

3. La régulation du milieu interne

3.1. Vue d'ensemble de l'homéostasie

Le terme "homeostasie" a été proposé par Walter Bradford Cannon, physiologiste américain au cours des années 1920, du grec « *homoios* » (égal, semblable à), et « *stasis* » (état, position) : «Les processus physiologiques coordonnés qui maintiennent l'équilibre dans l'organisme sont si complexes et si particuliers aux créatures qu'ils vont impliquer le cerveau, le cœur, les poumons, les reins et la rate, tous travaillant coopérativement que j'ai suggéré une définition pour ces états, c'est l'homéostasie ».

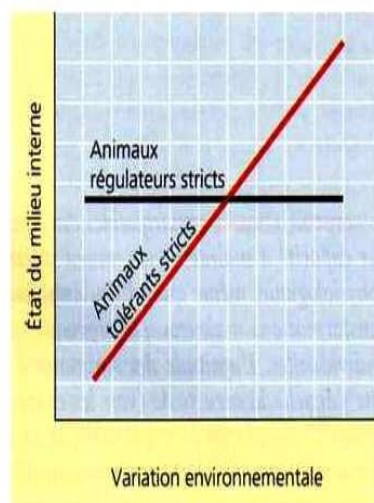
Le mot n'implique pas que quelque chose est au repos ou immobile. Homéostasie : état constant! Cela signifie une condition - une condition qui peut varier, mais qui est relativement constante» \Rightarrow «*Régulation des constantes physiologiques du milieu intérieur*»

3.1.1. La régulation et la tolérance

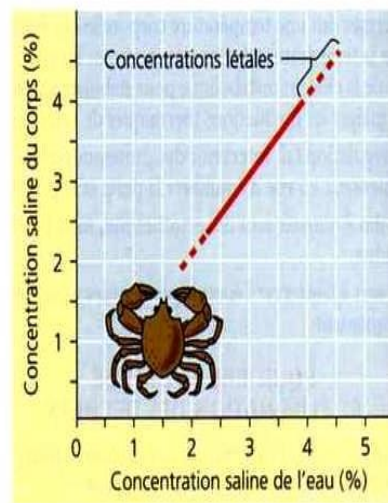
La régulation et la tolérance sont les deux réactions opposées des animaux face aux fluctuations du milieu.

On qualifie un animal de **régulateur** en ce qui a trait à une variable environnementale particulière s'il utilise des mécanismes homéostatiques pour atténuer le changement de son milieu interne lorsque son environnement externe fluctue. Par exemple, les endothermes comme les Mammifères et les Oiseaux sont des *thermorégulateurs*: ils maintiennent leur température corporelle autour d'une valeur de référence, indépendamment des changements de la température du milieu environnant. Un autre exemple, les Saumons passent une partie de leur vie dans l'eau salée, et l'autre partie, dans l'eau douce. Ce changement de leur «environnement osmotique» les amène à utiliser des mécanismes d'osmorégulation pour maintenir des concentrations normales de solutés dans leur sang et dans leur liquide interstitiel.

Comparativement à ces régulateurs, de nombreux autres animaux, particulièrement ceux qui vivent dans des environnements relativement stables, sont qualifiés de **tolérants**, parce qu'ils supportent des variations de leur milieu interne reliées à certains changements de l'environnement externe (fig. 1a). De nombreux invertébrés marins, comme les Araignées de du genre *Libinia*, vivent dans des milieux où la salinité est relativement stable et ils ne possèdent pas de structures capables d'osmorégulation. Si on les place dans une eau dont la salinité est variable, leurs seules réactions possibles consistent à absorber ou à rejeter de l'eau pour s'adapter à l'environnement externe, même si cette réponse interne peut causer leur mort dans des situations extrêmes (fig. 1b).



(a) En ce qui a trait à une variable environnementale donnée, certains animaux sont capables de régulation (leur milieu interne reste presque toujours constant, indépendamment des variations possibles de leur environnement), alors que d'autres sont capables de tolérance (leur milieu interne varie suivant les fluctuations de leur environnement). Les deux stratégies sont illustrées sous une forme idéalisée, la plupart des Animaux n'étant ni totalement tolérants ni complètement régulateurs.



(b) Les Araignées de mer (*Libinia sp.*) sont des animaux osmotolérants : ils sont incapables ou presque de réguler leur concentration interne de sels, qui suit les variations limitées de la salinité de l'environnement dans lequel ils vivent habituellement. Si les Araignées de mer sont exposées dans un laboratoire à une salinité légèrement supérieure à 4 % ou inférieure à 2,3 %, elles absorbent et rejettent de l'eau jusqu'à ce que mort s'ensuive. Ces animaux tolérants ne possèdent pas les structures capables de rejeter ou d'absorber un excès de sel.

FIGURE 44.1 Comparaison de l'état du milieu interne des animaux régulateurs et des animaux tolérants.

Les animaux tolérants stricts ou régulateurs stricts représentent deux catégories limites d'un continuum. La plupart des animaux se situent entre ces deux extrêmes. Par exemple, les Saumons effectuent l'osmorégulation tout en étant tolérants face fluctuations de la température externe.

« Selon la situation, la plupart des Animaux utilisent une forme combinée de ces deux stratégies ».

3.1.2. L'homéostasie équilibre les gains ainsi que les pertes d'énergie et de matière chez les Animaux

Comme tous les organismes, les animaux sont des systèmes ouverts qui échangent de l'énergie et de la matière avec l'environnement: des aliments doivent leur fournir les éléments nutritifs essentiels et de l'énergie chimique; le dioxygène est essentiel à la respiration cellulaire; le CO₂ et les autres déchets métaboliques doivent être éliminés; la chaleur et l'eau doivent être échangées; et ainsi de suite. Ces flux entrants et sortants d'énergie et de substances sont souvent rapides et variables, mais il faut que les animaux maintiennent des conditions internes

relativement constantes. C'est ainsi que les pertes et les gains doivent s'équilibrer, sinon des déséquilibres éventuellement mortels risquent de survenir. En temps normal, la quantité d'énergie et de matière qui entre dans un animal ne dépasse pas celle qui sort, sauf si l'animal est en période de croissance ou de reproduction.

Comme l'homéostasie exige un équilibre précis de la matière et de l'énergie, on peut la considérer comme un ensemble d'**allocations** comportant des gains et des pertes (allocations thermique, énergétique, hydrique, etc.). La plupart des allocations d'énergie et de matière sont interreliées : les changements dans le flux d'un élément se répercutent sur les échanges d'autres éléments. Par exemple, quand les animaux terrestres échangent des gaz avec l'environnement en respirant, ils perdent aussi de l'eau par une vaporisation qui a lieu à la surface humidifiée de leurs poumons. Ces pertes doivent être compensées par l'absorption d'une quantité équivalente d'eau (dans les aliments ou les liquides). En outre, la vaporisation fait perdre au corps de la chaleur, et cette perte doit être compensée par la production d'une quantité équivalente de chaleur issue d'une autre source.

3.2- La régulation de la température corporelle

La **thermorégulation** est le mécanisme par lequel les animaux maintiennent leur température interne dans un intervalle compatible avec la vie. Cette capacité est essentielle à la survie parce que la plupart des processus biochimiques et physiologiques sont extrêmement sensibles aux variations de la température corporelle. La vitesse de la plupart des réactions enzymatiques diminue d'un facteur de deux ou trois pour chaque diminution de température de 10 °C. L'élévation de la température engendre une légère accélération de la vitesse des réactions enzymatiques jusqu'à ce qu'elle devienne critique et que les protéines commencent à se dénaturer. Par exemple, à mesure que la température s'élève, l'hémoglobine se lie moins efficacement à l'oxygène. La température influe également sur les propriétés des membranes. Chaque espèce animale a son propre intervalle optimal de température. La thermorégulation permet de maintenir la température corporelle dans cet intervalle, ce qui permet à ses cellules de fonctionner efficacement même si la température externe fluctue.

3.2.1- L'endothermie et l'ectothermie

Le métabolisme interne et l'environnement externe sont les sources de chaleur de la thermorégulation. Les Oiseaux et les Mammifères sont principalement des **endothermes**, ce qui signifie que les activités métaboliques constituent leur principale source de chaleur. Quelques Reptiles, certains Poissons et de nombreuses espèces d'Insectes sont également des endothermes. La plupart des Invertébrés, des Poissons, des Amphibiens, des lézards, des serpents et des tortues sont, eux, des **ectothermes**. Ils tirent presque toute leur chaleur de leur

environnement.

Lorsqu'on dit d'un animal qu'il est endotherme ou ectotherme, on veut dire qu'il est *principalement* l'un ou l'autre. Il faut garder à l'esprit que l'endothermie et l'ectothermie ne sont pas des modes de thermorégulation mutuellement exclusifs. Par exemple, un oiseau est d'abord un endotherme, mais il peut se réchauffer au soleil par temps froid, à l'instar d'un lézard, qui est un ectotherme.

Les endothermes arrivent à maintenir une température interne très stable même quand la température de l'environnement fluctue. C'est pourquoi peu d'ectothermes sont actifs durant les quelques mois où règne un froid glacial sur une grande partie de la surface de la Terre.

3.2.2- Les variations de la température corporelle

La température corporelle des animaux peut varier ou être constante. Un animal dont la température

corporelle varie en fonction de celle de l'environnement est un *poïkilotherme* (du grec *poikilos*, qui signifie

«variable »). À l'inverse, un *homéotherme* est un animal qui maintient une température interne relativement stable. Par exemple, l'achigan à grande bouche est un poïkilotherme, tandis que la loutre de rivière est un homéotherme.

La description des ectothermes et des endothermes peut donner à penser que tous les ectothermes sont poïkilothermes et que tous les endothermes sont homéothermes. En fait, il n'existe pas de lien direct entre la source de chaleur et la stabilité de la température corporelle. Par exemple, de nombreux poissons marins et des Invertébrés habitent des eaux dont les températures sont si stables que leur température corporelle varie encore moins que celle des humains et d'autres Mammifères.

À l'inverse, certains endothermes connaissent de grandes variations de leur température interne. Par exemple, les chauves-souris et les colibris peuvent entrer périodiquement dans un état léthargique marqué par une diminution de leur température corporelle.

L'idée que les ectothermes sont des animaux à « sang froid » et que les endothermes sont des animaux à « sang chaud » constitue une autre idée fausse courante. La température corporelle des ectothermes n'est pas nécessairement basse. En fait, quand ils se chauffent au soleil, la température interne de beaucoup de lézards ectothermes est supérieure à celle des Mammifères. Par conséquent, la plupart des scientifiques préfèrent ne pas employer les termes à *sang froid* et à *sang chaud*, qui peuvent induire en erreur.

3.2.3. L'équilibre entre la perte et le gain de chaleur

La thermorégulation relève de la capacité d'un animal à moduler l'échange de chaleur avec son environnement. Comme tous les objets, les organismes ectothermes et endothermes échangent de la chaleur par quatre processus physiques : la conduction, la convection, le rayonnement et la vaporisation. La figure 2 caractérise chacun de ces mécanismes par lesquels la chaleur circule dans l'organisme et se diffuse dans l'environnement. Il faut bien noter que la chaleur se propage toujours d'un objet où la température est élevée vers un objet où elle est plus basse.

La thermorégulation consiste à maintenir une quantité de chaleur équivalente à la quantité de chaleur perdue. Les animaux y parviennent par des mécanismes qui réduisent l'échange de chaleur dans son ensemble ou qui favorisent le passage de la chaleur dans une direction particulière. Chez les Mammifères, plusieurs mécanismes de thermorégulation sont associés au **système tégumentaire**, c'est-à-dire à la couche externe de l'organisme, constituée de la peau, des poils et des ongles (les griffes ou les sabots chez certaines espèces).

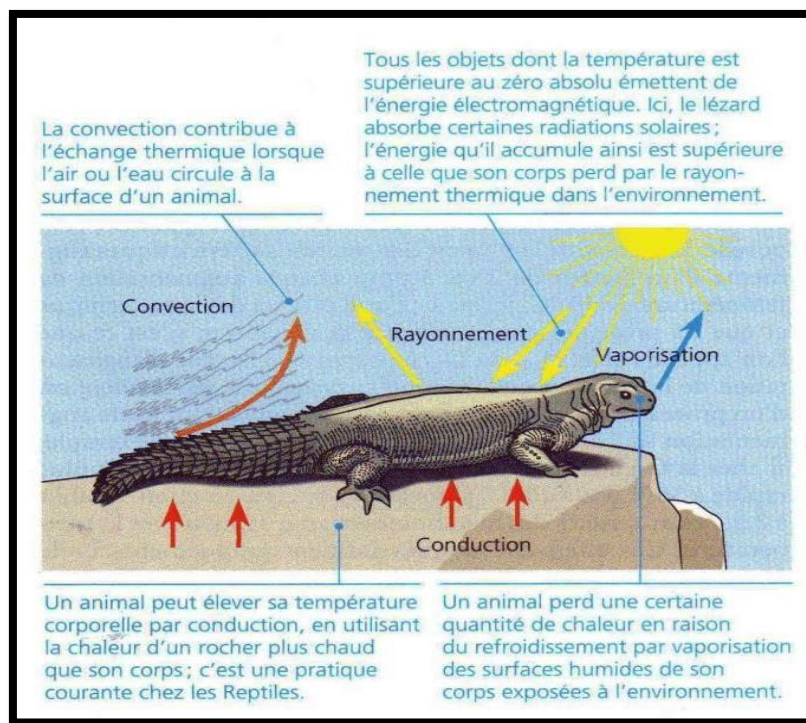


Figure 2 : Echanges thermiques entre un organisme et son environnement

➤ L'isolation

L'isolation constitue une grande adaptation thermorégulatrice chez les Mammifères et chez les Oiseaux. Elle consiste à réduire le flux thermique entre le corps et l'environnement, et à

abaisser le coût énergétique du maintien de la température. Les poils, les plumes et les couches de graisse formées par le tissu adipeux contribuent à l'isolation.

De nombreux animaux qui comptent sur l'isolation pour assurer leur thermorégulation disposent de couches isolantes dont ils peuvent tirer profit pour réduire les pertes de chaleur. La plupart des mammifères terrestres et de nombreux oiseaux réagissent au froid en gonflant leur fourrure ou leurs plumes. Ce faisant, ils emprisonnent une couche d'air plus épaisse, ce qui augmente passablement la capacité isolante du plumage ou de la fourrure. Pour repousser l'eau qui réduirait la capacité isolante de leurs plumes ou de leurs poils, certains animaux sécrètent des substances huileuses, comme celles que les oiseaux appliquent sur leurs plumes lors du lissage. L'isolation est tout particulièrement importante pour les mammifères marins tels que les baleines et les morses. Ces animaux nagent dans une eau dont la température est bien plus froide que celle de l'intérieur de leur corps. Un grand nombre de ces espèces passent au moins une partie de l'année dans des mers polaires où l'eau atteint presque le point de congélation. Leur thermorégulation est d'autant plus difficile que, dans l'eau, la perte de chaleur par conduction est de 50 à 100 fois plus rapide que dans l'air. C'est pourquoi les mammifères marins possèdent une couche très épaisse de gras isolant sous leur peau, appelée lard. Ce lard est tellement efficace qu'il maintient une température corporelle de l'ordre de 36 à 38 °C et son métabolisme est comparable à celui des mammifères terrestres.

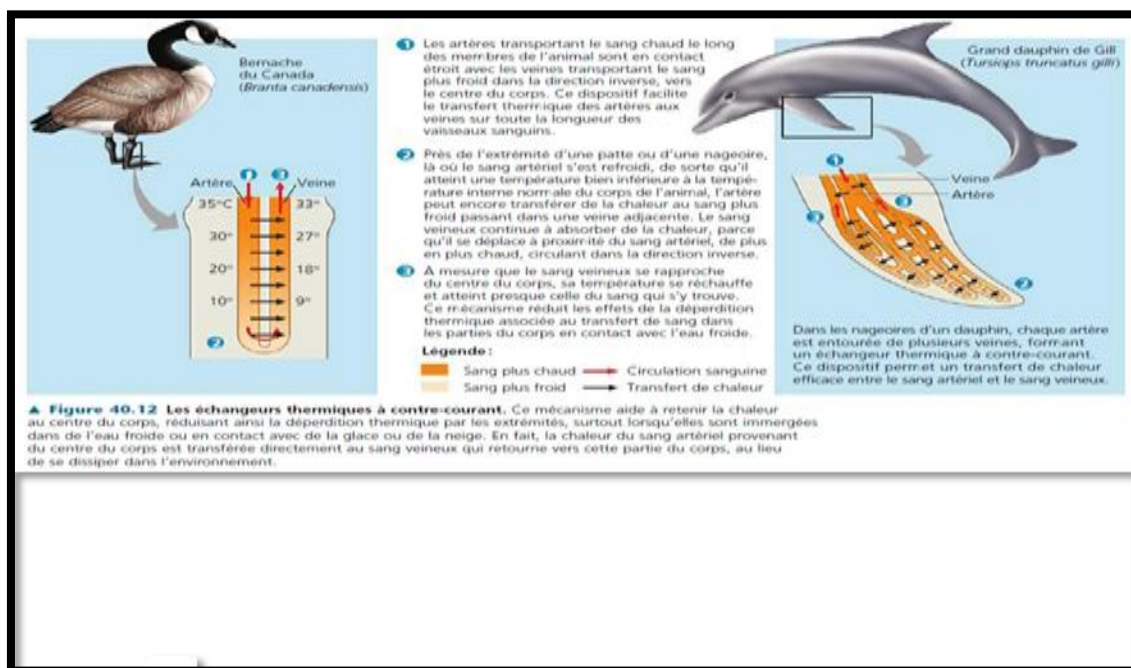
➤ **La régulation de la circulation sanguine**

Les systèmes circulatoires jouent un rôle important dans l'échange de chaleur entre le milieu interne et l'environnement. Les adaptations qui régulent la circulation du sang proche de la surface du corps ou qui gardent la chaleur au centre du corps sont essentielles à la thermorégulation. En réaction aux variations de température de leur environnement, de nombreux animaux peuvent modifier la quantité de sang (et donc de chaleur) qui circule entre les parties internes de leur corps et leur peau. Un apport sanguin élevé dans la peau résulte normalement de la **vasodilatation**, soit l'augmentation du diamètre des vaisseaux sanguins superficiels. La vasodilatation est déclenchée par des influx nerveux produisant un relâchement des fibres musculaires de la paroi des vaisseaux. Ceux-ci se dilatent, entraînant alors une augmentation de la circulation sanguine. Chez les endothermes, la vasodilatation réchauffe généralement la peau, ce qui accroît le transfert de la chaleur du corps à l'environnement par radiation, conduction et convection (voir la figure 2). Le processus inverse est la **vasoconstriction**, qui réduit l'apport sanguin et le transfert thermique en diminuant le diamètre des vaisseaux superficiels. C'est le mécanisme de la vasoconstriction dans les oreilles qui permet au lièvre de ne pas souffrir d'un coup de chaleur sous le soleil

du désert.

Pour réduire la déperdition thermique, de nombreux Oiseaux et Mammifères doivent compter sur l'**échange thermique à contrecourant**, c'est-à-dire sur le transfert de chaleur (ou de solutés) entre des liquides qui circulent dans des directions opposées. Dans un échangeur thermique à contre-courant, les artères et les veines passent à proximité les unes des autres (fig. 3). Grâce à cet agencement des vaisseaux sanguins, le sang chaud qui arrive du centre du corps par les artères se trouve à transférer sa chaleur au sang moins chaud qui revient des extrémités par les veines. Étant donné que le sang des veines et des artères circule dans des directions opposées, le transfert de chaleur s'effectue sur toute la longueur de l'échangeur, ce qui maximise le processus d'échange.

Des requins, des poissons et des insectes utilisent également l'échangeur thermique à contre-courant. Bien que les requins et les poissons soient des animaux tolérants au regard de la chaleur, certains d'entre eux, dont le grand requin blanc, le thon rouge et l'espadon, disposent d'échangeurs thermiques à contre-courant. Cette adaptation favorise l'activité vigoureuse et soutenue de ces animaux, car elle leur permet de garder leurs principaux muscles natatoires à une température supérieure de quelques degrés à celle des tissus de la surface du corps. De même, de nombreux insectes endothermes (les bourdons, les abeilles domestiques) ont un mécanisme d'échange thermique à contrecourant qui maintient une température élevée dans leur thorax, où leurs muscles alaires sont situés.



Le refroidissement par perte de chaleur du fait de la vaporisation

Beaucoup de Mammifères et d'Oiseaux habitent dans des milieux où la thermorégulation fait intervenir des mécanismes de refroidissement et de réchauffement. Si la température du milieu est supérieure à celle de son corps, l'animal acquiert de la chaleur, car l'environnement lui en transmet alors même que son métabolisme continue à en produire. Dans ce cas, l'évaporation constitue pour lui l'unique façon d'éviter que sa température corporelle augmente rapidement. Des animaux terrestres perdent de l'eau par évaporation à travers la peau et par la respiration.

Certains animaux bénéficient d'adaptations qui peuvent augmenter sensiblement cet effet de refroidissement. Le halètement joue un rôle important chez les Oiseaux et chez de nombreux Mammifères (le chien, par exemple). Certains oiseaux sont pourvus d'un sac spécialisé, très vascularisé, dans le plancher de leur cavité buccale, et dont le gonflement et le dégonflement rapide favorisent la vaporisation.

Les réactions comportementales

Les endothermes et les ectothermes modulent leur température corporelle en adaptant leurs comportements aux changements environnementaux. Beaucoup d'ectothermes maintiennent une température corporelle presque constante grâce à des comportements simples. L'hibernation ou la migration vers un climat plus propice constituent des adaptations comportementales à des conditions de température extrêmes.

La régulation de la température corporelle des ectothermes dépend principalement de leur comportement. Quand ils ont froid, ces animaux cherchent des endroits chauds ; en outre, pour augmenter leur apport thermique, ils adoptent une position qui leur permet d'exposer la plus grande partie de leur surface corporelle à la source de chaleur. Au contraire, quand ils ont chaud, ils se retirent dans des zones plus fraîches ou s'orientent différemment.

De nombreux invertébrés terrestres modifient leur température interne en faisant appel à des mécanismes comportementaux similaires à ceux des Vertébrés ectothermes. Par exemple, le criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria*) doit atteindre une certaine température avant de pouvoir prendre son envol; les jours froids, il se place de manière à optimiser son exposition aux rayons solaires. D'autres invertébrés terrestres adoptent certaines postures qui leur donnent la capacité d'accroître ou d'abaisser leur absorption de chaleur solaire.

Les abeilles domestiques (*Apis mellifera*) font appel à un mécanisme de thermorégulation qui dépend d'un comportement social. Quand il fait froid, elles augmentent leur production de chaleur et s'entassent les unes sur les autres pour mieux la conserver. Certaines d'entre elles se déplacent, allant de la périphérie du regroupement vers le centre, où il fait plus chaud, ce qui permet de faire circuler et de distribuer la chaleur. Même quand elles s'entassent, les abeilles doivent dépenser une énergie considérable pour maintenir une température vitale durant de longues périodes de temps froid. Quand il fait chaud, les abeilles régulent également la température de la ruche en y transportant de l'eau et en battant des ailes pour faciliter la vaporisation et la convection. Ainsi, une colonie d'abeilles utilise de nombreux mécanismes de thermorégulation observés chez d'autres organismes vivant en solitaires.

En dépit de leurs nombreuses adaptations homéostatiques, les animaux sont obligés occasionnellement de faire face à des situations qui les poussent aux limites de leur capacité à équilibrer leurs allocations énergétiques. Par exemple, pendant certaines saisons de l'année (ou certains moments de la journée), la température peut atteindre des valeurs très élevées ou très basses, ou encore les aliments peuvent manquer. Pour économiser l'énergie tout en évitant de se trouver dans des circonstances difficiles ou dangereuses, certains animaux entrent dans un état de **torpeur**, c'est-à-dire un état physiologique caractérisé par une activité réduite au minimum et par un ralentissement du métabolisme.

Beaucoup de petits mammifères et d'oiseaux présentent une torpeur quotidienne qui semble adaptée à leur mode d'alimentation. Ainsi, certaines chauves-souris se nourrissent la nuit et tombent dans un état de torpeur le jour, quand elles sont inactives. Les mésanges et les colibris se nourrissent le jour et entrent généralement dans un état de torpeur pendant les nuits fraîches ; la température corporelle de la mésange tombe à 10 °C, la nuit, alors que celle de certains colibris peut passer de 40 °C, le jour, à 15 °C, la nuit. Tous les endothermes qui manifestent une torpeur quotidienne sont relativement petits, les gros mammifères étant incapables d'abaisser rapidement leur température interne. Quand ils sont actifs, la vitesse de leur métabolisme est accélérée et ils consomment beaucoup d'énergie.

L'**hibernation** est un état de torpeur prolongée, qui constitue une adaptation au froid hivernal et à la pénurie d'aliments pendant cette saison. Quand un mammifère entre en hibernation, sa température corporelle diminue. La réduction de la température peut être considérable et se faire assez rapidement (en quelques heures) : certains mammifères en hibernation maintiennent une température de 1 à 2 °C ; dans au moins un cas, celui du spermophile arctique (*Spermophilus parryi*), la température corporelle peut même descendre légèrement au-dessous de 0 °C. Les animaux qui hibernent, comme les spermophiles, sont en mesure de

survivre aux longs mois d'hiver en disposant de réserves limitées d'énergie, emmagasinées dans les tissus de leur corps ou entassées dans leur terrier. De la même façon, le ralentissement du métabolisme et l'inactivité qui caractérisent l'**estivation**, ou torpeur estivale, permettent à certains animaux de survivre aux longues périodes de chaleur en comptant sur des réserves limitées d'eau.

3.3- Équilibre hydrique et élimination des déchets

L'équilibre hydrique et l'élimination des déchets s'effectuent par l'intermédiaire des épithéliums de transport. Des couches de cellules spécialisées régulent le mouvement des solutés nécessaire pour éliminer des déchets et pour stabiliser la composition des liquides corporels.

Chez la plupart des Animaux, les épithéliums de transport sont disposés en des réseaux tubulaires complexes, offrant une surface d'échange étendue. Les glandes à sel des Oiseaux marins, qui passent des mois ou des années en mer et qui doivent se procurer des aliments et de l'eau à partir de l'océan, constituent l'un des meilleurs exemples de ce type de structures (fig. 4).

Les Animaux produisent des déchets azotés qui sont en corrélation avec leur phylogénèse et leur habitat (fig. 5). Le métabolisme des protéines et des acides nucléiques génère de l'ammoniac, un déchet toxique excrété sous trois formes. La plupart des animaux aquatiques excrètent l'ammoniac à travers la surface corporelle ou l'épithélium de leurs branchies jusque dans l'eau avoisinante. Le foie des Mammifères et de la plupart des Amphibiens adultes convertit l'ammoniac en urée, une substance moins toxique. Celle-ci est transportée dans les reins, concentrée et excrétée avec une perte d'eau minimale. L'acide urique est un précipité insoluble excrété dans l'urine pâteuse des Escargots terrestres, des Insectes, des Oiseaux et de nombreux Reptiles.

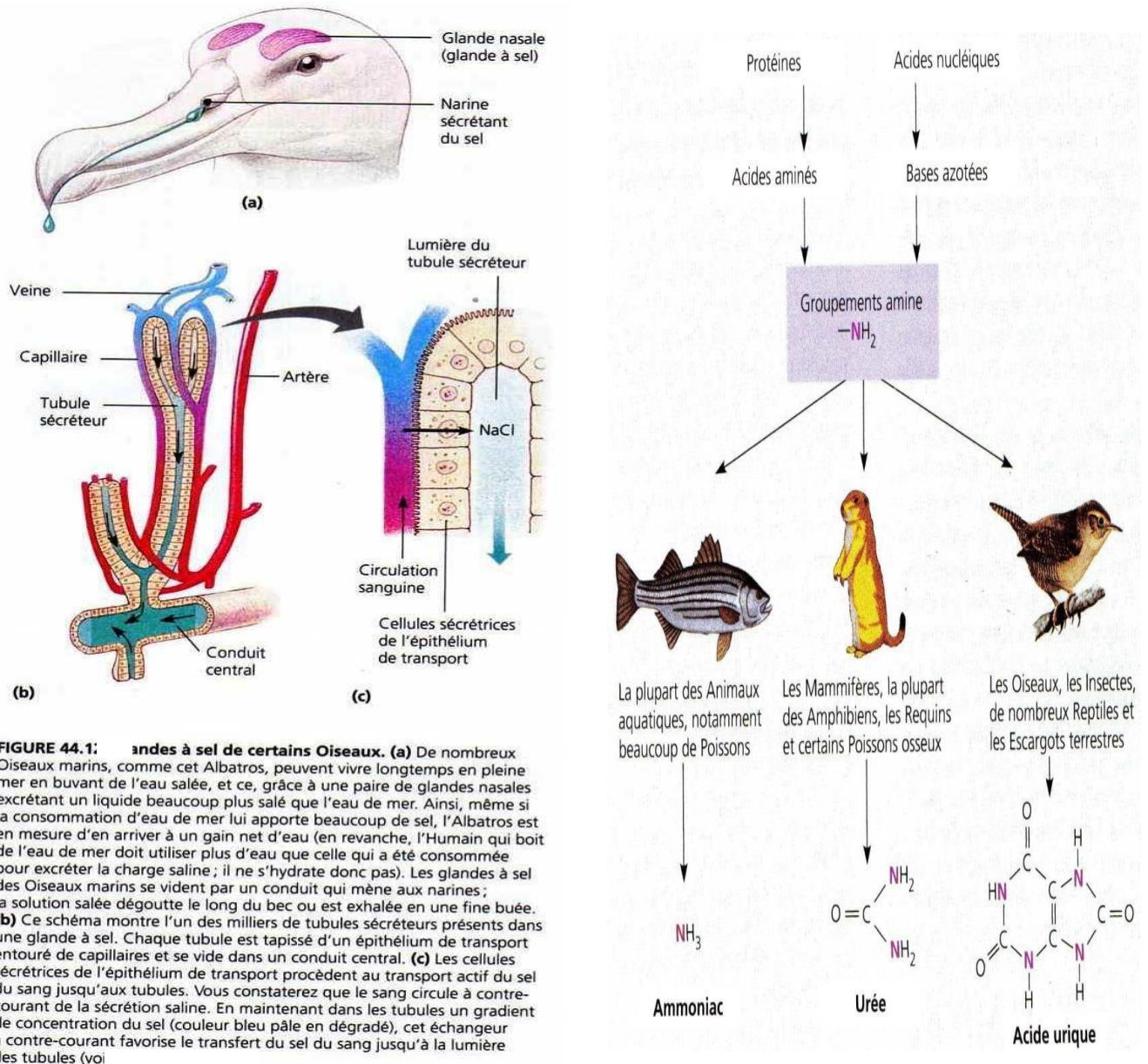


Figure 5: Déchets azotés

Les cellules ont besoin d'un équilibre entre le gain et la perte d'eau par osmose. L'absorption et la perte d'eau doivent être équilibrées par divers mécanismes d'osmorégulation, selon le milieu. Les osmorégulateurs dépensent de l'énergie pour contrôler leur osmolarité interne, tandis que les osmotolérants sont plutôt iso- osmotiques par rapport à leur environnement. Les osmotolérants, qui ne régulent pas leur osmolarité comprennent la plupart des Invertébrés marins. Les osmorégulateurs contrôlent la perte et l'acquisition d'eau dans un milieu hyperosmotique ou hypoosmotique. Les Requins ont une osmolarité légèrement supérieure à celle de l'eau de mer, parce qu'ils conservent de l'urée. Les Poissons osseux marins perdent de l'eau au profit de leur milieu hyperosmotique et boivent de l'eau de mer. Les Vertébrés marins

excrètent les sels excédentaires par leurs glandes rectales, leurs branchies, leurs glandes excrétrices de sel ou leurs reins. Les Animaux d'eau douce, qui absorbent constamment de l'eau en provenance du milieu hypoosmotique, excrètent une urine diluée. La perte de sels est remplacée par les sels absorbés dans les aliments, ou bien par le captage d'ions par l'intermédiaire des branchies. Les animaux terrestres combattent la déshydratation par des adaptations comportementales et grâce à des organes d'excrétion conservant l'eau. Ils le font aussi en consommant des liquides et des solides contenant une forte proportion d'eau.

