

Partie 1

La respiration chez les animaux

Pionniers de la « respiration animale » et de la « combustion cellulaire », le chimiste anglais J. Priestley (1774) découvre le dioxygène de l'air et les français Lavoisier et Laplace (1780) démontrent que les organismes consomment ce dioxygène et rejettent le dioxyde de carbone.

La respiration animale consiste en un prélèvement de dioxygène nécessaire au métabolisme énergétique (respiration cellulaire) et au rejet de dioxyde de carbone dans le biotope aquatique ou terrestre : ce processus est possible grâce à une mécanique ventilatoire hydro- ou aérodynamique.

Les caractéristiques (ou contraintes) du biotope sont les suivantes :

- capacitance = capacité d'un milieu à contenir un gaz dissous en fonction de sa pression partielle qui, elle-même, correspond à la contribution de ce gaz à la pression totale du mélange (loi de Henry ; encadré 1.1) ;
- vitesse de diffusion (inversement proportionnelle à la racine carrée de la masse molaire) : dioxyde de carbone < dioxygène ;
- densité et viscosité : l'eau est 50 fois plus visqueuse et 800 fois plus dense que l'air ; par ailleurs l'eau salée est plus dense que l'eau douce.

À l'exception des Insectes chez lesquels l'air est directement amené aux organes via le système trachéen, trois interfaces d'échanges gazeux caractérisent l'appareil respiratoire de nombreux Invertébrés et de tous les Vertébrés :

- une surface non spécialisée, largement répandue, mais d'une importance relative variable selon les espèces et le biotope : interface sang/peau ;
- une surface spécialisée en milieu aquatique : interface sang/branchie ;
- une interface spécialisée en milieu aérien : interface sang/poumon.

Les échanges gazeux (essentiellement l'assimilation du dioxygène et le rejet du dioxyde de carbone) sont régis par des lois physiques de Poiseuille, Laplace, Fick et Krogh présentées dans l'encadré 1.1.

Encadré 1

Les lois physiques régissant les échanges gazeux

Les échanges de dioxygène et de dioxyde de carbone à travers les différents compartiments de l'organisme (biotope/milieu intérieur/tissus) sont régis :

(1) à l'échelle de l'organisme par la dynamique des fluides extra- et intracorporels (air ou eau) selon deux lois :

- **la loi de Poiseuille** : $D = (P_1 - P_2) \cdot (\pi/8) \cdot (1/\eta) \cdot (r^4/L)$,
où D = débit (fluide) ; $P_1 - P_2$ = variation de pression du fluide ; η = viscosité ; r = rayon moyen ; L = longueur du réseau ; l'ensemble $R^4/8\eta L$ représente la résistance du réseau
- **la loi de Laplace** : la pression d'un fluide P qui distend un objet creux élastique est égale, à l'équilibre, à la tension T de la paroi divisée par les 2 rayons de courbures principaux R_1 et R_2 de l'objet, soit $P = T (1/R_1 + 1/R_2)$.
 P est, en fait, la pression intramurale, différence entre la pression qui s'exerce sur une face de la paroi (= pression du sang ou de l'air) et celle qui s'exerce sur l'autre (pression des tissus) ; T est exprimé en dynes.cm⁻¹, R_1 et R_2 en cm, et donc P en dynes.cm⁻² ;
pour une sphère, $R_1 = R_2$, donc $P = 2T/R$; pour un cylindre creux, l'un des rayons étant infini, $P = T/R$.

(2) à l'échelle cellulaire

Diffusion au niveau de l'interface sang-air ou eau

- **la loi de solubilité de Henry** : la concentration en gaz C dans un liquide est linéairement proportionnelle à sa pression partielle, soit $C = a \cdot PaO_2 / 760$ (mmHg),
où a est le coefficient de solubilité exprimé en ml/ ml/760 mmHg à 37 °C ; solubilité du dioxygène dans l'eau (7,22 ml/L d'eau douce) << celle de l'air (209 ml/L, à 15 °C) ; c'est l'inverse pour le dioxyde de carbone (dans l'air, $PaO_2 = 160$ mmHg, contre 0,25 pour $PaCO_2$) ; par ailleurs, la capacitance change selon que l'eau est douce (vive ou stagnante) ou salée ;
- **la loi de diffusion de Fick** : $dQ/dt = D' \cdot \alpha S / 760 \cdot dP/dx$,
où dQ/dt = quantité de gaz diffusé par unité de temps ; α : coefficient de solubilité (0,023 ml.ml⁻¹/760 pour le dioxygène et 0,870 pour le dioxyde de carbone) ; D' = coefficient de diffusion (2,4 . 10⁻⁵ cm². s⁻¹ pour le dioxygène et 1,8 pour le dioxyde de carbone, à 37 °C ; S : surface d'échange ; x : épaisseur de la surface d'échange ; dP : différence de pression partielle entre les deux milieux.

Diffusion au niveau des tissus

En dépit de quelques réserves, le modèle le plus utilisé pour mesurer la diffusion tissulaire de l'oxygène est celui de Krogh qui permet de calculer le gradient de P_{O_2} dans un « cylindre de tissu » de rayon R , entourant un « capillaire » de rayon r d'environ 2,5 mm.

L'équation de la diffusion radiale de Krogh est :

$$(P_c - P_t) \text{ en mmHg} = VR^2/k. (1 - \alpha^2 + 4,6 \log a) \text{ où :}$$

P_c : P_{O_2} dans le capillaire artériolaire

P_t : P_{O_2} tissulaire

V : consommation d'oxygène tissulaire = (différence artério-veineuse en ml) x (débit sanguin en ml.s^{-1}) par cm^3 de volume d'organe (*cf. infra*)

$k = 4\alpha D'/760$, avec $\alpha D' = K$, coefficient de conductivité de Krogh (α = coefficient de solubilité ; loi de Henry) et D' = coefficient de diffusion de Krogh.

$$a = r/R$$

Le calcul montre que la pression en dioxygène tissulaire (P_{tO_2}) décroît proportionnellement à la distance, au coefficient de diffusion et à la consommation d'oxygène. À 25 mm du capillaire, si $P_{cO_2} = 60$ mm Hg, P_{tO_2} serait de 45 mm Hg pour une V_{O_2} de $5 \text{ ml.min}^{-1}.100\text{g}^{-1}$ et de 30 mmHg pour une V_{O_2} double ; ces valeurs sont très supérieures aux P_{O_2} critiques : P_{crO_2} artérielle ≤ 30 mm Hg et P_{crO_2} tissulaire ≤ 10 mm Hg .

Rappel sur quelques unités de pression :

1 pascal (Pa) = 7500.10^{-3} mm de mercure (mmHg ou torr) = 9869.10^{-6} atmosphère standard (atm) = 10^{-5} bar = 1 newton/m².

Chapitre 1. **La respiration trachéenne**

Chez les Arthropodes les plus primitifs, la métamérisation de l'appareil trachéen est conservée ; les pertes d'eau au niveau des orifices respiratoires ne sont pas maîtrisées et aucun dispositif anatomique ne facilite la circulation de l'air dans les trachées où l'oxygène progresse uniquement par diffusion. Chez les Arthropodes les plus évolués, diverses améliorations anatomiques et fonctionnelles permettent d'assurer à la fois une meilleure efficacité de la circulation des gaz et un meilleur contrôle de la perte d'eau par les stigmates.

1. Caractéristiques générales

1.1. Structure

Présent chez la plupart des Arthropodes, l'appareil trachéen dérive d'invaginations tubulaires d'origine épidermique en relation avec le biotope par des stigmates (ou spiracles). En continuité avec l'exosquelette, la paroi des trachées est donc constituée d'une endo- et d'une épicuticule présentant des épaissements en anneaux (taenidies) qui maintiennent en permanence la lumière béante. Les trachées se ramifient en fins canalicules ou trachéoles dont l'extrémité aveugle se termine au contact des organes, voire à l'intérieur même des cellules (figure 1.1).

Les stigmates ne sont pas de simples trous béants, mais des dispositifs d'occlusion innervés qui règlent les échanges gazeux et s'opposent à la pénétration de l'eau et des particules solides.

1.2. Mécanique ventilatoire

Il existe une véritable mécanique ventilatoire qui peut être sommaire (mouvements des viscères et des muscles de la locomotion, muscles longitudinaux entraînant un télescopage des métamères), ou plus élaborée (véritable pompe abdominale où seule l'expiration est active chez le criquet par exemple) ; par ailleurs l'ouverture et la fermeture des stigmates contrôlent la circulation de l'air : inhalation et exhalation peuvent emprunter la même voie, ou des voies différentes. Chez le criquet, les stigmates thoraciques et abdominaux antérieurs sont inhalants, tandis que les stigmates abdominaux postérieurs sont exhalants (figure 1.2).

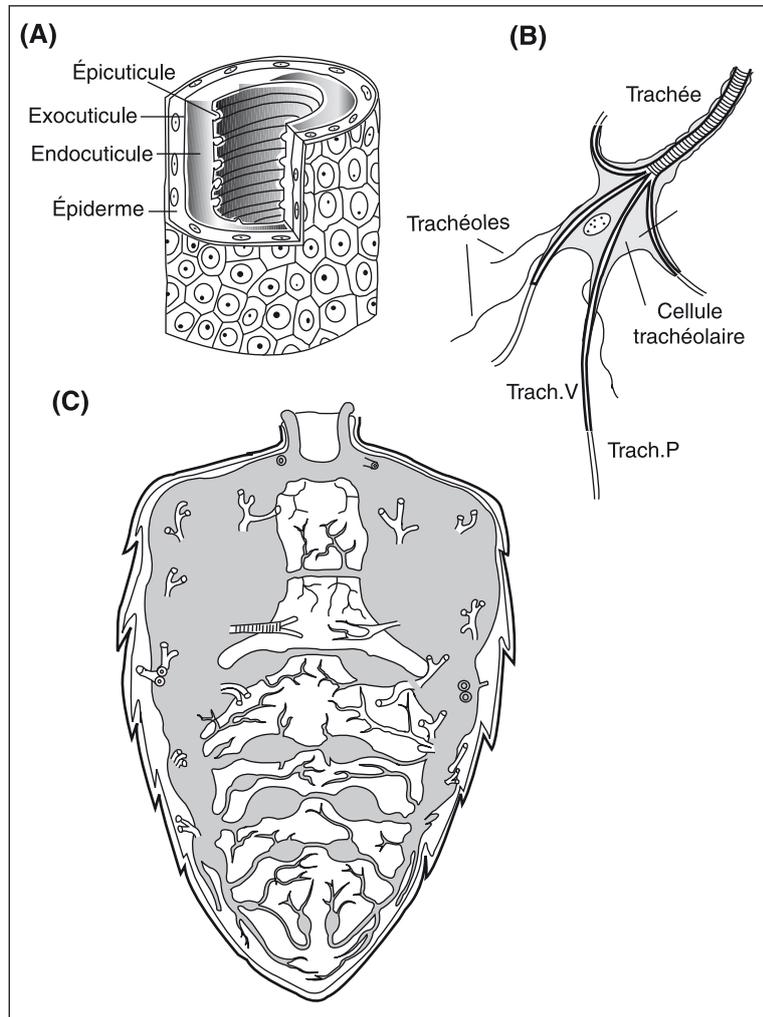


Figure 1.1. Structure du système trachéen

(A et B) Structure d'une trachée ; (C) Cellule trachéolaire. Trach. V et Trach. P : portion vide ou pleine d'une trachéole.

Le dioxygène est ainsi amené directement aux tissus sous forme gazeuse, sans l'intervention d'un quelconque pigment respiratoire présent dans l'hémolymphe ou le sang (comme dans la respiration branchiale ou pulmonaire). On peut rappeler que les systèmes trachéens métamériques sont reliés les uns aux autres par des anastomoses, tandis qu'apparaissent chez certains Insectes des dilatations des troncs trachéens, à la fois réserve de dioxygène et dispositifs qui facilitent la ventilation et le vol en réduisant la densité de l'animal (mouche, par exemple).

Les échanges gazeux se faisant par simple diffusion, la longueur des trachées et leur diamètre est un facteur limitant, ce qui peut expliquer la taille relativement modeste des plus gros Arthropodes.

1.3. Échanges gazeux

Si la consommation de dioxygène est un processus continu chez la plupart des Arthropodes, le rejet de dioxyde de carbone est cyclique, particulièrement chez les Insectes ayant un métabolisme faible (figure 1.2). Mais deux questions se posent : (1) que devient le dioxyde de carbone produit durant la phase où le dioxygène continue à être consommé ? (2) Si les stigmates sont à la fois inhalants et exhalants, comment se fait-il que l'influx de dioxygène soit continu, alors que l'efflux de dioxyde de carbone est épisodique ? L'hypothèse d'une production périodique de dioxyde de carbone étant exclue, le problème du stockage se pose. Il semble démontré que le dioxyde de carbone reste dans l'hémolymphe sous forme dissoute ou combiné avec les pigments respiratoires, puis il est brusquement libéré à chaque ouverture des stigmates.

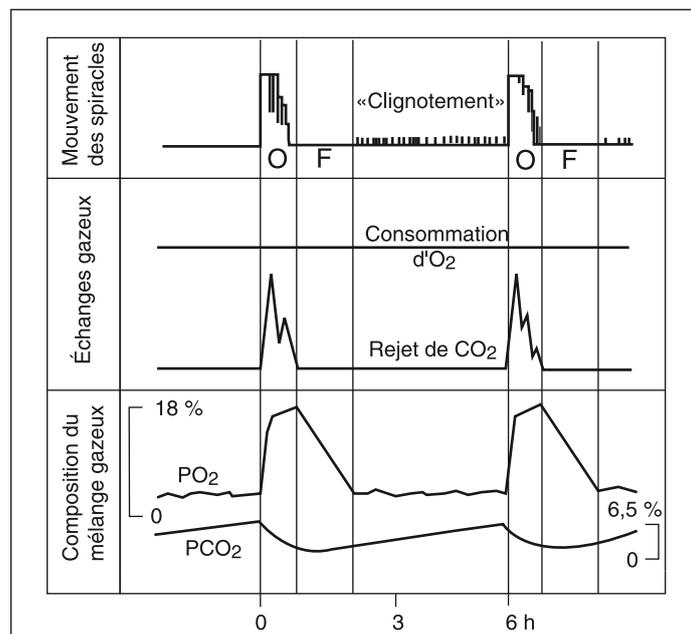


Figure 1.2. La mécanique ventilatoire chez *Cecropia* (Lépidoptère)

Les petits traits verticaux sur la ligne de base en haut du schéma symbolisent le phénomène dit de « clignotement » ou de « palpitation » correspondant à l'ouverture et la fermeture très rapides des stigmates ; il survient immédiatement après une fermeture hermétique et s'étend sur la majeure partie du cycle.

Comment expliquer alors le déséquilibre des échanges gazeux entre deux « décharges » de dioxyde de carbone ? Au cours d'un cycle ventilatoire, les spiracles d'abord largement ouverts, se ferment ensuite hermétiquement, interdisant tout échange gazeux. Après un temps de fermeture variable selon les espèces (45 minutes chez *Cecropia*), les stigmates s'animent de mouvements ouverture/fermeture brefs durant une période qui couvre la majeure partie d'un cycle (5 heures pour un cycle de 6 heures chez *Cecropia* ; figure 1.2). Au cours du cycle, la composition du mélange gazeux trachéen varie de manière importante. À l'ouverture la concentration en O_2 est proche de celle de l'atmosphère (18-20 %, soit une PO_2 de 140-150 mmHg) ; elle diminue ensuite rapidement après la fermeture et se stabilise à 3,5 % environ pendant la longue phase de « clignotement » où les échanges sont très limités : le dioxygène inhalé durant cette phase est consommé au fur et à mesure. Dans le même temps, le taux de dioxyde de carbone varie aussi, mais l'amplitude est moindre ; la majeure partie étant stocké dans les tissus et l'hémoplympe, sa concentration dans le mélange augmente très progressivement jusqu'à l'ouverture des stigmates qui assurent alors la « décharge périodique » (un taux de 6,5 % pourrait être la valeur « déclenchante »).

Dans la mesure où, à l'exception des stigmates, le reste de la surface corporelle est imperméable (cuticule), on considère généralement ce processus respiratoire cyclique comme un mécanisme limitant les pertes d'eau par évaporation.

► **Figure 1.3.** La respiration « à bulle » chez le Dytique

(A) Près de la surface, le dioxygène (O_2) et le diazote (N_2) sont en équilibre entre l'air et l'eau (même pression partielle, PO_2 et PN_2) ; la PO_2 dans la bulle décroît car le dioxygène est consommé par l'animal, ce qui entraîne sa diffusion de l'eau vers la bulle, entretenant ainsi la respiration ; compte tenu de sa forte solubilité dans l'eau, le dioxyde de carbone rejeté ne fait que transiter à travers la bulle ; parallèlement, la PN_2 décroît, de sorte que le diazote (N_2) diffuse lentement de la bulle vers l'eau ;

(B) si l'animal plonge à 1 m de profondeur, les gaz sont comprimés à l'intérieur de la bulle (rappel : la pression hydrostatique augmente de 1 atm tous les 10 m) ; le gradient de dioxygène s'inverse et celui-ci diffuse alors hors de la bulle, tandis que l' N_2 continue de diffuser ; la bulle va rétrécir rapidement ;

(C) si l'animal reste à la même profondeur, il continue à consommer le dioxygène, de sorte que le gradient de diffusion lui permet à nouveau de diffuser de l'eau vers la bulle. La bulle continue à rétrécir à cause de la diffusion continue de le diazote (N_2) et finira par disparaître.

Remarque : si la bulle ne disparaissait pas, l'animal pourrait rester indéfiniment sous l'eau, le dioxygène diffusant de manière continue de l'eau vers la bulle ; chez certains Insectes (*Aphelocheirus*), un mince film d'air emprisonné par des soies hydrofuges constitue une bulle permanente (système incompressible dû au fait que, dans ce petit espace aérien appelé plastron, le diazote (N_2) de la bulle est en équilibre avec l'eau.

