

Chapitre2. Circulation et échanges gazeux

2.1. La circulation chez les animaux

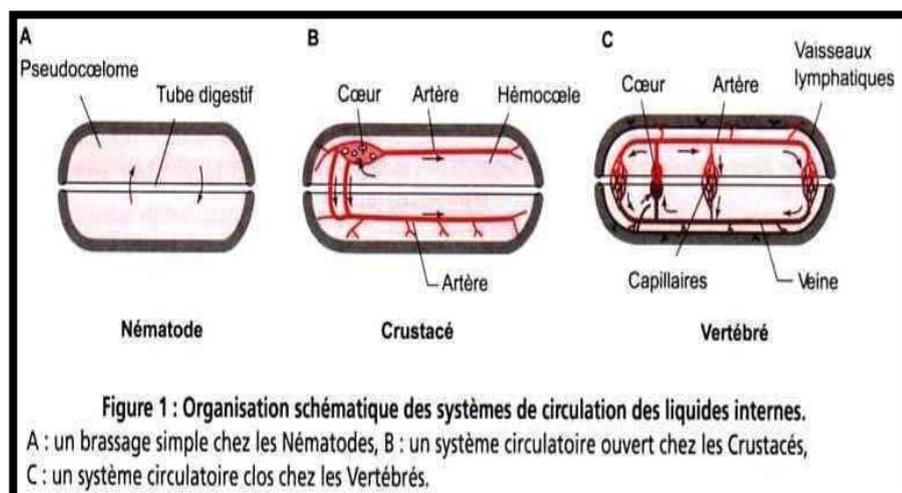
Comme les unicellulaires, les organismes pluricellulaires simples (diploblastiques) ou constitués d'un faible nombre de cellules peuvent effectuer leurs transports de matière par simple diffusion entre le milieu extérieur et les cellules.

À l'opposé, chez les animaux de grande taille, le phénomène de diffusion ne suffit plus aux échanges avec l'extérieur. Chez ces animaux, le milieu extracellulaire est compartimenté dans un système circulatoire plus ou moins brassé.

2.1.1-Mise en mouvement du milieu intérieur

A) Par simple brassage

Dans les cas les plus simples (Triploblastiques acéломates), ce sont les mouvements de l'animal qui réalisent un brassage et assurent une circulation limitée des liquides interstitiels (fig. 1 A). L'apparition d'un système circulatoire permet de ne mettre en mouvement qu'une partie des liquides internes.



B) Système circulatoire ouvert

La plupart des Arthropodes et des Mollusques présentent un système circulatoire dans lequel le sang circule dans des vaisseaux qui s'ouvrent sur le cœlome et les espaces interstitiels (fig. 1 B). Le retour vers le cœur se fait via des sinus de l'espace interstitiel. Les systèmes circulatoires ouverts sont peu efficaces lorsqu'ils sont dépourvus d'organe de propulsion. La présence d'un cœur permet un gain d'efficacité, mais l'ouverture du système limite à la fois la pression d'irrigation et la vitesse de circulation, donc l'apport de nutriments.

C) Système circulatoire clos

Dans un système circulatoire clos, le sang est mis en mouvement par un ou plusieurs cœurs. Il

circule sous pression dans un système de vaisseaux et retourne au cœur par d'autres vaisseaux en continuité avec les premiers. Les échanges sont réalisés au niveau de vaisseaux à paroi peu épaisse, les capillaires.

L'endiguement complet du liquide circulant est déjà présent chez des phylums relativement primitifs comme les Annélides ou les Mollusques Céphalopodes, mais se développe essentiellement chez les Vertébrés (fig. 1 C).

Ce système permet, d'une part une circulation rapide et une pression sanguine élevée et, d'autre part, la possibilité d'ajuster finement et rapidement les flux sanguins locaux par variation du diamètre vasculaire.

2.1.1. Les cœurs : organes de brassage

La mise en mouvement du liquide endigué est due, soit aux mouvements du corps (Annélides), soit à la contraction de certains segments vasculaires (Insectes), soit encore aux mouvements rythmiques d'un cœur (Vertébrés). Ce dernier type de pompe présente de nombreuses variations mais l'évolution la plus importante est constituée par l'apparition d'un cloisonnement. Le degré de cloisonnement est à mettre en relation avec l'évolution du système respiratoire et le développement de poumons

a) Les cœurs non cloisonnés

Les cœurs non cloisonnés possèdent un nombre variable de chambres (d'une à quatre) placées en série. Chez les Téléostéens, par exemple, il existe un sinus veineux non contractile en amont de l'atrium et un bulbe artériel (Téléostéens) ou cône artériel (Élasmobranches) en aval du ventricule (fig. 2 B). La circulation du sang est le fait des contractions successives de l'atrium, du ventricule puis du bulbe artériel.

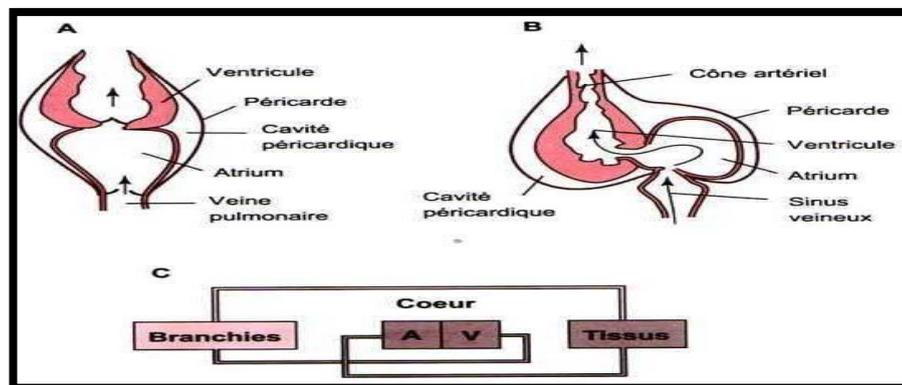
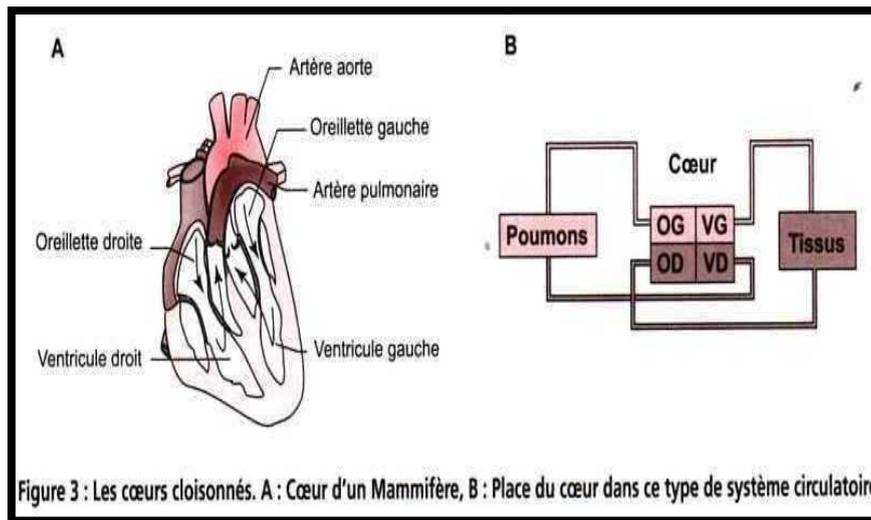


Figure 2 : Les cœurs sans cloison (A à deux chambres : mollusques ; B à quatrechambres : Téléostéen ; C place du cœur dans ce type de système circulatoire)

b) Les cœurs cloisonnés

Chez les Reptiles Crocodiliens, les Oiseaux et les Mammifères, le cloisonnement est total, il y a deux atriums et deux ventricules (fig. 3 A).



2.1.3- Le système circulatoire humain

Dans le système circulatoire clos, l'appareil cardiovasculaire humain assure la liaison entre les différents organes. Le sang, phase circulante du milieu intérieur, est propulsé dans le système par le biais d'une pompe, le cœur, muscle creux à l'origine des mouvements du sang dans le circuit vasculaire. La distribution du sang dans l'ensemble de l'organisme est assurée par un réseau dense de vaisseaux. Les artères, par lesquelles le sang quitte le cœur, les veines qui ramènent le sang vers le cœur et les capillaires qui relient artères et veines et permettent les échanges avec les liquides interstitiels (fig. 4). Chez les Mammifères, et chez l'Homme, le cœur est cloisonné, ce qui détermine deux cœurs fonctionnels, le cœur gauche et le cœur droit formés chacun de deux cavités, une oreillette (atrium) et un ventricule, communiquant entre elles *via* une valve auriculo-ventriculaire. Ce cloisonnement impose un trajet sanguin selon deux circuits placés en série : la circulation systémique, qui part du cœur gauche, et la circulation pulmonaire, qui part du cœur droit. La totalité du sang passe donc successivement dans les deux cœurs en respectant à chaque fois un trajet atrium-ventricule.

Les valves cardiaques orientent le sang de manière unidirectionnelle. La fréquence cardiaque (le pouls) correspond au nombre de battements du cœur par minute. 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*. Le débit cardiaque correspond au volume de sang éjecté dans la circulation systémique par minute. La fréquence des contractions du muscle cardiaque est coordonnée par un réseau de conduction électrique, qui trouve son origine dans le nœud sinusal (ou centre rythmogène) de l'oreillette droite. Ce nœud réagit en fonction de la stimulation produite par des nerfs ou des hormones, de la température corporelle et de l'exercice physique.

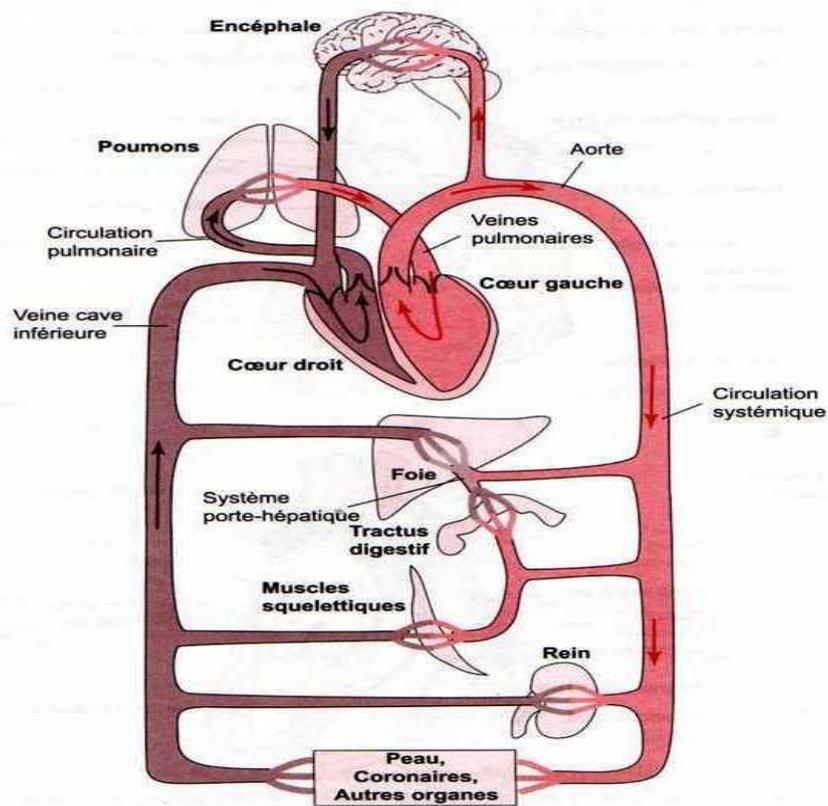


Figure 4 : Schéma de l'appareil cardiovasculaire

Les différences structurales entre les artères, les veines et les capillaires sont en corrélation avec les fonctions de ces vaisseaux. Un endothélium constitue la tunique interne de tous les vaisseaux sanguins, et la seule couche de tissu des capillaires. Les artères et les veines ont deux autres tuniques: la tunique externe et la tunique moyenne. La première est faite de tissu conjonctif contenant des fibres collagènes; la deuxième se compose de tissu musculaire lisse, de fibres élastiques et de fibres collagènes. Les artères possèdent la paroi la plus épaisse, la plus résistante et la plus élastique (fig. 5). Il s'agit d'une adaptation à l'augmentation de la

pression sanguine et au mouvement rapide du sang. Les mouvements corporels contribuent à ramener le sang vers le cœur par les veines; les grandes veines sont munies de valvules unidirectionnelles.

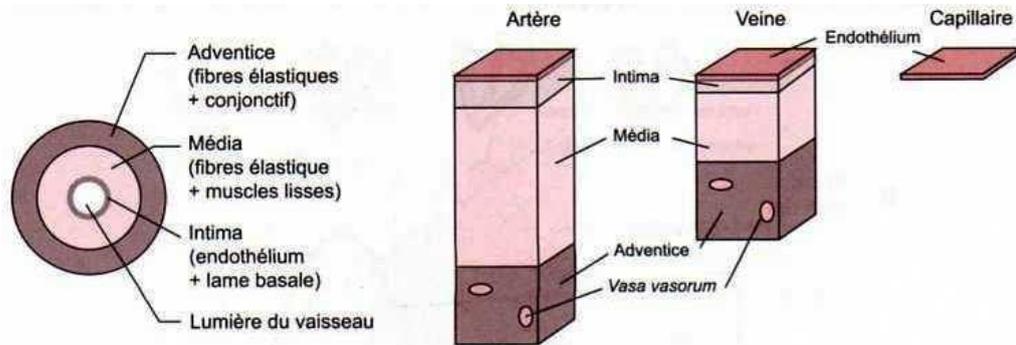


Figure 5: Structure générale d'un vaisseau et particularités des artères, veines et capillaires

L'approvisionnement en sang des différents organes est déterminé par la constriction variable des artérioles et des sphincters précapillaires. Les substances traversent l'endothélium des capillaires de diverses manières : par endocytose et par exocytose, par diffusion, ou encore par dissolution dans des liquides expulsés par des fentes intercellulaires sous l'effet de la pression sanguine à l'extrémité artérielle du capillaire.

Les liquides réintègrent la circulation par voie directe, à l'extrémité veineuse du capillaire, et par voie indirecte, grâce au système lymphatique.

2.2. Les échanges gazeux chez les animaux

La plupart des cellules de l'organisme tirent leur énergie de l'oxydation des substrats organiques. Cette oxydation correspond à la respiration cellulaire, laquelle se traduit par une consommation de dioxygène et un rejet de dioxyde de carbone. Ces composés minéraux sont, en ce cas, qualifiés de gaz respiratoires. À l'échelle de l'organisme, la respiration implique des échanges de ces deux gaz entre milieu intérieur et milieu extérieur. Chez les animaux de très petite taille ou chez ceux qui ont un plan d'organisation simple (unicellulaires et Diploblastiques), les échanges se font au niveau de la surface corporelle. Chez les animaux plus complexes, Métazoaires triploblastiques coelomates en particulier, ces échanges se réalisent au travers de surfaces localisées précisément et le plus souvent spécialisées. A l'intérieur de l'organisme, les gaz sont en général véhiculés, entre tissus et échangeur respiratoire, via la circulation et le milieu intérieur.

2.2.1. Les surfaces d'échange respiratoires

Quel que soit le milieu, les échanges gazeux entre un organisme et l'extérieur se font par un mécanisme de diffusion simple. La diffusion est proportionnelle au gradient de pression partielle des gaz et à la surface de l'échangeur, et inversement proportionnelle à l'épaisseur de l'épithélium respiratoire (loi de Fick).

Les milieux aériens et aquatiques apportent certaines contraintes auxquelles les échangeurs respiratoires doivent également répondre.

- L'oxygène de l'environnement est disponible sous différents états selon le type de milieu. En milieu aérien, l'oxygène, qui se présente sous forme gazeuse, est aisément disponible pour les organismes. En milieu aquatique, les gaz sont dissous et selon leur solubilité, ils sont en quantité variable : l'eau contient beaucoup moins de dioxygène que l'air, alors qu'elle contient la même quantité de CO₂.
- **Le milieu aquatique** est un milieu de forte densité et de forte viscosité par rapport au milieu aérien, c'est donc un milieu qui est énergétiquement coûteux à mettre en mouvement.
- **Le milieu aérien** est pauvre en eau, c'est un milieu desséchant qui oblige à une internalisation des échangeurs respiratoires.

L'ensemble de ces contraintes conduit à l'existence de plusieurs types d'arrangement des surfaces respiratoires en fonction des milieux de vie et du plan d'organisation des organismes (fig. 6).

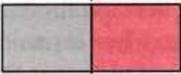
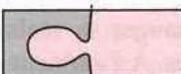
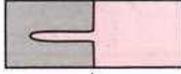
Type d'échangeur	Corps de l'animal	Milieu extérieur	Exemples	Particularités de la structure
Tégument		air eau	Annélides oligochètes Insectes collemboles	Structure peu spécialisée, compatible avec la respiration en milieu aquatique ou aérien humide
Poumon aérien		air	Gastéropodes pulmonés Vertébrés tétrapodes	Structure invaginée limitant la deshydratation, adaptée au milieu aérien
Système trachéen		air	Arachnides Insectes	Structure particulière, invaginée, peu deshydratante, et apportant les gaz respiratoires directement au contact des cellules
Branchie		eau	Annélides polychètes Mollusques, Poissons, têtards d'Amphibiens	Structure évaginée (expansion) évitant une convection externe coûteuse et adapté à la portance du milieu aquatique

Figure 2 : Principales surfaces d'échanges de gaz respiratoires entre l'animal et son milieu de vie

2.2.2. Les principaux types d'appareils respiratoires et leur fonctionnement

Chez les animaux de très petite taille ou chez ceux qui ont un plan d'organisation simple (unicellulaires et Diploblastiques), les échanges se font au niveau de la surface corporelle. Chez les animaux plus complexes, Métazoaires triploblastiques coelomates en particulier, ces échanges se réalisent au travers de surfaces localisées précisément et le plus souvent spécialisées, **branchies**, **poumons** ou **trachées**.

a) Le système branchial

Les branchies sont des évaginations localisées de la surface du corps, spécialisées dans les échanges respiratoires. Ces organes se rencontrent chez un grand nombre d'invertébrés (Annélides, Mollusques, Crustacés, etc.) et de Vertébrés aquatiques (Poissons et larves d'Amphibiens). Ils permettent de répondre aux besoins en dioxygène d'organismes de grande taille et ayant une activité importante.

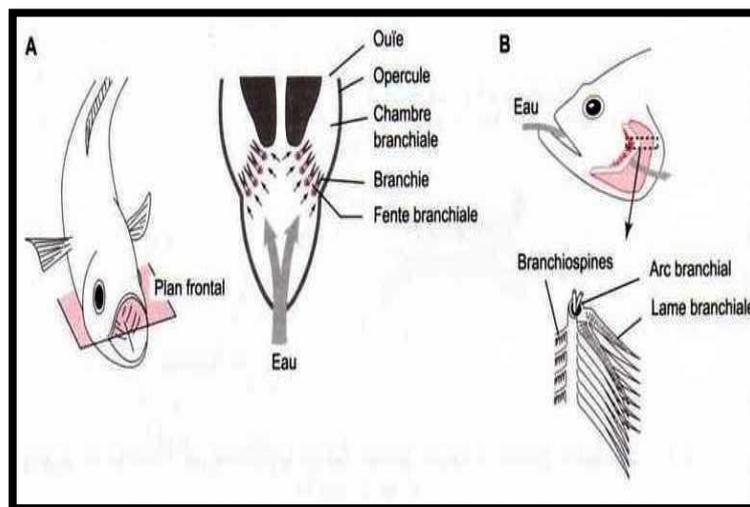
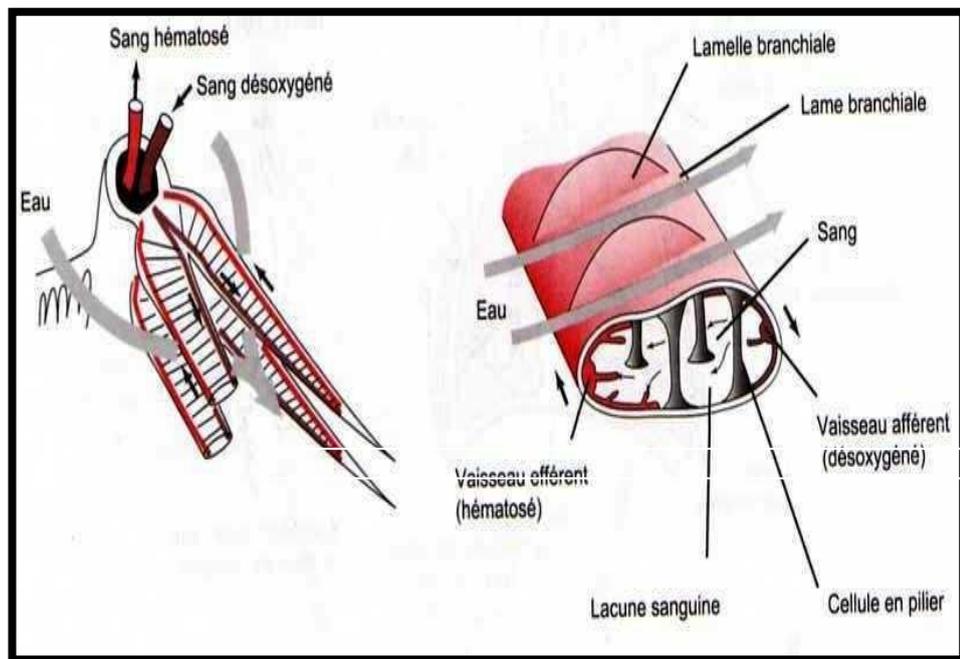


Figure 7 : Organisation fonctionnelle de l'appareil branchial des Téléostéens

Chez les Téléostéens, les branchies, localisées au niveau de fentes de la paroi pharyngienne, mettent en relation la cavité bucco-pharyngée et deux cavités, ou chambres, branchiales. Celles-ci communiquent avec le milieu extérieur par une fente, l'ouïe (fig. 7 A). Des mouvements buccaux et operculaires, commandés par une musculature propre, facilitent chez ces Poissons l'écoulement de l'eau qui baigne les branchies.

Chaque branchie se développe au niveau d'un arc squelettique, l'arc branchial. Elle est constituée par une succession de feuillets ou lames branchiales, disposées perpendiculairement à l'arc branchial (fig. 7 B).



L'oxygénation du sang, ou hématose, se réalise au niveau des replis secondaires des lames branchiales, et disposés perpendiculairement à celles-ci. Ces dernières sont parcourues par un réseau de capillaires, souvent sans endothélium propre (lacunes sanguines). L'épithélium des lamelles forme, autour de ces capillaires ou lacunes, deux feuillets très minces, maintenus écartés par des cellules en « pilier ». Ainsi, le sang qui circule entre les piliers n'est séparé du milieu extérieur que de quelques micromètres (fig.8).

b) Le système pulmonaire

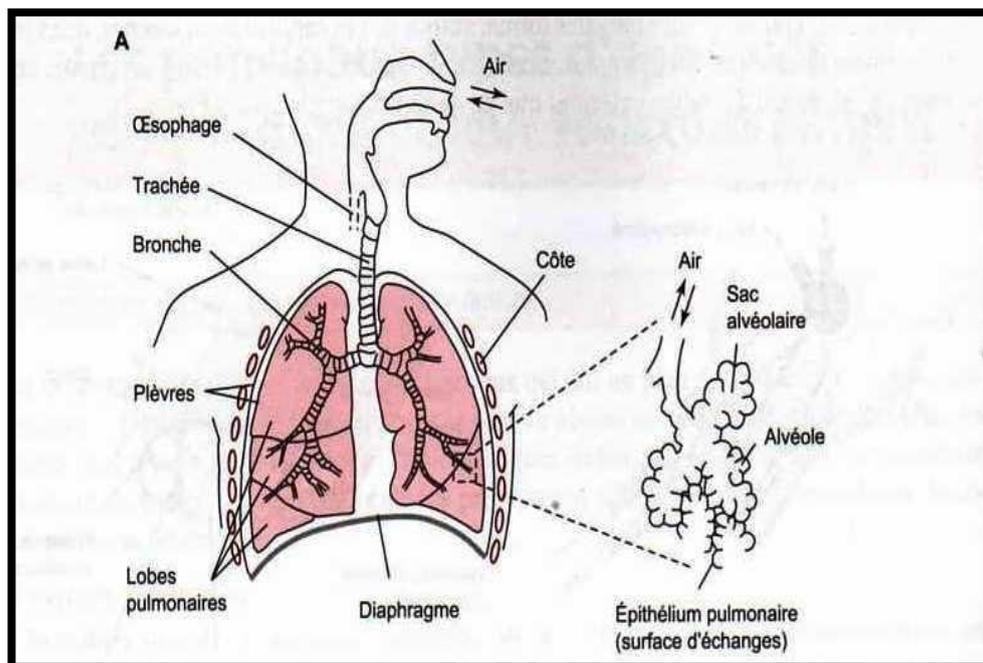
Les poumons ont en commun d'être des cavités généralement fortement vascularisées. Des poumons primitifs, sans réel support ventilatoire, existent chez quelques groupes d'invertébrés

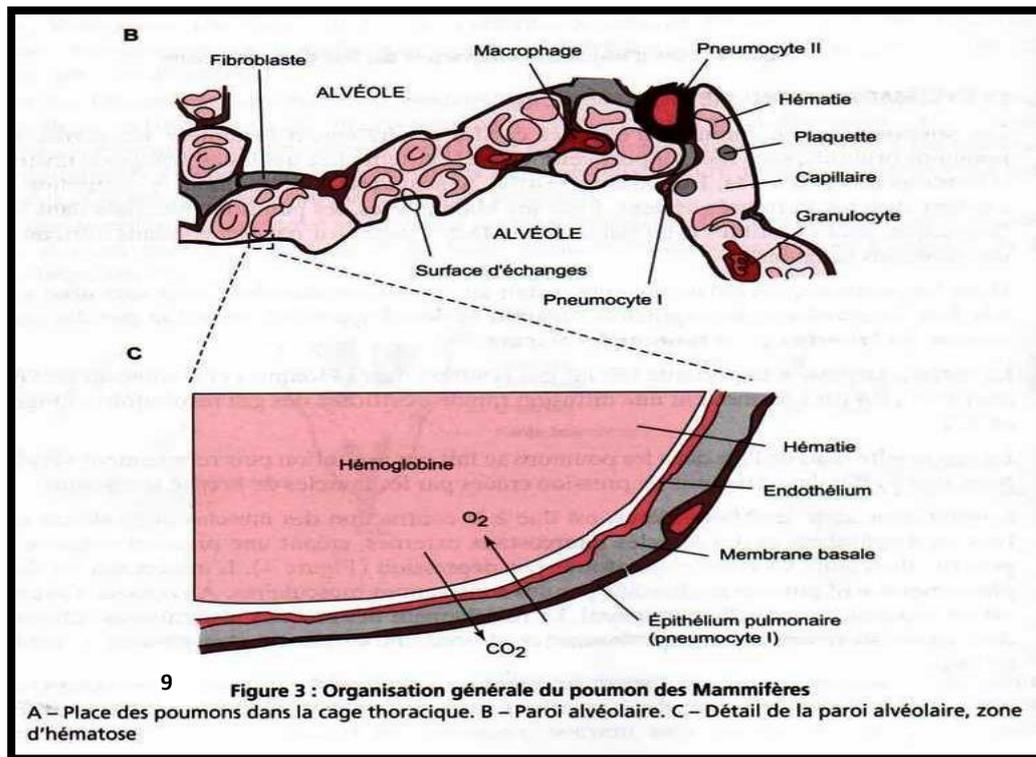
(Gastéropodes Pulmonés, Isopodes terrestres, Arachnides). Les poumons à ventilation active existent chez les Vertébrés aériens. Chez les Mammifères, les poumons, localisés dans la cage thoracique, sont constitués d'un parenchyme lâche, parcouru par des conduits aériens et par des vaisseaux sanguins.

Dans les poumons, le contact air-sang se fait au niveau des alvéoles, petits sacs dont la paroi très fine est accolée à des capillaires sanguins et dont l'apport en air se fait par des conduits aériens, les bronches et les bronchioles (fig. 9 A).

La surface alvéolaire importante (80 m^2 par poumon chez l'Homme) et la minceur de l'échangeur (0.2 à $0.4 \text{ }\mu\text{m}$) permettent une diffusion rapide et efficace des gaz respiratoires (fig. 9 B et C).

Le renouvellement de l'air dans les poumons se fait par aspiration puis refoulement vers l'extérieur sous l'effet des variations de pression créées par les muscles de la cage thoracique.

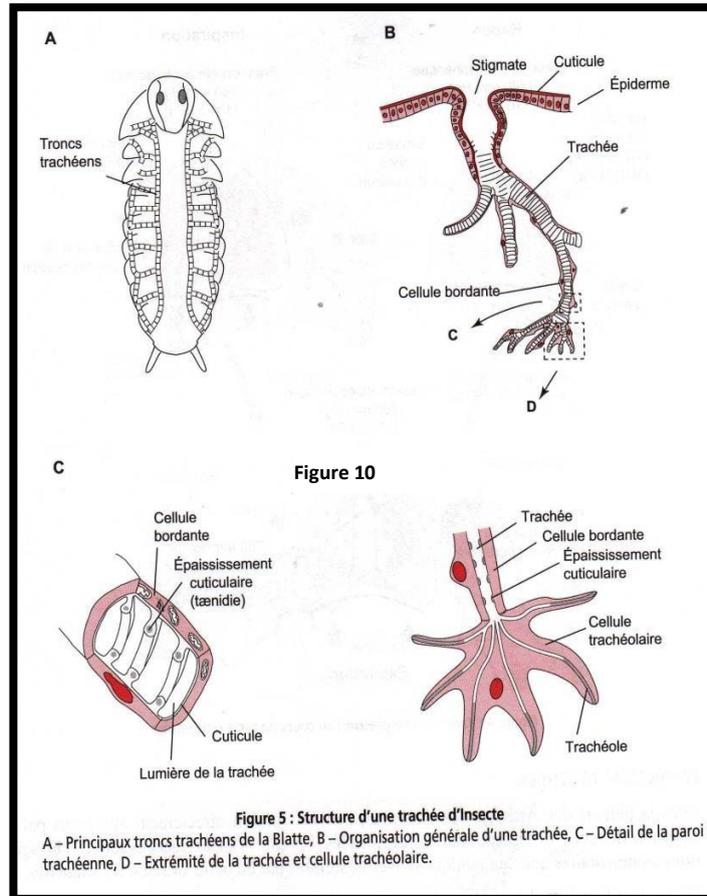




c) Le système trachéen

Chez la plupart des Arthropodes terrestres, l'air est conduit directement aux tissus par un ensemble de tubes fortement ramifiés, les trachées (fig. 10 A). Ces trachées sont des invaginations tégumentaires qui communiquent avec l'extérieur par de petits orifices, les stigmates.

Dans les systèmes trachéens (fig. 10), le dioxygène est amené à proximité immédiate des cellules sous forme gazeuse : ce système ne nécessite ni surface d'échanges spécialisée, ni milieu intérieur pour distribuer les gaz respiratoires vers les tissus (O_2) ou assurer leur retour vers l'extérieur (CO_2). L'air diffuse dans les trachées jusqu'aux cellules trachéolaires, c'est au niveau des extrémités des trachéoles que se font les échanges avec les cellules environnantes (fig. 10 D).



2.2.3. Le transport des gaz respiratoires par le sang

a) Les formes de transport des gaz respiratoires

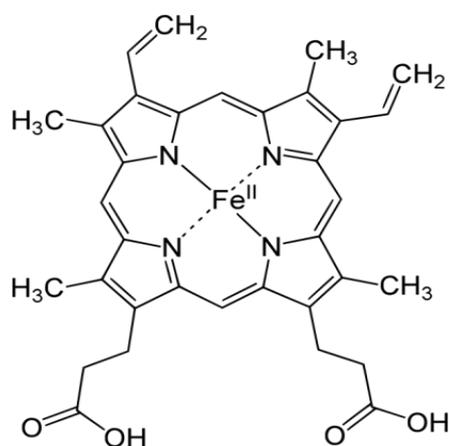
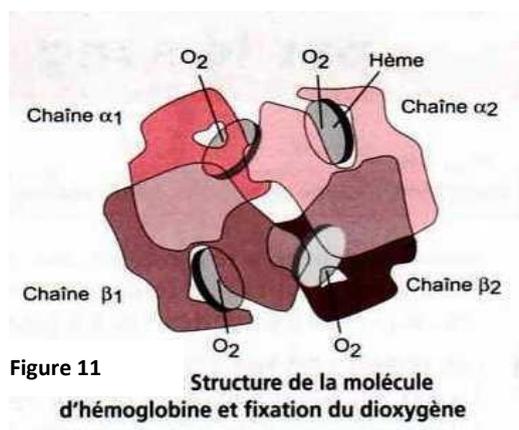
Le CO₂ est très soluble dans le sang, son transport peut ainsi se faire sous une forme dissoute. En milieu aqueux le CO₂ se combine à l'eau pour fournir des ions hydrogénocarbonates HCO⁻³. Le CO₂ peut également se combiner à des protéines plasmatiques ou à un transporteur érythrocytaire protéique tel que l'hémoglobine.

À l'opposé, la faible solubilité du dioxygène nécessite la présence de transporteurs spécifiques capables de fixer le dioxygène au niveau de l'appareil respiratoire, et de le relarguer au niveau tissulaire. Il existe plusieurs types de transporteurs de gaz respiratoires dans le règne animal, tous sont des métalloprotéines qualifiées de pigments respiratoires: hémoglobines, chlorocruorines, hémérythrine et hémocyanines. Ces pigments sont plasmatiques ou érythrocytaires. Chez les Vertébrés, l'hémoglobine est contenue dans les érythrocytes.

➤ L'hémoglobine : transporteur de gaz

Les hémoglobines sont des molécules tétramériques constituées de 4 chaînes polypeptidiques (globines) semblables deux à deux. Chacune de ces chaînes possède un hème lui-même constitué de 4 noyaux pyrrole liés les uns aux autres et centré sur un ion ferreux unique (Fe^{2+}). Cet atome de fer permet la fixation d'un dioxygène, une hémoglobine peut ainsi fixer 4 molécules de dioxygène (fig. 11).

La molécule d'hémoglobine peut également fixer un CO_2 mais sur un site de la molécule de globine et non sur l'hème.



➤ La prise en charge et le relargage des gaz

Les échanges gazeux se font par diffusion selon les gradients de pression partielle tant au niveau alvéolaire que tissulaire

- **au niveau pulmonaire**, le gradient induit un passage du dioxygène vers le sang. Le dioxygène solubilisé se fixe sur l'hémoglobine et induit une série de réactions qui conduisent à une augmentation locale du taux de CO_2 dissous (par relargage du CO_2 de l'hémoglobine et par reformation de CO_2 à partir du HCO^-). Le gradient de CO_2 est alors favorable à une diffusion vers l'air alvéolaire.
- **au niveau des tissus**, le phénomène est inverse. La production locale de CO_2 est importante. il y a donc diffusion du CO_2 vers le sang et augmentation des taux de CO_2 et de HCO^- . Cela induit également une diminution du pH sanguin local qui modifie les propriétés de l'hémoglobine et provoque un relargage du dioxygène fixé à l'hémoglobine. Le dioxygène ainsi relargué passe sous forme dissoute puis diffuse vers les tissus (fig. 12). Des centres de régulation situés dans le pont et le bulbe rachidien

établissent la fréquence respiratoire de base. Des chimiorécepteurs détectent les variations du pH sanguin (qui est en lien avec la concentration en CO₂), ainsi que celles du dioxygène dans le sang. Le bulbe rachidien modifie la fréquence et l'amplitude de la respiration en fonction des besoins métaboliques du corps.

