en jaune. À l'étape 4, la partie en noir de l'ECG, à la droite du pic, correspond à l'activité électrique qui prépare les ventricules à réagir à la série de potentiels d'action excitateurs suivante.

**ET SI ?** ► Si un médecin vous donnait une copie de votre ECG, comment feriez-vous pour déterminer la fréquence cardiaque que vous aviez durant l'ECG?

Certaines de ces cellules sont logées dans la paroi de l'oreillette droite, près de l'endroit où la veine cave supérieure pénètre dans le cœur. Ce groupe de cellules est appelé **nœud sinusal**, ou centre rythmogène (de l'anglais *pacemaker*). C'est lui qui fixe la fréquence et la synchronisation des contractions de toutes les cellules du muscle cardiaque. (Contrairement à celui des vertébrés, le centre rythmogène de certains arthropodes se trouve dans le système nerveux, à l'extérieur du cœur.)

Le nœud sinusal émet des impulsions électriques (potentiels d'action) semblables à celles des neurones. Étant donné que les cellules du muscle cardiaque sont couplées sur le plan électrique par des jonctions ouvertes (voir la figure 6.30), les potentiels d'action du nœud sinusal se propagent rapidement dans les tissus du cœur où ils induisent des courants électriques qu'il est possible de mesurer lorsqu'ils atteignent la peau par l'intermédiaire des liquides corporels. On peut d'ailleurs mesurer l'activité électrique du cœur en détectant les variations de ces courants à l'aide d'électrodes collées sur la peau à différents endroits; puis un appareil enregistreur convertit les variations d'amplitude des impulsions électriques en un tracé qu'on peut interpréter. On obtient ainsi un **électrocardiogramme (ECG)** (figure 42.8). La forme de ce tracé de l'activité électrique en fonction du temps est caractéristique des étapes de la révolution cardiaque.

Les impulsions du nœud sinusal se propagent rapidement dans la paroi des oreillettes, ce qui en provoque la contraction simultanée. Durant la contraction des oreillettes, les impulsions provenant du nœud sinusal gagnent d'autres cellules cardionectrices situées dans la paroi qui sépare les deux oreillettes. Ces cellules forment un point de relais appelé **nœud auriculoventriculaire** (nœud AV). Ici, les potentiels d'action sont retardés d'environ 0,1 s avant d'atteindre l'apex du cœur, ce qui permet aux oreillettes de se vider complètement avant que les ventricules commencent à se contracter. Puis des structures spécialisées, appelées branches du faisceau auriculoventriculaire (faisceau de His) et myofibres de conduction cardiaque (ou fibres de Purkinje), transmettent les potentiels d'action du nœud AV à l'apex du cœur et dans toutes les parois ventriculaires.



Certains signaux physiologiques influent sur la fonction régulatrice du nœud sinusal et peuvent ainsi modifier le rythme du cœur. Cette influence relève principalement de deux parties du système nerveux : le système nerveux sympathique et le système nerveux parasympathique. Ces deux parties fonctionnent comme l'accélérateur et les freins d'une automobile. Par exemple, quand vous vous levez et que vous marchez, votre système nerveux sympathique accélère votre fréquence cardiaque, ce qui permet à votre système cardiovasculaire de fournir aux muscles actifs l'O<sub>2</sub> supplémentaire dont ils ont besoin. Lorsque vous vous rassoyez, votre système nerveux parasympathique réduit votre fréquence cardiaque, ce qui permet de conserver l'énergie. Le nœud sinusal subit aussi l'influence d'hormones sécrétées dans le sang. Par exemple, l'adrénaline, une hormone associée au stress et produite par les glandes surrénales, élève la fréquence cardiaque. La température corporelle est un autre facteur influant sur l'activité du nœud sinusal. Il suffit d'une augmentation de 1 °C de la température corporelle pour que la fréquence cardiaque augmente d'environ 10 batt./min. C'est pourquoi le pouls d'une personne fiévreuse est beaucoup plus rapide que la normale.

Maintenant que nous avons examiné le fonctionnement du cœur, nous consacrerons la section suivante aux forces et aux structures qui influent sur la circulation sanguine dans les vaisseaux de chaque circuit.

## RETOUR SUR LE CONCEPT 42.2

1. Expliquez pourquoi la concentration en O<sub>2</sub> du sang des veines pulmonaires est supérieure à celle du sang des veines caves.
2. Pourquoi est-il important que le nœud AV diminue ou retarde les potentiels d'action qui passent du nœud sinusal et des parois auriculaires aux ventricules ?
3. **ET SI ?** ► Après avoir fait de l'exercice régulièrement pendant plusieurs mois, vous constatez que votre fréquence cardiaque au repos a diminué, mais que votre débit cardiaque au repos demeure inchangé. À partir de ces observations, quel autre changement allez-vous probablement observer dans le fonctionnement de votre cœur au repos ?

*Voir les réponses proposées à l'appendice A.*

## CONCEPT 42.3

### La pression artérielle et le débit sanguin sont le reflet de la structure et de l'agencement des vaisseaux sanguins

C'est grâce aux vaisseaux sanguins, dont la structure sert parfaitement la fonction, que le système cardiovasculaire des vertébrés peut distribuer l'O<sub>2</sub> et les nutriments, et éliminer les déchets dans tout le corps.

### La structure et la fonction des vaisseaux sanguins

Tous les vaisseaux sanguins comportent une lumière (cavité) centrale tapissée d'un **endothélium**, une couche simple de

cellules épithéliales aplaties (épithélium simple squameux). Telle la surface polie d'un tuyau de cuivre, la surface lisse de l'endothélium réduit au minimum la résistance à la circulation sanguine. L'endothélium est entouré de couches de tissus dont la nature varie selon que le vaisseau sanguin est un capillaire, une artère ou une veine, et qui témoignent ainsi des adaptations propres aux fonctions de chaque type de vaisseau (**figure 42.9**).

De tous les vaisseaux sanguins, les capillaires sont les plus petits. Leur diamètre ne dépasse pas de beaucoup celui d'un érythrocyte. Leur paroi très mince se compose uniquement d'un endothélium et d'une couche extracellulaire appelée membrane basale. Ces deux couches forment la tunique interne. Les échanges de substances entre le sang et le liquide interstitiel ont lieu exclusivement dans les capillaires parce que seuls les capillaires ont une paroi suffisamment mince pour permettre ces échanges.

Les parois des artères et des veines, contrairement à celles des capillaires, sont formées d'un endothélium entouré de deux couches (ou tuniques) de tissus différents. La première couche, ou tunique externe, se compose de tissu conjonctif riche en fibres élastiques et en collagène. La présence de ces fibres permet aux vaisseaux de s'étirer et de reprendre leur forme, tandis que le collagène rend la paroi plus résistante. La seconde couche, la tunique moyenne, en contact avec l'endothélium, contient des fibres musculaires et davantage de fibres élastiques.

La paroi des artères est épaisse, résistante et élastique. Ces caractéristiques permettent aux artères de transporter un sang pompé à forte pression par le cœur en se distendant au moment du passage du sang et en se rétractant quand le cœur se relâche entre les contractions. Comme nous le verrons un peu plus loin, l'élasticité de la paroi artérielle joue un rôle essentiel dans le maintien de la pression artérielle et de l'acheminement du sang vers les capillaires.

Les muscles lisses des parois des artères et des artérioles contribuent à la régulation de l'écoulement du sang. Les signaux du système nerveux ainsi que les hormones circulant dans le sang agissent sur le tissu musculaire lisse dans les artères et les artérioles ; ils peuvent déclencher la dilatation ou la constriction de ces vaisseaux et moduler ainsi l'irrigation sanguine de diverses parties du corps.

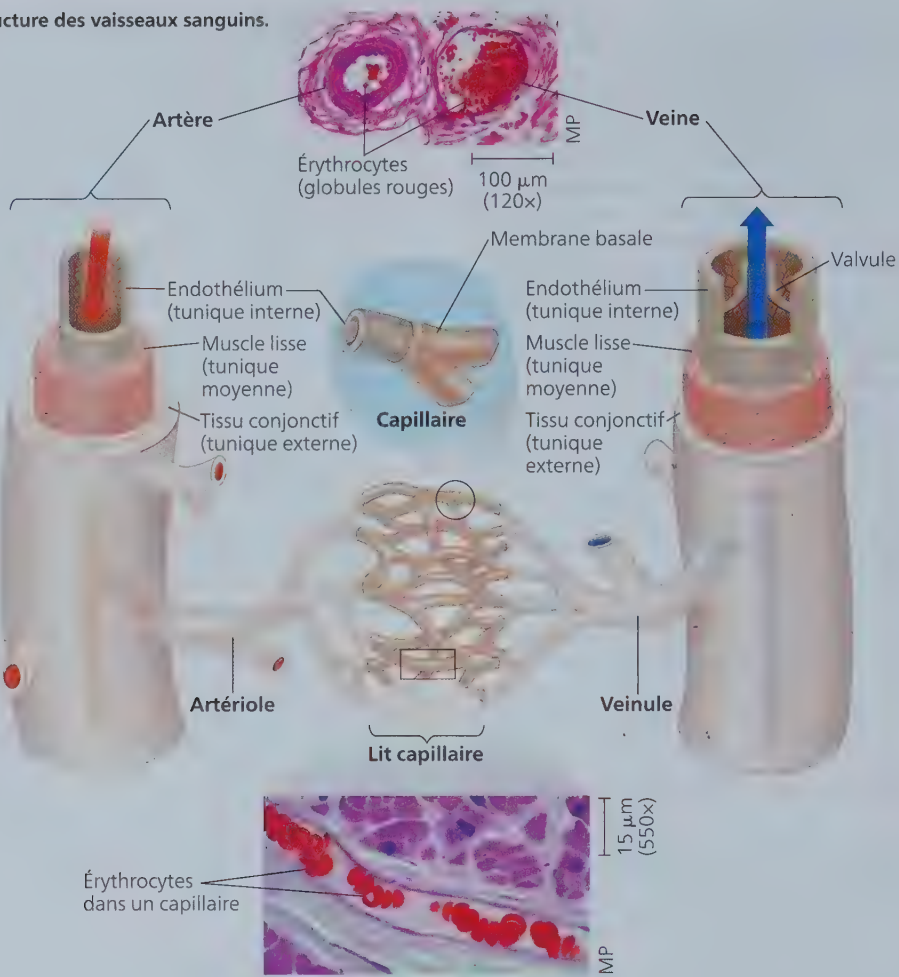
Comme les veines ramènent le sang au cœur sous une pression plus faible, elles n'ont pas besoin d'une paroi épaisse. Dans un vaisseau sanguin d'un calibre donné, l'épaisseur de la paroi d'une veine équivaut au tiers environ de celle de la paroi d'une artère. Contrairement aux artères, les veines sont munies de valvules qui maintiennent une circulation unidirectionnelle, malgré la faible pression.

Nous allons maintenant examiner comment la circulation du sang vers les différentes parties du corps est influencée par le diamètre des vaisseaux sanguins, le nombre de vaisseaux et la pression sanguine à l'intérieur des vaisseaux.

### La vitesse de la circulation sanguine

Pour comprendre comment le diamètre d'un vaisseau influe sur le débit sanguin, examinons l'exemple de l'eau qui circule dans un gros tuyau d'arrosage branché à un robinet. Quand on ouvre le robinet, l'eau s'écoule à la même vitesse partout dans le tuyau. Mais qu'arrive-t-il si on branche une buse étroite à l'extrémité

► **Figure 42.9** La structure des vaisseaux sanguins.



du boyau? Comme l'eau est incompressible, le volume d'eau qui passe dans la buse à n'importe quel moment doit être le même que le volume qui se déplace dans le reste du tuyau. Comme le calibre de la buse est inférieur à celui du boyau, l'eau sort de la buse à une vitesse plus élevée.

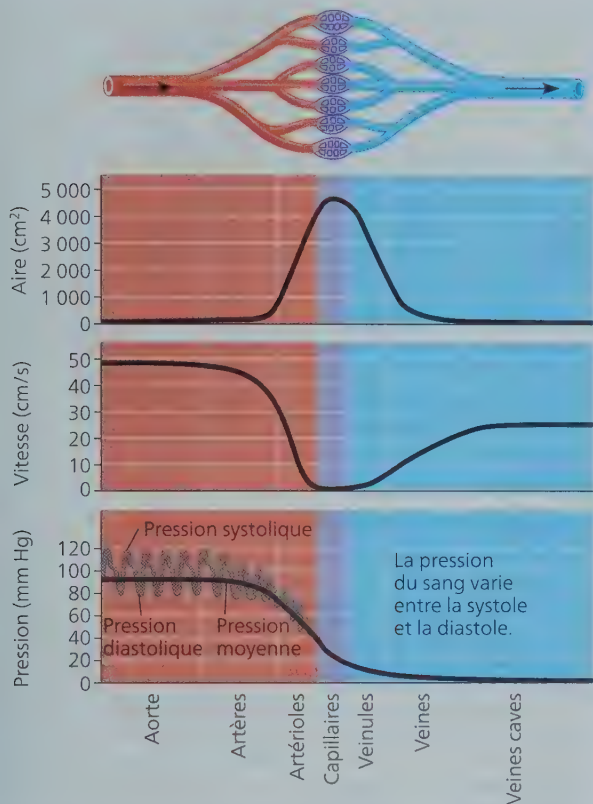
La situation est un peu la même dans le système cardiovasculaire, et pourtant le sang *ralentit* lorsqu'il se déplace des artères aux artérioles puis aux capillaires. Pourquoi? Parce que le nombre de capillaires est extrêmement élevé: environ 7 milliards dans le corps humain. Et donc, les capillaires auxquels chaque artériole conduit le sang sont si nombreux que, cumulativement, la section (superficie) transversale *totale* des conduits est beaucoup plus grande dans les lits capillaires que dans les artères ou toute autre partie du système cardiovasculaire (**figure 42.10**). C'est l'augmentation considérable de la section transversale qui fait que la vitesse de la circulation sanguine ralentit fortement à partir de l'aorte jusqu'aux capillaires: le sang se déplace 500 fois plus lentement dans les capillaires (environ 0,1 cm/s) que dans l'aorte (environ 48 cm/s). Quand le sang quitte les capillaires pour gagner les veinules et les veines, il accélère de nouveau, parce que les

veinules et les veines ont, collectivement, une section transversale *totale* plus petite que celui des capillaires.

### La pression sanguine

Comme tous les liquides, le sang se déplace toujours des zones de forte pression vers les zones de plus faible pression. C'est dans le cœur, où se produit la contraction, que la pression sanguine est la plus élevée. Cette pression sanguine exerce une force dans toutes les directions et celle qui s'exerce dans le sens de la longueur dans une artère chasse le sang du cœur et le pousse dans les vaisseaux. Sous l'effet de la pression exercée par le sang, la paroi élastique des artères s'étire, avant de reprendre sa forme. Après la contraction ventriculaire, ces mouvements de dilatation de la paroi contribuent grandement à maintenir la pression sanguine et à assurer la progression du sang dans les vaisseaux, durant toute la durée de la révolution cardiaque. Lorsque le sang entre dans les millions de minuscules artérioles et capillaires, le petit diamètre de ces vaisseaux produit une résistance considérable à la circulation sanguine. Cette résistance aura amorti une grande partie de la pression générée par les contractions cardiaques lorsque le sang entrera dans les veines (voir la figure 42.10).

▼ **Figure 42.10** Les rapports entre la section transversale totale des vaisseaux sanguins, la vitesse de la circulation sanguine et la pression sanguine. En raison de l'augmentation de la section transversale totale, le sang ralentit considérablement dans les artérioles et se déplace très lentement dans les capillaires. La pression artérielle, qui est la principale force conduisant le sang du cœur aux capillaires, est à son plus haut dans l'aorte.



### Les changements de la pression sanguine durant la révolution cardiaque

La pression sanguine atteint un maximum dans les artères au moment où le cœur se contracte durant la systole ventriculaire. À cet instant, la pression est appelée **pression systolique** (voir la figure 42.10). Chaque contraction ventriculaire provoque un pic de la pression sanguine qui dilate les artères. Quand vous prenez votre **pouls** en plaçant les doigts sur la face interne du poignet, à l'endroit où l'artère radiale passe tout près de la peau, vous sentez en fait le gonflement de cette artère à chaque battement du cœur. Cette onde pulsatile est en partie causée par le diamètre réduit des artérioles, qui entrave la sortie du sang des artères. Lorsque le cœur se contracte, le sang entre dans les artères plus vite qu'il ne peut en sortir; les vaisseaux se dilatent et leur diamètre augmente sous l'effet de la pression.

La paroi élastique des artères revient en place pendant la diastole. Par conséquent, la pression sanguine est plus faible, mais elle est encore considérable lorsque les ventricules sont relâchés (**pression diastolique**). Le cœur se contracte de nouveau avant qu'une quantité suffisante de sang ait circulé dans les artérioles de façon à dissiper complètement la pression artérielle

(ou tension artérielle). Étant donné que la pression persiste dans les artères tout au long de la révolution cardiaque (voir la figure 42.10), le sang circule continuellement dans les artérioles et les capillaires.

### La régulation de la pression sanguine

Des mécanismes homéostatiques assurent la régulation de la pression artérielle en modifiant le diamètre des artérioles. Si les muscles lisses des parois des artérioles se contractent, les artérioles se resserrent; cette réaction est appelée **vasoconstriction**. La vasoconstriction augmente la pression sanguine en amont dans les artères. Lorsque les muscles lisses se relâchent, il se produit une réaction contraire, appelée **vasodilatation**, au cours de laquelle le calibre des artérioles augmente, ce qui s'accompagne d'une baisse de la pression sanguine dans les artères.

Des chercheurs ont constaté que les réactions de vasodilatation et de vasoconstriction sont déclenchées par des substances chimiques produites par les vaisseaux sanguins en réaction à des informations transmises par les systèmes nerveux et endocrinien. Le monoxyde d'azote (NO), un gaz, est un important déclencheur de la vasodilatation, tandis que l'endothéline, un peptide, est le plus puissant déclencheur de la vasoconstriction. Ce sont les effets opposés du NO et de l'endothéline qui permettent la régulation de la pression sanguine.

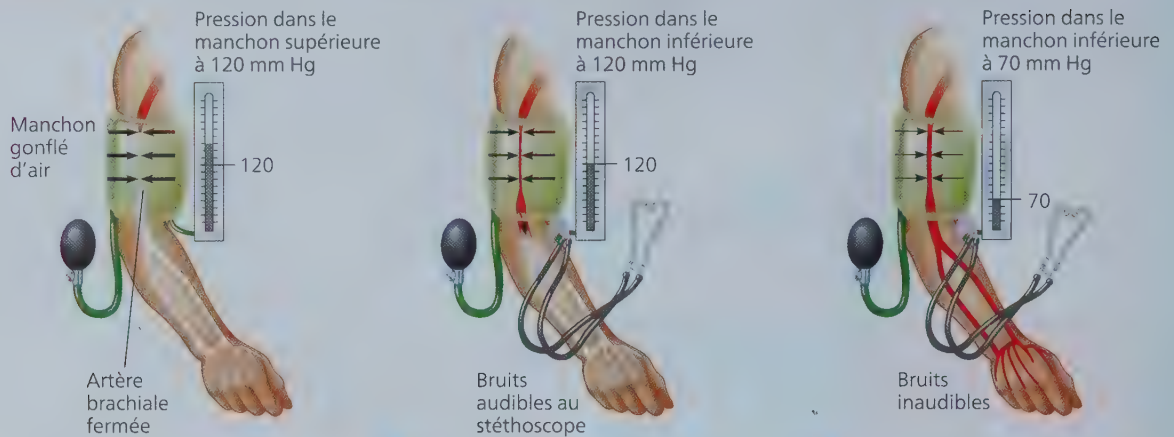
La vasoconstriction et la vasodilatation s'accompagnent souvent de variations du débit cardiaque, lesquelles influent également sur la pression sanguine. Cette coordination des mécanismes de régulation permet d'assurer une circulation sanguine adéquate, selon les besoins auxquels le système cardiovasculaire doit répondre. Par exemple, pendant une activité physique intense, les artérioles des muscles sollicités se dilatent afin de fournir plus de sang riche en O<sub>2</sub> aux muscles. Pour éviter que la vasodilatation locale fasse chuter la pression sanguine (donc la circulation sanguine) dans d'autres régions du corps, le débit cardiaque augmente en conséquence de façon à maintenir la pression artérielle et à concourir à l'augmentation de la circulation sanguine dont les muscles ont besoin.

### La pression sanguine et la force gravitationnelle

La pression sanguine se mesure généralement dans une artère du bras maintenu à la même hauteur que le cœur (**figure 42.11**). Chez un sujet de 20 ans en bonne santé et au repos, la pression artérielle dans la circulation systémique est habituellement d'environ 120 millimètres de mercure (mm Hg) durant la systole et de 70 mm Hg durant la diastole, notée comme suit: 120/70. (La pression artérielle dans la circulation pulmonaire est de 6 à 10 fois plus basse.)

La force gravitationnelle exerce un effet considérable sur la pression sanguine. Lorsque vous êtes debout, par exemple, le sang doit monter d'environ 35 cm pour passer du cœur au cerveau et la pression artérielle dans votre cerveau est inférieure d'environ 27 mm Hg à celle qui est à proximité de votre poitrine. Ce lien entre la pression sanguine et la force gravitationnelle aide à comprendre ce qui se produit quand on perd connaissance: si la pression sanguine dans votre cerveau est trop faible pour assurer un débit sanguin suffisant, le système nerveux le détecte, et vous vous évanouissez. En vous évanouissant, vous tombez au sol et votre tête se trouve au même niveau que votre cœur, de sorte que la circulation sanguine dans votre cerveau augmente rapidement et rétablit la situation.

▼ **Figure 42.11** La mesure de la pression artérielle. La pression artérielle est notée à l'aide de deux nombres séparés par une barre oblique; la première valeur représente la pression systolique, la seconde, la pression diastolique.



- 1 Le sphygmomanomètre, constitué d'un manchon gonflable relié à un manomètre, sert à mesurer la pression artérielle. Le manchon est enroulé autour de la partie supérieure du bras; on le gonfle jusqu'à ce que la pression ferme l'artère brachiale et bloque complètement la circulation sanguine en aval du manchon. La pression exercée par ce dernier dépasse alors la pression dans l'artère.
- 2 On dégonfle progressivement le manchon. Lorsque la pression qu'il exerce s'abaisse juste sous celle qui s'exerce dans l'artère, le sang recommence à circuler dans l'avant-bras, et avec un stéthoscope, on peut entendre les bruits causés par le passage du sang. La pression mesurée alors correspond à la pression systolique (120 mm Hg dans cet exemple).
- 3 On continue à dégonfler le manchon jusqu'à ce que le sang puisse circuler librement dans l'artère et que les bruits disparaissent. La pression observée alors correspond à la pression diastolique (70 mm Hg dans cet exemple).

Chez les animaux au long cou, la pression sanguine nécessaire pour contrecarrer la force gravitationnelle doit être très élevée. Par exemple, chez une girafe (*Giraffa camelopardalis*) en position debout, la pression systolique dans la région cardiaque doit être supérieure à 250 mm Hg pour que le sang puisse se rendre jusqu'à l'encéphale. Quand la girafe baisse la tête pour boire, des valvules faisant office de clapets antiretour, ainsi que les sinus et des mécanismes de rétro-inhibition réduisant le débit cardiaque, empêchent cette forte pression d'endommager les tissus de l'encéphale. Chez un dinosaure doté d'un cou pouvant atteindre 10 m de longueur, la pression systolique devait être encore plus forte – près de 760 mm Hg – pour arriver à pomper le sang au cerveau lorsque la tête était en position verticale. Toutefois, des calculs réalisés à partir de données anatomiques et d'estimations de la vitesse du métabolisme nous indiquent que le cœur des dinosaures était incapable d'engendrer une telle pression. En s'appuyant sur cette analyse et sur des études portant sur la structure des os du cou, des biologistes en sont arrivés à la conclusion que les dinosaures à long cou se nourrissaient en gardant la tête près du sol plutôt que de l'élever pour manger le feuillage se trouvant en hauteur.

La force gravitationnelle a également un effet sur la circulation veineuse, particulièrement sur celle des membres inférieurs. Quand vous êtes en position debout ou assise, la force gravitationnelle attire votre sang vers vos pieds et ralentit son retour vers le cœur. Comme la pression sanguine est relativement basse dans les veines, les valvules qui s'y trouvent sont très importantes pour assurer la circulation unidirectionnelle du sang vers le cœur. Les contractions rythmiques des muscles lisses de la paroi des veinules et des veines favorisent également le retour du sang veineux, tout comme l'activité des muscles squelettiques sollicités durant l'activité physique (figure 42.12).

De plus, au moment de l'inspiration, le changement de pression dans la cavité thoracique provoque la dilatation de la veine cave, ce qui favorise son remplissage, ainsi que celui d'autres grosses veines voisines du cœur.

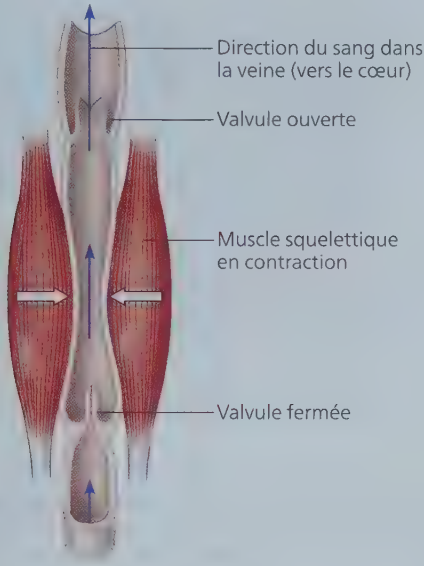
Dans quelques cas, une insuffisance cardiaque peut se produire chez un athlète qui interrompt brusquement un exercice intense. Lorsque les muscles des jambes cessent soudainement de se contracter et de se relâcher tour à tour, le cœur reçoit moins de sang, bien qu'il continue momentanément de battre rapidement. Si le cœur est affaibli ou endommagé, une réduction brutale de l'apport sanguin peut provoquer une défaillance. Pour éviter d'exposer le cœur à un stress excessif, les athlètes devraient toujours terminer une activité intense par une période d'activité modérée, comme la marche, afin de « calmer » le cœur jusqu'à ce que sa fréquence revienne à sa valeur au repos.

## La fonction des capillaires

À tout moment, le sang n'irrigue que de 5 à 10% des capillaires du corps. Cependant, tous les tissus sont irrigués par de nombreux capillaires, permettant ainsi aux différentes parties du corps de recevoir du sang en permanence. Les capillaires de l'encéphale, du cœur, des reins et du foie sont généralement remplis au maximum de leur capacité. Dans de nombreux autres organes, l'approvisionnement en sang varie en fonction des besoins à mesure que la circulation est dérivée vers d'autres destinations. Par exemple, la circulation sanguine vers la peau est régulée afin de contrôler la température corporelle. Après un repas, le tube digestif reçoit plus de sang. En revanche, pendant un exercice physique intense, le sang est détourné du tube digestif et va irriguer plus généreusement (jusqu'à 30 fois plus qu'au repos) les muscles squelettiques et la peau. C'est l'une des

### ▼ Figure 42.12 La circulation sanguine dans les veines.

La contraction des muscles squelettiques comprime les veines. Les replis du tissu endothélial des veines agissent comme des valvules bloquant le reflux du sang, de sorte que celui-ci ne peut se déplacer qu'en direction du cœur. Les personnes qui restent assises ou debout trop longtemps constatent parfois que leurs pieds enflent : l'immobilité ralentit le retour veineux et de plus grandes quantités de sang stagnent dans les extrémités.



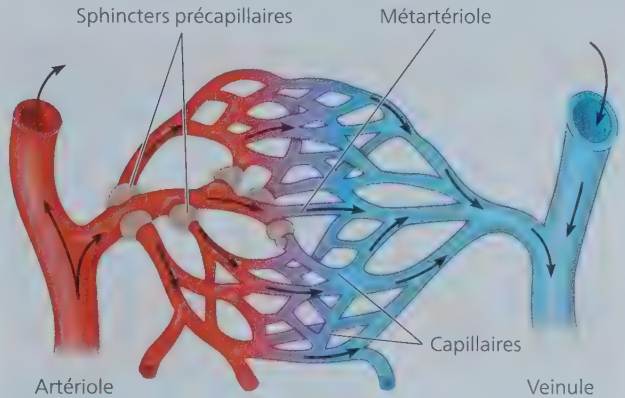
raisons pour lesquelles il est déconseillé de faire de l'activité physique de manière soutenue immédiatement après avoir mangé copieusement.

Étant donné que les capillaires sont dépourvus de tissu musculaire lisse, comment la circulation sanguine dans les lits capillaires peut-elle fluctuer ? Un premier mécanisme est la contraction ou la dilatation des artérioles qui irriguent les lits capillaires. Un second mécanisme fait intervenir les *sphincters précapillaires*, des anneaux de muscles lisses à l'entrée des lits capillaires (figure 42.13). L'ouverture et la fermeture de ces anneaux musculaires régulent et redirigent le passage du sang dans les capillaires selon les besoins. Les signaux qui régissent la circulation sanguine par ces mécanismes comprennent les potentiels d'action, les hormones qui circulent dans le sang et des facteurs chimiques locaux. Par exemple, les cellules d'un tissu lésé sécrètent de l'histamine, une substance chimique qui provoque la vasodilatation. Cette vasodilatation augmente l'apport de sang dans la zone de la lésion et permet ainsi aux leucocytes de s'y rendre plus facilement pour défendre l'organisme contre les microorganismes envahisseurs.

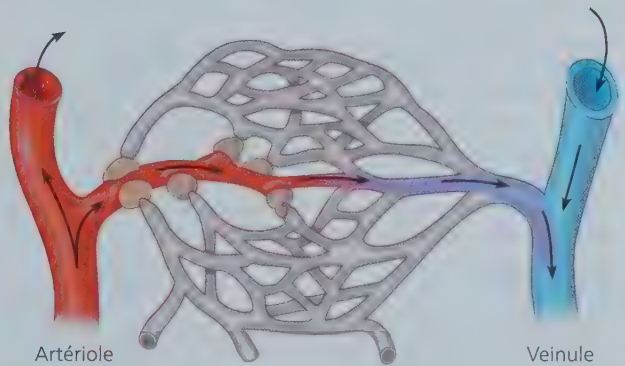
Comme nous l'avons vu précédemment, l'échange de substances entre le sang et le liquide interstitiel dans lequel baignent les cellules revêt une importance primordiale. Ce processus se déroule à travers la mince paroi endothéliale des capillaires, mais comment ? Certaines macromolécules sont acheminées à travers la paroi d'une cellule endothéliale dans des vésicules formées par endocytose sur un côté de la cellule. Le contenu des vésicules est ensuite exporté par exocytose du côté opposé. Les petites molécules neutres, notamment celles de l'O<sub>2</sub> et du CO<sub>2</sub>, diffusent à travers les cellules endothéliales. Dans certains tissus,

### ▼ Figure 42.13 La circulation sanguine dans les lits capillaires.

Les sphincters précapillaires régulent le passage du sang dans les lits capillaires. Une certaine quantité de sang passe directement des artérioles aux veinules par l'intermédiaire de capillaires appelés *métartérioles* ; celles-ci sont toujours ouvertes.



(a) Sphincters ouverts

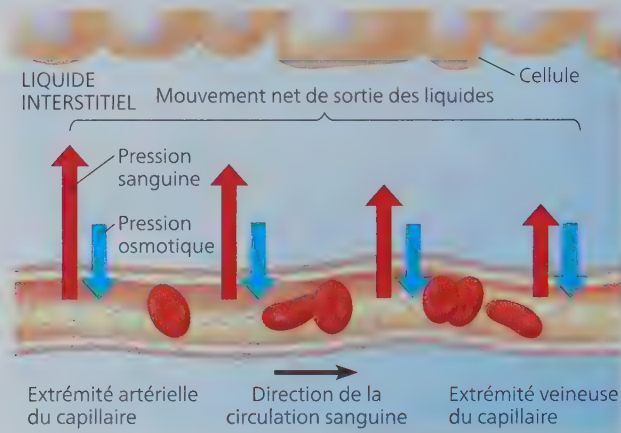


(b) Sphincters fermés

la diffusion peut aussi s'effectuer par des pores intercellulaires de la paroi capillaire. Ces pores permettent également de faire passer des petits solutés tels que des glucides, des sels et de l'urée, ainsi que les courants de masse des liquides poussés par la pression sanguine dans les capillaires.

Deux forces opposées régulent le mouvement des liquides entre les capillaires et les tissus voisins : la pression sanguine pousse les liquides vers l'extérieur des capillaires, tandis que la présence de protéines sanguines tend à ramener le liquide à l'intérieur (figure 42.14). Bien des protéines sanguines (et toutes les cellules sanguines) sont trop grosses pour traverser facilement l'endothélium, de sorte qu'elles restent prisonnières des capillaires. Ces protéines dissoutes sont à l'origine d'une bonne partie de la *pression osmotique* du sang (la pression produite par la différence entre la concentration de soluté d'un côté de la membrane et la concentration de soluté de l'autre côté). La différence de pression osmotique entre le sang et le liquide interstitiel s'oppose au mouvement vers l'extérieur des capillaires. Habituellement, la pression sanguine est plus élevée que les forces opposées. Il y a donc une perte nette de liquide des capillaires. Celle-ci est généralement plus importante à l'extrémité artérielle de ces vaisseaux, là où la pression est la plus élevée.

▼ **Figure 42.14** Le mouvement des liquides entre les capillaires et le liquide interstitiel. Ce schéma illustre un capillaire dans lequel la pression sanguine est supérieure à la pression osmotique sur toute la longueur du capillaire. Dans d'autres capillaires, la pression sanguine peut être plus faible que la pression osmotique sur toute la longueur du capillaire ou uniquement sur une partie.



### Le retour des liquides par l'intermédiaire du système lymphatique

Chaque jour, la perte cumulative de liquide passant des capillaires aux tissus voisins varie entre 4 et 8 L chez l'humain adulte. Les capillaires laissent également échapper une certaine quantité de protéines sanguines, même si leur paroi n'est pas très perméable à ces grosses molécules. Les liquides perdus, ainsi que les protéines qu'ils contiennent, sont récupérés et reviennent dans le sang par l'intermédiaire du **système lymphatique** (voir la figure 43.6).

Le liquide diffuse dans le système lymphatique par l'intermédiaire d'un réseau de minuscules vaisseaux juxtaposés aux capillaires (**figure 42.15**). Le liquide récupéré, appelé **lymphe**, circule dans le système lymphatique avant de se déverser dans deux grandes veines du système cardiovasculaire situées à la base du cou. Cette communication entre le système lymphatique et le système cardiovasculaire mène à son terme la récupération des liquides des capillaires ainsi que le passage des lipides de l'intestin grêle au sang (voir la figure 41.13).

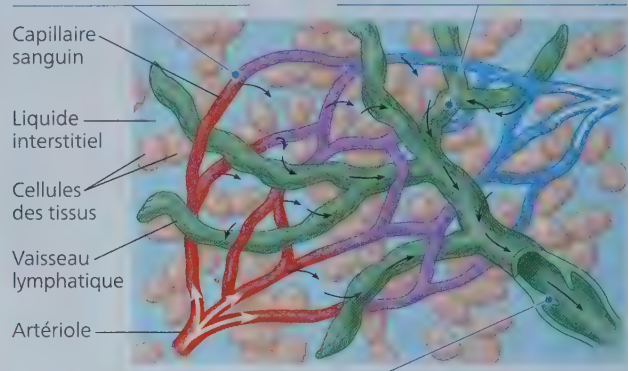
Les mécanismes qui favorisent le mouvement de la lymphe entre les tissus périphériques et le cœur ressemblent à ceux qui facilitent la circulation sanguine dans les veines. En effet, les vaisseaux lymphatiques possèdent eux aussi des valvules qui empêchent la lymphe de refluer. Les contractions rythmiques de leur paroi facilitent le drainage des liquides récupérés par les capillaires lymphatiques. Enfin, comme celles des veines, les contractions des muscles squelettiques facilitent le déplacement des liquides.

Les diverses affections qui perturbent le système lymphatique entraînent souvent une accumulation de liquide dans les tissus, appelée œdème. Dans certains cas, les conséquences peuvent être très graves. Par exemple, certains vers parasites se logent dans les vaisseaux lymphatiques et peuvent obstruer l'écoulement de la lymphe au point de faire enfler à l'extrême les membres et d'autres parties du corps, une affection qu'on appelle *éléphantiasis*.

▼ **Figure 42.15** L'étroite association des vaisseaux lymphatiques et des capillaires sanguins.

Des liquides et des protéines s'échappent des capillaires sanguins et entrent dans le liquide interstitiel.

Les vaisseaux lymphatiques récupèrent les liquides et protéines qui ont fui et les acheminent jusqu'aux grandes veines à la base du cou.



Dans les gros vaisseaux lymphatiques, des valvules empêchent le liquide de refluer.

Le long des vaisseaux lymphatiques se trouvent de petits organes qui filtrent la lymphe, appelés **nœuds lymphatiques** (ou *ganglions lymphatiques*). Les nœuds lymphatiques s'attaquent aux bactéries et aux virus envahisseurs et jouent donc un rôle clé dans l'immunité. Ils renferment un réseau réticulé de tissu conjonctif dont les espaces sont occupés par des leucocytes (globules blancs) spécialisés dans la défense de l'organisme. Lorsque le corps lutte contre une infection, ces leucocytes se multiplient rapidement. Les nœuds enflent alors et deviennent sensibles. (C'est pourquoi les médecins palpent les nœuds lymphatiques du cou.) Comme les nœuds lymphatiques exercent des fonctions de filtrage et de surveillance, les médecins examinent les nœuds lymphatiques des patients cancéreux pour déceler la dissémination des cellules cancéreuses.

Au cours des dernières années, les recherches ont montré que le système lymphatique joue aussi un rôle dans les réactions immunitaires indésirables comme celles qui provoquent l'asthme. Grâce à ces découvertes et à d'autres encore, le système lymphatique, peu étudié avant les années 1990, est devenu un domaine de recherche très actif et très prometteur de la biomédecine.

### RETOUR SUR LE CONCEPT 42.3

1. Quelle est la principale cause de la lenteur de la circulation sanguine dans les capillaires ?
2. Quels changements temporaires dans le fonctionnement cardiovasculaire d'un animal pourraient le mieux l'aider à utiliser ses muscles squelettiques pour fuir un danger ?
3. **ET SI ?** ► Imaginez que vous avez plusieurs cœurs dans votre corps. Nommez un avantage et un inconvénient liés à cette particularité anatomique.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## Les divers composants du sang participent aux échanges, au transport et à l'immunité

Comme nous l'avons vu au concept 42.1, le liquide transporté par un système cardiovasculaire ouvert est le même que celui qui entoure toutes les cellules du corps; il a donc la même composition. Par contre, le liquide acheminé par un système cardiovasculaire clos est beaucoup plus spécialisé, comme on l'observe chez les vertébrés.

### La composition et la fonction du sang

Le sang des vertébrés est un tissu conjonctif composé de diverses sortes de cellules en suspension dans une matrice liquide appelée **plasma**. Lorsqu'on sépare les composants du sang en le centrifugeant, on constate que les éléments figurés (soit les cellules et les fragments cellulaires) occupent environ 45 % du volume sanguin (figure 42.16). La fraction représentée par les érythrocytes se nomme **hématocrite**. Le reste est le plasma.

#### Le plasma

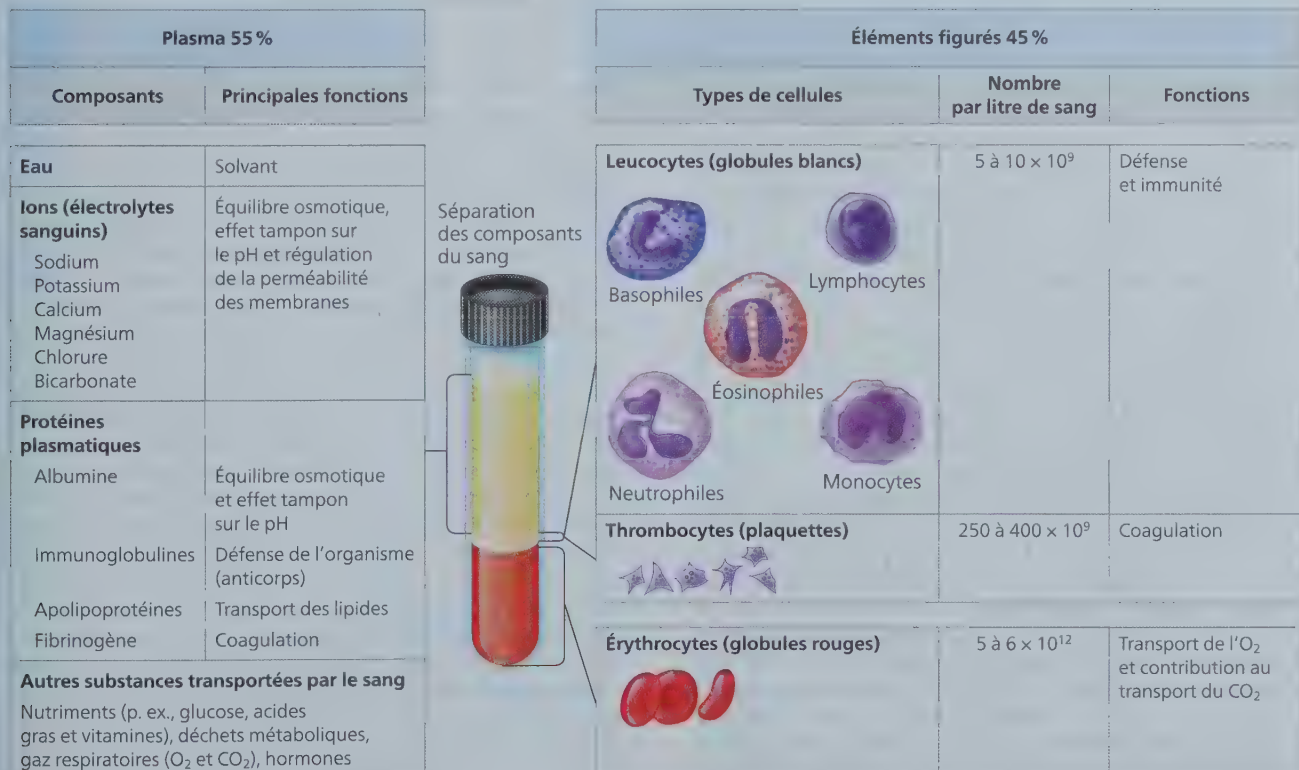
Dissous dans le plasma, les ions et les protéines participent, avec les cellules sanguines, à la régulation osmotique et interviennent dans le transport et dans l'immunité. Les sels inorganiques qui

s'y trouvent, sous forme d'ions dissous, constituent un élément essentiel du sang. En effet, plusieurs ions agissent comme tampons dans le sang, tandis que d'autres contribuent à maintenir l'équilibre osmotique du sang. De plus, la concentration des ions du plasma a un effet direct sur la composition du liquide interstitiel; beaucoup d'ions jouent un rôle déterminant dans l'activité musculaire et nerveuse. Pour que les électrolytes du plasma accomplissent efficacement leur rôle, leur concentration doit demeurer très stable.

À l'instar des ions dissous, les protéines plasmatiques (comme les albumines) exercent un effet tampon qui contribue à maintenir le pH aux environs de la valeur de référence, et elles équilibrent la pression osmotique entre le sang et le liquide interstitiel. Certaines protéines plasmatiques remplissent également des fonctions particulières. Ainsi, les immunoglobulines, ou anticorps, aident à lutter contre les virus et les autres agents pathogènes qui s'introduisent dans le corps (voir la figure 43.10), tandis que les apolipoprotéines servent au transport des lipides, qui sont insolubles dans l'eau et ne peuvent circuler dans le sang qu'une fois liés à des protéines. Enfin, certaines protéines plasmatiques sont des fibrinogènes, c'est-à-dire des facteurs de coagulation qui contribuent à colmater les fuites lorsqu'un vaisseau sanguin subit une lésion. (Le plasma sanguin dont les facteurs de coagulation ont été retirés porte le nom de *sérum*.)

Le plasma contient également beaucoup d'autres substances en transit (notamment des nutriments, des déchets métaboliques, des gaz respiratoires et des hormones), qui se déplacent

▼ **Figure 42.16** La composition du sang des mammifères. Après centrifugation, le sang se sépare en trois couches: le plasma sur le dessus; les leucocytes et les thrombocytes au milieu; les érythrocytes au fond.



d'une partie du corps à l'autre par l'intermédiaire du sang. Le plasma sanguin et le liquide interstitiel ont une composition semblable, sauf que le plasma contient une concentration beaucoup plus élevée de protéines (rappelons-nous que la paroi des capillaires n'est pas très perméable aux protéines).

### Les éléments figurés

Le plasma sanguin renferme deux types de cellules en suspension (voir la figure 42.16) : les **érythrocytes** (ou globules rouges, ou hématies), qui transportent l'O<sub>2</sub> et une partie du CO<sub>2</sub> ; les **leucocytes** (ou globules blancs), qui sont des composants du système immunitaire. Un troisième élément est aussi contenu dans le plasma sanguin : les **thrombocytes** (ou plaquettes), soit des fragments de cellules contribuant à la coagulation.

**Les érythrocytes** Les érythrocytes sont de loin les cellules sanguines les plus nombreuses (voir la figure 42.16). Leur fonction principale est le transport de l'O<sub>2</sub>, et leur structure est étroitement liée avec cette fonction. Chez l'humain, les érythrocytes sont de petits disques biconcaves (d'environ 7 à 8 µm de diamètre), plus minces au centre qu'au bord. Cette forme augmente leur surface de contact, de sorte que la diffusion de l'O<sub>2</sub> est plus rapide à travers la membrane plasmique. Les érythrocytes matures des mammifères sont dépourvus de noyau. Cette caractéristique cellulaire inhabituelle leur permet de contenir plus de molécules d'**hémoglobine**, une protéine contenant quatre ions ferreux (Fe<sup>2+</sup>) transportant chacun une molécule d'O<sub>2</sub> (voir la figure 5.18). Les érythrocytes sont également dépourvus de mitochondries et ils produisent leur ATP exclusivement par métabolisme anaérobie. Si leur métabolisme nécessitait une respiration aérobie, le transport de l'O<sub>2</sub> serait moins efficace, car une partie de l'O<sub>2</sub> transporté serait consommée en cours de route.

Malgré sa petite taille, un érythrocyte contient environ 250 millions de molécules d'hémoglobine (Hb). Étant donné que chaque molécule d'hémoglobine fixe jusqu'à quatre molécules d'O<sub>2</sub>, un érythrocyte peut en transporter environ 1 milliard. Quand les érythrocytes passent dans les lits capillaires des poumons, des branchies ou des autres organes respiratoires, l'O<sub>2</sub> diffuse dans les érythrocytes et se fixe à l'hémoglobine. Dans les capillaires irriguant les tissus, l'O<sub>2</sub> se dissocie de l'hémoglobine et diffuse dans les cellules du corps.

Dans la **drépanocytose** (ou anémie à hématies falciformes), l'hémoglobine a une forme anormale (Hb<sup>s</sup>) et elle polymérise en agrégats. Comme la concentration d'hémoglobine dans les érythrocytes est très forte, ces amas sont assez gros pour déformer les érythrocytes, qui deviennent courbes et allongés comme des faucilles, d'où le terme *falciforme*. Cette anomalie est la conséquence d'une simple modification de la séquence des acides aminés de l'hémoglobine (voir la figure 5.19).

La drépanocytose altère considérablement la fonction du système cardiovasculaire. Les cellules déformées bloquent souvent les artérioles et les capillaires, et empêchent la distribution de l'O<sub>2</sub> et des nutriments, ainsi que le retrait du CO<sub>2</sub> et des autres déchets. L'obstruction des vaisseaux sanguins cause une enflure des organes, souvent douloureuse. De plus, les cellules falciformes ont tendance à se rompre, réduisant le nombre d'érythrocytes disponibles pour le transport de l'O<sub>2</sub>. En outre, la durée de vie moyenne d'une hématie falciforme est de 20 jours seulement, soit six fois moins que celle d'un érythrocyte normal. La perte d'érythrocytes excède leur production par la moelle

osseuse. Le traitement à court terme comprend le remplacement des érythrocytes par transfusion sanguinée. À long terme, les traitements consistent généralement à inhiber l'agrégation de Hb<sup>s</sup>.

**Les leucocytes** On dénombre cinq grands types de leucocytes (ou globules blancs). Leur rôle est de combattre les infections. Certains sont des phagocytes qui absorbent et digèrent les microorganismes de même que les débris de cellules mortes de l'organisme. D'autres leucocytes, appelés lymphocytes, participent à la réaction immunitaire (comme nous le verrons aux concepts 43.2 et 43.3). En temps normal, 1 µL de sang humain contient de 5 000 à 10 000 leucocytes, mais leur nombre augmente provisoirement chaque fois que le corps combat une infection. Contrairement aux érythrocytes, les leucocytes sont présents aussi hors du système cardiovasculaire, où ils patrouillent dans le liquide interstitiel et le système lymphatique. Les leucocytes sont classés en deux grandes catégories selon qu'ils contiennent ou non des granulations cytoplasmiques visibles au microscope. Les *granulocytes*, ou leucocytes granuleux, comprennent les basophiles, les neutrophiles et les éosinophiles, alors que les *agranulocytes*, ou leucocytes non granuleux, comprennent les lymphocytes et les monocytes.

**Les thrombocytes** Enfin, les thrombocytes, ou plaquettes, qui représentent la troisième catégorie d'éléments figurés du sang, sont des fragments cytoplasmiques de cellules spécialisées provenant de la moelle osseuse. Les thrombocytes mesurent de 2 à 3 µm de diamètre et sont dépourvus de noyau. Les thrombocytes remplissent des fonctions structurales et moléculaires essentielles à la coagulation.

### Les cellules souches et le remplacement des éléments figurés du sang

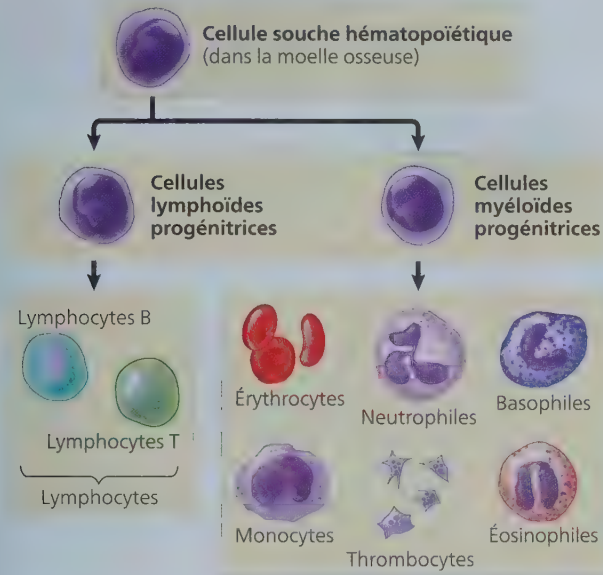
Les érythrocytes, les leucocytes et les thrombocytes se différencient à partir d'une source commune : les **cellules souches hématopoïétiques (CSH)**, des cellules souches multipotentes dont la fonction est de réapprovisionner le sang en éléments figurés. Comme nous l'avons vu au concept 20.3, une **cellule souche** peut se reproduire indéfiniment. Quand elle se divise par mitose, une des cellules filles reste à l'état de cellule souche pendant que l'autre se différencie en cellule spécialisée. Les cellules souches qui produisent les cellules sanguines se trouvent dans la moelle rouge des os, particulièrement dans les côtes, les vertèbres, le sternum et le bassin. Lorsqu'elles se divisent et se renouvellent, les cellules souches donnent naissance à deux types de cellules progénitrices dont la capacité de renouvellement est moindre (**figure 42.17**). Un des deux types, les cellules lymphoïdes progénitrices (CLP), produit des lymphocytes. L'autre type, les cellules myéloïdes progénitrices (CMP), produit tous les autres leucocytes, les érythrocytes et les thrombocytes.

Durant toute la vie, les CSH remplacent les vieux éléments figurés du sang. Les érythrocytes sont les éléments qui vivent le moins longtemps : ils ne restent en circulation que durant 120 jours environ avant d'être remplacés. La production d'érythrocytes dépend d'un mécanisme de rétroaction sensible à la concentration molaire volumique d'O<sub>2</sub>. Si cette concentration baisse, le rein synthétise et sécrète une hormone appelée **érythropoïétine (EPO)**, qui stimule la production d'érythrocytes par les CMP.

De nos jours, on fait appel à la technologie de l'ADN recombiné pour synthétiser l'EPO dans des cultures cellulaires. Les

### ▼ Figure 42.17 La différenciation des cellules sanguines.

La division des cellules souches hématopoïétiques situées dans la moelle osseuse donne naissance à deux types de cellules spécialisées : les cellules lymphoïdes progénitrices qui produisent des cellules immunitaires appelées lymphocytes, principalement des lymphocytes B et T ; et les cellules myéloïdes progénitrices qui produisent d'autres cellules immunitaires, des érythrocytes (globules rouges) et des fragments cellulaires appelés thrombocytes (plaquettes).



médecins utilisent de l'EPO de synthèse pour traiter les sujets souffrant de divers problèmes de santé, dont l'anémie, un état aux causes multiples entraînant un appauvrissement de la capacité de transport de l'O<sub>2</sub> du sang par suite de la diminution de la concentration d'érythrocytes ou d'hémoglobine. Malheureusement, certains athlètes font un usage abusif de l'EPO en s'injectant ce produit afin d'augmenter leur taux d'érythrocytes. Cette pratique, appelée dopage sanguin, est aujourd'hui interdite par la plupart des grandes organisations sportives. Au cours des dernières années, bon nombre de cyclistes et de coureurs ont eu des résultats positifs aux épreuves de dépistage de substances chimiques analogues à l'EPO et ont ainsi été dépouillés de leurs records et médailles ainsi que de leur droit de participer à des compétitions.

### La coagulation du sang

Lorsqu'il nous arrive de nous couper ou de nous égratigner, certains composants sanguins colmatent rapidement les vaisseaux lésés, ce qui met fin à la perte de sang et réduit le risque d'infection. L'événement mécanique le plus important de cette réaction est la coagulation, c'est-à-dire la conversion des éléments liquides du sang en une masse solide appelée caillot.

En l'absence de lésion, le coagulant (ou scellant) circule sous sa forme inactive, appelée *fibrinogène*. La coagulation du sang commence lorsqu'une lésion entraîne l'exposition des protéines d'une paroi vasculaire aux composants du sang. Les protéines exposées attirent alors les thrombocytes, qui se mobilisent dans la zone de la lésion et libèrent des facteurs de coagulation. Ces facteurs déclenchent aussitôt une cascade

de réactions qui activent la *thrombine* à partir d'une enzyme inactive appelée *prothrombine* (figure 42.18). La thrombine est l'enzyme qui transforme le fibrinogène en *fibrine*. C'est cette fibrine nouvellement constituée qui s'agglutine en filaments pour former le caillot. Toute mutation génétique qui entrave une étape de la coagulation peut causer l'hémophilie, une maladie héréditaire caractérisée par un saignement et la formation d'ecchymoses excessifs à la moindre coupure ou meurtrissure (voir le concept 15.2).

Comme le montre la figure 42.18, la coagulation fait intervenir une rétroactivation : au départ, la réaction de coagulation convertit seulement une partie de la prothrombine en thrombine dans la région du caillot. Toutefois, la présence de thrombine elle-même stimule ensuite la cascade enzymatique, de sorte qu'il se convertit davantage de prothrombine en thrombine, jusqu'à ce que s'achève la formation du caillot.

Normalement, les facteurs anticoagulants du sang empêchent la coagulation spontanée en l'absence de lésion. Il arrive cependant que des amas de thrombocytes et de fibrine coagulent dans un vaisseau sanguin et bloquent la circulation du sang. Ces caillots sont appelés **thrombus**. Lorsqu'un thrombus se détache et rejoint la circulation sanguine, il s'agit alors d'un **embolie**. Nous verrons plus loin dans ce chapitre comment un thrombus se forme et les dangers qu'il représente.

### Les maladies cardiovasculaires

En Amérique du Nord, plus de la moitié des décès sont provoqués par les **maladies cardiovasculaires**, c'est-à-dire par les maladies touchant le cœur et les vaisseaux sanguins. Dans le monde, la proportion est de un tiers. En fait, les maladies cardiovasculaires sont la première cause de mortalité dans le monde. Ces maladies prennent diverses formes, depuis la simple déficience d'une veine ou d'une valve cardiaque jusqu'à l'obstruction potentiellement mortelle de l'apport de sang au cœur ou au cerveau.

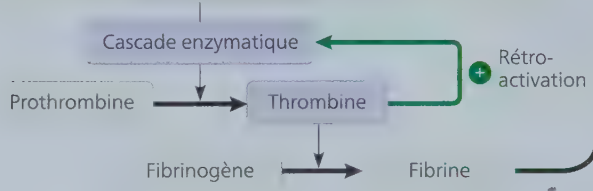
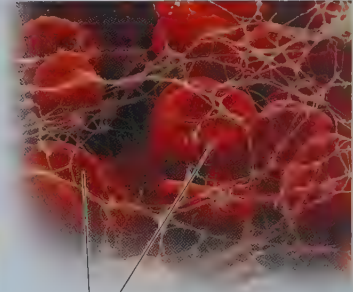
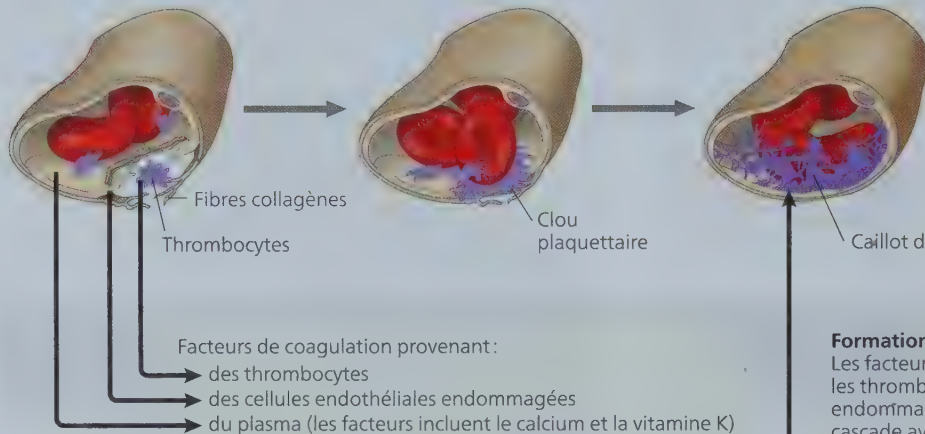
#### L'athérosclérose, l'infarctus du myocarde et l'accident vasculaire cérébral

Dans une artère saine, la paroi est lisse et offre donc peu de résistance à la circulation sanguine. Une lésion ou une infection peut toutefois rendre cette paroi rugueuse et provoquer de l'**athérosclérose**, un durcissement des artères causé par l'accumulation de dépôts adipeux. Le cholestérol joue un rôle de premier plan dans l'athérosclérose. Le cholestérol est un stéroïde qui aide à maintenir la fluidité des membranes dans les cellules animales (voir la figure 7.5). Le cholestérol se déplace dans le sang principalement sous forme de particules composées de milliers de molécules de cholestérol et d'autres lipides liés à une protéine. Certaines de ces particules sont appelées **lipoprotéines de basse densité**, ou **LDL** (pour *low-density lipoproteins*), ou encore *mauvais cholestérol*. Les LDL fournissent du cholestérol aux cellules qui en ont besoin pour former leurs membranes. Un autre type de particules, appelées **lipoprotéines de haute densité**, ou **HDL** (pour *high-density lipoproteins*), ou encore *bon cholestérol*, retire l'excès de cholestérol et le renvoie au foie. Chez les personnes présentant un rapport LDL/HDL élevé, le risque d'athérosclérose est considérablement accru.

Dans l'athérosclérose, une lésion de la paroi des artères provoque une *inflammation*, qui est une réaction de l'organisme

▼ **Figure 42.18** La coagulation du sang.

- 1 Le processus de coagulation débute quand l'endothélium d'un vaisseau subit une lésion, ce qui expose au sang le tissu conjonctif de la paroi. Les thrombocytes adhèrent aux fibres collagènes du tissu conjonctif et libèrent une substance qui rend collants les thrombocytes voisins.
- 2 Les thrombocytes s'agglutinent pour former un bouchon (clou plaquettaire). Celui-ci assure une protection d'urgence contre la perte de sang.
- 3 À moins d'une lésion très mineure, cette obturation est renforcée par un caillot de fibrine.



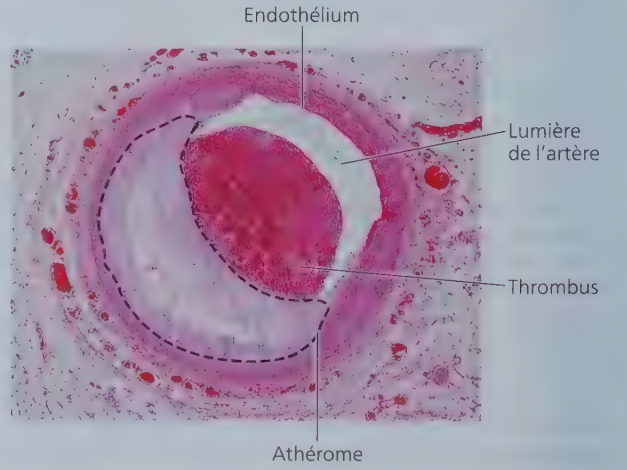
**Formation du caillot de fibrine.**  
 Les facteurs de coagulation libérés par les thrombocytes agglutinés ou les cellules endommagées de l'endothélium réagissent en cascade avec d'autres facteurs de coagulation du plasma. Cette activation en chaîne conduit à la transformation d'une protéine plasmatique inactive, la prothrombine, en sa forme active, la thrombine. La thrombine est une enzyme qui catalyse l'étape finale du processus de coagulation, c'est-à-dire la conversion du fibrinogène en fibrine. Les filaments de fibrine s'entremêlent de façon à former un caillot obturateur (voir la MEB colorée ci-dessus).

à une blessure (voir la figure 43.7). Des leucocytes sont attirés sur les lieux de la lésion et capturent des lipides circulants, dont du cholestérol. Un dépôt graisseux, appelé **athérome** (ou plaque), se forme peu à peu, auquel s'ajoutent du tissu conjonctif fibreux et davantage de cholestérol. À mesure que l'athérome grossit, la paroi de l'artère perd de l'élasticité et s'épaissit, de sorte que l'obstruction de l'artère augmente. Si l'athérome se rompt, un thrombus (caillot) peut se former dans l'artère (**figure 42.19**) et provoquer une crise cardiaque ou un accident vasculaire cérébral.

**L'infarctus du myocarde** (communément appelé *crise cardiaque*) résulte de l'obstruction d'une ou des deux artères coronaires, les vaisseaux qui approvisionnent le cœur en sang riche en O<sub>2</sub>. En raison de leur faible diamètre, les artères coronaires sont particulièrement vulnérables à une obstruction par un athérome ou un thrombus. Une telle obstruction peut causer rapidement de graves lésions dans le muscle cardiaque, car ses contractions incessantes exigent un apport continu d'O<sub>2</sub>. Si une zone suffisamment importante de ses tissus est atteinte, le cœur cesse de battre. La victime peut survivre si l'on rétablit la fonction cardiaque dans les quelques minutes suivant la crise, grâce à une réanimation cardiorespiratoire (RCR) ou à toute autre intervention d'urgence adéquate.

**L'accident vasculaire cérébral (AVC)**, lui, cause la mort de certains tissus de l'encéphale à cause d'un manque d'O<sub>2</sub>.

▼ **Figure 42.19** L'athérosclérose. L'athérosclérose se caractérise par l'épaississement de la paroi d'une artère. Cet épaississement est causé par la formation d'athéromes (plaques) qui, à la longue, peuvent obstruer la circulation du sang dans l'artère. Si un athérome se rompt, un thrombus (caillot) peut se former, obstruant davantage la circulation du sang. Parfois, des fragments d'athéromes se détachent, se déplacent dans la circulation sanguine et se logent dans une autre artère. Si cette artère dessert le cœur ou le cerveau, l'obstruction causée par un de ces fragments risque de provoquer une crise cardiaque ou un accident vasculaire cérébral.



L'AVC survient généralement à la suite de la rupture ou de l'obstruction d'une artère dans le crâne. Les effets d'un AVC et les possibilités de récupération dépendent de l'emplacement et de l'ampleur de la lésion dans les tissus de l'encéphale. Si l'AVC est dû à une artère obstruée par un thrombus, l'administration rapide de médicaments thrombolytiques, qui dissolvent les caillots, peut circonscrire les dommages.

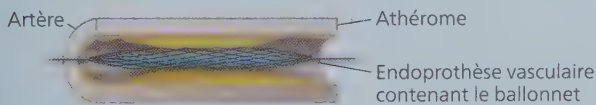
Souvent, l'athérosclérose est diagnostiquée seulement lorsque l'obstruction d'un vaisseau sanguin est dangereuse, mais certains signes avant-coureurs peuvent se présenter. Par exemple, si une artère coronaire n'est que partiellement bloquée, le sujet atteint peut ressentir des douleurs thoraciques occasionnelles, affection appelée *angine de poitrine*. Ces douleurs apparaissent généralement quand le cœur travaille de manière plus intense que d'habitude, en période de stress, et elles indiquent qu'une partie de l'organe ne reçoit pas suffisamment d'O<sub>2</sub>. Il est possible de désobstruer chirurgicalement une artère en insérant un treillis cylindrique, appelé endoprothèse vasculaire, qui dilate l'artère (figure 42.20), ou en greffant un vaisseau sanguin sain prélevé dans la poitrine ou dans un membre de manière à contourner l'obstruction.

### Les facteurs de risque et le traitement des maladies cardiovasculaires

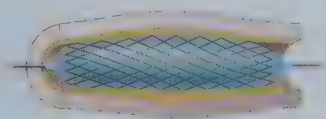
Dans une certaine mesure, la susceptibilité (ou prédisposition) aux maladies cardiovasculaires est héréditaire, mais le mode de vie joue également un rôle important. Par exemple, l'exercice contribue à réduire le rapport LDL/HDL, donc à diminuer le risque de maladie cardiovasculaire, tandis que le tabagisme et un régime riche en matières grasses appelées *gras trans* (voir le chapitre 5) augmentent le rapport LDL/HDL. Depuis une dizaine d'années, la prévention des maladies cardiovasculaires a beaucoup progressé. Bon nombre de personnes à haut risque sont maintenant traitées par des médicaments, appelés statines, qui abaissent le taux de LDL et, par le fait même, diminuent

▼ **Figure 42.20** Insertion d'une endoprothèse vasculaire pour dilater une artère obstruée.

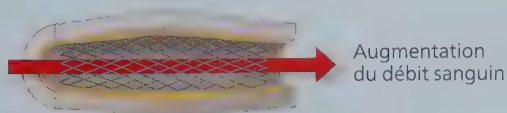
- 1 On insère dans l'artère obstruée une endoprothèse vasculaire dans laquelle se trouve un ballonnet dégonflé.



- 2 On gonfle le ballonnet pour ouvrir l'endoprothèse vasculaire et dilater l'artère.



- 3 On retire le ballonnet en laissant l'endoprothèse vasculaire dans l'artère.



le risque d'infarctus du myocarde. Dans la rubrique **Habilités scientifiques**, vous interpréterez les données d'une étude concernant les effets d'une mutation génétique sur les taux de LDL dans le sang.

Si les traitements s'améliorent, c'est aussi parce qu'on connaît mieux le rôle capital de l'inflammation dans l'athérosclérose et la formation de thrombus. Par exemple, on a constaté que l'aspirine, qui inhibe la réaction inflammatoire, aide à prévenir la récurrence de l'infarctus du myocarde et de l'AVC.

L'**hypertension** (pression artérielle élevée) augmente également le risque de souffrir d'un infarctus du myocarde ou d'un AVC. Il semble que l'hypertension chronique endommage l'endothélium tapissant les artères et stimule la formation d'athéromes. L'hypertension chez l'adulte se définit habituellement comme une pression systolique supérieure à 140 mm Hg ou une pression diastolique supérieure à 90 mm Hg. Heureusement, il est relativement facile de diagnostiquer l'hypertension, et l'on peut généralement la maîtriser en changeant de régime alimentaire, en faisant de l'exercice ou en prenant des médicaments antihypertenseurs.

### RETOUR SUR LE CONCEPT 42.4

1. Expliquez pourquoi un médecin peut demander une leucocytémie (taux de globules blancs) pour une personne présentant des symptômes d'infection.
2. La présence de caillots dans les artères peut causer des infarctus du myocarde et des accidents vasculaires cérébraux. Pourquoi, alors, traite-t-on les hémophiles en leur injectant des facteurs de coagulation dans le sang ?
3. **ET SI ?** ► On prescrit parfois de la nitroglycérine (un composé chimique clé de la dynamite) aux personnes souffrant d'une maladie cardiaque. Dans le corps, la nitroglycérine est convertie en monoxyde d'azote (voir le concept 42.3). Pourquoi pensez-vous que la nitroglycérine peut soulager la douleur thoracique causée par un rétrécissement des artères cardiaques ?
4. **FAITES DES LIENS** ► En quoi les cellules souches de la moelle osseuse d'un adulte diffèrent-elles des cellules souches embryonnaires (voir le concept 20.3) ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

### CONCEPT 42.5

## Les échanges gazeux s'effectuent à travers des surfaces respiratoires spécialisées

Dans le reste du chapitre, nous nous concentrerons sur les **échanges gazeux**. Toutefois, il ne faut pas confondre ce processus, souvent appelé *respiration*, avec les transformations énergétiques relevant de la respiration cellulaire proprement dite. Les échanges gazeux assistent la respiration cellulaire en lui fournissant l'O<sub>2</sub> puisé dans l'environnement et en recueillant le CO<sub>2</sub> pour le rejeter dans l'environnement.

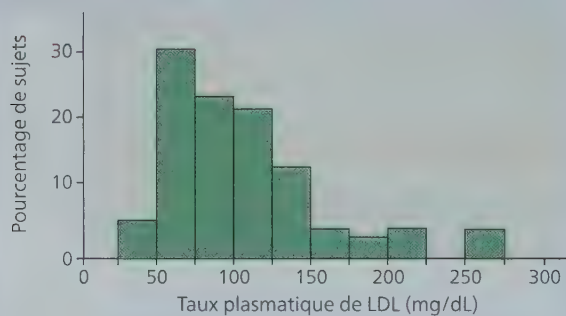
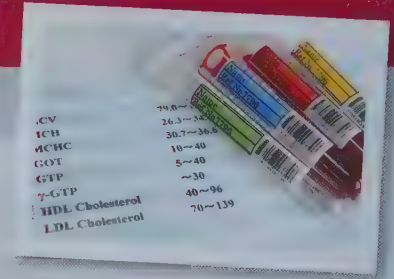
## Construire et interpréter des histogrammes

### ■ L'INACTIVATION DE L'ENZYME HÉPATIQUE PCSK9 ABAISSE-T-ELLE LE TAUX DE LDL

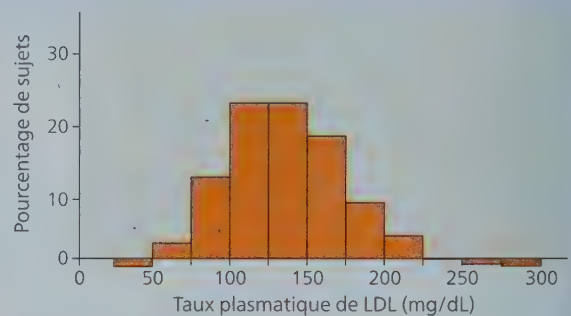
**DANS LE PLASMA ?** ■ Des chercheurs intéressés par l'incidence de facteurs génétiques sur la susceptibilité à la maladie cardiovasculaire ont examiné l'ADN de 15 000 sujets. Ils ont découvert que 3 % de ces sujets étaient porteurs de mutations qui inactivent une copie du gène qui code pour la synthèse de l'enzyme hépatique PCSK9. Comme les mutations qui augmentent l'activité de PCSK9 sont réputées pour *augmenter* également les taux de LDL dans le sang, les chercheurs ont posé l'hypothèse que les mutations inactivantes de ce gène *abaisseraient* les taux de LDL. Dans le présent exercice, vous allez interpréter les résultats de l'expérience qu'ils ont réalisée pour tester leur hypothèse.

■ **MÉTHODE** ■ Les chercheurs ont mesuré les taux plasmatiques de LDL chez 85 sujets porteurs d'une mutation inactivant une copie du gène *PCSK9* (groupe expérimental) et chez 3 278 sujets porteurs de deux copies fonctionnelles du gène (groupe témoin).

### ■ RÉSULTATS ■



Individus porteurs d'une mutation inactivant une copie du gène *PCSK9* (groupe expérimental)



Individus porteurs de deux copies fonctionnelles du gène *PCSK9* (groupe témoin)

**Source des données :** J. Cohen et coll., Sequence variations in *PCSK9*, low LDL, and protection against coronary heart disease, *New England Journal of Medicine* 354: 1264-1272 (2006).

### INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

1. Les résultats sont présentés dans un *histogramme*, une variante du diagramme à bandes. Dans un histogramme, les valeurs de la variable représentée sur l'axe des x sont regroupées par étendues. Ainsi, la hauteur de chaque bande de l'histogramme reflète le pourcentage d'échantillons dont le taux plasmatique de LDL se situe dans l'étendue représentée par cette bande. Par exemple, dans l'histogramme du haut, environ 4 % des sujets ont un taux plasmatique de LDL situé dans l'étendue allant de 25 à 50 mg/dL (milligrammes par décilitre). Calculez le pourcentage de sujets du groupe témoin et du groupe expérimental dont le taux de LDL est de 100 mg/dL ou moins en additionnant les pourcentages des bandes concernées. (Pour plus de renseignements sur les histogrammes, voir l'appendice F.)
2. Si vous comparez les deux histogrammes, observez-vous des données qui appuient l'hypothèse des chercheurs ? Expliquez votre réponse.
3. En quoi les conclusions des chercheurs seraient-elles différentes si, au lieu de représenter graphiquement leurs résultats, ils avaient comparé les étendues des taux plasmatiques de LDL (de faible à élevé) des groupes témoin et expérimental ?
4. Les deux histogrammes se chevauchent en bonne partie ; qu'est-ce que cela vous indique au sujet du lien entre *PCSK9* et les taux plasmatiques de LDL ?
5. La comparaison des deux histogrammes a permis aux chercheurs de tirer une conclusion au sujet de l'effet des mutations de *PCSK9* sur les taux de LDL. Prenons deux sujets dont le taux plasmatique de LDL est de 160 mg/dL, soit un sujet du groupe expérimental et un sujet du groupe témoin. Selon vous, quel sera leur risque respectif d'être atteint d'une maladie cardiovasculaire ? Quel a été le rôle des histogrammes dans votre prédiction ?

## Les gradients de pression partielle dans les échanges gazeux

Pour comprendre les forces qui président aux échanges gazeux, il faut calculer la **pression partielle**, c'est-à-dire la pression

exercée par un gaz donné dans un mélange de gaz. La détermination des pressions partielles nous permet de prédire le résultat net de la diffusion à travers les surfaces d'échange : un gaz diffuse toujours de la région où la pression partielle est la plus élevée vers la région où la pression est plus faible.

Pour calculer la pression partielle, il importe de connaître la pression que le mélange exerce et la fraction que le gaz en question représente par rapport au mélange. Prenons l'exemple de l'O<sub>2</sub>. Au niveau de la mer, l'atmosphère exerce une pression totale de 760 mm Hg. Étant donné qu'elle se compose de 21 % d'O<sub>2</sub> (en volume), la pression partielle de l'O<sub>2</sub> (P<sub>O<sub>2</sub></sub>) est de 0,21 × 760 mm Hg, soit environ 160 mm Hg. C'est la partie de la pression atmosphérique attribuable à la présence d'O<sub>2</sub>, d'où l'expression *pression partielle*. Beaucoup plus faible, la pression partielle du CO<sub>2</sub> (P<sub>CO<sub>2</sub></sub>) au niveau de la mer n'est que de 0,29 mm Hg.

Les pressions partielles s'appliquent également aux gaz dissous dans un liquide, notamment dans l'eau. En effet, quand l'air entre en contact avec l'eau, un état d'équilibre s'établit, de sorte que la pression partielle d'un gaz dans l'eau est égale à la pression partielle de ce gaz dans l'air. Par conséquent, au niveau de la mer, la P<sub>O<sub>2</sub></sub> de l'eau exposée à l'air est de 160 mm Hg, comme dans l'atmosphère. Toutefois, les concentrations en O<sub>2</sub> de l'air et de l'eau diffèrent considérablement, puisque l'O<sub>2</sub> est beaucoup moins soluble dans l'eau que dans l'air (**tableau 42.1**). En outre, plus l'eau est chaude et salée, moins elle contient d'O<sub>2</sub> dissous.

## Les milieux respiratoires

Les conditions des échanges gazeux varient beaucoup, selon que la source d'O<sub>2</sub>, appelée **milieu respiratoire**, est l'air ou l'eau. Comme nous l'avons vu précédemment, l'atmosphère est le réservoir principal d'oxygène de la Terre : elle est formée à 21 % environ d'O<sub>2</sub>. Comme le montre le tableau 42.1, l'air est beaucoup moins dense et visqueux que l'eau, de sorte qu'il est facile à déplacer et qu'il passe aisément dans de petites ouvertures. Donc, la respiration est relativement facile et n'a pas à être particulièrement efficace. Les humains, par exemple, extraient seulement 25 % environ de l'O<sub>2</sub> présent dans l'air inhalé.

L'eau est un milieu respiratoire beaucoup plus exigeant que l'air. La quantité d'O<sub>2</sub> dissous dans un volume d'eau donné varie considérablement, mais elle reste très inférieure à celle de l'O<sub>2</sub> contenu dans un volume d'air équivalent. Les océans, les lacs et les autres plans d'eau ne contiennent qu'environ 7 mL d'O<sub>2</sub> dissous par litre, soit près de 30 fois moins que la concentration dans l'air. Le faible taux d'O<sub>2</sub> de l'eau, sa grande densité et sa grande viscosité signifient que les échanges gazeux chez les animaux aquatiques comme les poissons et les crustacés sont des processus qui requièrent beaucoup d'énergie. En raison de ces contraintes physicochimiques, des adaptations sont apparues au cours de l'évolution ; elles rendent les échanges gazeux beaucoup plus efficaces chez la plupart des animaux aquatiques. Plusieurs de ces adaptations ont trait à la structure des surfaces intervenant dans ces échanges.

**Tableau 42.1** Comparaison de deux milieux respiratoires : l'air et l'eau

	Air (niveau de la mer)	Eau (20 °C)	Proportion air-eau
Pression partielle d'O <sub>2</sub>	160 mm	160 mm	1:1
Concentration d'O <sub>2</sub>	210 mL/L	7 mL/L	30:1
Densité	0,0013 kg/L	1 kg/L	1:770
Viscosité	0,02 cP*	1 cP	1:50

\* cP : centipoise. 1 cP équivaut à 1 mPa · s (millipascal seconde)

## Les surfaces respiratoires

La surface respiratoire est la surface corporelle de l'animal où se produisent les échanges gazeux avec le milieu ; sa structure est généralement bien adaptée au rôle qu'elle joue. Comme toute cellule vivante, les cellules qui accomplissent les échanges gazeux ont une membrane plasmique qui doit absolument être en contact avec une solution aqueuse. C'est pourquoi les surfaces respiratoires sont toujours humides.

Le transport membranaire des molécules d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> s'effectue entièrement par diffusion simple. La vitesse de diffusion est directement proportionnelle à l'aire de la surface respiratoire, et inversement proportionnelle au *carré* de la distance que les molécules doivent couvrir pour traverser les membranes. Autrement dit, les échanges gazeux sont d'autant plus rapides que la surface de diffusion est grande, et la distance de diffusion, réduite. C'est pourquoi les surfaces respiratoires sont généralement minces et étendues.

Chez certains animaux relativement simples, notamment les éponges, les cnidaires et les vers plats, la membrane plasmique de chaque cellule du corps est suffisamment proche de l'environnement externe pour que les gaz puissent diffuser vers l'extérieur et vers l'intérieur. Cependant, toutes les parties du corps de nombreux animaux ne peuvent accéder directement au milieu respiratoire. Dans leur cas, la surface respiratoire est un épithélium simple et humide qui constitue un organe respiratoire.

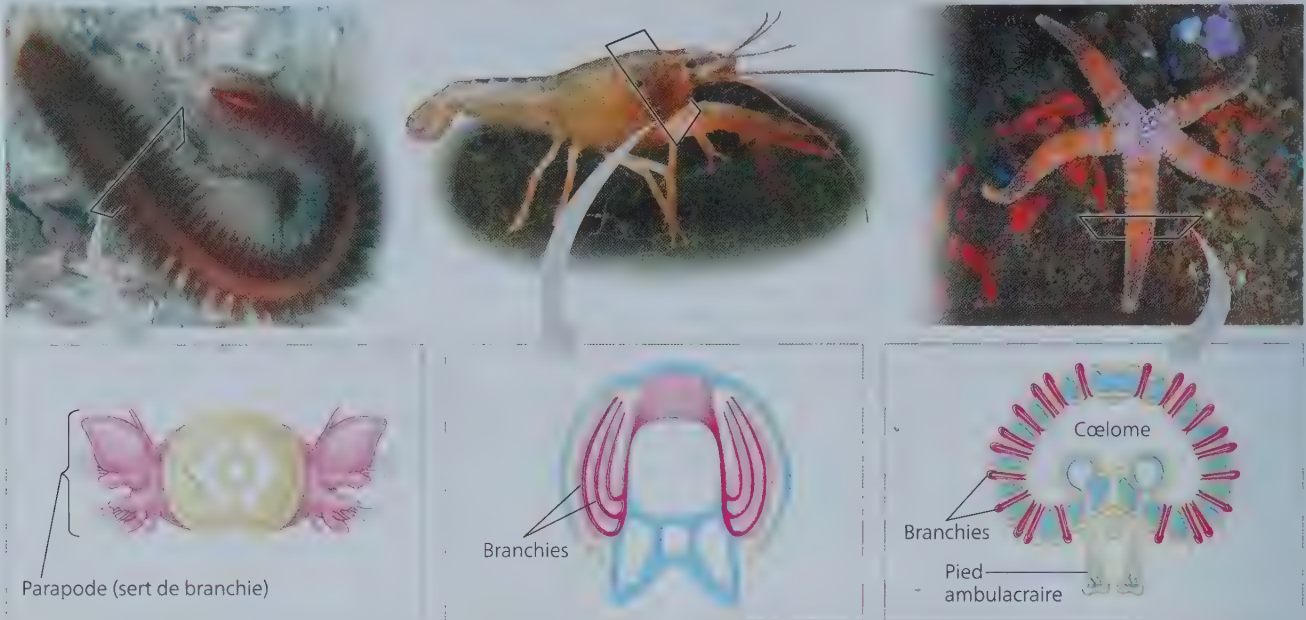
Chez le ver de terre, certains amphibiens et d'autres animaux, c'est la surface cutanée externe qui sert d'organe respiratoire. Immédiatement sous l'épiderme se trouve un réseau compact de capillaires qui facilite les échanges gazeux entre le système cardiovasculaire et l'environnement. Chez la plupart des animaux, cependant, la surface cutanée n'est pas assez grande pour assurer les échanges gazeux de tout l'organisme.

La solution apparue au cours de l'évolution pour résoudre ce problème est un organe respiratoire dont les multiples replis ou ramifications augmentent la surface respiratoire dévolue aux échanges gazeux. Les branchies, les trachées et les poumons sont trois exemples d'un tel organe respiratoire.

## Les branchies chez les animaux aquatiques

Les branchies sont des évaginations de la surface corporelle en contact avec l'eau. Comme le montre la **figure 42.21** (et la figure 42.1), la disposition des branchies sur la surface corporelle peut varier considérablement. Indépendamment de leur position, l'aire totale des branchies est souvent bien supérieure à celle du reste du corps.

Le mouvement autour et au-dessus de la surface respiratoire est appelé **ventilation**. Ce processus maintient à travers les branchies les gradients de pression partielle d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> sans lesquels les échanges gazeux ne pourraient se dérouler. Pour favoriser la ventilation, la plupart des animaux dotés de branchies les remuent dans l'eau ou bien déplacent de l'eau autour d'elles. Par exemple, les écrevisses et les homards, des crustacés, possèdent des appendices ressemblant à des pagaies qui font circuler l'eau à proximité de leurs branchies. De leur côté, les moules et les palourdes, des mollusques bivalves, remuent l'eau à l'aide de cils qui la font circuler autour des surfaces d'échange. Les pieuvres et les calmars, des mollusques céphalopodes, ventilent leurs branchies en aspirant de l'eau et en la refoulant, et ils profitent grandement de cette circulation d'eau pour se



**(a) Polychète.** De nombreux polychètes, des vers marins de l'embranchement des annélides, possèdent une paire d'appendices aplatis, appelés parapodes, sur chacun des segments de leur corps. Les parapodes servent de branchies; ils facilitent aussi la natation et la reptation.

**(b) Écrevisse.** L'écrevisse et les autres crustacés possèdent de longues branchies plumées situées sous l'exosquelette. Des appendices spécialisés font circuler l'eau sur la surface des branchies.

**(c) Étoile de mer.** Les branchies d'une étoile de mer, un échinoderme de la classe des astéries, sont de simples projections tubulaires de la peau. Elles sont creuses et communiquent directement avec le cœlome (cavité interne). Les échanges gazeux s'effectuent par diffusion simple à travers leur surface. Le liquide du cœlome circule dans les branchies et facilite le transport des gaz. Les surfaces des pieds ambulacraires en forme de tube jouent aussi un rôle dans les échanges gazeux.

mouvoir. Chez les poissons, la ventilation se fait par l'intermédiaire des mouvements qu'ils génèrent quand ils nagent, d'une part, et par une série de mouvements coordonnés de leur bouche et de leurs branchies, d'autre part. Dans les deux cas, l'eau qu'ils aspirent par la bouche baigne leurs branchies et ressort du corps (**figure 42.22**).

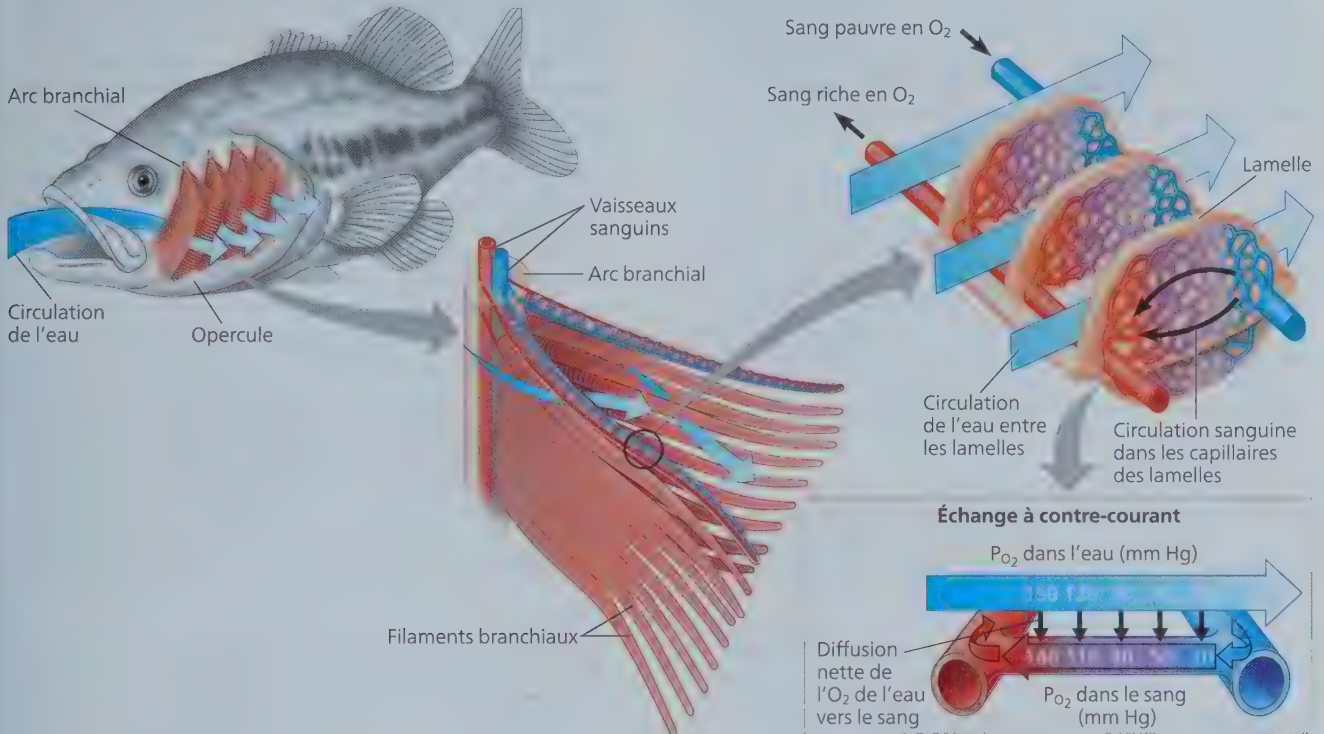
Chez les poissons, l'efficacité des échanges gazeux est maximisée par l'**échange à contre-courant**, un processus extrêmement efficace qui consiste à échanger une substance ou de la chaleur entre deux liquides circulant dans des directions opposées (ici, l'eau et le sang). Puisque le sang circule dans la direction opposée à celle de l'eau traversant les branchies, il est toujours moins saturé en  $O_2$  que l'eau qui se trouve à proximité (voir la figure 42.22). Quand le sang entre dans le capillaire branchial, il croise de l'eau qui termine son passage dans la branchie. Débarassée de la plus grande partie de son  $O_2$  dissous, cette eau a néanmoins une  $P_{O_2}$  supérieure à celle du sang qui pénètre dans cette branchie, ce qui permet à l' $O_2$  de diffuser. À mesure que le sang progresse dans le capillaire, sa  $P_{O_2}$  augmente régulièrement, puisqu'à chaque point successif du capillaire que parcourt le sang correspond un point que l'eau occupait en passant dans la branchie. Ce faisant, il s'établit un gradient de pression partielle favorisant la diffusion de l' $O_2$  de l'eau vers le sang sur toute la longueur du capillaire.

Les mécanismes d'échanges à contre-courant sont d'une telle efficacité que les branchies des poissons arrivent à récupérer plus de 80 % de l' $O_2$  dissous dans l'eau qui passe à proximité de la surface respiratoire. Ce mécanisme joue aussi un rôle important dans la régulation thermique, de même que dans le fonctionnement des reins chez les mammifères (voir les concepts 40.3 et 44.4).

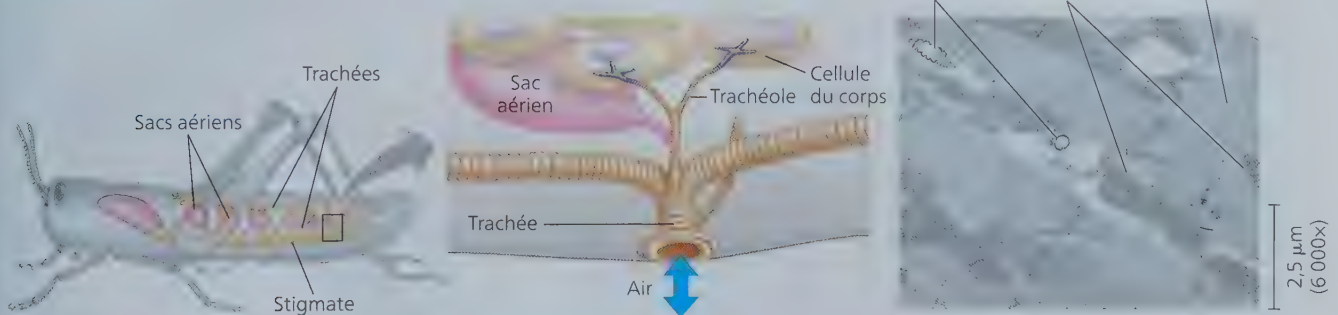
### Le système trachéen chez les insectes

Chez la plupart des animaux terrestres, les surfaces respiratoires se trouvent à l'intérieur du corps et communiquent avec l'extérieur par l'intermédiaire de conduits très étroits. Le poumon en est l'exemple le plus connu, mais il n'est pas le plus courant puisque les insectes, qui forment le groupe d'animaux le plus important, font appel à un **système trachéen** pour respirer. Ce système se compose de tubes aériens qui se ramifient dans tout le corps. Les tubes les plus grands, les trachées, débouchent sur l'extérieur (**figure 42.23**). Aux extrémités des plus petites ramifications (les trachéoles) se trouve un épithélium humide qui permet les échanges gazeux par diffusion. Comme presque toutes les cellules du corps sont situées à proximité du milieu respiratoire, le système cardiovasculaire ouvert des insectes n'intervient pas dans le transport de l' $O_2$  et du  $CO_2$ .

▼ **Figure 42.22 La structure et les fonctions des branchies chez les poissons.** Les poissons aspirent continuellement de l'eau par la bouche et par les branchies. Cette ventilation s'effectue par les mouvements coordonnés des mâchoires et des opercules (pièces osseuses qui protègent les branchies). (Un poisson en train de nager n'a qu'à ouvrir la bouche et à laisser l'eau passer sur ses branchies.) Chaque arc branchial possède deux rangées de filaments branchiaux, eux-mêmes composés de structures aplaties appelées lamelles. C'est le sang qui circule dans les capillaires de ces lamelles qui capte l' $O_2$  de l'eau. À noter que la circulation à contre-courant de l'eau et du sang maintient un gradient de pression partielle qui permet la diffusion nette de l' $O_2$  de l'eau vers le sang sur toute la longueur d'un capillaire.



▼ **Figure 42.23 Le système trachéen.**



(a) Le système respiratoire des insectes comporte des tubes internes ramifiés. Les tubes les plus grands, les trachées, sont reliés à des ouvertures (stigmates) situées sur la surface du corps. Les sacs aériens formés par l'élargissement des trachées sont situés à proximité des organes exigeant un apport élevé d' $O_2$ .

(b) Des anneaux de chitine empêchent les trachées de s'affaisser et permettent à l'air de circuler pour atteindre les tubes plus étroits, les trachéoles. Les ramifications de ces conduits fournissent l'air directement aux cellules de tout le corps. Elles possèdent des extrémités fermées, remplies de liquide (en gris dans l'illustration). Quand l'animal est en pleine activité et que ses besoins en  $O_2$  sont très élevés, la plus grande partie de ce liquide est réabsorbée dans son corps. Cela accroît la surface des trachéoles remplies d'air en contact avec les cellules.

(c) Cette micrographie montre une coupe transversale des trachéoles contenues dans un fragment de tissu musculaire alaire d'un insecte (MET). La distance séparant les trachéoles de chacune des nombreuses mitochondries des cellules musculaires est d'environ  $5 \mu m$ .

Les adaptations des systèmes trachéens sont souvent en étroite relation avec la bioénergétique. Prenons l'exemple d'un insecte en plein vol : il consomme alors de 10 à 200 fois plus d' $O_2$  que lorsqu'il est au repos. Chez de nombreux insectes volants, l'alternance de la contraction et de la relaxation des muscles alaires produit une compression et une expansion corporelles qui permettent de pomper rapidement de l'air dans le système trachéen. La ventilation s'en trouve accrue et peut fournir amplement d' $O_2$  aux mitochondries densément regroupées qui alimentent le métabolisme très rapide des muscles (figure 42.23).

## Les poumons

Contrairement aux trachées, qui se ramifient dans tout le corps des insectes, les **poumons** sont des organes respiratoires localisés. Leur surface, repliée vers l'intérieur, se compose d'une multitude de pochettes. Étant donné que la surface respiratoire pulmonaire n'est pas en contact direct avec toutes les parties du corps, le système cardiovasculaire doit assurer le transport des gaz entre les poumons et le reste du corps. Des poumons sont apparus chez des organismes pourvus d'un système cardiovasculaire ouvert, tels les araignées et les escargots terrestres, aussi bien que chez les vertébrés.

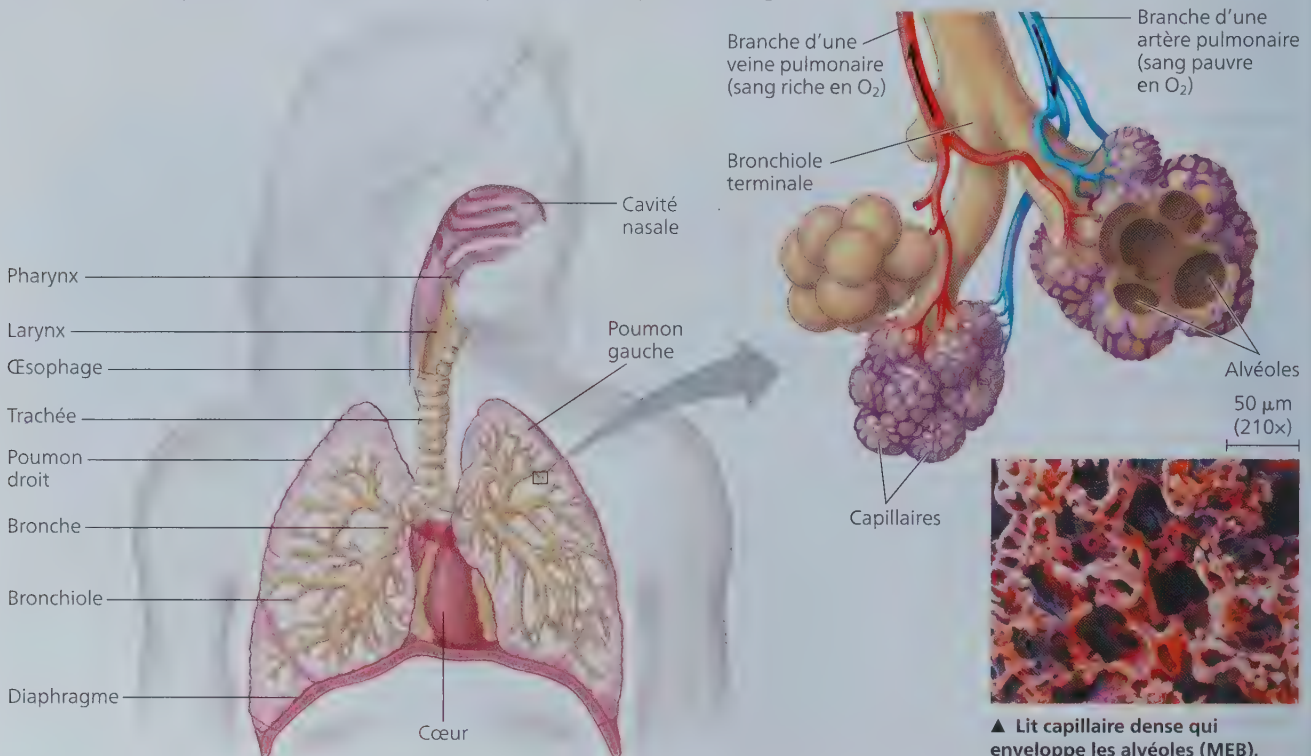
Chez les vertébrés dépourvus de branchies, on observe diverses modalités d'utilisation des poumons pour assurer les échanges gazeux. Les échanges gazeux des amphibiens dépendent essentiellement de la diffusion qui a lieu à travers d'autres surfaces

corporelles, par exemple la peau. Chez les amphibiens dotés de poumons, ces organes sont relativement petits et leur surface d'échange est réduite. En revanche, la plupart des reptiles (y compris tous les oiseaux) et tous les mammifères comptent exclusivement sur leurs poumons pour effectuer leurs échanges gazeux (les échanges par la peau sont négligeables). Les tortues constituent une exception : leur respiration pulmonaire s'accompagne d'échanges gazeux qui s'accomplissent à travers les surfaces épithéliales humides de leur bouche et de leur anus. Par ailleurs, quelques vertébrés aquatiques possèdent des poumons, ce qui leur permet d'inspirer directement l' $O_2$  de l'air (on les appelle *poissons pulmonés*) ; c'est une adaptation à la vie dans une eau pauvre en  $O_2$  ou à des séjours prolongés hors de l'eau, par exemple quand le niveau de l'eau d'une mare s'abaisse.

## Le système respiratoire des mammifères : une étude détaillée

Chez les mammifères, des conduits ramifiés conduisent l'air jusqu'aux poumons, situés dans la *cavité thoracique* délimitée par les côtes et par le diaphragme. L'air pénètre par les narines ; il est alors filtré par des poils, réchauffé, humidifié, et les odeurs qu'il transporte sont analysées à mesure qu'il circule dans le dédale des espaces de la cavité nasale. Cette cavité conduit au pharynx, le carrefour des conduits aériens et digestifs (figure 42.24). Lorsque nous avalons des aliments, le **larynx** (la partie supérieure du système respiratoire) se déplace vers le haut et fait

▼ **Figure 42.24** Le système respiratoire des mammifères. L'air inhalé va de la cavité nasale au pharynx ; il traverse le larynx, la trachée et les bronches, avant de se disperser dans les plus petites bronchioles. Celles-ci se terminent par des sacs alvéolaires microscopiques, les alvéoles. Un épithélium mince et humide recouvre les cavités alvéolaires. Les ramifications des artères pulmonaires apportent du sang pauvre en  $O_2$  aux alvéoles, tandis que les embranchements des veines pulmonaires transportent du sang riche en  $O_2$  des alvéoles au cœur.



basculer l'épiglotte sur la glotte, qui est l'ouverture de la **trachée**. La nourriture déviée peut ainsi emprunter l'œsophage pour descendre dans l'estomac (voir la figure 41.9). Le reste du temps, la glotte est ouverte, nous permettant de respirer.

En quittant le larynx pour se diriger vers les poumons, l'air passe dans la trachée. Du cartilage renforce les parois du larynx et de la trachée, et les maintient ouvertes. Dans le larynx de la plupart des mammifères, l'air expulsé des poumons au moment de l'expiration heurte au passage une paire de cordes vocales, qui sont deux replis muqueux du larynx. Les sons surviennent lorsque des muscles volontaires du larynx sont mis sous tension, ce qui provoque l'étirement des cordes vocales et leur vibration. Les sons aigus sont produits lorsque les cordes vocales sont très tendues et qu'elles vibrent rapidement ; les sons graves, eux, sont émis par la vibration lente de cordes vocales plus lâches.

La trachée se divise en deux **bronches**, conduisant chacune à un poumon. Dans les poumons, les bronches se ramifient en conduits de plus en plus étroits appelés **bronchioles**. Tout le réseau de conduits aériens ressemble à un arbre à l'envers, dont la trachée serait le tronc. L'épithélium tapissant les principales ramifications de cet arbre respiratoire est recouvert de cils vibratiles et d'une mince pellicule de mucus. Celui-ci emprisonne les poussières, le pollen et d'autres particules de contaminants ; le battement des cils fait remonter le mucus vers le pharynx, où il peut être avalé ou expectoré. Ce processus contribue à nettoyer le système respiratoire.

Chez les mammifères, les échanges gazeux ont lieu dans les **alvéoles pulmonaires** (voir la figure 42.24). Les alvéoles sont des amas de minuscules cavités attachés aux extrémités des plus petites bronchioles. Les poumons humains contiennent plusieurs millions d'alvéoles. La surface d'échange formée par l'ensemble de ces alvéoles est d'environ 100 m<sup>2</sup>, soit 50 fois l'aire de la peau. L'O<sub>2</sub> de l'air apporté aux alvéoles se dissout dans la pellicule humide qui tapisse les surfaces internes et diffuse rapidement à travers l'épithélium, formé d'épithéliocytes respiratoires (ou pneumocytes de type I) vers un réseau de capillaires entourant chaque alvéole. Le CO<sub>2</sub> diffuse des capillaires dans la direction inverse et traverse l'épithélium des alvéoles pour passer dans les voies aériennes.

Comme elles sont dépourvues de cils et qu'elles ne sont pas exposées aux courants aériens susceptibles de déloger les particules de leur surface, les alvéoles sont très vulnérables à la contamination. Habituellement, les leucocytes patrouillent dans les alvéoles et absorbent les particules étrangères, mais si les particules sont trop nombreuses, ils ne suffisent plus à la tâche. De l'inflammation peut alors apparaître et causer des dommages irréversibles. Par exemple, les particules de la fumée du tabac qui entre dans les alvéoles peuvent causer une diminution permanente de la capacité pulmonaire. Dans les mines de charbon, les mineurs inhalent de grandes quantités de poussière de charbon, ce qui peut causer la silicose, une maladie pulmonaire invalidante et irréversible, potentiellement mortelle.

La pellicule de liquide qui tapisse les alvéoles est sensible à la tension superficielle, une force d'attraction qui cause une diminution de la surface d'un liquide (voir le concept 3.2). Logiquement, compte tenu de leur diamètre minuscule (environ 0,25 mm), les alvéoles devraient s'affaisser sous la forte tension superficielle. Mais ce n'est pas le cas, car des cellules des alvéoles,

les pneumocytes de type II (ou grands épithéliocytes), produisent un mélange de phospholipides et de protéines appelé **surfactant**. Ce surfactant enrobe les alvéoles et réduit la tension superficielle, empêchant ainsi l'alvéole de s'affaisser.

Dans les années 1950, Mary Ellen Avery a mené la première expérience sur le lien entre le manque de surfactant et le **syndrome de détresse respiratoire** (SDR), une affection courante chez les bébés nés 6 semaines ou plus avant terme (**figure 42.25**). (Une grossesse à terme dure en moyenne 38 semaines chez les humains.) Les études subséquentes ont révélé qu'on trouve du surfactant dans les poumons après la 33<sup>e</sup> semaine de gestation. Dans les années 1950, le SDR était à l'origine de 10 000 morts infantiles par année aux États-Unis. Aujourd'hui, on utilise couramment du surfactant artificiel pour traiter les grands prématurés. Les bébés dont le poids à la naissance dépasse 900 g et qui reçoivent du surfactant survivent généralement sans problèmes de santé chroniques. Pour ses découvertes, Mary Ellen Avery a reçu la National Medal of Science en 1991.

Maintenant que nous avons exploré les voies empruntées par l'air que nous respirons, nous allons nous pencher sur le mécanisme de la respiration proprement dit.

## RETOUR SUR LE CONCEPT 42.5

1. Pourquoi est-il avantageux pour les animaux terrestres d'avoir leurs tissus pulmonaires à l'intérieur du corps ?
2. Après une forte pluie, les vers de terre gagnent la surface du sol. Expliquez ce comportement en tenant compte de ce dont les vers de terre ont besoin pour effectuer les échanges gazeux.
3. **FAITES DES LIENS** ► Décrivez les similarités entre les échanges à contre-courant qui permettent la respiration chez le poisson et la thermorégulation chez les oies (voir le concept 40.3).

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## CONCEPT 42.6

### La respiration permet de ventiler les poumons

Comme les poissons, les vertébrés terrestres ont recours à la ventilation pour maintenir une forte concentration en O<sub>2</sub> et une faible concentration en CO<sub>2</sub> à proximité de la surface respiratoire. L'alternance d'inspiration d'air (inhalation) et d'expiration (exhalation) est un processus nommé **ventilation pulmonaire**, communément appelé respiration. Divers mécanismes servant à déplacer l'air dans les poumons sont apparus au cours de l'évolution, comme nous le verrons en examinant la respiration chez les amphibiens, les oiseaux et les mammifères.

### Le mécanisme de la respiration chez les amphibiens

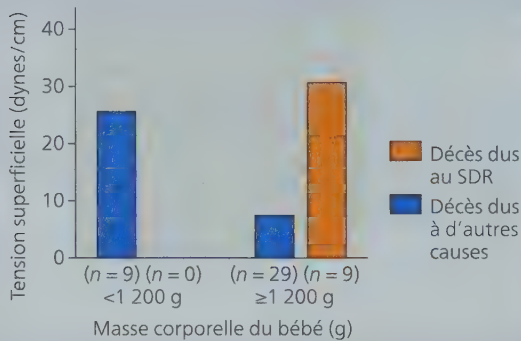
Un amphibien, comme la grenouille (ordre des anoures), ventile ses poumons par un mécanisme de **ventilation à pression positive**, qui fait gonfler les poumons en forçant l'air à y entrer. L'inspiration s'amorce quand des muscles abaissent le plancher

**Quelle est la cause du syndrome de détresse respiratoire ?**

■ **HYPOTHÈSE** ■ Mary Ellen Avery, une chercheuse de la Harvard University, a posé l'hypothèse qu'un manque de surfactant causait le syndrome de détresse respiratoire (SDR) chez les bébés prématurés.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Pour vérifier son hypothèse, Mary Ellen Avery a employé des échantillons de tissus pulmonaires provenant de l'autopsie de bébés décédés du SDR ou d'autres causes. Elle a mélangé les échantillons à une solution saline puis les a filtrés. Elle a déposé le filtrat sur de l'eau et l'a laissé former une pellicule. Elle a ensuite mesuré la tension superficielle (en dynes par centimètre) à la surface de l'eau, puis elle a noté la plus faible tension pour chaque échantillon.

■ **RÉSULTATS** ■ La chercheuse a observé une tendance lorsqu'elle a regroupé les échantillons en fonction de la masse corporelle des bébés : ceux de moins de 1 200 g et ceux de 1 200 g ou plus.



**Source des données :** M. E. Avery et J. Mead, Surface properties in relation to atelectasis and hyaline membrane disease, *American Journal of Diseases of Children* 97 : 517-523 (1959).

■ **CONCLUSION** ■ Dans le groupe des bébés de 1 200 g ou plus, les échantillons prélevés chez ceux décédés du SDR indiquaient une tension superficielle beaucoup plus élevée que chez ceux décédés d'autres causes. La chercheuse en a déduit que les poumons des bébés devaient normalement contenir une substance qui réduit la tension superficielle (aujourd'hui appelée surfactant) et qu'une production insuffisante de cette substance était une cause possible du SDR. Les résultats obtenus chez les bébés de moins de 1 200 g se comparaient à ceux obtenus pour les bébés décédés du SDR, ce qui donne à penser que le surfactant n'est pas produit chez les fœtus dont le poids est inférieur à 1 200 g.

**ET SI ?** ► Si la chercheuse avait plutôt mesuré la quantité de surfactant dans les échantillons de poumons, quelle relation pourriez-vous vraisemblablement observer entre la quantité de surfactant et la masse corporelle des bébés ?

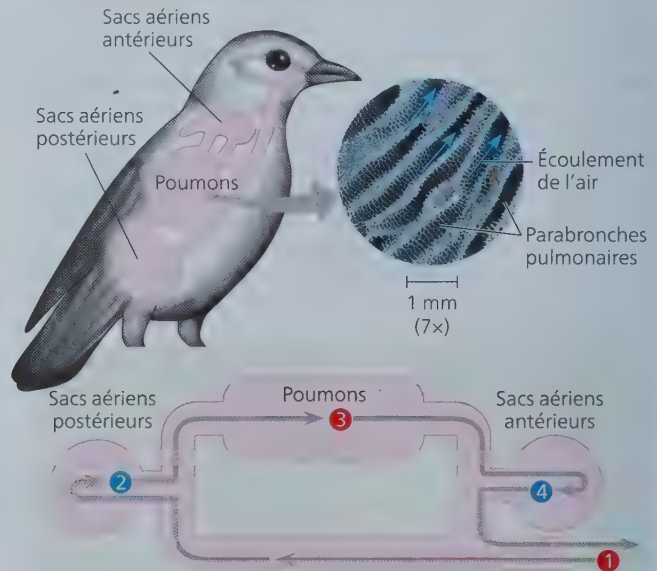
de la cavité buccale, entraînant l'aspiration de l'air par les narines. Puis les narines et la bouche se ferment, et le plancher de la cavité buccale se soulève, ce qui oblige l'air à pénétrer dans la trachée. La détente élastique des poumons et la compression par la paroi musculaire du corps forcent ensuite l'air à ressortir des poumons ; c'est l'expiration. Quand la grenouille mâle se gonfle pour prendre une attitude agressive afin d'éloigner un prédateur ou pour faire la cour à une femelle, il se produit une modification du cycle respiratoire : l'animal prend plusieurs inspirations sans laisser l'air ressortir.

**Le mécanisme de la respiration chez les oiseaux**

Lorsqu'un oiseau respire, l'air circule sur la surface d'échange gazeux dans une seule direction. Il entre d'abord dans des sacs aériens postérieurs qui, tels des soufflets, le dirigent dans les poumons, puis, une fois les échanges gazeux effectués dans les très fins conduits pulmonaires nommés *parabronches*, il ressort par des sacs aériens antérieurs. Le passage de l'air dans tout le système (sacs aériens → poumons → sacs aériens) requiert deux cycles inspiration-expiration (figure 42.26).

La ventilation est très efficace chez les oiseaux, non seulement parce que l'air passe sur la surface d'échanges gazeux dans une seule direction, mais aussi parce que l'air frais ne se mélange

▼ **Figure 42.26** Le système respiratoire des oiseaux. Ce schéma montre une inspiration dans le système respiratoire d'un oiseau.



Il faut deux cycles inspiration-expiration pour que l'air inspiré traverse tout le système :

- 1 Première inspiration : l'air remplit les sacs aériens postérieurs.
- 2 Première expiration : les sacs aériens postérieurs se contractent, poussant l'air dans les poumons.
- 3 Seconde inspiration : l'air traverse les poumons et remplit les sacs aériens antérieurs.
- 4 Seconde expiration : lorsque les sacs aériens antérieurs se contractent, l'air entré au cours de la première inspiration est poussé hors du corps.

pas avec l'air qui a déjà participé aux échanges gazeux, ce qui maximise la différence de pression partielle avec le sang qui circule dans les poumons.

## Le mécanisme de la respiration chez les mammifères

Pour comprendre la respiration chez les mammifères, pensez à une seringue qu'on remplit. Lorsqu'on tire le piston, on abaisse la pression dans la seringue, de sorte que le gaz ou le liquide monte dans l'aiguille jusque dans le corps de la seringue. Un peu de la même façon, les mammifères utilisent un mécanisme de **ventilation à pression négative** qui aspire l'air dans les poumons (**figure 42.27**). En utilisant leurs muscles pour augmenter le volume de leur cage thoracique, les mammifères abaissent la pression de l'air dans leurs poumons, de sorte qu'elle devient inférieure à celle de l'air à l'extérieur de leur corps. Comme les gaz circulent toujours vers une zone où la pression est plus faible, la pression moindre qui existe dans les poumons fait que l'air s'engouffre dans les narines et la bouche, et descend dans les conduits respiratoires vers les alvéoles.

L'augmentation du volume de la cavité thoracique durant l'inspiration sollicite les muscles intercostaux de l'animal de même que son **diaphragme**, un muscle squelettique large et en forme de dôme constituant le plancher de la cavité thoracique. La contraction des muscles intercostaux soulève les côtes ainsi que le sternum vers le haut et vers l'extérieur, provoquant une expansion de la cage thoracique. En même temps, la cage thoracique augmente de volume par suite de la contraction du diaphragme qui descend tel un piston.

L'inspiration est toujours active et exige de l'énergie, tandis que l'expiration est habituellement passive. Durant l'expiration, les muscles assurant le mouvement de la cavité thoracique se relâchent, de sorte que le volume de la cavité thoracique diminue. La pression de l'air alors accrue dans les alvéoles force l'air à remonter dans les voies respiratoires jusqu'à sortir du corps.

À l'intérieur de la cavité thoracique, les poumons sont enveloppés dans une membrane à deux feuillets. Le feuillet interne de la membrane adhère à la face externe des poumons, tandis que le feuillet externe adhère à la cage thoracique. Un mince espace rempli de liquide sépare les deux feuillets. En raison de la tension superficielle, les feuillets se déplacent simultanément comme

deux plaques de verre collées ensemble au moyen d'une pellicule d'eau. Ces plaques glissent sans difficulté l'une sur l'autre, mais elles sont difficiles à séparer. Le volume de la cavité thoracique et le volume des poumons changent donc en concordance.

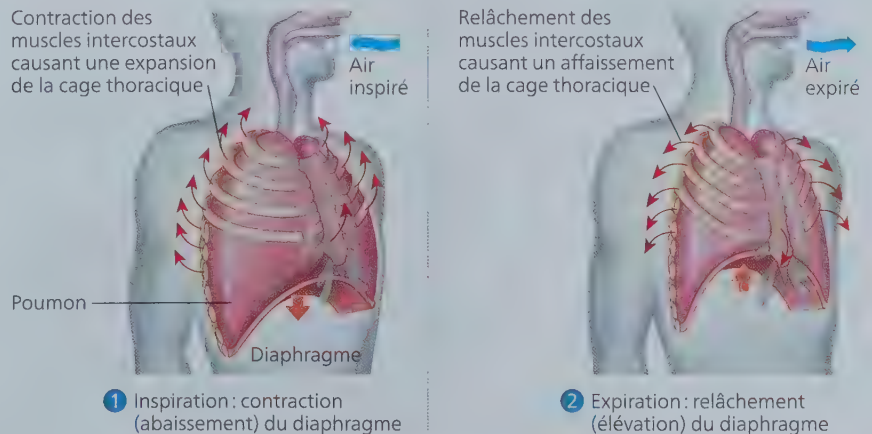
Quand un mammifère est au repos, ses muscles intercostaux et son diaphragme suffisent pour faire varier le volume de ses poumons. Pendant une période d'exercice, toutefois, d'autres muscles, tels que ceux du cou, du dos et du thorax, participent à la dilatation de la cavité thoracique en élevant davantage la cage thoracique. Chez les kangourous (famille des macropodidés) et quelques autres mammifères, la locomotion s'accompagne de mouvements rythmiques qui amènent les organes abdominaux, dont l'estomac et le foie, à glisser à chaque foulée vers l'avant, puis vers l'arrière, dans la cavité corporelle. Ce mécanisme de pompage interne augmente davantage le volume de la ventilation en accentuant l'abaissement du diaphragme.

Le volume d'air inspiré et expiré à chaque respiration s'appelle **volume courant (VC)**. Chez l'humain au repos, il s'élève en moyenne à 500 mL. On appelle **capacité vitale (CV)** le volume maximal d'air inspiré et expiré au cours d'une respiration forcée; elle est d'environ 3,4 L chez la femme et de 4,8 L chez l'homme. La quantité d'air qui demeure dans les poumons après une expiration forcée est le **volume résiduel (VR)**. Avec l'âge, les poumons perdent de leur élasticité; le volume résiduel augmente donc, au détriment de la capacité vitale.

Comme les poumons des mammifères ne se vident jamais complètement, dans des conditions normales, et qu'ils ne se remplissent pas totalement d'air nouveau à chaque cycle respiratoire, l'air qui est inhalé est mélangé à un volume d'air résiduel pauvre en  $O_2$ ; par conséquent, la  $P_{O_2}$  maximale dans les alvéoles est très inférieure à celle de l'atmosphère. Les  $P_{O_2}$  maximales dans les poumons sont moins élevées chez les mammifères que chez les oiseaux, qui font passer l'air dans une seule direction. C'est grâce à cette propriété, notamment, que les oiseaux réagissent mieux que les mammifères en haute altitude. Par exemple, l'organisme d'un alpiniste a de la difficulté à s'approvisionner en  $O_2$  lorsqu'il gravit des sommets très élevés, comme ceux de l'Himalaya. Par comparaison, diverses espèces d'oiseaux (notamment l'oie à tête barrée, *Anser indicus*) survolent sans problèmes respiratoires la même chaîne de montagnes pendant leur migration.

► **Figure 42.27** La respiration à pression négative. Les mammifères respirent en faisant varier la pression de l'air dans leurs poumons par rapport à la pression atmosphérique.

**ET SI ?** ► Les alvéoles peuvent se dilater et se contracter à chaque respiration parce que leurs parois contiennent des fibres élastiques. Quel effet la perte de cette élasticité aurait-elle sur les échanges gazeux dans les poumons ?

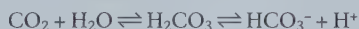


## La régulation de la respiration chez les humains

Les humains sont capables de retenir leur respiration pendant quelque temps ou de faire un effort pour respirer plus vite et plus profondément. Cependant, la plupart du temps, la ventilation est régie par des automatismes. Le fonctionnement du système respiratoire doit se faire en coordination avec celui du système cardiovasculaire, compte tenu des exigences métaboliques en matière d'échanges gazeux.

Les neurones qui participent directement à la régulation de la ventilation sont situés dans le bulbe rachidien, à la base de l'encéphale (figure 42.28). Les circuits neuronaux du bulbe rachidien forment une paire de *centres de régulation de la respiration* qui fixent le rythme respiratoire. Un troisième centre de régulation est situé dans le pont. Lorsque nous inspirons profondément, un mécanisme de rétro-inhibition empêche nos poumons de se gonfler exagérément; des récepteurs de tension situés dans les tissus pulmonaires transmettent des signaux inhibiteurs au centre inspiratoire du bulbe rachidien.

Pour réguler l'activité respiratoire, le bulbe rachidien interprète les variations du pH du liquide cérebrospinal dans lequel il baigne. C'est parce que le pH de ce liquide qui entoure l'encéphale et la moelle épinière (aussi appelé *liquide cérebrospinal*) est principalement déterminé par les concentrations sanguines de CO<sub>2</sub>. Le CO<sub>2</sub> diffuse du sang au liquide cérebrospinal où il réagit avec l'eau pour former de l'acide carbonique (H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>). L'acide carbonique peut ensuite se dissocier en un ion bicarbonate (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) et un ion hydrogène (H<sup>+</sup>), d'où l'abaissement du pH :



Voyons ce qui se passe lorsque l'activité métabolique augmente (durant une activité sportive, par exemple). Comme le montre la figure 42.28, l'augmentation de l'activité métabolique élèvera la concentration de CO<sub>2</sub> dans le sang et dans le liquide cérebrospinal. La concentration accrue de CO<sub>2</sub> fera à son tour augmenter la quantité d'ions hydrogène, ce qui abaissera le pH. C'est ce changement de pH que détectent les chimiorécepteurs situés dans les principaux vaisseaux sanguins et dans le bulbe

rachidien. Les centres de régulation du bulbe rachidien y réagissent en augmentant la fréquence et l'amplitude respiratoires (voir la figure 42.28), qui demeureront élevées jusqu'à ce que le CO<sub>2</sub> excédentaire soit éliminé dans l'air expiré et que le pH revienne à une valeur normale.

La concentration de l'O<sub>2</sub> dans le sang a généralement peu d'effet sur les centres de régulation de la respiration. Toutefois, quand la concentration en O<sub>2</sub> est très faible (en haute altitude, par exemple), des chimiorécepteurs d'O<sub>2</sub> situés dans l'aorte et dans les artères carotides stimulent les centres de régulation de la respiration, qui réagissent en faisant augmenter la fréquence respiratoire. D'autres circuits neuronaux participent à la régulation de la respiration, surtout dans le pont, une partie de l'encéphale située près du bulbe rachidien (aussi appelée protubérance annulaire).

La régulation de la respiration n'est efficace que s'il y a concordance entre la ventilation des poumons et la quantité de sang en circulation dans les capillaires des alvéoles. Durant la pratique d'un sport, par exemple, le débit cardiaque augmente en fonction de la hausse de la fréquence respiratoire. Cette synchronisation maximise l'absorption d'O<sub>2</sub> et l'élimination du CO<sub>2</sub> à mesure que le sang circule dans les poumons.

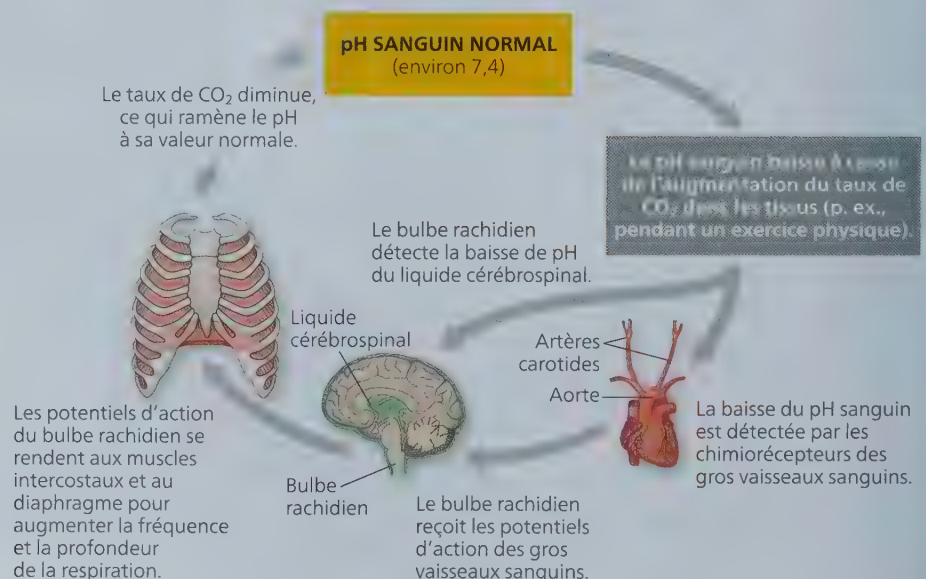
### RETOUR SUR LE CONCEPT 42.6

1. Quels sont les effets d'une augmentation de la concentration du CO<sub>2</sub> dans le sang sur le pH du liquide cérebrospinal ?
2. Une légère diminution du pH sanguin provoque une augmentation de la fréquence cardiaque. Quelle est la fonction de ce mécanisme de régulation ?
3. **ET SI ?** ► Supposez qu'un accident provoque une petite perforation dans les membranes enveloppant vos poumons, quels seraient les effets sur votre fonction pulmonaire ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

#### ► Figure 42.28 La régulation homéostatique de la respiration.

**ET SI ?** ► Supposons qu'une personne se met à respirer très rapidement alors qu'elle est au repos. Décrivez l'effet de cette respiration sur le CO<sub>2</sub> sanguin et sur les étapes que devra suivre le circuit de rétro-inhibition illustré ici pour rétablir l'homéostasie.



## Les pigments respiratoires qui captent les gaz et les transportent sont des adaptations qui favorisent les échanges gazeux

Pour satisfaire les besoins métaboliques élevés de nombreux animaux, il faut que le sang transporte de grandes quantités d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub>. Dans cette section, nous verrons comment certaines molécules du sang, qu'on nomme *pigments respiratoires*, participent aux échanges gazeux. Nous examinerons aussi les adaptations, apparues au cours de l'évolution, qui permettent aux animaux d'être actifs dans des conditions où les besoins métaboliques sont élevés ou la concentration maximale de O<sub>2</sub> très limitée. En premier lieu, nous devons faire une récapitulation des échanges gazeux chez les humains.

### La coordination de la circulation et des échanges gazeux

Pour mieux comprendre la coordination de la circulation et des échanges gazeux, suivons la variation des pressions partielles d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> aux différents endroits des systèmes cardiovasculaire et respiratoire (**figure 42.29**). ❶ Durant l'inspiration, l'air qui vient d'être introduit se mélange avec l'air demeurant dans les poumons. ❷ La P<sub>O<sub>2</sub></sub> de ce mélange formé dans les alvéoles est plus élevée que celle du sang qui circule dans les capillaires alvéolaires. Par conséquent, il y a diffusion nette d'O<sub>2</sub> suivant son gradient de pression partielle, et cette diffusion s'effectue de l'air contenu dans les alvéoles vers le sang. Entre-temps, la P<sub>CO<sub>2</sub></sub> alvéolaire plus élevée dans les capillaires que dans l'air

provoque une diffusion nette de CO<sub>2</sub> du sang vers l'air. ❸ Au moment où le sang quitte les poumons par les veines pulmonaires, sa P<sub>O<sub>2</sub></sub> et sa P<sub>CO<sub>2</sub></sub> concordent avec celles de l'air présent dans les alvéoles. Après son retour au cœur, il est renvoyé dans la circulation systémique.

❹ Dans les capillaires des tissus de l'organisme, les gradients de pression partielle favorisent la diffusion nette de l'O<sub>2</sub> du sang vers le liquide interstitiel et les cellules, et la diffusion nette du CO<sub>2</sub> des cellules et du liquide interstitiel vers le sang. Si les gradients de pression partielle agissent en ce sens, c'est parce que la respiration cellulaire dans les mitochondries des cellules utilise l'O<sub>2</sub> du liquide interstitiel et lui ajoute du CO<sub>2</sub>. ❺ Après avoir libéré l'O<sub>2</sub> et absorbé le CO<sub>2</sub>, le sang retourne au cœur et est de nouveau pompé vers les poumons. ❻ Dans les poumons, un échange s'effectue à travers les capillaires alvéolaires, qui donne lieu à l'expiration d'air riche en CO<sub>2</sub> et pauvre en O<sub>2</sub>.

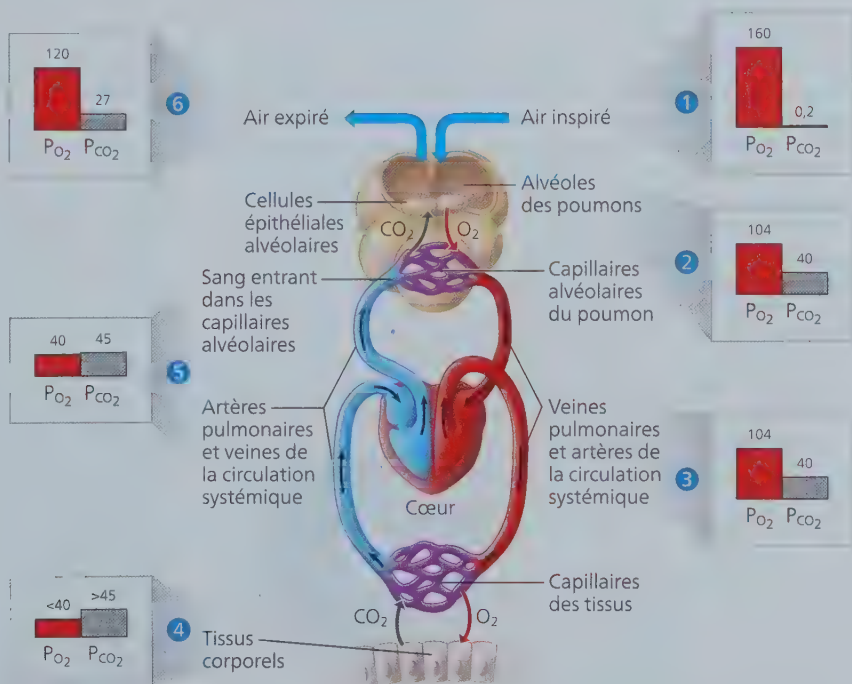
### Les pigments respiratoires

La faible solubilité de l'O<sub>2</sub> dans l'eau (et par conséquent dans le sang) pose un problème pour les animaux qui dépendent d'un système cardiovasculaire pour le transport de l'O<sub>2</sub>. Par exemple, pendant une période d'exercice intense, un humain peut consommer près de 2 L d'O<sub>2</sub> à la minute et le tout doit être transporté par le sang qui sort des poumons pour se rendre jusqu'aux tissus actifs. Dans les poumons, à la température corporelle et à la pression atmosphérique normales, la solubilité de l'O<sub>2</sub> dans le sang n'est que de 4,5 mL/L. Même si le sang pouvait transporter 80 % de l'O<sub>2</sub> en solution jusqu'aux tissus, il faudrait tout de même que le cœur pompe 555 L de sang par minute!

Heureusement, la plupart des animaux transportent la plus grande partie de l'O<sub>2</sub> de leur sang non pas sous forme dissoute, mais en le fixant à des protéines spéciales, les **pigments respiratoires**. Ces pigments circulent avec le sang ou l'hémolymphe

► **Figure 42.29** L'absorption et la libération des gaz respiratoires.

**ET SI ?** ► Si, à chaque expiration, vous faites sortir l'air de vos poumons volontairement et avec force, quel effet cela aura-t-il sur les valeurs indiquées dans cette figure ?



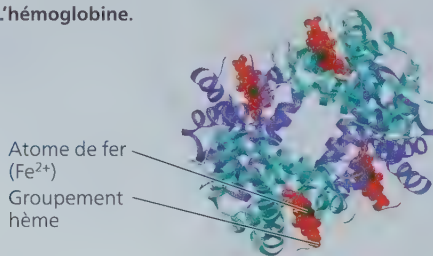
et sont souvent contenus dans des cellules spécialisées. Leur présence augmente considérablement la quantité d'O<sub>2</sub> susceptible d'être transportée dans le sang (de 4,5 à environ 200 mL par litre de sang chez les mammifères). Dans notre exemple d'une personne pratiquant un exercice, les pigments respiratoires permettent de réduire considérablement le travail cardiaque nécessaire au transport de l'O<sub>2</sub> pour en arriver à un débit de 12,5 L de sang par minute (en conservant un rendement de 80 %).

Divers pigments respiratoires sont apparus au cours de l'évolution chez les animaux. Sauf quelques exceptions, ces molécules ont une couleur particulière (d'où le terme *pigment*) et se composent d'un métal lié à une protéine. C'est notamment le cas de l'hémocyanine, que l'on trouve chez les arthropodes et chez de nombreux mollusques. Ce pigment contient du cuivre (Cu<sup>2+</sup>) comme substance fixatrice d'O<sub>2</sub>, ce qui confère au sang une couleur bleuâtre.

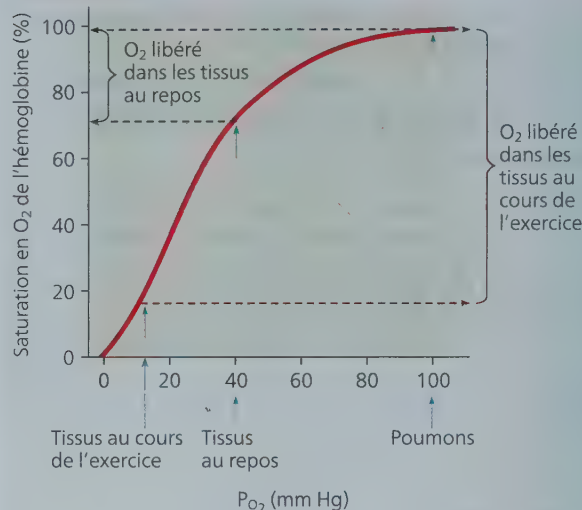
Chez beaucoup d'invertébrés et presque tous les vertébrés, le pigment respiratoire est l'hémoglobine (Hb). Chez les vertébrés, cette protéine est contenue dans les érythrocytes et comporte quatre sous-unités. Chaque sous-unité possède un polypeptide et un cofacteur appelé *groupement hème*, portant en son centre un ion ferreux (Fe<sup>2+</sup>) (figure 42.30). Une molécule d'O<sub>2</sub> se lie à chaque ion ferreux ; donc, chaque molécule d'hémoglobine peut transporter quatre molécules d'O<sub>2</sub>. Comme tous les pigments respiratoires, l'hémoglobine fixe l'O<sub>2</sub> de façon réversible ; elle doit être capable de capter l'O<sub>2</sub> dans les poumons ou dans les branchies et de le libérer pour approvisionner les tissus des autres parties du corps. La coopération entre les sous-unités de la molécule d'hémoglobine facilite le processus (voir le concept 8.5). Quand une molécule d'O<sub>2</sub> se fixe à l'une des chaînes polypeptidiques, les autres changent légèrement de forme, de sorte que l'affinité pour l'O<sub>2</sub> augmente. Quand quatre molécules d'O<sub>2</sub> sont liées et qu'une chaîne polypeptidique libère son O<sub>2</sub>, les trois autres l'imitent rapidement, car le changement de conformation de la première chaîne diminue l'affinité des autres chaînes à l'égard de l'O<sub>2</sub>.

La *courbe de dissociation* de l'hémoglobine représente clairement le mécanisme de coopérativité qui a lieu au cours de la fixation et de la libération d'O<sub>2</sub> (figure 42.31a). Dans l'intervalle de la P<sub>O<sub>2</sub></sub> où la courbe de dissociation présente une pente abrupte, même une légère variation de la P<sub>O<sub>2</sub></sub> amène l'hémoglobine à fixer ou à libérer une quantité importante d'O<sub>2</sub>. La partie abrupte de la courbe correspond à l'intervalle des P<sub>O<sub>2</sub></sub> trouvées dans les tissus corporels. Quand les cellules d'un tissu particulier travaillent davantage – pendant un exercice physique, par exemple –, la P<sub>O<sub>2</sub></sub> diminue dans la région avoisinante, car l'O<sub>2</sub> est consommé par la respiration cellulaire. En raison des effets de la coopérativité entre les sous-unités de l'hémoglobine, une légère baisse de la P<sub>O<sub>2</sub></sub> suffit à provoquer une augmentation relativement importante de la quantité d'O<sub>2</sub> libéré par le sang.

► **Figure 42.30** L'hémoglobine.

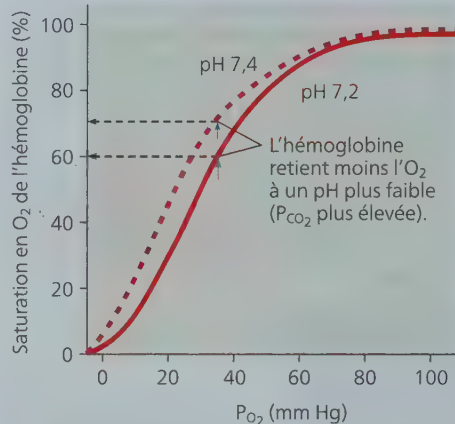


▼ **Figure 42.31** La dissociation de l'hémoglobine à une température de 37 °C.



**(a) P<sub>O<sub>2</sub></sub> et dissociation de l'hémoglobine à un pH de 7,4.**

La courbe montre les quantités relatives d'O<sub>2</sub> lié à l'hémoglobine exposée à des solutions dont la P<sub>O<sub>2</sub></sub> varie. À une P<sub>O<sub>2</sub></sub> de 100 mm Hg, caractéristique des poumons, l'hémoglobine montre un taux de saturation en O<sub>2</sub> d'environ 98 %. À une P<sub>O<sub>2</sub></sub> de 40 mm Hg, fréquente dans les tissus au repos, la saturation de l'hémoglobine est de 70 % environ, presque le tiers de son O<sub>2</sub> ayant été libéré par dissociation. Comme le montre le graphique ci-dessus, l'hémoglobine peut libérer beaucoup plus d'O<sub>2</sub> dans des tissus extrêmement actifs sur le plan métabolique, comme les tissus musculaires pendant un exercice physique.



**(b) pH et dissociation de l'hémoglobine.** Dans les tissus très actifs, le CO<sub>2</sub> produit par la respiration cellulaire réagit avec l'eau, formant de l'acide carbonique, ce qui abaisse le pH. Étant donné que les protons (H<sup>+</sup>) influent sur la conformation de l'hémoglobine, une chute du pH déphase la courbe de dissociation de l'hémoglobine vers la droite (effet Bohr). Pour une P<sub>O<sub>2</sub></sub> donnée, l'hémoglobine libère plus d'O<sub>2</sub> lorsque le pH est faible, ce qui alimente la respiration cellulaire lorsque celle-ci s'accroît.

La libération d'O<sub>2</sub> par l'hémoglobine est particulièrement efficace dans les tissus qui consomment activement de l'O<sub>2</sub>, mais cette efficacité accrue tient davantage à la production de CO<sub>2</sub>

qu'à la consommation d'O<sub>2</sub>. Dans la respiration cellulaire, les tissus ne font pas que consommer de l'O<sub>2</sub>, ils produisent du CO<sub>2</sub>. Comme nous l'avons vu, le CO<sub>2</sub> réagit avec l'eau pour former de l'acide carbonique (H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>), lequel abaisse le pH des tissus environnants. Une chute du pH diminue l'affinité de l'hémoglobine à l'égard de l'O<sub>2</sub>; c'est un phénomène appelé **effet Bohr** (figure 42.31b). Donc, l'hémoglobine libérera plus d'O<sub>2</sub> là où le CO<sub>2</sub> est le plus abondant, ce qui permet de répondre aux besoins de la respiration cellulaire.

### Le transport du dioxyde de carbone

Seulement 7% environ du CO<sub>2</sub> libéré par la respiration cellulaire est transporté sous forme de CO<sub>2</sub> dissous dans le plasma sanguin. Le reste diffuse du plasma dans les érythrocytes et réagit avec l'eau (avec l'aide d'une enzyme, l'anhydrase carbonique), formant de l'acide carbonique (H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>). Le H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> se dissocie ensuite en H<sup>+</sup> et en HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> (figure 42.32). La plupart des H<sup>+</sup> provenant de la dissociation du H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> se fixent à l'hémoglobine et à d'autres protéines, ce qui réduit les variations du pH dans le sang. La majorité des ions HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, eux, diffusent hors des érythrocytes et sont transportés dans le plasma jusqu'aux poumons. Les ions HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> restants, qui représentent environ 5% du CO<sub>2</sub>, se lient à l'hémoglobine et sont transportés dans les érythrocytes.

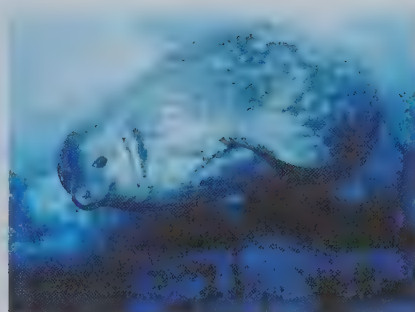
Lorsque le sang circule dans les poumons, les pressions partielles relatives du CO<sub>2</sub> favorisent la diffusion du CO<sub>2</sub> hors du sang. À mesure que le CO<sub>2</sub> diffuse dans les alvéoles, la quantité de CO<sub>2</sub> dans le sang diminue. Cette diminution déplace l'équilibre chimique dans les érythrocytes en faveur de la conversion de l'ion HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> en CO<sub>2</sub>, ce qui permet une diffusion nette accrue de CO<sub>2</sub> dans les alvéoles. Dans l'ensemble, le gradient de P<sub>CO2</sub> est suffisant pour réduire celle-ci d'environ 15% durant le passage du sang dans les poumons.

## Les adaptations respiratoires des mammifères plongeurs

**ÉVOLUTION** Les animaux n'ont pas tous la même capacité de passer du temps dans des environnements où ils n'ont pas accès à leur milieu respiratoire normal. C'est le cas, par exemple, des animaux qui d'habitude respirent de l'air, mais qui plongent aussi sous l'eau. La plupart des humains, même les plongeurs expérimentés, ne peuvent retenir leur respiration durant plus de deux ou trois minutes (bien que des temps record dépassant 8 minutes aient été dûment établis), et ils n'arrivent à nager qu'à des profondeurs maximales de 20 m environ. En revanche, le phoque de Weddell (*Leptonychotes weddelli*), vivant dans l'Antarctique, plonge couramment à des profondeurs allant de 200 à 500 m; il y reste immergé durant 20 minutes environ (parfois même plus de 1 heure). Une autre espèce de mammifère plongeur, appelée baleine-à-bec de Cuvier (*Ziphius cavirostris*), peut atteindre des profondeurs de 2 900 m et rester immergée durant plus de 2 heures! Quelles sont donc les adaptations évolutives qui permettent à ces animaux de réaliser d'aussi remarquables exploits?

L'une des adaptations évolutives des mammifères plongeurs réside dans leur capacité à stocker des quantités importantes d'O<sub>2</sub> dans leur corps. Le phoque de Weddell contient environ deux fois plus de sang par kilogramme de masse corporelle que l'humain. Les muscles des mammifères plongeurs possèdent

► Phoque de Weddell.



également une forte concentration de **myoglobine** (protéine de mise en réserve de l'O<sub>2</sub> dont l'affinité pour l'O<sub>2</sub> est plus élevée que celle de l'hémoglobine). Le phoque de Weddell peut ainsi retenir environ deux fois plus d'O<sub>2</sub> par kilogramme de masse corporelle que l'humain.

Non seulement les mammifères plongeurs entreprennent-ils leurs voyages sous-marins munis d'une réserve relativement importante d'O<sub>2</sub>, mais ils bénéficient en outre d'adaptations leur permettant de conserver l'O<sub>2</sub>. Ils nagent en faisant un minimum d'efforts musculaires et peuvent glisser passivement pendant de longues périodes. Durant l'immersion, leur fréquence cardiaque et leur consommation d'O<sub>2</sub> diminuent, et la majeure partie de leur sang est acheminée aux tissus vitaux: l'encéphale, la moelle épinière, les yeux, les glandes surrénales et le placenta (dans le cas des femelles gestantes). L'apport sanguin aux muscles est restreint ou complètement bloqué pendant les plongées de longue durée. Lorsque les plongées durent plus de 20 minutes, les muscles du phoque de Weddell épuisent l'O<sub>2</sub> stocké dans la myoglobine, puis tirent leur ATP de la fermentation plutôt que de la respiration cellulaire aérobie (voir le concept 9.5).

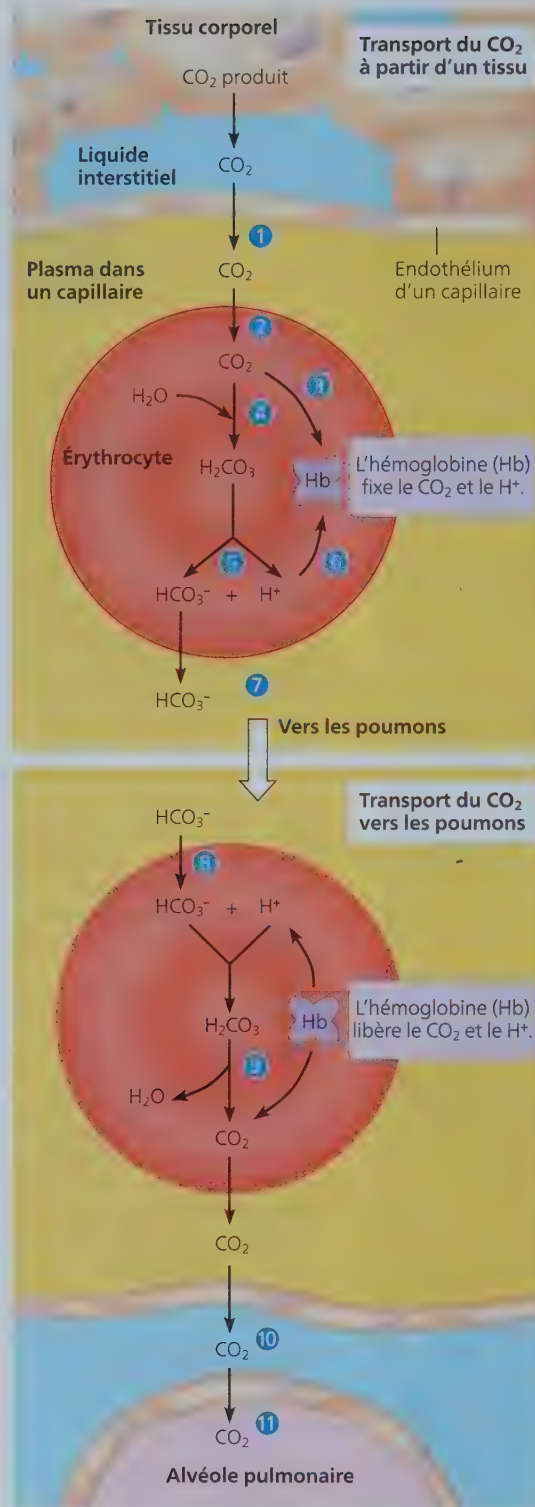
Comment ces adaptations sont-elles apparues au cours de l'évolution? Tous les mammifères, dont les humains, ont un réflexe dit « de plongée » qui se déclenche à la suite d'une immersion ou d'une chute dans l'eau: lorsque la face de l'animal entre en contact avec l'eau froide, sa fréquence cardiaque ralentit immédiatement, et le débit sanguin vers ses extrémités diminue. Des changements génétiques ont peut-être renforcé ce réflexe et fait en sorte que la sélection naturelle a favorisé les premiers phoques qui cherchaient de la nourriture sous l'eau. D'autres variations génétiques auraient pu renforcer également des caractères comme le volume sanguin ou la concentration de myoglobine et donné lieu à une amélioration de la capacité de plonger, ce que la sélection naturelle a ensuite pu favoriser sur de nombreuses générations.

### RETOUR SUR LE CONCEPT 42.7

1. Qu'est-ce qui détermine s'il y a diffusion nette d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> vers l'intérieur ou l'extérieur des capillaires? Expliquez votre réponse.
2. Comment l'effet Bohr contribue-t-il au transport d'O<sub>2</sub> dans des tissus très actifs?
3. **ET SI ?** ► Un médecin prescrit du bicarbonate (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) à un patient qui respire très rapidement. Que présume-t-il au sujet de la composition du sang de ce patient?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

► **Figure 42.32** Le transport des molécules de dioxyde de carbone dans le sang.



- 1 Le CO<sub>2</sub> produit par les tissus corporels diffuse dans le liquide interstitiel et le plasma.
- 2 Plus de 90 % du CO<sub>2</sub> diffuse dans les érythrocytes, ce qui ne laisse que 7 % dans le plasma, sous forme de CO<sub>2</sub> dissous.
- 3 Une partie du CO<sub>2</sub> est captée et transportée par l'hémoglobine.
- 4 Toutefois, la majeure partie du CO<sub>2</sub> réagit avec l'eau dans les érythrocytes, formant l'acide carbonique (H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>), une réaction catalysée par l'anhydrase carbonique contenue dans les érythrocytes.
- 5 Le H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> se dissocie pour constituer un ion bicarbonate (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) et un ion hydrogène (H<sup>+</sup>).
- 6 L'hémoglobine fixe la majeure partie des H<sup>+</sup>, ce qui empêche les ions H<sup>+</sup> d'acidifier le sang et prévient l'effet Bohr.
- 7 La majeure partie du HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> diffuse dans le plasma où la circulation sanguine l'entraîne vers les poumons.
- 8 Dans les poumons, le HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> diffuse du plasma vers les érythrocytes, en se combinant avec les H<sup>+</sup> libérés par l'hémoglobine et formant le H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>.
- 9 Le H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> est transformé de nouveau en CO<sub>2</sub> et en eau. Du CO<sub>2</sub> est également libéré par l'hémoglobine.
- 10 Le CO<sub>2</sub> diffuse dans le plasma et le liquide interstitiel.
- 11 Le CO<sub>2</sub> diffuse dans l'alvéole pulmonaire d'où il est expulsé pendant l'expiration. La diminution de la concentration en CO<sub>2</sub> dans le plasma force la décomposition du H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> en CO<sub>2</sub> et en eau dans les érythrocytes (voir l'étape 9), une inversion de la réaction qui a lieu dans les capillaires des tissus (voir l'étape 4).

# RÉVISION DU CHAPITRE 42



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

## Résumé des concepts clés

### CONCEPT 42.1

#### Les systèmes cardiovasculaires mettent en relation les surfaces d'échange et toutes les cellules de l'organisme (p. 1010 à 1014)

- Chez les animaux qui ont un plan d'organisation corporelle simple, c'est dans les **cavités gastrovasculaires** que se font par diffusion les échanges entre l'environnement et les cellules. Comme la **diffusion** est lente sur de longues distances, la plupart des animaux dotés d'un plan d'organisation complexe disposent d'un système de transport interne qui assure la circulation des liquides entre les cellules du corps et les organes qui effectuent les échanges avec l'environnement. Les arthropodes et la plupart des mollusques ont un **système cardiovasculaire ouvert**, dans lequel l'**hémolymphe** baigne les organes. Les vertébrés ont un **système cardiovasculaire fermé**, dans lequel circule le **sang**. Ce système comprend un réseau fermé, constitué de vaisseaux et de pompes.
- Les éléments du système cardiovasculaire fermé des vertébrés sont le sang, les vaisseaux sanguins et un **cœur** comportant de deux à quatre cavités. Le sang pompé par un **ventricule** circule dans des **artères** jusqu'aux **capillaires**. Ceux-ci constituent des sites d'échange de substances chimiques entre le sang et le liquide interstitiel. Les **veines** ramènent le sang des capillaires à une **oreillette**, laquelle renvoie le sang à un ventricule. Les poissons, les raies et les requins ont une seule pompe dans leur circulation. Les vertébrés terrestres ont deux pompes formant un seul cœur. Les variations quant au nombre de ventricules ainsi qu'à la présence d'une cloison représentent des adaptations à des environnements et à des besoins métaboliques différents.

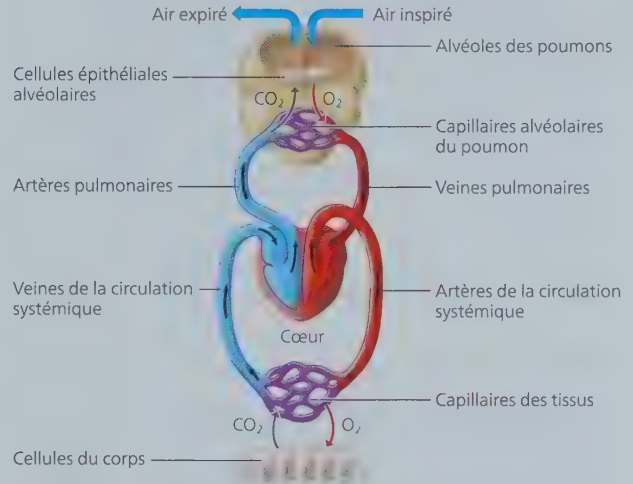
? En ce qui a trait à la distance franchie, à la direction suivie et à l'énergie nécessaire, en quoi la circulation d'un liquide dans un système cardiovasculaire fermé est-elle différente du mouvement des molécules entre les cellules et leur environnement?

### CONCEPT 42.2

#### Chez les mammifères, les cycles coordonnés des contractions du cœur rendent possible la circulation double (p. 1014 à 1017)

- Le ventricule droit pompe le sang vers les poumons où il capte l' $O_2$  et libère le  $CO_2$ . Le sang riche en  $O_2$  provenant des poumons entre dans le cœur par l'oreillette gauche et il est pompé vers les tissus de l'organisme par le ventricule gauche. Le sang retourne au cœur par l'oreillette droite.
- La **révolution cardiaque** est un cycle qui comporte une phase d'éjection du sang, pendant une contraction appelée **systole**, et une phase de remplissage du cœur, pendant une relaxation appelée **diastole**. On peut évaluer la fonction cardiaque en mesurant le **pouls** (nombre de fois que le cœur bat en une minute) et le **débit cardiaque** (volume de sang éjecté par chaque ventricule par minute).

- Le rythme cardiaque est issu des potentiels d'action émis par le **nœud sinusal** (ou centre rythmogène) de l'oreillette droite. Ces signaux déclenchent la contraction des deux oreillettes avant de se propager au **nœud auriculoventriculaire**. Après un certain temps, ils arrivent aux branches du faisceau auriculoventriculaire et aux fibres de Purkinje, puis déclenchent la contraction des deux ventricules. Le centre rythmogène réagit en fonction de la stimulation produite par le système nerveux, par les hormones et par la température corporelle.



? À votre avis, comment la fonction cardiaque change-t-elle après le remplacement chirurgical d'une valve cardiaque défectueuse?

### CONCEPT 42.3

#### La pression artérielle et le débit sanguin sont le reflet de la structure et de l'agencement des vaisseaux sanguins (p. 1017 à 1022)

- Les différences structurales entre les artères, les veines et les capillaires sont en rapport avec les fonctions de ces vaisseaux. Les capillaires ont un très petit diamètre et une paroi très mince qui facilitent les échanges. La vitesse de la circulation sanguine est la plus lente dans les lits capillaires en raison de l'importance de l'aire de leur section transversale totale. Les artères ont des parois élastiques et épaisses qui maintiennent la pression sanguine. Les veines comportent des valvules qui favorisent le retour du sang au cœur. La pression sanguine est altérée par le débit cardiaque et par la constriction variable des artérioles.
- Le **système lymphatique** renvoie dans le sang les liquides sortis des capillaires et intervient également dans la défense de l'organisme.

? Si vous placez votre avant-bras sur votre tête, quel effet cela aura-t-il sur votre pression artérielle?

## CONCEPT 42.4

### Les divers composants du sang participent aux échanges, au transport et à l'immunité (p. 1023 à 1027)

- Le sang total se compose de cellules et de fragments de cellules (**thrombocytes**) en suspension dans une matrice liquide qui porte le nom de **plasma**. Les protéines plasmatiques influent sur le pH sanguin, la pression osmotique et la viscosité du sang; elles contribuent au transport des lipides, à l'immunité (anticorps) et à la coagulation sanguine (fibrinogène). Les **érythrocytes**, ou globules rouges, transportent l'O<sub>2</sub> et une faible partie du CO<sub>2</sub>. Cinq types de **leucocytes**, ou globules blancs, jouent un rôle dans la défense immunitaire: ils phagocytent des virus, des bactéries et des débris, ou produisent des anticorps. Les thrombocytes, ou plaquettes, jouent un rôle dans la coagulation du sang. Ce processus repose sur le déroulement d'une cascade de réactions complexes qui aboutit à la conversion du fibrinogène plasmatique en fibrine.
- Diverses maladies portent atteinte au fonctionnement du système cardiovasculaire. Dans la **drépanocytose**, une **hémoglobine** anormale modifie la forme et la fonction des érythrocytes, ce qui cause une obstruction des petits vaisseaux sanguins et une diminution de la capacité du sang à transporter l'O<sub>2</sub>. Dans les maladies cardiovasculaires, l'inflammation d'une paroi artérielle favorise les dépôts de lipides et de cellules; il en résulte une atteinte parfois mortelle au cerveau ou au cœur.

? En l'absence d'infection, quel pourcentage des cellules du sang humain les leucocytes représentent-ils?

## CONCEPT 42.5

### Les échanges gazeux s'effectuent à travers des surfaces respiratoires spécialisées (p. 1027 à 1033)

- Dans toutes les surfaces d'**échanges gazeux**, les gaz diffusent du milieu où leur **pression partielle** est élevée vers celui où leur pression partielle est faible. L'air est plus propice que l'eau aux échanges gazeux parce qu'il contient plus d'O<sub>2</sub>, et aussi parce qu'il est moins dense et moins visqueux.
- La structure et l'organisation des surfaces respiratoires varient d'une espèce animale à l'autre. Les branchies résultent d'adaptations du système respiratoire de la plupart des animaux aquatiques. Elles sont des évaginations de la surface corporelle spécialisées dans les échanges gazeux. L'efficacité des échanges gazeux de certaines branchies, notamment celles des poissons, est accrue grâce à la **ventilation** et à la **circulation à contre-courant** du sang et de l'eau. Chez les insectes, les échanges gazeux ont lieu dans un **système trachéen**, un réseau ramifié de tubes qui pénètrent dans le corps, apportant l'O<sub>2</sub> directement aux cellules. Les araignées, les escargots terrestres et la plupart des vertébrés terrestres ont des **poumons** internes. Chez les mammifères, l'air inhalé par les narines passe dans le pharynx pour se rendre dans la **trachée**, les **bronches**, les **bronchioles** et les alvéoles en culs-de-sac où se déroulent les échanges gazeux.

? Pourquoi l'altitude n'a-t-elle presque aucun effet sur la capacité d'un animal de se débarrasser du CO<sub>2</sub> par échanges gazeux?

## CONCEPT 42.6

### La respiration permet de ventiler les poumons (p. 1033 à 1036)

- Les mécanismes de ventilation varient considérablement chez les vertébrés. Un amphibien ventile ses poumons par un mécanisme de **ventilation à pression positive** qui force l'air à descendre dans la trachée. Les oiseaux possèdent huit ou neuf sacs aériens qui, tels des soufflets, maintiennent la circulation de l'air dans les poumons.

L'air qui traverse les poumons suit un parcours unidirectionnel qui empêche le mélange de l'air inspiré et de l'air expiré. Les mammifères ventilent leurs poumons par une **ventilation à pression négative** qui attire l'air dans les poumons lorsque les muscles intercostaux et le **diaphragme** se contractent. L'air entrant et l'air sortant se mélangent, ce qui réduit l'efficacité de la ventilation.

- Des chimiorécepteurs détectent les variations de pH du liquide cébrospinal (qui est en relation avec la concentration en CO<sub>2</sub> dans le sang). Le bulbe rachidien modifie la fréquence et l'amplitude de la respiration en fonction des besoins métaboliques du corps. Des chimiorécepteurs périphériques situés dans la paroi de l'aorte et dans les artères carotides (du cou) décèlent les changements dans les concentrations sanguines d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> (par le pH sanguin).

? En quoi l'air déjà présent dans les poumons diffère-t-il de l'air nouveau qui entre dans le corps durant l'inspiration?

## CONCEPT 42.7

### Les pigments respiratoires qui captent les gaz et les transportent sont des adaptations qui favorisent les échanges gazeux (p. 1037 à 1040)

- Dans les poumons, les gradients de pression partielle favorisent la diffusion nette de l'O<sub>2</sub> dans le sang et la diffusion du CO<sub>2</sub> hors du sang. C'est l'inverse dans les autres parties du corps. Les **pigments respiratoires** tels que l'hémocyanine et l'hémoglobine se lient aux gaz. Ils augmentent considérablement la quantité d'O<sub>2</sub> que peut transporter le système cardiovasculaire.
- Des adaptations évolutives permettent à certains animaux de répondre à des besoins exceptionnels en O<sub>2</sub>. Les mammifères qui plongent en eau profonde accumulent dans leur sang et d'autres tissus des réserves d'O<sub>2</sub> qu'ils utilisent lentement.

? En quoi le rôle d'un pigment respiratoire ressemble-t-il à celui d'une enzyme?

## Évaluation

### NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

- Lequel des systèmes respiratoires suivants *n'est pas* étroitement associé à l'apport sanguin?
  - Les poumons des vertébrés.
  - Les branchies des poissons.
  - Le système trachéen des insectes.
  - L'épiderme des vers de terre.
- Chez les mammifères, le sang qui revient au cœur par une veine pulmonaire se déverse d'abord dans:
  - l'oreillette gauche.
  - l'oreillette droite.
  - le ventricule gauche.
  - le ventricule droit.
- Le pouls constitue une mesure directe:
  - de la pression sanguine.
  - du volume systolique.
  - du débit cardiaque.
  - de la fréquence cardiaque.
- Lorsqu'une personne retient son souffle, lequel des changements suivants dans la concentration des gaz sanguins provoque tout d'abord l'envie pressante de respirer?
  - Une hausse de la concentration d'O<sub>2</sub>.
  - Une baisse de la concentration d'O<sub>2</sub>.
  - Une hausse de la concentration de CO<sub>2</sub>.
  - Une baisse de la concentration de CO<sub>2</sub>.

5. Une des caractéristiques communes aux amphibiens et aux humains est la suivante :
- a) le nombre de cavités cardiaques.
  - b) une séparation complète entre les systèmes circulatoires.
  - c) le nombre de circuits de circulation sanguine.
  - d) une pression sanguine faible dans la circulation systémique.

7. Comparativement au liquide interstitiel dans lequel baignent les cellules musculaires actives, le sang qui atteint les artérioles a :
- a) une  $P_{O_2}$  plus élevée.
  - b) une  $P_{CO_2}$  plus élevée.
  - c) une concentration d'ions bicarbonate plus élevée.
  - d) un pH plus faible.

## NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

6. Si une molécule de  $CO_2$  libérée dans le sang d'un orteil de votre pied gauche est expirée par le nez, elle doit passer dans tous les conduits suivants, sauf un. Lequel ?
- a) La veine pulmonaire.
  - b) La trachée.
  - c) L'oreillette droite.
  - d) Le ventricule droit.

## NIVEAU 3 : SYNTHÈSE ET ÉVALUATION

8. **FAITES UN DESSIN** ► Représentez graphiquement la pression sanguine en fonction du temps durant une révolution cardiaque chez l'humain. Faites un premier tracé illustrant la pression dans l'aorte, un deuxième, la pression dans le ventricule gauche, et un troisième, la pression dans le ventricule droit. Sous l'axe du temps, tracez une flèche verticale indiquant le moment où la pression sanguine devrait culminer dans l'oreillette.

*Voir les réponses proposées à l'appendice A.*

