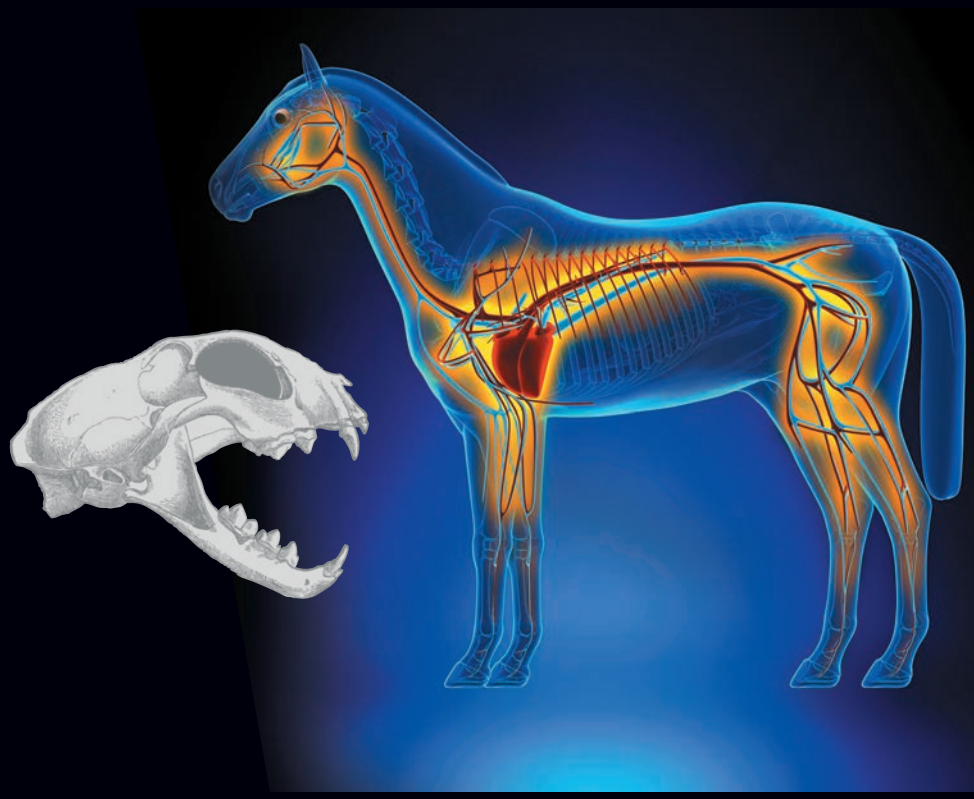
Sherwood | Klandorf | Yancey

Physiologie animale

Traduction de Jean-Pierre Cornec



deboeck SUPÉRIEUR

NOTO VERSION NUMÉRIQUE

Physiologie animale

Chez le même éditeur

BERG, HASSENZAHL & RAVEN, Environnement.

BERTHET, Dictionnaire de biologie.

CAIN, DAMMAN, LUE & YOON, Découvrir la biologie.

FORÊT, Dico de Bio.

GAUTHIER-CLERC, Sciences de la conservation.

ANCTIL, BAGUET, CHARMANTIER, GILLES, GILLES JR, PÉQUEUX, PLUMIER, SÉBERT, Physiologie animale.

HILBER, Physiologie animale.

HARLEY, MILLER, Zoologie.

RAVEN, JOHNSON, MASON, LOSOS, & SINGER, Biologie.

TANZARELLA, Perception et communication chez les animaux.

TAUTZ, L'étonnante abeille.

Sherwood,
Klandorf, Yancey

Physiologie animale

Traduction de la seconde édition américaine
par Jean-Pierre Cornec

deboeck SUPÉRIEUR

Ouvrage original
Animal physiology : From Genes to Organisms, by Lauralee Sherwood, Hillar Klandorf and Paul H. Yancey,
© 2013, 2005 Brooks&Cole, Cengage Learning.

Pour toute information sur notre fonds et les nouveautés dans votre domaine de spécialisation, consultez notre site web: **www.deboecksuperieur.com**

© De Boeck Supérieur s.a., 2016
1re édition 2016
Rue du Bosquet, 7, B-1348 Louvain-la-Neuve
Pour la traduction et l'adaptation française

Tous droits réservés pour tous pays.
Il est interdit, sauf accord préalable et écrit de l'éditeur, de reproduire (notamment par photocopie) partiellement ou totalement le présent ouvrage, de le stocker dans une banque de données ou de le communiquer au public, sous quelque forme et de quelque manière que ce soit.

Imprimé en Belgique

Dépôt légal :
Bibliothèque nationale, Paris : décembre 2016
Bibliothèque royale de Belgique, Bruxelles : 2016/13647/172

ISBN : 978-2-8073-0286-0

Dédicaces

À ma famille, pour tout ce qu'elle a fait pour moi dans le passé, tout ce qu'elle représente pour moi dans le présent et tout ce que j'espère qu'elle sera dans le futur.

Et à Hillar et Paul qui se sont pleinement engagés et investis dans ce projet. Leur compétence et leur dévouement ont contribué à faire de ce livre une réalité.

Lauralee Sherwood

À ma famille, Britt, Alex et Emma.

À toutes les personnes qui ont contribué à cette parution, en particulier nos éditeurs, Yolanda Cossio et Suzannah Alexander.

Un merci particulier à Paul et Laurie qui ont rendu ce travail possible. C'est un grand privilège de partager ce projet avec vous. Vos idées et la clarté de votre pensée sont étonnantes !

Et, enfin, à l'un des meilleurs scientifi ues que je connaisse, Gerald Lincoln, dont la contribution à l'étude de la reproduction saisonnière des animaux a été marquante et brillante. Son enthousiasme pour le vivant est contagieux.

Hillar Klandorf

À mon épouse, mon fils et mes parents pour leur soutien permanent et à Hillar et Laurie pour le dur travail qu'ils ont accompli et leur total dévouement.

Paul H. Yancey

Sommaire

Section I : Fondements

1 Homéostasie et intégration : les fondements de la physiologie **1**
2 Physiologie cellulaire et moléculaire **25**
3 Physiologie de la membrane **70**
4 Physiologie neuronale **111**

Section II : Régulation et intégration de l'organisme

5 Systèmes nerveux **148**
6 Physiologie sensorielle **208**
7 Systèmes endocrines **268**

Section III : Support et mouvement

8 Physiologie musculaire **335**

Section IV : Auto-entretien

9 Systèmes circulatoires **385**
10 Systèmes de défense **458**
11 Systèmes respiratoires **493**
12 Systèmes excréteurs **557**
13 Équilibre hydrique et acido-basique **612**
14 Les systèmes digestifs **654**
15 Équilibre énergétique et physiologie thermique **715**

Section V : Reproduction

16 Systèmes reproducteurs **757**

Réponses aux questions des tests de compréhension **A-1**

Glossaire **A-15**
Index **A-35**

Table des matières

Section I : Fondements

1 Homéostasie et intégration : les fondements de la physiologie 1

1.1 Introduction 1

Les adaptations biologiques s'interprètent à deux niveaux : le niveau mécanistique (ou immédiat) et le niveau évolutif (ou final) 1

Les adaptations reflètent l'histoire évolutive incluant les compromis coûts-avantages 2

La physiologie est une discipline intégrative 3

La physiologie est aussi une discipline comparative, qui suit souvent le principe de Krogh 3

Un regard plus aigu sur l'adaptation : Les geckos sur du verre 4

1.2 Méthodes de la physiologie 6

La méthode hypothético-déductive est la version la plus largement acceptée comme « méthode scientifique » 6

1.3 Niveaux d'organisation des organismes 7

La vie a des propriétés d'auto-organisation, d'auto-régulation, d'auto-support, de mouvement et d'auto-reproduction 7

Les cellules sont progressivement organisées en tissus, organes, systèmes et finalement en corps entier 8

1.4 Taille et échelle parmi les organismes 10

Plus grand est l'organisme, plus petit est le rapport surface sur volume 10

1.5 Homéostasie : mécanismes de base et améliorations 11

Les cellules de l'organisme sont au contact d'un milieu intérieur stable qui leur est propre et non de l'environnement extérieur 11

L'homéostasie est essentielle au fonctionnement cellulaire, et la plupart des cellules, en tant que parties d'un système organisé, contribuent à l'homéostasie 12

Les animaux n'ont pas les mêmes capacités homéostatiques 13

Le feedback négatif est le mécanisme régulateur privilégié de l'homéostasie 13

Challenges et controverses : Une planète peut-elle avoir une physiologie ? 14

Les effecteurs du feedback peuvent être antagonistes et peuvent inclure des comportements aussi bien que des organes internes 16

Les insuffisances des systèmes de feedback négatifs peuvent être améliorées par l'anticipation et l'acclimatation 16

1.6 Changement régulé 17

Certains processus internes ne sont pas toujours homéostatiques mais peuvent être modifiés par les systèmes de réinitialisation et de feedback positif 17

Les perturbations dans la régulation peuvent entraîner la maladie et conduire à la mort 19

1.7 Organisation des systèmes régulateurs 19

L'homéostasie (et autre régulation) est organisée hiérarchiquement 19

Les systèmes d'organes peuvent être regroupés en fonction de leurs rôles à l'échelle de l'organisme 21

Faire des liens : Comment l'homéostasie et l'intégration contribuent-elles à faire de l'organisme un tout ? 22

2 Physiologie cellulaire et moléculaire 25

2.1 Introduction 25

L'eau, les autres substances chimiques inorganiques et quatre types de molécules organiques sont les composés universels des cellules 25

Toutes les cellules ont deux subdivisions majeures : la membrane plasmique et le cytoplasme 27

Beaucoup de structures macromoléculaires doivent être plastiques pour fonctionner et être régulées. La protection de telles structures est à la base de plusieurs formes d'homéostasie 27

Les cellules des archées et des bactéries ont une organisation plus simple que celle des cellules eucaryotes 27

Les cellules eucaryotes sont subdivisées en membrane plasmique, noyau et cytoplasme 29

2.2 Noyau, chromosomes et gènes 30

L'ADN contient l'information codée sous la forme de gènes nécessaires pour la synthèse des ARNs et des protéines à travers les processus de transcription et de traduction 30

Des gènes différents sont exprimés dans les différents tissus et organes 30

La maturation alternative (épissage alternatif) de l'ARN et l'ADN « poubelle » sont importants dans l'expression des gènes et l'évolution 32

Les télomères protègent les extrémités des chromosomes et leur perte est associée au vieillissement 33

2.3 Méthodologie 33

Biologie moléculaire et génomique : Génomique et évolution 34

Clonage et ingénierie génétique sont-ils conformes à l'éthique ? 38

2.4 Ribosomes et réticulum endoplasmique 38

Le réticulum rugueux et ses ribosomes synthétisent les protéines destinées à la sécrétion et à la construction des membranes 38

Le réticulum lisse regroupe les nouvelles protéines dans des vésicules de transport 39

2.5 Le complexe de Golgi 41

Les vésicules de transport transfèrent leur charge au complexe de Golgi pour y subir une maturation 41

Le complexe de Golgi emballe les produits dans des vésicules de sécrétion pour être libérés par exocytose 41

2.6 Lysosomes et protéasomes 44

Les lysosomes digèrent le matériel extracellulaire internalisé par phagocytose 44

Les lysosomes éliminent les organites usés 45

Les protéasomes détruisent les protéines internes 46

2.7 Peroxysomes 46

2.8 Mitochondries et métabolisme énergétique 47

Les mitochondries sont limitées par deux membranes 47

Le métabolisme aérobie dans les mitochondries utilise de l'O_2 pour convertir l'énergie des nutriments en ATP 47

Le métabolisme mitochondrial peut être à l'origine du stress oxydatif 53

Les densités de mitochondries varient entre les tissus et les types d'organes comme les muscles 54

Les phosphagènes constituent une source immédiate pour la régénération de l'ATP 55

La déficience en oxygène force les cellules à dépendre de la glycolyse et d'autres réactions anaérobies avec production de lactate, d'acide propionique, d'octopine et d'autres produits terminaux 55

La tolérance au manque d'oxygène varie largement parmi les organismes 56

Un regard plus aigu sur l'adaptation : Les animaux anoxiques 57

2.9 Vaults 57

2.10 Cytosol 58

Le cytosol est important dans le métabolisme intermédiaire, la synthèse ribosomale des protéines et le stockage des lipides et du glycogène 58

2.11 Centrosome, centrioles, et organisation microtubulaire 59

2.12 Cytosquelette : « os et muscle » de la cellule 59
Les microtubules sont essentiels pour maintenir les formes asymétriques des cellules et sont importants pour les mouvements cellulaires complexes 59
Les microfilaments sont importants comme composants des systèmes contractiles de la cellule et comme supports mécaniques 62
Les filaments intermédiaires sont importants dans les régions de la cellule soumises à un stress mécanique 63
Le cytosquelette fonctionne comme un tout intégré, lie les autres parties de la cellule et contribue à « l'encombrement » du cytosol 64
2.13 Adhésions intercellulaires 65
La matrice extracellulaire sert de « glu » biologique 65
Certaines cellules sont liées par des jonctions cellulaires spécialisées 65
Faire des liens : Comment la physiologie cellulaire et moléculaire contribuent-elles à faire de l'organisme un tout ? 67
Résume du chapitre 68
Revue, synthèse et analyse 68
Lectures suggérées 69

3 Physiologie de la membrane 70
3.1 Structure et composition de la membrane 70
La membrane plasmique est une bicouche lipidique fluide associée à des protéines 70
Le modèle de la mosaïque et le modèle de la clôture membrane-squelette décrivent la structure et la fonction de la membrane 73
La bicouche lipidique forme la barrière structurale de base qui enferme la cellule 73
Les protéines membranaires remplissent des fonctions spécifiques variées 73
Les glucides membranaires sont des marqueurs de l'identité du soi 74
3.2 Transport membranaire non facilité 74
Les substances liposolubles et les petites molécules polaires peuvent diffuser passivement à travers la membrane plasmique dans le sens (en descendant) de leur gradient électrochimique 74
Dans le transport membranaire non facilité, les particules qui traversent la membrane diffusent passivement en descendant leur gradient de concentration (dans le sens de leur gradient de concentration) 75
Les ions qui traversent la membrane conduisent aussi passivement le long de leur gradient électrique 77
L'osmose est un mouvement net d'eau à travers la membrane 77
L'osmose à travers les membranes intervient entre solutions qui ont des concentrations différentes d'un soluté qui ne les traverse pas 78
Les propriétés colligatives des solutions dépendent uniquement du nombre de particules dissoutes 79
La tonicité fait référence à l'effet de la concentration des solutés qui ne traversent pas la membrane sur le volume cellulaire 79
L'osmose est-elle réellement la diffusion simple de l'eau qui descend son gradient de concentration ? 80
3.3 Transport membranaire facilité (assisté) 81
Le transport par canal est assuré par des pores protéiques tandis que le transport assuré par un transporteur met en jeu des protéines qui « flippent-floppent » 81
La diffusion facilitée est un transport passif médié par un transporteur 84
Le transport actif est médié par un transporteur qui utilise de l'énergie et déplace une substance à l'encontre de son gradient de concentration 84
Avec le transport vésiculaire, le matériel est déplacé dans ou hors de la cellule séquestré dans une membrane 89
3.4 Communication intercellulaire et transduction du signal 91
La communication entre les cellules est orchestrée par le contact direct ou par des messagers chimiques extracellulaires 91
Les messagers chimiques peuvent avoir des effets multiples et sans relation, en raison du principe de « même clé, serrures différentes » 93
Les messagers chimiques extracellulaires entraînent les réponses cellulaires par transduction de signal 94
Des récepteurs internes lient les messagers externes lipophiles et gazeux qui pénètrent dans la cellule 94
Certains messagers externes lipophobes se lient à des récepteurs membranaires qui modifient des canaux ioniques ou déclenchent la phosphorylation d'enzymes (kinases) 94
D'autres messagers externes lipophobes se lient à des récepteurs membranaires qui stimulent la production de seconds messagers, souvent *via* des protéines G 97
Un regard plus aigu sur l'adaptation : illuminer la nuit 96
Les agents pharmacologiques et les toxines sont souvent des agonistes ou des antagonistes affectant les mécanismes de communication 100
3.5 Potentiel de membrane 102
Biologie moléculaire et génomique : suicide (ou mort) cellulaire programmé 101
Le potentiel de membrane est créé par la séparation de charges opposées de part et d'autre de la membrane 102
Le potentiel de membrane est essentiellement dû à des différences dans la distribution et la perméabilité aux ions clés 102
Faire des liens : Comment la physiologie membranaire contribue-t-elle à faire de l'organisme un tout ? 108
Résumé du chapitre 109
Revue, synthèse et analyse 110
Lectures suggérées 110

4 Physiologie neuronale 111
4.1 Introduction 111
Les cellules excitables comme les neurones et les cellules musculaires sont spécialisées pour la signalisation rapide, la coordination et le mouvement 111
Les signaux électriques résultent de changements dans les mouvements des ions qui empruntent les canaux à travers la membrane plasmique 112
4.2. Potentiels graduels 113
Plus fort est l'évènement déclenchant, plus important est le potentiel graduel qui en résulte 113
Les potentiels graduels se propagent par un flux de courant passif et sont ralentis par des résistances 113
Les potentiels graduels s'éteignent sur de courtes distances 114
4.3 Potentiels d'action 116
Durant un potentiel d'action, le potentiel de membrane s'inverse rapidement et transitoirement 116
Des changements dans la perméabilité membranaire et le mouvement ionique amplifiés par un feedback positif conduisent au potentiel d'action 117
Comment les portes dépendantes du voltage s'ouvrent-elles ou se ferment-elles réellement ? 118
La pompe ATPase Na^+/K^+ restaure progressivement les gradients de concentration modifiés par les potentiels d'action 120
Les potentiels d'action sont propagés du collet (ou cône d'implantation) aux terminaisons de l'axone 121
Une fois initiés, les potentiels d'action sont conduits le long de la surface d'un axone 122
La période réfractaire assure la propagation unidirectionnelle du potentiel d'action 124
La période réfractaire limite aussi la fréquence des potentiels d'action 125
Les potentiels d'action répondent à la loi du tout-ou-rien 125
L'intensité d'un stimulus est principalement codée par la fréquence des potentiels d'action 125
La myélinisation augmente la vitesse de conduction des potentiels d'action et conserve l'énergie dans le processus 126
Les neurones d'insectes sont revêtus d'une gaine qui régule la balance des ions 126
Combien de groupes d'animaux ont de la myéline ? 128
Le diamètre des fibres influence également la vitesse de propagation du potentiel d'action 129
4.4 Synapses électriques et chimiques 129
Les synapses électriques transfèrent les vagues de potentiels à travers les jonctions gap 129
Les synapses chimiques convertissent les potentiels d'action en messagers chimiques organiques exocytés dans la fente synaptique 130
4.5 Synapses neurone-à-neurone 130
Un neurotransmetteur porte le signal à travers une synapse rapide et ouvre un canal chimio-dépendant 130
Certains neurotransmetteurs excitent le neurone postsynaptique tandis que d'autres l'inhibent 132
Chaque liaison neurotransmetteur-récepteur produit toujours la même réponse 133
Les neurotransmetteurs sont rapidement éliminés de la fente synaptique 133
Les neurotransmetteurs des synapses lentes fonctionnent avec les systèmes intracellulaires de second messager 133

4.6 Synapses neuromusculaires 134
L'acétylcholine, un neurotransmetteur excitateur rapide, fait le lien entre les signaux électriques des neurones moteurs et les signaux électriques des cellules musculaires squelettiques 134
L'acétylcholinestérase arrête l'activité de l'acétylcholine à la jonction neuromusculaire 136
4.7 Synapses et intégration 136
Le grand potentiel postsynaptique dépend de la sommation de l'activité de toutes les afférences présynaptiques 136
Les potentiels d'action sont initiés au collet de l'axone car le seuil y est le plus bas 138
Les neuropeptides agissent principalement comme neuromodulateurs 138
L'inhibition ou la facilitation présynaptique peut sélectivement altérer l'efficacité d'une afférence présynaptique donnée 140
Les messagers rétrogrades sont propagés « en sens inverse » et modulent aussi la fonction synaptique 141
Les neurones sont liés par convergence et divergence pour former des voies nerveuses complexes 141
4.8 Signalisation neurale et agents externes 142
Les toxines naturelles et synthétiques peuvent altérer les potentiels de repos et d'action 142
Les drogues, les toxines naturelles et les polluants peuvent modifier la transmission synaptique entre les neurones 142
Biologie moléculaire et génomique : Neurotoxines entre guerre et paix 143
Challenges et controverses : Solutions synaptiques pour contourner les problèmes 144
La jonction neuromusculaire est vulnérable à plusieurs agents chimiques et maladies 144
La température et la pression influencent également les potentiels d'action et les synapses 145
Faire des liens : Comment la physiologie neuronale contribue-t-elle à faire de l'organisme un tout ? 145
Résume du chapitre 146
Revue, synthese et analyse 146
Lectures suggérées 147

Section II : Régulation et intégration de l'organisme

5 Systèmes nerveux 148
5.1 Évolution des systèmes nerveux 148
Les systèmes nerveux ont évolué des arcs réflexes simples aux cerveaux centralisés avec une régulation répartie selon une hiérarchie 148
Les éponges n'ont pas de nerfs mais peuvent répondre à des stimuli en utilisant des signaux électriques 150
Les réseaux nerveux sont les systèmes nerveux les plus simples trouvés chez la plupart des animaux 150
Comment les systèmes nerveux ont-ils évolué ? 152
Des ganglions simples et des anneaux nerveux sont impliqués dans des comportements plus complexes 152
Un véritable système nerveux a évolué avec la symétrie bilatérale 152
De véritables cerveaux ont évolué à l'extrémité antérieure des animaux d'organisation complexe 154
Les cerveaux des céphalopodes ont une structure complexe en relation avec des comportements élaborés 154
La taille du cerveau des vertébrés varie jusqu'à plus de trente fois pour une taille corporelle donnée 155
La taille relative du cerveau peut être expliquée par l'hypothèse du tissu cher 156
Certains systèmes nerveux manifestent une certaine plasticité 156
5.2 Le système nerveux des vertébrés : vue générale du système périphérique 156
Les trois classes de neurones sont les neurones afférents, efférents et les interneurones 157
La composante efférente du SNP des vertébrés contrôle les activités d'organes effecteurs variés 158
Les branches sympathique et parasympathique du système autonome innervent la plupart des organes viscéraux et contrôlent des fonctions viscérales essentielles 158
Le système sympathique domine dans les périodes de « combat ou fuite » 159
Le système parasympathique domine dans les périodes de « repos et digestion » 159
L'innervation duale assure un contrôle antagoniste précis 161
Une voie nerveuse du système autonome est une chaîne de deux neurones 162
Les fibres postganglionnaires parasympathiques libèrent de l'acétylcholine et les fibres sympathiques libèrent de la norépinéphrine (noradrénaline) 162
La médulla adrénale (ou médullosurrénale), une glande endocrine, est une partie modifiée du système nerveux sympathique 164
Plusieurs types différents de récepteurs sont disponibles pour chaque neurotransmetteur du système autonome 164
De nombreuses régions du système nerveux central sont impliquées dans le contrôle des activités autonomes 165
Le système somatique des vertébrés contrôle les muscles squelettiques 166
Les motoneurones forment la voie finale commune 166
5.3 Le système nerveux vertébré : système central 167
Les cellules gliales sont les supports physiques, métaboliques et fonctionnels des interneurones 167
Le tissu nerveux est délicat mais bien protégé 169
Le cerveau flotte dans son propre fluide cérébrospinal 169
Une barrière hémato-encéphalique hautement sélective contrôle finement les échanges entre le sang et le cerveau 169
Le cerveau dépend de l'apport d'oxygène et de glucose par le sang 170
Les cerveaux de pratiquement tous les vertébrés manifestent un certain degré de plasticité 171
La neurogenèse est une fonction qu'exercent normalement plusieurs régions du cerveau 171
Challenges et controverses : Les attaques : pas toujours un effet domino mortel 172
Challenges et controverses : Plasticité neurale : un chant pour toutes les saisons 173
Le tissu neural des mammifères est le siège de pathologies neurodégénératives 173
5.4 Évolution du cerveau chez les vertébrés 174
Dans le cerveau des vertébrés, des régions nouvelles, plus sophistiquées, sont positionnées au-dessus de régions plus anciennes et primitives 174
5.5 Moelle épinière 176
La moelle épinière conserve l'organisation segmentaire caractéristique de beaucoup d'invertébrés 176
La substance blanche de la moelle épinière est organisée en faisceaux (ou cordons) 176
Chaque corne de substance grise de la moelle épinière abrite un type différent de corps cellulaire neuronal 177
Les nerfs rachidiens contiennent à la fois des fibres afférentes et efférentes 177
Beaucoup de réponses réflexes et de mouvements automatiques des vertébrés sont intégrés dans la moelle épinière 180
L'activité de fibres de commandement initie un pattern d'action stéréotypé 182
5.6 Tronc cérébral et cervelet 183
Le cervelet est important pour l'équilibre et pour la coordination du mouvement 184
5.7 Noyaux de la base, thalamus, hypothalamus et système limbique 184
Les noyaux de la base jouent un important rôle inhibiteur dans le contrôle de la motricité 184
Challenges et controverses : Le cérébellum est-il un « Prédicteur de Smith » ? 185
Le thalamus est un relais sensoriel et est important dans le contrôle de la motricité 186

L'hypothalamus régule beaucoup de fonctions homéostatiques **186**
Le système limbique joue un rôle clé dans la motivation des animaux et la mémoire **187**
L'amygdale traite et mémorise les afférences qui provoquent une sensation de peur **187**
Le système limbique et le cortex supérieur sont impliqués dans le contrôle des comportements de base **188**
Les comportements motivés sont orientés vers un but **188**
La norépinéphrine, la dopamine et la sérotonine sont les neurotransmetteurs des voies de l'émotion et du comportement **189**

5.8 Cortex cérébral des mammifères **189**
Le cortex cérébral est une coque périphérique de substance grise entourant un cœur de substance blanche **189**
Le cortex cérébral est organisé en couches et colonnes fonctionnelles **189**
Les quatre paires de lobes cérébraux ont des activités spécifiques différentes **189**
Les lobes pariétaux sont responsables du traitement des messages somatosensoriels **192**
Le cortex moteur primaire localisé dans le lobe frontal contrôle les muscles squelettiques **192**
Les aires motrices supérieures sont importantes dans le contrôle moteur **192**
Les hémisphères cérébraux ont un certain degré de spécialisation **194**
L'intelligence des oiseaux a évolué différemment de celle des mammifères **194**

5.9 Apprentissage, mémoire et sommeil **194**
La mémoire se présente sous deux formes — déclarative et procédurale — et se déroule par étapes **195**
Les traces mnésiques sont présentes dans de nombreuses régions du cerveau **196**
Les mémoires à court terme et à long terme impliquent des mécanismes moléculaires différents **197**
La mémoire à court terme repose sur des changements transitoires dans l'activité synaptique **197**
La mémoire à long terme implique la formation de connexions synaptiques nouvelles et permanentes **201**

Biologie moléculaire et génomique : Un rongeur plus intelligent **201**
Les mémoires complexes et l'apprentissage peuvent résider dans des réseaux neuroniques **203**
Le sommeil est un phénomène quasi universel qui se présente sous deux états chez les oiseaux et les mammifères **203**
L'impact fonctionnel du sommeil n'est pas clair **204**
Le terme *conscience* fait référence à la connaissance subjective du monde et de soi **205**

Faire des liens : Comment les systèmes nerveux contribuent-ils à faire de l'organisme un tout ? **205**
Résumé du chapitre **206**
Revue, synthèse et analyse **207**
Lectures suggérées **208**

6 Physiologie sensorielle **208**

6.1 Évolution et rôles des sens **208**
Les cellules sensorielles ont des canaux ioniques et des protéines réceptrices à modalités spécifiques **208**
Les sens des animaux sont classés en fonction des trois grands types de sensibilité : sensibilité à l'environnement externe, à l'environnement interne, au mouvement du corps et à sa position **209**
La perception n'est pas une réalité **210**
Les poissons perçoivent-ils la douleur ? **210**

6.2 Physiologie de la cellule réceptrice **211**
La sensibilité des récepteurs n'est pas la même selon les stimuli **211**
Un stimulus modifie la perméabilité du récepteur et conduit à la genèse d'un potentiel graduel **211**
Les potentiels récepteurs peuvent initier des potentiels d'action dans le neurone afférent **212**
Les récepteurs peuvent crépiter de façon continue ou s'adapter lentement ou rapidement à une stimulation soutenue **213**
Chaque voie somatosensorielle est « labellisée » en fonction de la modalité et de la localisation **215**
L'acuité est influencée par la taille du champ récepteur et filtrée par l'inhibition latérale **215**

6.3 Mécanoréception : toucher, pression et proprioception **217**
Le tégument des animaux peut être pourvu de récepteurs sensibles au toucher et à la pression **217**
Les propriocepteurs des muscles, tendons et articulations renseignent sur la position du membre et le mouvement **218**
Le statocyste est l'organe le plus simple qui peut contrôler la position de l'animal dans l'espace **218**
Le système de la ligne latérale des amphibiens et des poissons détecte le mouvement dans l'eau environnante **218**
L'appareil vestibulaire des vertébrés détecte la position et le mouvement de la tête et est important pour l'équilibre et la coordination des mouvements de la tête, des yeux et du corps **219**

6.4 Mécanoréception : oreilles et audition **224**
Les poissons utilisent, pour entendre, les lignes latérales et les organes à otolithes aidés, chez certaines espèces, par la vessie gazeuse **224**
Beaucoup de vertébrés terrestres et d'insectes reçoivent les sons au niveau d'une membrane tympanique aidée, chez certains groupes, par d'autres caractères externes **225**
Le son est caractérisé par son intensité (force), sa hauteur (ton) et son timbre (qualité) **225**
L'oreille externe et l'oreille moyenne convertissent les ondes sonores aériennes en vibrations des liquides de l'oreille interne **227**
La cochlée de l'oreille interne renferme l'organe de Corti, organe sensoriel de l'audition **229**
Les cellules sensorielles ciliées de l'organe de Corti convertissent les mouvements du liquide en signaux nerveux **229**
La discrimination des tons dépend de la région de la membrane basilaire qui vibre **231**
La discrimination de l'intensité dépend de l'amplitude des vibrations **231**
Le cortex auditif est cartographié en fonction du ton **232**
Les « oreilles » des insectes sont dérivées de l'appareil respiratoire trachéal **232**

Biologie moléculaire et génomique : L'odeur et le goût de l'évolution **232**

6.5 Chémoréception : goût et odeur **233**
Goût et odorat ont de nombreux rôles comme la sensibilité à la nourriture, aux parents, aux partenaires d'accouplement et à la direction **233**
La sensation du goût est codée par les profils d'activité de récepteurs gustatifs variés **233**
La sensibilité gustative des mammifères repose sur cinq (et peut-être plus) saveurs primaires **234**
Les récepteurs olfactifs du nez sont des extrémités spécialisées de neurones afférents soumis au renouvellement **236**
Les composants d'une odeur sont détectés par différents récepteurs olfactifs et répartis dans des « fichiers d'odorat » **237**
La discrimination fine de l'odeur est codée par des patterns d'activité dans les glomérules des bulbes olfactifs **238**
Le système olfactif s'adapte rapidement et les molécules odorantes sont rapidement éliminées **238**
L'organe voméronasal détecte les phéromones **238**

6.6 Photoréception : yeux et vision **239**
La détection de la lumière est assurée par des photopigments (pigments visuels) universels présents dans les cellules réceptrices ciliaires ou rhabdomériques **239**
Les organes sensibles à la lumière vont des simples taches oculaires aux yeux complexes **239**
L'œil de vertébré est une sphère remplie de liquide limitée par trois couches de tissus spécialisés **240**
La quantité de lumière qui entre dans l'œil de beaucoup de vertébrés est contrôlée par l'iris **241**

Biologie moléculaire et génomique : Les yeux l'ont **241**
La cornée et le cristallin réfractent la lumière entrante pour la focaliser sur la rétine **242**
L'accommodation augmente la puissance du cristallin pour la vision rapprochée **244**
La lumière doit traverser plusieurs couches de la rétine avant d'atteindre les photorécepteurs **245**
La phototransduction par l'opsine et le rétinal des cellules rétiniennes convertit les stimuli lumineux en signaux neuraux **247**
Avec les bâtonnets on voit tout en gris la nuit, avec les cônes on voit les couleurs le jour **248**

La sensibilité des yeux varie beaucoup grâce à l'adaptation à l'obscurité et à la lumière **250**
La vision des couleurs dépend des stimulations relatives des différents types de cônes **251**
La capacité discriminative des couleurs est très variable parmi les animaux **251**
Pourquoi les baleines ont-elles perdu le bleu ? **252**
Certains animaux peuvent voir l'ultraviolet et/ou la lumière polarisée **252**
L'information visuelle modifiée, suit des voies séparées avant d'être intégrée dans le cortex visuel et donner naissance à la perception réelle de l'image. **253**
Le thalamus et les cortex visuels élaborent le message visuel **253**
L'afférence visuelle est acheminée vers d'autres aires cérébrales qui ne sont pas impliquées dans la perception visuelle **255**
Les yeux camérulaires des céphalopodes ont des cellules sensibles à la lumière situées au-dessus des cellules neurales **255**
Les yeux composés des arthropodes, de certains annélides et bivalves sont constitués de multiples unités capables de former des images **256**
La phototransduction des yeux rhabdomériques utilise la rhodopsine, mais se déroule autrement que chez les vertébrés **258**

6.7 Thermoréception **258**
Les thermorécepteurs de la chaleur et du froid fournissent l'information sur la température de l'environnement proche du corps **258**
Les thermorécepteurs aux infrarouges donnent aux crotales (vipères à fossettes ou pit vipers) la capacité de détecter les proies et les habitats favorables thermiquement **259**

6.8 Nociception : douleur **260**
La stimulation des nocicepteurs mammaliens provoque deux types de signaux douloureux **260**
Le cerveau des mammifères a un système analgésique intégré **261**

6.9 Électroréception et magnétoreception **261**
L'électroréception peut être passive ou active et peut être mise à profit pour la navigation, la détection des proies et la communication **261**

Un regard plus aigu sur l'adaptation : Pourquoi certaines épices sont-elles brûlantes ? 261
Les organes électriques utilisent des électrocytes spécialisés pour générer des décharges de l'organe électrique **263**
Certains animaux peuvent détecter les champs magnétiques qu'ils utilisent pour la navigation à longue distance, probablement par induction magnétique, des récepteurs à minéraux magnétiques ou des réactions magnétochimiques **264**

Faire des liens : Comment les sens contribuent-ils à faire de l'organisme un tout ? 266
Résumé du chapitre **266**
Revue, synthèse et analyse **267**
Lectures suggérées **267**

7 Systèmes endocrines **268**

7.1 Introduction : principes de l'endocrinologie **268**
Les hormones sont classées en trois catégories chimiques : peptides et protéines, amines, stéroïdes **268**
Les modalités de synthèse, de stockage et de sécrétion varient selon les catégories d'hormones **270**
Les hormones hydrophiles sont transportées en solution dans le plasma alors que les hormones lipophiles le sont sous forme liée à des protéines plasmatiques **271**
Les hormones exercent des effets régulateurs variés à travers le corps **272**
Les hormones assurent leurs effets en modifiant l'activité de protéines intracellulaires par l'intermédiaire de flux ioniques, de seconds messagers et de facteurs transcriptionnels **273**
En activant les gènes, les hormones lipophiles induisent la synthèse de nouvelles protéines **274**
Les actions des hormones sont grandement amplifiées au niveau des cellules cibles **275**
Les perturbateurs endocriniens chimiques peuvent mimer les effets des hormones naturelles **275**
La concentration plasmatique d'hormone active est normalement régulée par des variations de son taux de sécrétion **275**
La concentration plasmatique d'hormone active peut être influencée par les modalités du transport de l'hormone, son métabolisme et l'excrétion **277**
La réceptivité d'une cellule cible à l'hormone peut varier en régulant le nombre des récepteurs spécifiques **277**
Les désordres endocrines sont associés à l'excès ou au manque d'hormone ou à une réceptivité insuffisante des cellules cibles **278**

7.2 Endocrinologie des invertébrés **279**
La mue est le processus de remplacement d'un exosquelette par un autre **280**
La quantité de JH libérée détermine la qualité de la mue **281**
Les phéromones sont impliquées dans la reproduction et les interactions coloniales **281**

7.3 Endocrinologie des vertébrés : glandes endocrines centrales **281**
Les horloges biologiques mettent en jeu la glande pinéale et les noyaux suprachiasmatiques **282**
Toutes les cellules eucaryotes, isolées ou intégrées dans l'organisme animal, expriment des gènes clock **283**
L'horloge biologique doit être synchronisée sur les signaux de l'environnement **283**
La glande pituitaire prolonge l'hypothalamus et est structurée autour de deux ou trois lobes **283**

Biologie moléculaire et génomique : Horloges et gènes 284
L'hypothalamus et l'hypophyse postérieure forment un système neurosécréteur qui sécrète la vasopressine et l'ocytocine **285**
L'hypophyse antérieure sécrète six hormones bien caractérisées dont beaucoup ont un rôle trophique **286**
Les hormones de libération et d'inhibition hypothalamiques qui contrôlent la sécrétion des hormones antéhypophysaires sont transmises par le système porte hypothalamo-hypophysaire **288**
Les hormones des glandes cibles périphériques inhibent la sécrétion des hormones hypothalamiques et antéhypophysaires par un mécanisme de feedback négatif **290**

7.4 Contrôle endocrine de la croissance et du développement chez les vertébrés **291**
La croissance dépend de l'hormone somatotrope, mais est aussi influencée par d'autres facteurs **291**
L'hormone de croissance a des effets métaboliques indépendants de la croissance **292**
Les effets indirects de l'hormone de croissance se font par l'intermédiaire des insuline-like growth factors **292**
Hormone somatotrope/IGF-I stimulent la croissance des tissus mous par hyperplasie et hypertrophie **293**
La sécrétion de l'hormone de croissance est sous le contrôle de deux hormones hypophysiotropes et de divers autres facteurs **294**
La prolactine a un large spectre d'effets associés à la croissance, incluant la lactogenèse **296**

7.5 Glande thyroïde **297**

Un regard plus aigu sur l'adaptation : Développement de la plaque incubatrice : certains l'ont, d'autres non ! 297
Les cellules principales sécrétrices des hormones thyroïdiennes sont organisées en follicules remplis de substance colloïde **298**
L'hormone thyroïdienne est synthétisée et stockée dans la molécule de thyroglobuline **298**
Les cellules folliculaires phagocytent de la thyroglobuline pour sécréter l'hormone thyroïdienne **300**
T_3 et T_4 sont en grande partie transportées sous forme liée à des protéines plasmatiques spécifiques **300**

Biologie moléculaire et génomique : Interférence entre l'hypophyse et l'hypothalamus 300
La majeure partie de T_4 sécrétée est convertie en T_3 hors de la thyroïde **301**
L'hormone thyroïdienne est le principal facteur déterminant le niveau global d'activité métabolique, mais a également d'autres effets **301**
La sécrétion d'hormone thyroïdienne est contrôlée par l'axe hypothalamo-hypophyso-thyroïdien **303**
Les anomalies de la fonction thyroïdienne comprennent l'hypothyroïdie et l'hyperthyroïdie **303**

7.6 Glandes Surrénales **304**
Chez la plupart des vertébrés, chaque glande surrénale comprend un cortex sécréteur de stéroïdes auquel se mêle du tissu chromaffine **304**
Le cortex surrénalien sécrète des minéralocorticoïdes, des glucocorticoïdes et des hormones sexuelles **304**
Les glucocorticoïdes ont des effets métaboliques et un rôle important dans l'adaptation au stress **305**

La sécrétion des glucocorticoïdes est directement contrôlée par l'axe hypothalamo-hypophyso-surrénalien **307**
Le cortex surrénalien sécrète chez les deux sexes des hormones sexuelles mâles et femelles **307**
Le cortex surrénalien peut produire chacune de ses hormones de façon excessive ou insuffisante **308**
La médullosurrénale sécrétrice de catécholamines est un ganglion sympathique modifié **308**
La stimulation sympathique de la médullosurrénale est seule responsable de la sécrétion d'adrénaline **308**
L'adrénaline renforce le système nerveux sympathique dans la réponse à court terme de « combat-ou-fuite », mais entraîne des effets métaboliques supplémentaires **308**
Adrénaline et noradrénaline n'ont pas les mêmes affinités pour les différents types de récepteurs adrénergiques **309**
Le stress est un ensemble de réponses nerveuses et hormonales non spécifiques induites par toute situation menaçant l'homéostasie **310**
Les multiples facettes de la réponse au stress sont coordonnées par l'hypothalamus **310**
La réponse au stress induite par les facteurs psychosociaux peut être nocive **311**

7.7 Contrôle endocrine du métabolisme énergétique des vertébrés **312**
Le métabolisme énergétique comprend l'anabolisme, le catabolisme et les interconversions entre molécules organiques riches en énergie potentielle **312**
La prise de nourriture étant discontinue, les nutriments doivent être stockés, principalement dans le tissu adipeux, pour être utilisés entre les repas **314**
Le glucose est homéostatiquement régulé pour approvisionner le cerveau et empêcher les dommages en cas de concentrations élevées **315**
Les substrats énergétiques sont stockés en période digestive et mobilisés entre les repas **315**
Des sources d'énergie mineures sont exploitées en cas de nécessité **316**
Les hormones pancréatiques, insuline et glucagon, sont les plus importantes dans la régulation du métabolisme énergétique **316**
L'insuline fait baisser les concentrations sanguines de glucose, d'acides aminés et d'acides gras et favorise leur stockage **317**
Le stimulus primaire qui induit une sécrétion accrue d'insuline est l'élévation de la concentration du glucose dans le sang **319**
Les effets du glucagon sont, en général, opposés à ceux de l'insuline **320**
La sécrétion de glucagon augmente au cours du jeûne **320**
L'insuline et le glucagon travaillent de concert pour maintenir les concentrations de glucose et d'acides gras **320**
L'adrénaline, le cortisol, l'hormone somatotrope et l'hormone thyroïdienne ont aussi des effets directs sur le métabolisme **320**
Les symptômes du diabète sucré sont comparables à ceux d'un état post-prandial poussé à l'extrême **322**

7.8 Contrôle endocrine du métabolisme calcique chez des vertébrés **323**
La concentration plasmatique du calcium doit être finement réglée afin d'éviter les modifications de l'excitabilité neuromusculaire **323**
Le contrôle du métabolisme calcique comprend à la fois la régulation de l'homéostasie calcique et de la balance du calcium **324**
L'hormone parathyroïdienne élève la concentration plasmatique du Ca^{2+} libre en agissant sur les os, les reins et l'intestin **324**
Les os sont le siège de remaniements continuels **324**
PTH augmente la calcémie en mobilisant le Ca^{2+} des os **326**
L'effet immédiat de PTH est de faciliter le transfert de Ca^{2+} du liquide interne de l'os vers le plasma **326**
L'effet chronique de PTH est de provoquer la dissolution localisée de l'os pour libérer Ca^{2+} dans le plasma **326**
PTH agit sur les reins pour conserver Ca^{2+} et éliminer PO_4^{3-} **326**
PTH provoque indirectement l'absorption de Ca^{2+} et de PO_4^{3-} au niveau de l'intestin **327**
Le facteur principal qui contrôle la sécrétion de PTH est la concentration du calcium libre dans le plasma **327**
La calcitonine fait baisser la concentration plasmatique de Ca^{2+}, mais peut ne pas être essentielle **327**
La vitamine D est réellement une hormone qui augmente l'absorption du calcium au niveau de l'intestin **329**
Le métabolisme du phosphate est contrôlé par les mêmes mécanismes que ceux qui régulent le métabolisme calcique **330**
Les désordres du métabolisme calcique peuvent dépendre de quantités anormales d'hormone parathyroïdienne ou de vitamine D **330**

Faire des liens : Comment le système endocrine contribue-t-il à faire de l'organisme un tout ? 332
Résumé du chapitre **333**
Revue, synthèse et analyse **334**
Lectures suggérées **334**

Section III : Support et mouvement

8 Physiologie musculaire **335**

8.1 Introduction **335**
Trois types de muscles génèrent une gamme très large de mouvements (ou une grande diversité de mouvements) **335**

8.2 Muscle squelettique **336**
Le muscle squelettique est formé de fibres musculaires disposées parallèlement les unes aux autres **336**
La myosine forme les filaments épais **338**
L'actine, avec la tropomysosine et la troponine, forment les filaments fins **338**

Biologie moléculaire et génomique : Quelles sont les fonctions de la titine ? 339

8.3 Bases moléculaires de la contraction squelettique **341**
Durant la contraction, la liaison et la flexion cycliques des ponts font glisser les filaments fins entre les filaments épais et leur rapprochement est à l'origine du raccourcissement des sarcomères **341**
Le raccourcissement complet dépend de cycles répétés de liaison et de flexion des ponts **342**
Le calcium fait le lien entre l'excitation et la contraction **342**
L'élimination du calcium est la clé de la relaxation du muscle **346**

Au-delà de l'essentiel : Conversion du muscle en viande 347
L'activité contractile dure beaucoup plus longtemps que l'activité électrique qui l'a initiée **347**

8.4 Mécanique du muscle squelettique **348**

Un regard plus aigu sur l'adaptation : Muscles adaptés à la vitesse 349
Les muscles sont des groupes de fibres musculaires réunis par du tissu conjonctif et souvent attachés aux éléments squelettiques en paires antagonistes **349**
La force de contraction d'un muscle est variable **350**
Le nombre de fibres qui se contractent dans un muscle de vertébré dépend du nombre d'unités motrices recrutées **350**
La fréquence de stimulation peut influencer la force développée par chaque fibre musculaire squelettique de vertébré **351**
La sommation des secousses résulte d'une élévation soutenue du calcium cytosolique **352**
La force du muscle d'arthropode est contrôlée par la contraction graduelle au sein d'une unité motrice **353**
Il y a une longueur optimale du muscle pour laquelle la contraction produit une force maximale **353**
La force du muscle est transmise aux éléments du squelette lorsque la composante contractile étire et tend la composante élastique en série **355**
Les deux types fondamentaux de contraction sont la contraction isotonique et la contraction **355**
La vitesse de raccourcissement est en relation avec la charge **356**
Les squelettes comprennent les endosquelettes, les exosquelettes et les squelettes hydrostatiques **356**
Unités interactives des muscles squelettiques, tendons, squelettes et articulations forment des systèmes de leviers **357**
Les structures élastiques de stockage peuvent augmenter l'efficacité et la vitesse de la locomotion **357**

8.5 Métabolisme du muscle squelettique et types de fibres **358**
Les fibres musculaires ont des voies alternatives pour synthétiser de l'ATP **359**
La fatigue peut être d'origine musculaire ou centrale **361**

Une consommation accrue d'oxygène est nécessaire pendant la phase de récupération de l'exercice **362**
Bien que les muscles puissent accomplir un travail, une grande partie de l'énergie est dissipée sous forme de chaleur **362**
Il y a trois types de fibres musculaires squelettiques, qui diffèrent par les modalités d'hydrolyse et de synthèse de l'ATP **362**
Biologie moléculaire et génomique : Génétique de la famille des myosines 364
Les fibres musculaires s'adaptent en réponse à la demande **365**
Quels signaux déclenchent les changements dans la masse muscuclaire et le type de fibre ? **366**
8.6 Adaptations au vol **366**
Les contractions asynchrones des muscles sont caractérisées par une concentration sarcoplasmique de Ca^{2+} pratiquement constante **367**
8.7 Contrôle du mouvement moteur **368**
De multiples afférences influencent l'activité des unités motrices des vertébrés **368**
Les fuseaux neuromusculaires et les organes tendineux de Golgi fournissent l'information afférente essentielle pour le contrôle de l'activité des muscles squelettiques **370**
8.8 Muscle lisse et muscle cardiaque **373**
Les muscles lisse et cardiaque partagent quelques propriétés de base avec les muscles squelettiques **373**
Les cellules musculaires lisses sont petites et non striées **373**
Les cellules musculaires lisses sont activées par la phosphorylation de la myosine dépendante de Ca^{2+} **375**
Le muscle lisse phasique se contracte par salves d'activité ; le muscle lisse tonique maintient un niveau soutenu de contraction **376**
Le muscle lisse multiunitaire est neurogénique **377**
Les cellules du muscle lisse unitaire forment un syncytium fonctionnel **378**
Le muscle lisse unitaire est myogénique **378**
La gradation de la contraction du muscle lisse unitaire diffère considérablement de celle du muscle squelettique **379**
L'activité du muscle lisse peut être modifiée par le système nerveux autonome **379**
Le muscle lisse peut encore développer une certaine force quand il est étiré au-delà de sa longueur normale de relaxation **380**
Les muscles lisses sont lents et économiques, particulièrement ceux de types « à verrous » ou « à loquets » **381**
Le muscle cardiaque est strié, mais partage quelques caractéristiques avec le muscle lisse **382**
Faire des liens : Comment la physiologie du muscle contribue-t-elle à faire de l'organisme un tout ? 382
Résumé du chapitre **383**
Revue, synthèse et analyse **383**
Lectures suggérées **383**

Section IV : Auto-entretien

9 Systèmes circulatoires 385

9.1 Évolution de la circulation **385**
Les systèmes circulatoires ont évolué pour surmonter les limites de la diffusion **385**
Les systèmes circulatoires sont organisés autour de trois composants principaux : le fluide, la pompe et les vaisseaux **385**
Les systèmes circulatoires peuvent être ouverts ou fermés **386**
9.2 Fluides et cellules circulants **387**
Le plasma est un milieu aqueux contenant des ions inorganiques, des gaz et divers solutés organiques **387**
Les protéines plasmatiques sont impliquées dans beaucoup de fonctions du plasma **388**
Les complexes lipoprotéiques transportent des lipides énergétiques et structuraux pour les biosynthèses **389**
Les pigments respiratoires transportent l'oxygène **391**
Les érythrocytes servent principalement à transporter l'oxygène **391**
Pourquoi les érythrocytes des oiseaux et des mammifères sont-ils si différents ? **391**
Les hémoglobines et les érythrocytes assurent d'autres transports **392**
Les tissus hématopoïétiques remplacent continuellement les érythrocytes usés **392**
L'érythropoïèse des mammifères et probablement d'autres vertébrés est contrôlée par l'érythropoïétine émise par les reins **392**
Les leucocytes sont les éléments clés du système immunitaire des vertébrés **393**
Les thrombocytes et les plaquettes interviennent dans la formation des caillots (coagulation) **393**
9.3 Fluides circulants : hémostase **394**
Le spasme vasculaire réduit l'écoulement du sang dans un vaisseau endommagé **395**
Les plaquettes s'agrègent et, selon un mécanisme de feedback positif, mettent en place un clou plaquettaire **395**
Le déclenchement d'une chaîne de réactions et un feedback positif impliquant des facteurs de coagulation conduisent à la formation d'un caillot **395**
La cascade de la coagulation peut être déclenchée par la voie intrinsèque ou par la voie extrinsèque **397**
Pourquoi la coagulation est-elle si complexe chez les mammifères ? **397**
La fibrinolyse catalysée par la plasmine dissout les caillots et empêche la formation de caillots indésirables **398**
Les hémocytes et les protéines de l'hémolymphe assurent l'hémostase chez les arthropodes **399**
Un regard plus aigu sur l'adaptation : Vampires et médecine 400
9.4 Pompes circulatoires : évolution **400**
Le pompage peut être assuré par les flagelles, les muscles squelettiques extrinsèques, les pompes musculaires péristaltiques et les cœurs (pompes musculaires à chambre(s)) **400**
Beaucoup d'animaux ont un cœur principal secondé par des pompes auxiliaires **401**
Les cœurs systémiques des arthropodes sont localisés dorsalement et ont plusieurs ouvertures munies de valves **402**
Les cœurs systémiques de vertébrés ont évolué d'une structure à deux chambres à une structure à quatre chambres **402**
Les cœurs d'oiseaux et de mammifères sont des pompes duales **402**
Les valves cardiaques assurent que le sang s'écoule selon une direction donnée à travers le cœur **403**
Les parois du cœur des vertébrés renferment des faisceaux de fibres musculaires cardiaques reliées entre elles par des disques intercalaires **405**
9.5 Pompes circulatoires : activité électrique du cœur **406**
Les cellules pacemaker ont des canaux qui les amènent cycliquement au seuil de « mise à feu » **407**
Le nœud sinoatrial (sinusal) est le pacemaker normal du cœur de vertébré **407**
La propagation de l'excitation cardiaque est coordonnée de manière à assurer un pompage efficace **408**
Le potentiel d'action des cellules contractiles du myocarde a un plateau caractéristique **409**
L'entrée de Ca^{2+} du FEC induit une libération plus importante de Ca^{2+} du réticulum sarcoplasmique **409**
La longue période réfractaire rend impossible le tétanos du cœur **410**
9.6 Pompes circulatoires : mécanique du cœur et cycle cardiaque **412**
Les cœurs se contractent alternativement au cours des systoles pour se vider et se relâchent au cours des diastoles pour se remplir **412**
9.7 Pompes circulatoires : débit cardiaque et son contrôle **414**
Le débit cardiaque est le produit de la fréquence cardiaque et du volume d'éjection systolique **414**
Le rythme cardiaque dépend principalement du contrôle antagoniste que le système autonome exerce sur le nœud SA **415**
Le volume d'éjection systolique est déterminé par l'importance du retour veineux et par l'activité sympathique **416**
L'augmentation du volume télédiastolique entraîne celle du volume systolique **417**

La contractilité du cœur et le retour veineux sont augmentés par la stimulation sympathique **417**
Le cœur reçoit le sang nécessaire à son activité par la circulation coronaire **418**

9.8 Voies circulatoires et vaisseaux : hémodynamique et évolution **419**
Le débit sanguin est proportionnel au gradient de pression et varie en sens inverse de la résistance **419**
Comment le brachiosaure pompait-il le sang jusqu'à son cerveau ? **420**
Les liquides circulants transportent leur livraison en empruntant un système de ramifications disposées en parallèle, particulièrement dans les systèmes clos **421**
Les liquides circulants sont mus par la pression et peuvent transmettre une force utilisable **422**

9.9 Voies circulatoires et vaisseaux : circulation ouverte **422**

9.10 Voies circulatoires et vaisseaux : circulation fermée **425**
Organisations en parallèle et en série sont toutes deux importantes pour le reconditionnement du sang **425**
Le système circulatoire des vertébrés a évolué d'un circuit simple à deux circuits séparés **425**

Biologie moléculaire et génomique : De trois à quatre **428**

9.11 Vaisseaux sanguins : artères **429**
Les artères ont un grand diamètre avec une faible surface de section totale, stockent et libèrent de la pression pour un écoulement rapide du sang **429**
La pression artérielle moyenne est la principale force motrice responsable de l'écoulement du sang **432**

9.12 Vaisseaux sanguins : artérioles **432**
Les artérioles sont les vaisseaux les plus résistants et peuvent être dilatés ou contractés **432**
Le contrôle local (intrinsèque) du rayon artériolaire contribue au couplage du débit de sang et des besoins « personnels » des tissus **434**
Le contrôle extrinsèque sympathique du rayon artériolaire est important dans la régulation du débit sanguin durant l'activité et dans celle de la pression artérielle **435**
Le centre de contrôle cardio-vasculaire médullaire, d'autres régions du cerveau et des hormones régulent le débit sanguin et la pression **437**

9.13 Vaisseaux sanguins : capillaires **437**
L'anatomie des capillaires augmente la vitesse de diffusion en minimisant la distance ΔX tout en maximalisant la surface A et le coefficient de diffusion D de la loi de Fick **437**
La composition du sang et la régulation de la perfusion augmentent les gradients de concentration ΔC capillaire-tissu **439**
L'anatomie des capillaires augmente le temps de diffusion en ralentissant l'écoulement du sang en raison d'une surface de section totale élevée **441**
Le liquide interstitiel est un intermédiaire passif entre le sang et les cellules **442**
Le transport de masse à travers la paroi capillaire est important pour la distribution du liquide extracellulaire **442**

9.14 Vaisseaux sanguins : système lymphatique **444**
Le système lymphatique est une voie accessoire de circulation par laquelle le liquide interstitiel peut retourner au sang **444**
Le système lymphatique est important pour la fonction immunitaire et le transport des lipides **445**

9.15 Vaisseaux sanguins : veinules et veines **445**
Les veines constituent un réservoir de sang et sont des voies de retour vers le cœur **445**
Le retour veineux est influencé par un certain nombre de facteurs extrinsèques **446**

9.16 Fonction cardiovasculaire intégrée **448**
Le système cardiovasculaire a deux priorités, le transport des gaz et de la chaleur et la régulation de la pression artérielle **448**
Le transport des gaz et la pression artérielle sont contrôlés par des senseurs artériels et en partie par le centre de contrôle cardiovasculaire **449**
Le baroréflexe est le mécanisme le plus important dans la régulation à court terme de la pression sanguine au repos ou lors d'une activité faible **449**
La régulation du transport des gaz et celle de la pression sanguine sont coordonnées durant l'activité locomotrice par les centres cérébraux supérieurs **450**
La régulation de la pression artérielle doit intégrer à la fois des influences à court terme et à long terme **453**

Faire des liens : Comment la circulation contribue-t-elle à faire de l'organisme un tout ? **455**
Résumé du chapitre **455**
Revue, synthèse et analyse **456**
Lectures suggérées **457**

10 Systèmes de défense **458**

10.1 Évolution des systèmes de défense **458**
Les défenses des animaux sont ciblées sur les dangers externes, mais aussi internes comme les bactéries, les virus et les parasites pathogènes ainsi que le cancer **459**
Les réponses immunitaires peuvent être innées ou acquises **459**
Les réponses immunitaires utilisent des récepteurs qui reconnaissent des patterns pour faire la distinction entre le « soi » et le « non-soi » **460**
Les cellules immunitaires communiquent par l'intermédiaire de cytokines ou par contact direct **460**
Certains animaux acquièrent, par leur comportement, des facteurs de défense appartenant à d'autres organismes **460**

10.2 Systèmes immunitaires innés des invertébrés **461**
Les tissus-barrières dressent la première ligne de défense, mettant en jeu des mécanismes passifs et actifs **461**
Les cellules phagocytaires et les réponses inflammatoires constituent l'essentiel des secondes lignes de défense à médiation cellulaire **461**
Les peptides antimicrobiens et autres peptides des tissus-barrières et des cellules immunitaires constituent des secondes lignes de défense non cellulaires **463**
Les opsonines sont des protéines qui « marquent » les envahisseurs afin que les cellules phagocytaires puissent les détruire **463**

10.3 Systèmes immunitaires des vertébrés : vue d'ensemble **464**
Les réponses immunitaires acquises sont contrôlées par des systèmes de feedback comprenant des senseurs (détecteurs), des intégrateurs et des effecteurs qui sont principalement des leucocytes et des protéines **464**
Les leucocytes de l'immunité innée et acquise sont présents dans la circulation ou localisés dans les tissus **464**

10.4 Immunité innée des mammifères **465**
Les tissus-barrières dressent des obstacles passifs et disposent de mécanismes actifs pour tuer ou écarter les envahisseurs **466**
L'inflammation est en partie déclenchée par l'histamine émise par les mastocytes **467**
Le système du complément perce des trous directement dans les micro-organismes, agit comme opsonines, travaille avec les anticorps et stimule l'inflammation **469**
Les anti-inflammatoires non stéroïdiens (AINS) et les glucocorticoïdes suppriment la réponse inflammatoire **470**
Les cellules natural killer détruisent les cellules infectées par des virus et les cellules cancéreuses dès le premier contact **471**
L'interféron inhibe transitoirement la multiplication des virus dans la plupart des cellules **471**

10.5 Immunité acquise des mammifères : vue d'ensemble **472**
L'immunité acquise comprend des réponses médiées par les anticorps et par des cellules **472**
Les tissus lymphoïdes sont les sites de stockage, de production et/ou de maturation des lymphocytes **472**
Un antigène induit une réponse immunitaire dirigée contre lui-même **473**

10.6 Immunité acquise des mammifères : lymphocytes B **474**
Les antigènes auxquels les cellules B répondent peuvent être T-indépendants ou T-dépendants **474**
Les antigènes stimulent la transformation des lymphocytes B en plasmocytes sécréteurs d'anticorps **474**
Les anticorps ont la forme de Y et sont classés en fonction des propriétés de leur tige (région caudale) **474**
Les anticorps amplifient l'intervention des composants de l'immunité innée pour assurer la destruction de l'antigène **475**
La sélection clonale rend compte de la spécificité des anticorps produits **476**
Les clones sélectionnés se différencient en plasmocytes et cellules à mémoire quiescentes **476**
Le vaste répertoire des cellules B s'édifie par recombinaison d'un petit jeu de fragments géniques **479**
L'immunité active est autogénérée, l'immunité passive est « transférée » **480**

10.7 Immunité acquise des mammiferes : lymphocytes T 480
Les lymphocytes T interagissent directement avec leurs cibles et les cellules effectrices via des immunosynapses 480
Les trois types de cellules T sont les cellules T cytotoxiques, les cellules T helper et les cellules T régulatrices 480
Les lymphocytes T cytotoxiques sécrètent des substances qui détruisent les cellules cibles 481
Les lymphocytes T helper sécrètent des substances qui amplifient l'activité des autres cellules immunitaires 482
Les lymphocytes T répondent seulement aux antigènes qui leur sont présentés par des cellules présentatrices 482
Le complexe majeur d'histocompatibilité (CMH) code pour les antigènes du soi 483
Le système immunitaire est normalement tolérant aux antigènes du soi 485
La surveillance immunitaire contre les cellules cancéreuses repose sur les interactions des cellules immunitaires et de l'interféron 486
Une boucle régulatrice s'établit entre le système immunitaire et les systèmes nerveux et endocrine 488

10.8 Immunité acquise chez d'autres animaux 489
Comment le système immunitaire acquis est-il apparu chez les vertébrés à mâchoires ? 489
Les requins génèrent des cellules B et T par recombinaison de fragments de gènes plus nombreux, mais moins divers que chez les mammifères 489
Les lymphocytes des lamproies brassent d'anciens gènes PRR pour générer des récepteurs variables et des protéines anticorps-like 489
Certains arthropodes et mollusques ont des mécanismes de l'immunité qui ressemblent aux processus acquis des vertébrés 489

Biologie moléculaire et génomique : Une origine accidentelle pour l'immunité acquise ? 490

Faire des liens : Comment les systèmes de défense contribuent-ils à faire du corps un tout 491

Résumé du chapitre 491
Revue, synthèse et analyse 492
Lectures suggérées 492

11 Systèmes respiratoires 493

11.1 Demandes en gaz : problèmes généraux et solutions évolutives 493
La respiration externe implique au plus quatre étapes majeures de transport et d'échange 493
La diffusion des gaz suit la loi de Fick sur les gradients de pression partielle 494
Les processus de la respiration externe doivent répondre aux contraintes de taille, de métabolisme et d'habitat 496
L'échange de gaz peut être amplifié par les organes respiratoires, le transport de masse et les protéines favorisant la diffusion 497
La respiration est une forme de transport (mouvement) de masse qui peut être tidale ou à flux unidirectionnel 498

11.2 Animaux à respiration aquatique 498
L'eau est un milieu plus difficile que l'air pour l'échange de gaz 498
Les limitations de la diffusion dans l'eau sont maîtrisées par les branchies et autres surfaces externes fines, la circulation interne et la respiration par flux unidirectionnel 499
Les muscles respiratoires dans l'eau provoquent un transport rapide et souvent un flux unidirectionnel 501
L'écoulement du sang à contre-courant augmente les gradients de pression des gaz chez les poissons 502
Les systèmes respiratoires aquatiques peuvent assurer de nombreuses fonctions non respiratoires 502

11.3 Respiration aérienne : vue d'ensemble et cas des invertébrés 502
Les animaux à respiration aérienne ont des surfaces d'échange et des mécanismes de ventilation moins efficaces et leurs surfaces doivent être protégées de la dessiccation 502
Les limaces terrestres et les escargots utilisent le tégument, le tissu du manteau ou des poumons 503
Les arachnides utilisent des poumons en livre ou des trachées 503
Chez les insectes, des tubes internes remplis d'air — trachées — amènent directement l'oxygène aux tissus 504

11.4 Respiration aérienne : cas des vertébrés 504

Challenges et controverses : Pourquoi n'y a-t-il pas de grands insectes ? 505

Les premiers vertébrés à respiration aérienne étaient bimodaux 505
Les poumons de grenouille sont simples ou avec peu de replis internes et se gonflent par pression positive 506
Les reptiles et les mammifères ont des systèmes respiratoires qui vont de chambres simples à des chambres compartimentées plus élaborées qui se remplissent par pression négative 507
Les voies aériennes des mammifères aboutissent aux alvéoles, qui sont impliquées à la fois dans la ventilation et dans l'échange de gaz 508
Un sac pleural sépare chaque poumon de la paroi thoracique 510
Les poumons des mammifères se gonflent et se dégonflent de façon tidale suite à des changements cycliques de la pression intra-alvéolaire générés indirectement par les muscles respiratoires 510
La ventilation et l'échange de gaz sont séparés dans le système respiratoire des oiseaux en raison de la présence de sacs aériens et de parabronches avec des capillaires aériens 511
L'écoulement unidirectionnel de l'air et la circulation à courant croisé du sang optimisent l'échange de gaz chez les oiseaux 514
Les systèmes respiratoires aériens peuvent assurer de nombreuses fonctions non respiratoires 515

11.5 Respiration : mécanique respiratoire des mammifères 517
Les relations entre les pressions atmosphérique, intra-alvéolaire et intrapleurale sont importantes dans la mécanique respiratoire des mammifères 517
Les poumons sont normalement distendus pour remplir la cavité thoracique qui est plus grande 517
Les pressions intrapleurale et pulmonaire décroissent au cours de l'inspiration et augmentent au cours de l'expiration 519
Des désordres respiratoires augmentent souvent la résistance des voies aériennes 519
L'élasticité des poumons de mammifères dépend du tissu conjonctif et de la tension de surface des alvéoles qui est réduite par le surfactant 520

11.6 Respiration : volumes pulmonaires des mammifères 521
Des variations dans le volume des poumons sont importantes pour analyser les différents efforts respiratoires, les états pathologiques, les capacités d'activité aérobie et les différences entre espèces 521
La ventilation alvéolaire est plus petite que la ventilation pulmonaire en raison de l'existence d'un espace mort 523

11.7 Respiration : animaux à respiration par flux unidirectionnel versus tidale 526
Les volumes d'espace mort sont moins importants chez les poissons, mais plus élevés chez les oiseaux, comparés aux mammifères 526
Le travail respiratoire normal requiert aussi peu que 2 % de dépense énergétique totale chez certains mammifères, mais jusqu'à 50 % chez certains poissons 527
La ventilation à flux unidirectionnel assure une capture plus importante d'oxygène que la ventilation tidale 527

11.8 Échanges gazeux au niveau des organes respiratoires des vertébrés et des tissus du corps 527
L'air pulmonaire a une plus faible pression partielle d'oxygène que l'air atmosphérique 527
O_2 entre dans les capillaires pulmonaires ou branchiaux et CO_2/HCO_3^- les quittent en suivant les gradients de pression partielle ou les gradients de concentration 529
D'autres facteurs que le gradient de pression partielle influencent la vitesse du transfert de gaz 529
L'échange de gaz à travers les capillaires systémiques se réalise aussi dans le sens des gradients de pression partielle 530

11.9 Transport circulatoire et échange de gaz 530
Dans de nombreux systèmes circulatoires, la plus grande partie de O_2 est transportée sous forme liée à des hémoglobines, hémocyanines et autres pigments respiratoires contenant un métal 530

Un regard plus aigu sur l'adaptation : La vie dans le froid : les poissons de glace sans hémoglobine 532

La myoglobine stocke l'oxygène dans les muscles aérobies et peut faciliter sa diffusion du sang aux mitochondries 533
Les neurones contiennent de la neuroglobine et les fibroblastes de la cytoglobine 533
La P_{O_2} est le principal facteur déterminant le pourcentage de saturation de l'hémoglobine 533
La coopérativité entre les sous-unités d'hémoglobine permet une libération efficace d'oxygène 533

L'adaptation évolutive se traduit par des valeurs différentes de la P_{50} **535**
En agissant comme des sites de stockage, les pigments respiratoires favorisent le transfert net de O_2 entre les surfaces respiratoires et le liquide circulant **536**
L'augmentation du CO_2, l'acidité, la température et les phosphates organiques déplacent la courbe de dissociation O_2-Hb vers la droite, favorisant la décharge **537**
Le remplissage de la vessie gazeuse est favorisé par l'effet Root **539**
Le CO_2 est en grande partie transporté dans le sang sous forme de bicarbonate **540**
Des états respiratoires variés sont caractérisés par des niveaux anormaux de gaz dans le sang **542**
Des états respiratoires inhabituels comme l'apnée ne sont pas nécessairement pathologiques **543**

Un regard plus aigu sur l'adaptation : Voler à haute altitude et plonger à de grandes profondeurs 544

11.10 Contrôle de la respiration **546**
Les spiracles qui contrôlent la ventilation trachéale des insectes sont régulés intrinsèquement et extrinsèquement pour régler à la fois l'échange de gaz et l'évaporation **546**
Les contrôles extrinsèque et intrinsèque s'exercent sur la musculature lisse des voies aériennes des mammifères et des artérioles pour optimiser le couplage entre ventilation et perfusion **546**
Les centres respiratoires du tronc cérébral des vertébrés génèrent le rythme respiratoire **547**

Biologie moléculaire et génomique : HIF à la rescousse 549

L'importance de la ventilation est ajustée en réponse à trois facteurs chimiques : P_{O_2}, P_{CO_2} et H^+ **550**
Le contrôle par feedback des gaz du sang et de H^+ est à la fois périphérique et central **550**
Une diminution de P_{O_2} artérielle augmente la ventilation plus fortement chez les poissons que chez les animaux à respiration aérienne **550**
Le dioxyde de carbone — générateur de H^+ dans le cerveau — est normalement le régulateur principal de la ventilation des organismes à respiration aérienne **551**
Des ajustements de la ventilation en réponse à des variations dans les concentrations artérielles de H^+ sont importants pour l'équilibre acido-basique **553**
L'activité augmente profondément la ventilation, probablement en raison de mécanismes anticipatoires **553**

Faire des liens : Comment les systèmes respiratoires contribuent-ils à faire du corps un tout ? 554

Résumé du chapitre **554**
Revue, synthèse et analyse **555**
Lectures suggérées **556**

12 Systèmes excréteurs 557

12.1 Évolution des systèmes excréteurs **557**
L'excrétion sélective est cruciale pour l'homéostasie du liquide interne et implique plusieurs systèmes **557**
Le métabolisme azoté crée des stress particuliers et génère trois produits terminaux majeurs : ammoniac, urée et acide urique **558**
Les organes excréteurs ont des épithéliums de transport qui, typiquement, utilisent les ATPases Na^+/K^+ **561**

12.2 Organes excréteurs rénaux : vue d'ensemble **563**
Les tubules rénaux produisent l'urine par des processus de filtration, de sécrétion, de réabsorption et d'osmoconcentration **563**
Les principaux organes rénaux sont les protonéphridies, les métanéphridies et néphrons (méso et métanéphrons) et les tubules de Malpighi **563**

Un regard plus aigu sur l'adaptation : Longévité des oiseaux : débrouiller le mystère 564

12.3 Tubules de Malpighi des insectes **566**
Les tubules de Malpighi initient l'excrétion par une sécrétion d'ion qui entraîne l'osmose **566**
Les tubules et le proctodeum modifient le fluide luminal par sécrétion et réabsorption spécifiques **567**
Pourquoi n'y a-t-il pratiquement pas d'insectes marins ? **568**
L'excrétion des insectes est régulée par des hormones diurétiques et antidiurétiques **568**

12.4 Systèmes urinaires des vertébrés et organes extra-rénaux **569**
Les reins des vertébrés élaborent l'urine ; le reste du système urinaire comprend des conduits qui acheminent l'urine vers la vessie ou la région terminale du tractus digestif **569**
Le néphron est l'unité fonctionnelle du rein des vertébrés, assurant trois ou quatre processus rénaux de base **571**
Les poissons élasmobranches retiennent l'urée et la triméthylamine oxyde et impliquent les branchies, les reins et les glandes rectales dans l'excrétion et la rétention **572**
Les poissons marins osseux utilisent les branchies pour la plus grande partie des processus d'excrétion et de rétention **572**
Les poissons osseux d'eau douce excrètent l'eau par les reins et utilisent les branchies pour éliminer les déchets et récupérer les sels **573**
Les vertébrés terrestres ont évolué de nouveaux mécanismes rénaux et extrarénaux pour maintenir une « mer intérieure » **574**
Les amphibiens utilisent reins et vessies pour l'excrétion et la rétention **574**
Les reptiles non aviaires utilisent des reins semblables à ceux des amphibiens, les régions postérieures du tractus digestif et (chez les espèces marines et du désert) des glandes à sels pour l'excrétion et la rétention **574**
Les oiseaux ont des reins à néphrons de types reptilien et mammalien, mais aussi des régions digestives postérieures et (les espèces marines) des glandes à sels pour l'excrétion et la rétention **574**

12.5 Système urinaire des mammifères : vue d'ensemble et filtration glomérulaire **576**
Les reins des mammifères (comme ceux des oiseaux) ont des néphrons corticaux et juxtamédullaires **576**
La membrane glomérulaire est composée de trois couches qui forment un fin tamis moléculaire **577**
La pression du sang dans les capillaires glomérulaires est la principale force responsable de l'ultrafiltration glomérulaire **579**
Des changements du DFG résultent principalement de modifications de la pression du sang dans les capillaires glomérulaires **579**
Le DFG peut être influencé par des changements dans le coefficient de filtration **582**

12.6 Reins des mammifères : réabsorption tubulaire **583**
La réabsorption tubulaire, qui implique des transports transépithéliaux passifs et actifs, est considérable, hautement sélective et variable **583**
L'absorption du sodium est essentielle pour la réabsorption des nutriments, de Cl^- et H_2O et pour la régulation de l'osmolarité et du volume du FEC **584**
Le glucose et les acides aminés sont réabsorbés par un transport actif secondaire dépendant de Na^+ **585**
À l'exception de Na^+, les substances activement réabsorbées présentent une limite ou maximum tubulaire **585**
La réabsorption du glucose n'est pas régulée par les reins et le T_m est dépassé dans le diabète **586**
La réabsorption des phosphates (PO_4^{3-}) est régulée par les reins **586**
En règle générale, les produits de déchet, à l'exception de l'urée, ne sont pas réabsorbés **586**
Le système rénine-angiotensine-aldostérone stimule la réabsorption de Na^+ dans les tubules distaux et les tubes collecteurs, élève la pression du sang et stimule la soif et la faim de sel **587**
Les peptides natriurétiques auriculaire et cérébral ont une action antagoniste de celle du SRAA, inhibant la réabsorption de Na^+ et faisant baisser la pression artérielle **589**

12.7 Reins des mammifères : sécrétion tubulaire **589**
La sécrétion des ions hydrogène est importante pour l'équilibre acido-basique **589**
La sécrétion de potassium est contrôlée par l'aldostérone **589**
La sécrétion d'anions et de cations organiques contribue à éliminer des composés étrangers du corps **592**
La clairance plasmatique est le volume de plasma débarrassé d'une substance particulière par minute **592**

12.8 Reins des mammifères : osmoconcentration **593**
La capacité d'excréter une urine de concentrations différentes varie selon les espèces et dépend de l'état d'hydratation **593**
Le gradient osmotique vertical est établi par l'effet multiplicateur du contre-courant **594**
La réabsorption variable d'H_2O, contrôlée par la vasopressine (ou ADH, hormone antidiurétique), intervient dans les segments tubulaires terminaux du néphron **597**
L'échange à contre-courant dans les vasa recta conserve le gradient osmotique vertical médullaire **598**
Le recyclage passif de l'urée dans la médulla rénale contribue à son hypertonicité **599**

Des différences dans les capacités d'osmoconcentration des espèces dépendent de l'anatomie des néphrons et des taux métaboliques **601**

Challenges et controverses : Le mystère intérieur ? 603

12.9 Système urinaire des mammifères : stockage dans la vessie et miction **605**

L'urine est temporairement stockée dans la vessie qui se vide au cours de la miction **605**

Biologie moléculaire et génomique : Survivre au sel et à l'urée : osmolytes organiques et régulation génique 606

12.10 Pathologies rénales **607**

Les pathologies rénales sont diverses et ont un large éventail de conséquences **607**

Faire des liens : Comment les systèmes excréteurs contribuent-ils à faire de l'organisme un tout ? 609

Résumé du chapitre **609**

Revue, synthèse et analyse **610**

Lectures suggérées **610**

13 Équilibre hydrique et acido-basique 612

13.1 Introduction **612**

Pour que l'équilibre soit maintenu, les entrées doivent être égales aux sorties **612**

L'eau du corps est distribuée entre les compartiments liquidiens intra- et extracellulaires **613**

Un regard plus aigu sur l'adaptation : La solution sucrée à la dessiccation 614

Chez les vertébrés, le plasma et le liquide interstitiel sont similaires en composition, mais le FEC et le FIC sont nettement différents chez tous les animaux **615**

13.2 Équilibre osmotique et du volume : vue d'ensemble et organismes osmoconformes **616**

Les problèmes osmotiques qui menacent les cellules et les animaux comprennent la salinité, l'évaporation, l'ingestion, la congélation et certaines pathologies **616**

Les animaux ont sélectionné deux stratégies pour faire face aux variations osmotiques : l'osmoconformité et l'osmorégulation **617**

Les osmoconformeurs mettent à profit des osmolytes organiques compatibles et neutralisants dans leurs cellules **617**

Les osmoconformeurs stricts comprennent la majorité des invertébrés marins et les myxines **620**

Les organismes osmoconformes hypo-ioniques comprennent les chondrichtyens, les coelacanthes marins et certains arthropodes **621**

Un regard plus aigu sur l'adaptation : La vie au sommet 622

13.3 Équilibre osmotique et du volume : osmorégulateurs **624**

Les régulateurs hypo-osmotiques comprennent la plupart des vertébrés marins et certains arthropodes **624**

Les osmorégulateurs hypo-osmotiques utilisent des épithéliums de transport spéciaux pour éliminer l'excès de sel **624**

Biologie moléculaire et génomique : Un ver dans l'eau de mer 624

Certains vertébrés osmorégulateurs ont de hauts niveaux d'osmolytes organiques **625**

Pourquoi la plupart des vertébrés marins sont-ils hypo-osmotiques ? **626**

La régulation hyperosmotique est trouvée chez tous les animaux d'eau douce **626**

Certains animaux comme les saumons alternent entre différents modes d'adaptation osmotique **626**

Beaucoup d'animaux terrestres osmorégulent face à une disponibilité faible en eau et en sel **627**

13.4 Équilibre osmotique et du volume chez les mammifères **628**

L'équilibre hydrique est maintenu par la régulation du volume et de l'osmolarité du FEC **628**

Le contrôle de l'osmolarité du FEC prévient les changements dans le volume du FIC susceptibles d'être entraînés par l'hyper ou l'hypotonicité **628**

Le contrôle du volume du FEC est important pour la régulation à long terme de la pression artérielle **630**

L'équilibre hydrique dépend des entrées par la nourriture, la boisson et le métabolisme et des sorties *via* l'urine, les fèces et les pertes cutanées et respiratoires insensibles et sensibles **630**

L'équilibre hydrique est régulé principalement par les reins et la soif **631**

L'équilibre du sel est principalement régulé par les reins et la faim de sel **632**

Au cours du choc hémorragique, les fonctions circulatoires et l'équilibre hydrique sont régulés de façon coordonnée **634**

13.5 Équilibre acido-basique : concepts généraux **636**

Les acides libèrent des ions hydrogène libres tandis que les bases les acceptent **636**

Le pH est utilisé pour exprimer la concentration de l'ion hydrogène **637**

Des fluctuations de $[H^+]$ altèrent l'activité des nerfs, des enzymes et de K^+ **638**

Les ions hydrogène sont continuellement ajoutés aux fluides internes par les activités métaboliques **638**

13.6 Régulation du pH : les tampons **639**

Les systèmes tampon chimiques constituent la première ligne de défense contre les variations de $[H^+]$ en se liant ou en libérant des ions H^+ libres **639**

Le système tampon $CO_2(H_2CO_3)$–HCO_3^- est le tampon primordial du FEC pour les acides autres que les acides carboniques **640**

Le système tampon des peptides et des protéines, incluant l'hémoglobine des érythrocytes est principalement important intracellulairement **641**

Le système tampon phosphate est important dans le FIC et l'urine **642**

Les tampons sont un mécanisme temporaire parce qu'ils n'éliminent pas l'excès de $[H^+]$ **642**

13.7 Régulation du pH : respiration et excrétion **642**

Les systèmes respiratoires constituent une seconde ligne de défense qui régule $[H^+]$ par des ajustements de la ventilation **642**

Les systèmes excréteurs représentent une troisième ligne de défense puissante qui contribue à l'équilibre acido-basique en contrôlant à la fois $[H^+]$ et $[HCO_3^-]$ du FEC **643**

13.8 Déséquilibres acido-basiques : perturbations d'origine respiratoire, environnementale et métabolique **647**

L'acidose respiratoire a pour origine une augmentation de $[CO_2]$ **647**

L'alcalose respiratoire a habituellement pour origine une diminution de $[CO_2]$ **647**

L'acidose métabolique est associée à une diminution de $[HCO_3^-]$ plasmatique **649**

L'alcalose métabolique est associée à une élévation de $[HCO_3^-]$ **650**

L'acidose environnementale provient d'augmentations naturelles ou dues aux activités humaines de $[CO_2]$ et d'acide sulfurique dans le milieu extérieur **650**

L'alcalose environnementale s'installe avec les minéraux basiques **651**

Faire des liens : Comment la régulation hydrique et acido-basique contribue-t-elle à faire de l'organisme un tout ? 651

Résumé du chapitre **652**

Revue, synthèse et analyse **653**

Lectures suggérées **653**

14 Les systèmes digestifs 654

14.1 Introduction : stratégies de nutrition et évolution **654**

La digestion animale a évolué d'un processus intracellulaire à un processus extracellulaire se déroulant dans un sac ou un tube connecté à l'environnement **654**

Les animaux peuvent être classés en fonction de leurs modalités de nutrition **655**

14.2 Aspects généraux de la digestion **656**

Les systèmes digestifs assurent quatre processus fondamentaux **656**

Les systèmes digestifs sont structurés autour du tube ou tractus digestif et des organes digestifs accessoires **658**

Certains muscles lisses des tractus digestifs ont une activité autonome **660**

La régulation des fonctions digestives dépend de facteurs synergiques agissant à la fois de façon intrinsèque et extrinsèque **660**

14.3 Bouche **662**

La salive contribue à la mastication, mais joue un rôle plus important en lubrifiant les bols alimentaires avant leur déglutition **664**

Le niveau continu et bas de la sécrétion salivaire peut être augmenté par des réflexes simples ou conditionnés **665**

La digestion dans la bouche est minimale **666**

14.4 Pharynx, œsophage et jabot **666**

La déglutition chez les vertébrés se déroule selon un réflexe programmé du type tout-ou-rien **666**

Durant l'étape oropharyngienne de la déglutition, la nourriture est dirigée vers l'œsophage et empêchée de faire fausse route **667**
L'œsophage est un tube musculeux dont chaque extrémité est pourvue d'un sphincter **667**
Les ondes péristaltiques font progresser le bol alimentaire dans l'œsophage **668**
Le sphincter gastro-œsophagien s'oppose au reflux du contenu gastrique **668**
La sécrétion œsophagienne est uniquement protectrice **668**
Le jabot est une partie modifiée de l'œsophage qui joue principalement le rôle d'organe de stockage **668**
Challenges et controverses : Réchauffement global et rumen 669
14.5 Estomac ou tube digestif moyen (midgut) **670**
La digestion dans le midgut de nombreux insectes est aidée par les membranes péritrophiques et les chambres de filtration **670**
L'estomac des vertébrés stocke la nourriture, commence la digestion des protéines et forme le chyme **670**
Le remplissage gastrique implique la relaxation réceptive **671**
Le stockage gastrique prend place dans le corps de l'estomac **671**
Le brassage gastrique se déroule dans l'antrum **671**
L'évacuation gastrique est largement contrôlée par des facteurs du duodénum **671**
Évacuation et stress peuvent influencer la motilité gastrique **674**
Le vomissement est provoqué par les muscles respiratoires et non par l'estomac **674**
Le suc digestif gastrique est sécrété par des glandes localisées à la base des cryptes de l'estomac **674**
La pepsine, issue de l'activation du pepsinogène, commence la digestion des protéines **677**
Le mucus gastrique est protecteur **678**
Le contrôle de la sécrétion gastrique se déroule en trois phases **678**
La sécrétion gastrique diminue au fur et à mesure que l'estomac se vide dans l'intestin **679**
La paroi de l'estomac est protégée des sécrétions gastriques par la barrière muqueuse **679**
La digestion des glucides se poursuit dans le corps de l'estomac et celle des protéines débute dans l'antrum **680**
Le proventricule et le gésier commencent le processus de digestion chez les oiseaux et chez les insectes **681**
14.6 Organes digestifs accessoires : pancréas, foie, vésicule biliaire, corps gras **682**
L'(hépato)pancréas est une combinaison de tissu exocrine et de tissu endocrine **682**
Le pancréas exocrine sécrète des enzymes digestives et un fluide aqueux alcalin **682**
La sécrétion exocrine pancréatique est régulée par des hormones afin de maintenir la neutralité du contenu duodénal et optimiser la digestion **684**
Le foie des vertébrés assure des fonctions importantes, incluant la production de la bile, le traitement des nutriments et la détoxification **685**
Les lobules du foie sont délimités par des voies vasculaires et biliaires **685**
La bile est sécrétée en continu par le foie et est déviée vers la vésicule biliaire entre les repas **686**
Les sels biliaires sont recyclés à travers la circulation entéro-hépatique **686**
Les sels biliaires facilitent la digestion et l'absorption des lipides grâce à leur action détergente et à la formation de micelles, respectivement **686**
Biliverdine et bilirubine sont des produits de déchet de l'hémoglobine excrétés dans la bile **688**
Le corps gras des insectes joue un rôle majeur dans le métabolisme intermédiaire et est le centre de stockage des nutriments et des réserves énergétiques **688**
Un frelon activé par le soleil **690**
14.7 Petit intestin **690**
La paroi du tractus digestif comprend quatre couches : la muqueuse, la sous-muqueuse, la musculeuse externe et la séreuse **690**
Les contractions segmentaires brassent et font lentement progresser le chyme **692**
Le complexe moteur migrant parcourt l'intestin entre les repas **693**
La jonction iléo-cæcale empêche la contamination du petit intestin par les bactéries du colon **693**
Les sécrétions du petit intestin ne contiennent pas d'enzymes digestives **694**
Les enzymes du petit intestin complètent le processus de digestion au niveau de la membrane de la bordure en brosse **694**
Le petit intestin est remarquablement adapté à son rôle primordial dans l'absorption **694**
La muqueuse intestinale est soumise à un renouvellement permanent et rapide **695**
L'absorption active de Na^+ entraîne l'absorption passive de H_2O **696**
Les produits absorbables de nature glucidique et protéique sont absorbés par transport actif secondaire et passent dans le sang **696**
L'absorption des vitamines est largement passive **699**
La plupart des nutriments absorbés sont immédiatement dirigés vers le foie pour y être traités **699**
L'absorption extensive par le petit intestin suit le rythme de la sécrétion **699**
L'équilibre biochimique entre l'estomac, le pancréas et le petit intestin est normalement maintenu **701**
La diarrhée entraîne la perte d'eau et d'électrolytes **701**
14.8 Hindgut/gros intestin **701**
Le hindgut des insectes transporte activement les nutriments et peut loger des symbiontes **701**
Le hindgut des vertébrés ou gros intestin comprend le côlon, le cæcum et le rectum ou cloaque **702**
Le gros intestin sert de site temporaire de stockage pour les excrétas, est impliqué dans l'équilibre des liquides et des électrolytes et abrite des micro-organismes pour la fermentation et la production d'acides gras volatiles **702**
Biologie moléculaire et génomique : Big bugs have little bugs... 702
La composition du régime alimentaire gouverne la variation de structure du gros intestin **703**
Les contractions haustrales prolongent la rétention des digesta **703**
La fermentation postgastrique n'est pas aussi efficace que la fermentation prégastrique pour l'obtention de nutriments **704**
Les mouvements de masse propulsent le contenu du côlon sur de longues distances **704**
Les fèces sont éliminées par le jeu du réflexe de défécation **704**
La sécrétion du gros intestin est par nature protectrice **705**
Le gros intestin convertit le contenu luminal en fèces **705**
14.9 Digestion des Ruminants **705**
Le rumen est divisé en compartiments séparés **705**
L'abomasum est fonctionnellement similaire à l'estomac des non-ruminants **707**
La motilité de l'estomac des ruminants est principalement régulée par des mécanismes réflexes du système nerveux central **707**
La rumination comprend la régurgitation, la remastication et la redéglutition de l'ingesta **707**
L'environnement du rumen favorise la croissance des micro-organismes anaérobies **707**
Les nutriments de l'hôte ruminant sont générés par les microbes anaérobies **708**
Les micro-organismes du rumen synthétisent des vitamines utiles à leur hôte et détoxifient certaines toxines ingérées **710**
Certains ruminants sélectionnent ce qu'ils mangent alors que d'autres broutent simplement le fourrage disponible **710**
14.10 Vue d'ensemble des hormones gastro-intestinales **711**
Faire des liens : Comment les systèmes digestifs contribuent-ils à faire de l'organisme un tout ? 712
Résumé du chapitre **712**
Revue, synthèse et analyse **713**
Lectures suggérées **714**

15 Équilibre énergétique et physiologie thermique **715**
15.1 Introduction : thermodynamique et vie **715**
La vie suit les lois de la thermodynamique **715**
Pour compenser l'entropie, les animaux ont besoin d'un apport énergétique sous forme alimentaire dont la majeure partie est finalement convertie en dégagement de chaleur **716**
15.2 Équilibre énergétique : principes généraux **717**

Les apports énergétiques doivent compenser exactement les dépenses énergétiques qui sont mesurées et définies comme taux métaboliques basaux, activité, thermogenèse induite par l'alimentation et production **717**
L'énergie de production détermine la balance énergétique nette **719**
TMB et TMS sont en partie régulés par les hormones thyroïdiennes **720**
TMB et TMS sont mis à l'échelle avec la masse corporelle **720**
Une augmentation de l'activité musculaire est le facteur le plus déterminant de l'élévation du taux métabolique comme l'indique la portée métabolique **720**

Challenges et controverses : Une échelle universelle pour la vie ? 722
La thermogenèse induite par l'alimentation intervient après la prise de nourriture chez la plupart des animaux **722**

15.3 Équilibre énergétique : régulation **724**
Certains animaux adultes maintiennent une balance énergétique neutre sur le long terme alors que d'autres ont des périodes de balance positive ou négative régulées **724**
La prise de nourriture des mammifères est contrôlée principalement par l'hypothalamus en réponse à de nombreux signaux afférents **724**
La leptine et l'insuline sont les signaux de l'équilibre énergétique sur le long terme **725**

Biologie moléculaire et génomique : À la découverte du gène de l'obésité 726
Les effecteurs de l'équilibre énergétique sont des mécanismes de régulation de la prise alimentaire et des dépenses **728**
Des points de consigne de l'équilibre énergétique différents entre les espèces conduisent à des adaptations évolutives à différents apports alimentaires **729**

15.4 Physiologie thermique : principes généraux **730**
La température affecte la vitesse des réactions chimiques et dénature les macromolécules **730**
Les biomolécules peuvent être modifiées pour fonctionner de façon optimale à différentes températures **731**
Les stratégies d'adaptation thermique des animaux dépendent de leur source primaire de chaleur **733**
L'échange de chaleur entre le corps et l'environnement s'effectue par radiation, conduction, convection et évaporation **734**
Gain de chaleur versus perte de chaleur déterminent la température centrale du corps, avec des mécanismes pour gagner de la chaleur externe, retenir la chaleur interne, générer plus de chaleur interne et perdre l'excès de chaleur **735**

15.5 Ectothermie **736**
La température corporelle des ectothermes peut suivre l'environnement ou être régulée par gains, rétention et pertes de chaleur **736**
Certains ectothermes peuvent compenser biochimiquement les variations des températures corporelles **737**
Des ectothermes survivent au froid extrême par la dormance métabolique et par soit l'évitement de la congélation, soit la tolérance de la congélation **739**
Les ectothermes peuvent survivre temporairement à une chaleur extrême avec la réponse du choc thermique **740**

15.6 Endothermie et homéothermie **740**

Challenges et controverses : Quelle est la température maximale pour la vie ? 741
Comment, quand et pourquoi une évolution vers l'endothermie ? **741**
Oiseaux et mammifères maintiennent une température centrale élevée stable (homéothermie) **741**
Pour maintenir une température du noyau stable, les gains et les pertes de chaleur doivent s'équilibrer, par le biais de mécanismes qui permettent de gagner, retenir, générer et perdre l'excès de chaleur **743**
L'hypothalamus et/ou la moelle épinière intègrent une multitude d'informations thermosensorielles issues, à la fois, du noyau central et de la surface du corps **748**
Pour réguler homéostatiquement la température centrale, l'hypothalamus coordonne simultanément les mécanismes de production de chaleur, de perte de chaleur et de conservation de la chaleur **748**
Pendant la fièvre, la température de consigne du thermostat hypothalamique est « relevée », ce qui peut être bénéfique **750**

15.7 Hétérothermie **750**
Les hétérothermes régionaux ne chauffent que certaines parties de leur corps **750**
Les hétérothermes temporels maintiennent une température élevée de tout le corps, mais seulement pendant certaines périodes de temps **750**
Certains hétérothermes coloniaux constituent des « superorganismes » homéothermes **752**

15.8 Physiologie thermique et changement climatique **752**
Les régions arctiques se sont réchauffées le plus et le climat est en train de devenir plus extrême **752**

Un regard plus aigu sur l'adaptation : Le rat-taupe nu — ectotherme mammalien de ruche 753
La physiologie de l'animal, le comportement et les gènes sont déjà affectés par les tendances de réchauffement **754**

Faire des liens : Comment l'équilibre énergétique et les adaptations thermiques contribuent-ils à faire de l'organisme un tout ? 754
Résumé du chapitre **755**
Revue, synthèse et analyse **756**
Lectures suggérées **756**

Section V : Reproduction

16 Systèmes reproducteurs 757

16.1 Introduction : processus reproducteurs **757**
Les animaux peuvent se reproduire de façon asexuée ou sexuée **757**
Les animaux peuvent se reproduire par stratégie r, stratégie K, ou par des stratégies écologiques intermédiaires **758**
Physiologiquement, les animaux peuvent se reproduire par oviparité, ovoviviparité ou viviparité **758**
Les animaux utilisent diverses stratégies pour assurer la reproduction au moment opportun **760**

16.2 Systèmes reproducteurs et génétique **761**
Le système reproducteur des vertébrés comprend l'hypothalamus, les gonades et le tractus génital **761**
Systèmes reproducteurs des insectes ; organes neuroendocrines, gonades et tractus génital **764**
Chaque cellule reproductrice contient la moitié du jeu de chromosomes **765**
La gamétogenèse se fait par méiose et aboutit à la formation de spermatozoïdes et d'ovules génétiquement uniques **765**
Le sexe d'un individu est déterminé par la combinaison des chromosomes sexuels ou par des stimuli environnementaux **766**
Un œuf non fécondé peut se développer en mâle ou femelle par parthénogenèse **767**
La différenciation sexuelle chez les mammifères dépend de la présence ou de l'absence des déterminants masculinisants du chromosome Y à certaines périodes critiques du développement embryonnaire **767**

16.3 Physiologie de la reproduction mâle **770**
Les testicules de la plupart des mammifères descendent dans le scrotum et deviennent externes **770**
La localisation scrotale des testicules fournit un environnement plus froid essentiel à la spermatogenèse sensible à la température chez les mammifères **770**
Pourquoi les spermatozoïdes ne peuvent-ils pas se développer à la température du corps ? **770**
Les cellules de Leydig des testicules sécrètent la testostérone, hormone masculinisante, durant la période de la reproduction **771**
La spermatogenèse produit une grande quantité de spermatozoïdes mobiles et hautement spécialisés **773**
Durant leur développement, les spermatozoïdes des vertébrés restent étroitement associés aux cellules de Sertoli **775**
LH et FSH sécrétées par l'hypophyse antérieure contrôlent la sécrétion de la testostérone et la spermatogenèse **776**
L'activité de la gonadolibérine (GnRH) augmente à la puberté **777**
Les canaux du tractus génital stockent et concentrent les spermatozoïdes et augmentent leur fertilité **778**
Les glandes sexuelles accessoires contribuent au volume du sperme **778**

Les prostaglandines sont des messagers chimiques ubiquistes à action locale **779**
Le pénis de beaucoup de vertébrés est érectile et extensible **779**

16.4 Accouplement **780**
L'acte sexuel chez le mâle est caractérisé par une érection et une éjaculation **780**
L'érection est due à une vasocongestion du pénis **781**
L'éjaculation inclut l'émission et l'expulsion **782**
L'acte sexuel de la femelle est similaire à celui du mâle **783**
L'ocytocine joue plusieurs rôles dans l'accouplement et dans d'autres interactions sociales **783**

16.5 Physiologie de la reproduction femelle **783**
Un cycle complexe caractérise la physiologie de la reproduction des femelles de beaucoup de vertébrés, comprenant le cycle œstrien de la plupart des mammifères. **783**

Challenges et controverses : Œstrogènes environnementaux : mauvaises nouvelles pour la reproduction **785**
Les étapes de la gamétogenèse sont les mêmes dans les deux sexes, mais leur durée et leur issue diffèrent nettement **786**
Le cycle ovarien des mammifères consiste en une alternance de phases folliculaire et lutéale **788**
La phase folliculaire est caractérisée par le développement des follicules mûrs **788**
La phase lutéale est caractérisée par la présence du corps jaune (corpus luteum) et la sécrétion de progestérone **790**
Le cycle œstrien est régulé par des interactions hormonales complexes entre l'hypothalamus, l'hypophyse antérieure et l'ovaire endocrine **790**
Les changements utérins qui ont lieu durant le cycle œstrien reflètent les changements hormonaux du cycle ovarien **794**
La fluctuation des concentrations d'œstrogènes et de progestérone produit des variations cycliques du mucus cervical **794**
Les cycles reproducteurs des vertébrés non vivipares sont fondamentalement similaires, mais présentent également quelques différences uniques **794**

Un regard plus aigu sur l'adaptation : Un rut pour une saison **795**
Les manifestations de la maturité sexuelle, chez les mammifères femelles, sont similaires à celles des mâles **798**

16.6 Fécondation et implantation **799**
L'oviducte est le site de la fécondation **799**
Les spermatozoïdes de mâles différents peuvent entrer en compétition **801**
Le blastocyste des mammifères s'implante dans l'endomètre grâce à l'action de ses enzymes trophoblastiques **801**
Le placenta est un organe d'échange entre le sang maternel et le sang fœtal **803**
Les modes de placentation diffèrent selon les espèces **803**
Les hormones sécrétées par le corps jaune et le placenta jouent un rôle essentiel dans la poursuite de la gestation **804**
Les systèmes corporels maternels répondent aux demandes accrues de la gestation **805**

16.7 Parturition et lactation **805**
Des changements à la fin de la gestation préparent la parturition **805**
Les facteurs qui déclenchent le début de la parturition sont partiellement compris **806**
La parturition est accomplie par un cycle de feedback positif **809**
La lactation requiert de multiples apports hormonaux **809**
L'alimentation par les glandes mammaires est avantageuse à la fois pour l'enfant et le parent **812**

Biologie moléculaire et génomique : Prolactine : une clé avec plusieurs serrures chez les mâles et les femelles **813**
La fin est un nouveau commencement **813**

Faire des liens : Comment les systèmes reproducteurs contribuent-ils à faire de l'organisme un tout ? **814**
Résumé du chapitre **814**
Revue, synthèse et analyse **815**
Lectures suggérées **816**

Réponses aux questions des tests de compréhension **A-1**

Glossaire **A-15**

Index **A-35**

Préface

> « Il y a une véritable grandeur dans cette manière d'envisager la vie, avec ses puissances diverses attribuées primitivement à un petit nombre de formes ou même à une seule ; et, tandis que notre planète obéissant à la loi fi e de la gravitation continue à tourner, une quantité infinie de belles et admirables formes, sorties d'un commencement si simple, n'ont pas cessé de se développer et se développent encore ! » — Charles Darwin, conclusion de l'ouvrage De l'origine des Espèces.

Bien qu'enseignant la biologie depuis maintenant de nombreuses années, nous continuons d'être surpris par la grandeur de la vie si justement exprimée par Charles Darwin. En tant que physiologistes des animaux, nous sommes continuellement étonnés par la merveilleuse complexité des fonctions qui s'entremêlent afin de permettre au corps animal d'exister. En tant que biologistes, nous sommes également fascinés par la puissance et l'originalité des mécanismes de l'évolution, qui ont permis à la vie de s'adapter tant au froid glacial de l'Antarctique qu'à la chaleur brûlante des évents hydrothermaux. En tant qu'humains possédant structures, processus et gènes dans nos cellules qui nous connectent à toutes les formes de vie sur la planète, cet état de fait se révèle être à la fois une leçon d'humilité et une source d'inspiration. C'est bien la grande vision de la Vie que nous nous efforçons de transmettre à nos étudiants.

Cette seconde édition de *Physiologie Animale : des gènes aux organismes* met en lumière les mécanismes et processus évolutifs des fonctions du corps animal, de ses gènes aux systèmes d'organes et à l'organisme dans sa globalité qui interagit avec son environnement. Cet ouvrage est destiné aux étudiants à mi ou fin de parcours de premier cycle universitaire. Comme cet ouvrage représente potentiellement la seule occasion donnée aux étudiants de se confronter à la physiologie, au-delà d'un simple niveau introductif, tous les aspects de cette dernière sont couverts au travers de multiples exemples d'animaux. Cet ouvrage est utile autant pour les programmes de biologie générale et de zoologie que pour les programmes préprofessionnels d'élevage des animaux, en médecine et science vétérinaire, en biologie marine, en biologie de la faune et flore sauvage et pêche, et également en sciences de la santé humaine.

Nous visons trois objectifs majeurs dans l'écriture de cette deuxième édition. Le premier est que les étudiants prennent conscience que nos propres connaissances sont incomplètes, mais, pour autant, en continuel avancement. Ils doivent, par ailleurs, avoir connaissance des processus d'acquisition de ces savoirs. En outre, de l'information pertinente basée sur des découvertes récentes, ainsi que de nouvelles méthodologies de recherche ont été incluses dans chacun des chapitres. De nouvelles idées controversées et des hypothèses sont également présentées pour illustrer le fait que la physiologie est une discipline dynamique et évolutive. Les étudiants peuvent être assurés de l'actualité et de l'exactitude des contenus présentés. Notre deuxième objectif a été de clarifier et modifier les figures et les contenus du texte selon les besoins, afin de renforcer la couverture des caractéristiques physiologiques et d'assurer que le texte et les images étaient concordants et cohérents. Enfin, nous nous sommes efforcés de consolider l'approche comparative et évolutive en présentant des systèmes empruntés à d'autres animaux que les mammifères, en raison de certaines découvertes remarquables les concernant réalisées récemment.

Même le sujet le plus captivant peut être difficile à comprendre s'il n'est pas présenté efficacement. En outre, cet ouvrage est conçu selon un format logique et compréhensif avec le souci permanent de mettre l'accent sur le fait que chaque concept est un élément incontournable qui s'intègre dans le sujet considéré dans sa globalité. Trop souvent, les étudiants appréhendent les différents éléments et fonctions d'un animal comme des entités séparées ; en comprenant comment chaque composant est dépendant des autres, les étudiants peuvent mieux apprécier le fonctionnement global de l'organisme dans son intégralité. De plus, cet ouvrage est conçu davantage pour promouvoir la compréhension des principes et concepts de base de la physiologie globale plutôt qu'un recueil d'éléments détaillés et séparés. Ce livre est rédigé de manière simple, directe et des efforts particuliers ont été faits pour en assurer une lecture fluide avec des transitions aisées, un raisonnement logique et l'intégration d'idées clés et fondamentales à travers l'intégralité de l'ouvrage.

Principes d'organisation majeurs

Ce livre suit une méthode de « systèmes intégratifs » envisagée à la fois dans le sens vertical et dans le sens horizontal. L'*intégration verticale* concerne la nature hiérarchique de la physiologie, au sein de laquelle les systèmes d'organes et leurs fonctions émanent des cellules et de leurs composants moléculaires et des forces évolutives qui sont à l'origine de l'émergence de ces composants. Après une introduction aux trois thèmes majeurs de la physiologie, les chapitres se succèdent, allant de la physiologie moléculaire et cellulaire aux systèmes classiques d'organes. Les systèmes d'organes sont regroupés selon les fonctions universelles de régulation et d'intégration, support et mouvement, maintenance et reproduction. Pour chaque système d'organes, les forces évolutives et les fondements cellulaires et moléculaires sont étudiés, incluant de nouvelles recherches en génomique, qui a un impact majeur sur tous les domaines de la biologie. Lorsque c'est nécessaire, des supports anatomiques en nombre suffisant sont inclus afin de rendre plus significative la relation intrinsèque entre structure et fonction.

L'*intégration horizontale* concerne les interactions de tous les systèmes qui participent au fonctionnement général de

l'organisme. Comme nous l'avons souligné préalablement, il est fréquent d'appréhender un système comme une entité isolée. Cet ouvrage s'efforce de surmonter cette difficulté de deux manières. Premièrement, les thèmes centraux de ce livre sont l'homéostasie et d'autres formes de régulation — comment les processus, du niveau génétique au niveau comportemental, permettent au corps de répondre aux demandes de changement tout en assurant le maintien de la cohérence interne nécessaire au bon fonctionnement des cellules et des organes. Chaque chapitre met non seulement l'accent sur ces thèmes, mais souligne également les interactions avec d'autres systèmes. Deuxièmement, des chapitres intégratifs spécifiques — Équilibre hydro-minéral et acido-basique, Équilibre énergétique et Physiologie thermique — sont focalisés sur des phénomènes fondamentaux cruciaux pour l'organisme considéré dans sa globalité et impliquant plusieurs systèmes d'organes.

En plus d'une organisation à systèmes intégrés, cet ouvrage inclut une *approche comparative* qui illustre les solutions évolutives sélectionnées par les animaux pour faire face à leur environnement. Des mécanismes utilisés par des groupes majeurs de vertébrés, par les insectes et d'autres groupes révélateurs de métazoaires sont traités pour trois raisons. Premièrement, des comparaisons entre groupes d'animaux différents permettent de souligner l'importance des fonctions et les principes universels de fonctionnement révélant ainsi l'unité fondamentale et l'harmonie de la vie. Deuxièmement, la présentation d'adaptations uniques ou marquantes témoigne de la diversité qui résulte de l'adaptation évolutive. Enfin, cet ouvrage incorpore des informations sur les espèces animales d'intérêt qui peuvent servir à ceux qui se destinent à des carrières en relation avec les animaux, spécialement les vertébrés.

L'étendue de cet ouvrage a été limitée par une sélection judicieuse du contenu pertinent, dont la quantité puisse raisonnablement être assimilée par les étudiants au cours d'un seul trimestre. Afin de rester à jour avec les progrès rapides en sciences biologiques, les étudiants désirant faire carrière dans le domaine de la physiologie animale doivent être dans la capacité de faire appel à des concepts généraux compris et assimilés plutôt que d'avoir recours à des notions isolées. C'est pour cette raison que cet ouvrage est conçu pour valoriser la compréhension et l'assimilation des principes et concepts fondamentaux de physiologie plutôt que la seule mémorisation de détails. Pour autant, la précision est de mise quand nécessaire. Tous les aspects de la physiologie sont couverts, dont l'immunité et la reproduction qui bénéficient de chapitres séparés, ainsi qu'une couverture détaillée de la digestion pré-gastrique et post-gastrique.

Aides à l'apprentissage et éléments d'intérêt majeur

Illustrations pédagogiques Les illustrations anatomiques, les représentations schématiques, les photographies, tableaux et graphiques viennent appuyer et compléter le texte courant. L'utilisation généralisée de descriptions intégrées dans les figures avec une schématisation pas-à-pas des processus permet aux étudiants à mémoire et compréhension visuelle de revoir et intégrer les processus à travers un panel de schémas visuels. Des diagrammes des flux sont utilisés pour aider les étudiants à assimiler l'information écrite. Dans ces diagrammes, des nuances plus claires ou plus foncées d'une même couleur dénotent la baisse ou l'augmentation d'une variable donnée, par exemple la pression artérielle ou le taux de glucose sanguin. La distinction visuelle est nettement faite entre les entités physiques, telles les structures corporelles et les substances chimiques, et leurs actions proprement dites.

Énoncés prédictifs comme titres de sous-sections Plutôt que l'utilisation traditionnelle de titres courts pour annoncer chaque sous-section (par exemple « Valves cardiaques »), des énoncés prédictifs annoncent aux étudiants le point que va aborder la section à venir (par exemple, « Les valves cardiaques permettent un écoulement orienté dans le cœur »). Ces titres scindent les concepts généraux en éléments plus modestes et plus assimilables. La liste de ces titres dans les contenus en début d'ouvrage sert à fixer des objectifs précis pour chaque chapitre et présente une valeur ajoutée certaine.

Référencement croisé Plusieurs chapitres sont construits en s'appuyant sur des contenus présentés dans des chapitres précédents et, pour autant, chaque chapitre est conçu de manière à ce qu'il soit autonome et suffisant pour donner à l'enseignant une souplesse de pédagogie. Avec un référencement croisé considérable, les séquences de présentation peuvent être abordées selon les besoins de l'enseignant.

Questions sans réponse Les sciences physiologiques sont en constant changement en raison de découvertes nouvelles et de remises en question de concepts plus anciens. Dans la majorité des chapitres, les *Questions sans réponse* présentent une vue d'ensemble, des questions concernant des idées controversées et de nouvelles hypothèses pour illustrer la nature dynamique de la recherche en physiologie, le tout afin de stimuler les étudiants à formuler leurs propres idées. Plusieurs de ces questions ont été mises à jour dans le cadre de cette seconde édition.

Éléments encadrés Des éléments détaillés et encadrés ont été placés de manière judicieuse au sein des chapitres. *Au-delà des fondamentaux* présente aux étudiants les sujets d'intérêt majeur, des informations pertinentes sur différents thèmes dont les perspectives historiques, les enjeux environnementaux et les maladies courantes. Les encadrés *Challenges et controverses* présentent les frontières de la recherche en physiologie avec de nouvelles hypothèses et les questions sans réponse, allant au-delà des réponses données dans *Questions sans réponse*. *Un regard plus aigu sur l'adaptation* illustre l'envergure et les limites de l'adaptation avec des exemples convaincants triés sur le volet. *Biologie moléculaire et Génomique* fournit des exemples provenant de projets de recherche de pointe sur le génome animal et des recherches associées pour révéler les fonctions physiologiques des gènes récemment découverts. La plupart des encadrés sont nouveaux ou ont été mis à jour dans cette seconde édition.

Fondements évolutifs La majorité des chapitres donne une vue d'ensemble des évènements majeurs de l'évolution et des forces sélectives, typiquement dans les chapitres du début. Tous les sujets sont placés dans un contexte biologique réel qui fusionne à la fois l'approche directe (mécanistique) de la physiologie traditionnelle et les explications évolutives ; ceci aide à expliquer les pouvoirs de la sélection naturelle, mais également les caractéristiques souvent décalées et illogiques de la vie.

Fondements génomiques, moléculaires et cellulaires Bien que cet ouvrage soit principalement organisé selon les systèmes du corps, il couvre, dès le début, des sujets concernant les cellules, les molécules et la génomique et incorpore ces derniers à travers l'ouvrage comme base de compréhension du fonctionnement des organes. Les outils actuels utilisés dans la recherche en physiologie moléculaire sont également repris dans la plupart des chapitres. Ceci est la recherche physiologique de pointe.

Pathophysiologie Cet ouvrage est également conçu pour aider les étudiants à réaliser qu'ils intègrent des contenus pertinents et applicables. Puisqu'un certain nombre d'étudiants qui utilisent ce livre sont amenés à poursuivre une carrière ayant un aspect clinique, des références à des problématiques physiopathologiques sont utilisées pour appuyer la pertinence du propos vers un contexte et des objectifs professionnels. Par exemple, il est fait référence aux effets des toxines environnementales sur certains systèmes de l'organisme, une problématique qui va en grandissant.

Mots clés, appellations dérivées et glossaire Les mots clés sont définis au fur et à mesure de leur apparition dans l'ouvrage. Un glossaire, en fin de livre, permet aux étudiants de revoir et de réviser rapidement les mots clés. En raison de la charge importante de vocabulaire nouveau en physiologie, pour une grande part quelque peu intimidant au départ, des appellations dérivées sont fournies pour en faciliter la compréhension.

Intégration Dans la logique de l'approche par la méthode des systèmes intégrés, chaque système possède une section *Faire des liens,* qui aide les étudiants à mettre en perspective comment le système qui vient d'être présenté s'intègre à l'animal dans sa globalité et dans ses fonctions régulatrices.

Résumés des chapitres Chaque chapitre se termine par un *Résumé du chapitre* qui liste les concepts clés de ce dernier.

Questions de révision Deux nouvelles caractéristiques aident l'étudiant à retenir les contenus. Premièrement les questions de *tests de compréhension* ont été ajoutées à la fin de chaque section importante afin d'aider à la révision des concepts clés préalablement couverts. Les réponses à ces questions sont centralisées dans la partie appendice en fin d'ouvrage. Deuxièmement, à la fin de chaque chapitre, se trouvent des questions de synthèse rassemblées sous la rubrique *Revue, synthèse et analyse*, qui intègre le contenu du chapitre, creuse davantage le sujet et défie l'étudiant à un niveau plus élevé.

Lectures suggérées Chaque chapitre se conclut par une liste d'articles et ouvrages, récents et plus anciens, qui apportent un éclairage détaillé sur le contenu du chapitre préalablement étudié.

Nouveautés de la seconde édition

Cette édition a été révisée en profondeur. Parmi les modifications, on trouve :

Illustrations nouvelles et perfectionnées Plus de 90 % des illustrations ont été actualisées dans cette nouvelle édition, avec davantage d'images 3D, de nombreux schémas conceptuels repris afin de faciliter la compréhension des étudiants, des couleurs plus vives, contemporaines et séduisantes et un design globalement plus harmonieux. De nouvelles images d'animaux illustrant des facteurs physiologiques clés ont été rajoutées. D'autre part, des symboles d'entités physiques sont intégrés dans plusieurs diagrammes de flux pour permettre de comprendre quelles structures sont mobilisées et dans quelles actions spécifiques.

Par ailleurs, plusieurs nouvelles figures ont été ajoutées, comme celles qui portent sur les sujets suivants : la réponse cellulaire au stress oxydant sous conditions normales et pathologiques et les effets du stress chronique sur le vieillissement cellulaire ; le mécanisme par lequel de nouvelles connexions synaptiques se créent en association avec la mémoire à long terme ; la formation de l'œil de céphalopode ; la fonction pinéale dans la reproduction saisonnière des animaux ; nouvelles visions des mécanismes par lesquels « l'état de capture » est généré chez les bivalves ; le transport des lipides chez les insectes et chez les mammifères ; les flux à contre-courant dans les poumons des oiseaux ; les métabolismes protéiques et glucidiques dans la panse des ruminants ; le réchauffement climatique et le métabolisme animal.

Contenus nouveaux et actualisés Nous avons incorporé des contenus adaptés et pertinents à différents endroits de l'ouvrage, comme les exemples suivants le montrent : le Chapitre 2 possède une nouvelle section qui traite de la génération de cellules souches et des nouvelles découvertes concernant les microARN et les petits ARN interférents ; le Chapitre 5 contient des mises à jour sur l'apprentissage et une nouvelle section sur le sommeil ; le Chapitre 6 contient des nouveautés sur les récepteurs de type TRP dans la majorité des cellules sensorielles ; le Chapitre 7 contient de nouvelles données sur la TSH et la reproduction saisonnière des animaux, des mises à jour sur les hormones des invertébrés et des informations sur l'épigénétique ; le Chapitre 8 inclut une mise à jour sur le rôle de la titine et de nouveaux concepts concernant la fatigue musculaire ; le Chapitre 9 contient de nouvelles données sur les gènes dans l'évolution du cœur à quatre chambres ; le Chapitre 10 présente une mise à jour sur les cellules dendritiques, les cellules T régulatrices, les nanotubes, l'immunité de la lamproie et celle des insectes. Le Chapitre 11 inclut des découvertes récentes sur la respiration des insectes, sur les poumons des crocodiles similaires à ceux des oiseaux, sur l'hémoglobine des mammouths ; le Chapitre 12 inclut des découvertes récentes sur les hormones (anti) diurétiques des insectes et de nouvelles hypothèses sur le mécanisme rénal à contre-courant des mammifères ; le Chapitre 13 possède une nouvelle section sur les effets de l'acidification des océans sur les animaux ; le Chapitre 14 possède des contenus mis à jour sur la production de méthane des ruminants en relation avec le réchauffement climatique ; le Chapitre 15 comprend une nouvelle section d'importance sur les effets du changement climatique sur la thermophysiologie et des hypothèses concernant la croissance métabolique et les hormones gastro-intestinales dans la régulation de l'équilibre énergétique ; le Chapitre 16, enfin, renferme de nouvelles informations sur la reproduction saisonnière des mammifères, l'acte sexuel des femelles et davantage de précisions sur les modes de reproduction des invertébrés ainsi que de nouvelles données sur le rut du cerf et les rôles multiples de la prolactine.

Part importante accordée aux aspects évolutifs et comparatifs Nous avons ajouté des détails sur l'adaptation physiologique : le Chapitre 1 renferme des informations complémentaires sur les caractères vestigiaux, les compromis coût-bénéfice dans l'évolution, le principe de Krogh ; le Chapitre 6 apporte des précisions sur l'utilisation des infrasons et des ultrasons par les animaux, le rôle du gène Pax6 dans l'évolution des yeux des animaux, les mécanismes d'électroréception et de magnétoréception et les organes électriques, la vision des couleurs et des UV chez les poissons, reptiles, oiseaux, mammifères (dont les baleines) et crevettes-mantes ; le Chapitre 7 incorpore davantage de données comparatives sur les fonctions thyroïdiennes ; le Chapitre 9 contient de nouveaux éléments concernant les protéines de l'hémolymphe des arthropodes, l'évolution de la coagulation chez les mammifères et du débit cardiaque chez divers endothermes et ectothermes ; le Chapitre 10 a été profondément remanié et comporte une vue d'ensemble des fonctions immunitaires universelles et des invertébrés ; le Chapitre 11 a été minutieusement réécrit et possède désormais une vue d'ensemble des fonctions respiratoires et davantage de détails comparatifs et évolutifs tels les liens entre les oiseaux et les dinosaures, les pigments respiratoires autres que l'hémoglobine et des comparaisons entre les oiseaux qui volent à haute altitude et les mammifères qui plongent à grande profondeur ; le Chapitre 12 propose plus d'exemples comparatifs sur l'excrétion de l'urée et le développement et l'évolution du système rénal des vertébrés, le chapitre, en outre, a été totalement réorganisé pour offrir un cadre évolutif plus explicite ; le Chapitre 13 inclut un tableau comparatif de l'équilibre hydrique entre l'être humain et le rat kangourou, ainsi qu'un nouvel encadré sur l'évolution de l'osmorégulation chez les vertébrés ; le Chapitre 15 inclut un nouveau schéma comparatif de l'énergie métabolique entre l'humain et le colibri et un nouvel encadré sur l'évolution de l'endothermie et le maximum thermique dans la vie animale.

Remerciements

Créer un ouvrage réclame l'investissement de beaucoup de personnes. Les auteurs voudraient remercier les relecteurs suivants qui ont apporté d'excellents retours à chacune des étapes du déroulement de la rédaction.

Joe Bastian, *The University of Oklahoma*
Frank Blecha, *Kansas State University*
Ken Blemings, *West Virginia University*
Charles E. Booth, *Eastern Connecticut State University*
Randal K. Buddington, *Mississippi State University*
David Bunick, *University of Illinois at Urbana*
Mark L. Burleson, *University of Texas at Arlington*
Craig Cady, *Bradley University*
Heather K. Caldwell, *Kent State University*
Maria Carro, *Universidad de Leon*
Randy Cohen, *California State University, Northridge*
Victoria Connaughton, *American University*
Robin L. Cooper, *University of Kentucky*
J. Crivello, *University of Connecticut*
Dane Alan Crossley II, *University of North Dakota*
Bob Dailey, *West Virginia University*
Gerrit de Boer, *University of Kansas*
William L. Diehl-Jones, *University of Waterloo*
Michael E. Dorcas, *Davidson College*
Tina Dow, *West Virginia University*
Lisa M. Duich-Perry, *Chaminade University of Honolulu*
Gene Felton, *West Virginia University*
David P. Froman, *Oregon State University*
Joey Gigilotti, *West Virginia University*
David S. Gonzales, *Arizona State University*
Will Hoover, *West Virginia University*
Keith Inskeep, *West Virginia University*
Gabriel Kass-Simon, *University of Rhode Island*
Phil Keeting, *West Virginia University*
Merideth Kamradt Krevosky, *Bridgewater State College*
James Larimer, *University of Texas at Austin*
Jack R. Layne, Jr., *Slippery Rock University*
John C. Lee, *Virginia-Maryland Regional College of Veterinary Medicine (Virginia Tech)*
Gerald Lincoln, *University of Edinburgh*
James A. Long, *Boise State University*
Catherine Loudon, *University of Kansas*
David A. Lovejoy, *University of Toronto*
Duncan MacKenzie, *Texas A&M University*
Margaret MacNeil, *York College, City University of New York*
David S. Mallory, *Marshall University*
Bill Martin, *West Virginia University*
Sarah L. Milton, *Florida Atlantic University*
Robert J. Omeljaniuk, *Lakehead University*
Sanford E. Ostroy, *Purdue University*
John W. Parrish, Jr., *Georgia Southern University*
Valerie M. Pasztor, *McGill University*
Gilbert R. Pitts, *Austin Peay State University*
Donald R. Powers, *George Fox University*
Bill Radke, *University of Central Oklahoma*
Chris R. Ross, *Kansas State University*
Dean D. Schwartz, *Auburn University*
Peter Sharp, *Roslin Research Institute, Scotland*
Donald E. Spiers, *University of Missouri*
Rebekah J. Thomas, *Texas A&M University*
Andrea R. Tilden, *Macalester College*
Janet Tou, *West Virginia University*
Alexa Tullis, *University of Puget Sound*
Norma Venable, *West Virginia University*
Carol Vleck, *Iowa State University*
Linda Vona-Davis, *West Virginia University*
Melvin Weisbart, *University of Regina*
Matt Wilson, *West Virginia University*
Jianbo Yao, *West Virginia University*
Yong Zhu, *East Carolina University*

À propos des auteurs

L. Sherwood

Lauralee Sherwood est Professeur émérite de Physiologie à la West Virginia University. Alors qu'elle a occupé un poste universitaire à l'École de Médecine pendant 43 ans, elle continua à s'intéresser aux animaux, ayant obtenu le grade de docteur en médecine vétérinaire à la Michigan State University. Elle a ainsi été régulièrement invitée comme conférencière aux cours de Science animale.
Dr Sherwood est l'auteur de deux ouvrages de physiologie humaine : *Human Physiology : From Cells to Systems*, huitième édition, Brooks/Cole Editions, et *Fundamentals of Human Physiology*, quatrième édition, Brooks/Cole Editions.
Elle apporte à cet ouvrage de physiologie animale ses connaissances de médecine vétérinaire, ses années d'expérience de professeur et son expérience de rédactrice.
Elle a reçu de nombreuses distinctions pour son enseignement, dont le prix Amoco Foundation Outstanding Teacher Award, le prix Golden Key National Honor Society Outstanding Faculty Award, plusieurs citations dans le WHO's Who des Professeurs américains et le Prix Dean's Award of Excellence in Education.

H. Klandorf

Hillar Klandorf est Professeur de Sciences animales et nutritionnelles à la West Virginia University ; il termine son diplôme de Bachelor of Science (B.Sc) à l'Université de Californie à Los Angeles et son doctorat (PhD) en physiologie aviaire à l'institut de Recherche Roslin d'Edinburgh, en Écosse. Après avoir suivi le programme de recherche de deux post-doctorats, il retourne à l'UCLA pour étudier les agents impliqués dans l'apparition des diabètes dans les modèles animaux.
Actuellement, il est à la West Virginia University, où il étudie le rôle de l'acide urique dans la limitation du stress oxydatif et du vieillissement tissulaire chez les oiseaux. Il enseigne la physiologie animale et le comportement animal.

P. Yancey

Paul H. Yancey est Professeur de Biologie au Withman College. Après avoir obtenu son doctorat en biologie marine (Physiologie animale et Importance de la Biochimie) à l'Université de Californie de San Diego (UCSD), il conduit des recherches à l'Université de Saint-Andrews (Écosse), à l'Institut National de Santé, au Laboratoire de Biologie de Mount Desert Island, à L'Institut de Recherches du Monterey Bay Aquarium, à l'Université de Otago (Nouvelle-Zélande) ainsi qu'à l'Université d'Hawaï et à Withman.
Ses recherches portent sur le stress hydrique lié à la température et la pression en eaux profondes. Elles concernent le corail, les mollusques, les crustacés, **les bivalves et les vers des sources hydrothermales**, les myxines, les chondrichtyens, les ostéichtyens, les reins des mammifères, sains ou pathologiques, particulièrement en relation avec les diabètes.
Il enseigne la physiologie animale, l'anatomie et la physiologie humaines, la biologie marine et la bioéthique. Il a reçu plusieurs prix récompensant ses qualités de professeur.
Il apporte à ce texte une vaste perspective évolutive et une expérience de 30 ans d'enseignement en physiologie animale, enrichies d'une grande diversité d'informations externes.

Affaire de taille. Une petite souris, assise sur la trompe d'un éléphant, a un rapport surface/volume plus important que l'éléphant. Cette différence affecte profondément leurs physiologies.

Bob Elsdale/Getty Images

1

Homéostasie et intégration : les fondements de la physiologie

1.1 Introduction

Vie. Le mot *vie* est l'essence des sciences biologiques et n'a pas cependant une définition claire. Nous reconnaissons instinctivement ce qui est vivant de ce qui ne l'est pas sur terre, mais nous sommes incapables de reconnaître une forme de vie étrangère sur une autre planète. Comment pouvons-nous définir la vie ? La plupart des tentatives se focalisent sur les **fonctions** des systèmes vivants, c'est-à-dire sur les processus dynamiques que possèdent les formes de vie et que les choses inertes n'ont pas. Les êtres vivants s'organisent en utilisant l'énergie et les matières premières de leur environnement (un ensemble de processus appelé *métabolisme*), maintiennent leur intégrité face aux perturbations (un processus appelé *homéostasie*) et se reproduisent. De telles capacités font l'objet de la physiologie — l'étude des fonctions des organismes ou comment les êtres vivants travaillent.

Les adaptations biologiques s'interprètent à deux niveaux : le niveau mécanistique (ou immédiat) et le niveau évolutif (ou final)

Les physiologistes considèrent souvent les organismes comme des machines dont les mécanismes d'action peuvent être expliqués comme des séquences de cause à effet de processus physiques et chimiques — les mêmes types de processus qui interviennent dans d'autres composants de l'univers. Toutefois, les caractères biologiques, comme la coloration du pelage ou l'acuité visuelle, diffèrent du reste de l'univers sur un point crucial : ils sont le résultat de millions d'années d'évolution à travers des variations aléatoires et la **sélection naturelle :** le processus selon lequel les membres d'une espèce, qui ont des caractéristiques génétiques qui favorisent leur survie, sont capables de se perpétuer, de produire plus de générations que ceux qui ne les possèdent pas. Par conséquent, les scientifiques admettent que l'interprétation, l'explication ou la description des phénomènes biologiques doivent toujours être envisagées à deux niveaux.

- **L'explication mécanistique ou immédiate :** C'est la réponse à la question « Comment travaille-t-il ? » Elle met en valeur le mécanisme ou la composition d'une fonction ou structure et est au centre de l'approche traditionnelle des sciences physiologiques et médicales.
- **L'explication évolutive ou finale :** apporte la réponse à la question « Comment est-il devenu ainsi ? ». Elle souligne le fait que les caractères sont le résultat de la variation et de la sélection naturelle, bref qu'ils ont une histoire évolutive. Une espèce doit faire face à une variété de *pressions sélectives* (stress environnementaux, accouplement, et d'autres). Beaucoup de gènes diffèrent entre les individus à l'intérieur d'une espèce et, sous une pression de sélection particulière, certains variants sont mieux équipés pour la survie ce qui leur permet de mieux se reproduire que d'autres. Les gènes variants sont plus représentés dans les générations et l'espèce

change génétiquement, mais progressivement en fonction du temps. Le processus n'a pas de fin car les pressions sélectives (comme le climat et les interactions prédateur-proie) sont elles-mêmes changeantes au cours du temps. Comme nous le verrons, nous avons souvent besoin de connaître l'histoire de l'espèce pour pleinement comprendre pourquoi un caractère est ce qu'il est.

En raison du processus de sélection naturelle, les physiologistes considèrent que la plupart des caractères des organismes sont des **adaptations**, c'est-à-dire des caractères qui favorisent la survie de l'espèce. Quand ils conduisent une analyse évolutive, les biologistes distinguent deux sortes d'adaptations. Les traits **homologues** entre deux organismes différents sont hérités d'un ancêtre commun, comme les ailes d'oiseaux et les bras de l'homme : les deux organismes ont les mêmes composants osseux de base qui dérivent des membres d'un ancêtre tétrapode. Au contraire, des traits **analogues** présentent des structures et/ou des fonctions similaires mais qui ont évolué indépendamment ; par exemple, les ailes d'oiseau et d'insecte accomplissent des fonctions similaires, mais ne partagent pas de structure ancestrale commune.

La sélection naturelle est une force puissante, qui souvent conduit à des adaptations remarquables comme les ailes. Toutefois, il est important de reconnaître que la sélection est aussi contrainte par le passé. L'évolution travaille principalement au travers de modifications portant sur des caractères déjà évolués et des variations de ces caractères et ne conduit pas toujours au design le plus logique et optimal. Nous verrons rapidement des exemples, mais nous devons d'abord vous alerter sur un autre type d'explication.

Les adaptations reflètent l'histoire évolutive incluant les compromis coûts-avantages

En plus des explications mécanistiques et évolutives, il y a des approches purement téléologiques pour interpréter la diversité des traits des organismes. Dans une **approche téléologique**, les phénomènes qui concernent les organismes sont expliqués en fonction d'un **but** particulier à atteindre (utilité ou bénéfice) répondant à un besoin, sans nécessairement prendre en compte la façon dont le résultat est obtenu (mécanisme), ni comment il a évolué. La téléologie est communément utilisée parce que la plupart des mécanismes biologiques desservent un but utile (c'est-à-dire sélectionné au cours du temps de l'évolution pour être ainsi). Si vous essayez de trouver la finalité de ce que vous étudiez, vous vous éviterez une bonne partie de pure mémorisation !

Cependant, il faut être averti d'un piège : la téléologie est une façon dangereuse de penser car elle assure que les traits sont toujours logiques, car ils ont évolué vers des buts idéalisés. Mais il y a au moins deux raisons pour qu'il n'en soit pas ainsi. La première est que les adaptations sont souvent un ensemble de compromis historiques ; ce qui signifie qu'elles ne correspondent pas nécessairement à la solution la plus logique d'un problème. La seconde est que certaines structures sont **vestigiales,** c'est-à-dire qu'elles n'ont *pas* (ou très peu) de fonction utile. Elles ont vraisemblablement évolué à partir de caractères fonctionnels chez les formes ancestrales, mais n'ont pas été éliminées par la sélection. Ces contraintes sur la sélection naturelle ont été souvent négligées dans les sciences physiologiques, particulièrement depuis que les sciences physiologiques modernes ont démarré vers 1600, bien avant que Charles Darwin ait présenté sa théorie sur l'évolution (en 1859, l'année où il publia *On the Origin of Species*). Toutefois, un mouvement récent appelé *evolutionary physiology* (physiologie évolutive) et sa contrepartie appliquée *Darwinian medicine (*médecine darwinienne), réévalue plusieurs explications téléologiques de la physiologie traditionnelle. Comme nous le verrons dans les prochains chapitres, cela a des implications profondes dans la compréhension de la physiologie.

Des exemples simples peuvent vous aider à séparer ces approches (mécanistique/immédiate, évolutive, téléologique) et le rôle des contraintes historiques. Prenons en premier le cas d'une adaptation raisonnablement logique et utile : le frissonnement chez les mammifères. L'explication *mécanistique* ou *immédiate* est que, lorsque les cellules nerveuses sensibles à la température détectent une baisse de la température du corps, elles envoient un signal à l'*hypothalamus*, la région du cerveau responsable de la régulation thermique. En réponse, l'hypothalamus active les voies nerveuses qui commandent des contractions rapides des muscles (frissonnement) de manière à produire de la chaleur (dans un processus appelé *feedback homéostatique négatif*, mécanisme que nous détaillerons rapidement). L'explication *téléologique* du pourquoi l'animal frissonne quand il fait froid est « *de rester chaud* » pour maintenir une température interne relativement constante. Cela ne répond pas toutefois à la question de savoir pourquoi il est utile pour la plupart des mammifères de conserver une température interne constante. Ce n'est pas nécessaire pour la grande majorité des organismes qui vivent dans des habitats à température variable, ainsi que pour les mammifères hibernant en hiver. Pour expliquer cela, nous devons analyser le cours de l'évolution parmi les mammifères de manière à déterminer pourquoi la régulation de la température corporelle a augmenté la survie du groupe et pourquoi 37 à 39 °C (environ 99 à 102 °F) est la température idéale qui a été sélectionnée pour la plupart des mammifères placentaires (mais pas pour les autres). Prenons maintenant un exemple moins logique, la colonne spinale (vertébrale) humaine et ses séries de vertèbres osseuses reliées par des coussinets ou disques intervertébraux. La mécanistique la décrit comme un système de support mobile pour la partie supérieure du corps et comme un conduit protecteur pour la majorité des nerfs. Téléologiquement les vertèbres peuvent être considérées comme la voie logique pour procurer à la fois flexibilité pour le mouvement et rigidité pour le support et la protection des nerfs. Mais ceci ignore le fait que la colonne n'est pas un design optimal. Les problèmes de dos — nerfs pincés, dommages aux disques intervertébraux, et d'autres — sont parmi les maux les plus communs dont souffre l'espèce humaine. Pour expliquer cela, nous devons regarder le cours de l'évolution. La colonne a initialement évolué en tant que dispositif de nage flexible *horizontal* chez les poissons, animaux que la gravité ne concerne pas puisqu'ils flottent. Plus tard la colonne devint un support (encore horizontal) adapté contre la gravité et la pesanteur chez les vertébrés terrestres tétrapodes. C'est seulement récemment qu'elle est devenue un support *vertical* chez les ancêtres hominides et ainsi n'a pas pu être optimisée. Elle ne le sera jamais car c'est un système fondamentalement horizontal dans sa conception même.

Les adaptations qui ne sont pas « parfaites » montrent un autre aspect de l'histoire évolutive appelé *compromis coûts-avantages*. Les adaptations ont des coûts qui peuvent retentir négativement sur d'autres adaptations. Le compromis le plus basique implique de l'énergie, qui est typiquement limitée. Il faut de l'énergie pour confectionner des structures comme les cerveaux de grande taille, les squelettes, les embryons et un organisme ne peut pas « tout faire ». Par exemple, des animaux comme les étoiles de mer qui produisent des milliers ou des millions d'embryons ne protègent ni ne fournissent beaucoup de vitellus (énergie) pour eux, tandis que des animaux comme les oiseaux et les primates qui dépensent une énergie considérable pour nourrir et protéger leurs jeunes n'ont en conséquence pas beaucoup de descendants. Des structures de grande taille peuvent avoir aussi d'autres coûts comme une vitesse réduite et la manoeuvrabilité ; par exemple, une coquille importante et épaisse sur le corps d'un escargot ralentit automatiquement cet animal dans sa progression. Des exemples de compromis vous sont familiers avec les machines humaines. Par exemple, les automobiles petites et légères atteignent des kilométrages élevés, mais un accident va provoquer des dommages plus importants qu'avec un véhicule de plus grande taille et mieux armé, dont le kilométrage est plus bas.

Considérons, enfin, les caractères vestigiaux. Leur réalité est généralement révélée par les caractères homologues fonctionnels chez d'autres espèces. Un exemple est l'ergot, un petit doigt sur le côté du pied de beaucoup de mammifères et de reptiles (incluant les oiseaux). Les ergots dérivent de cinquièmes doigts fonctionnels et peuvent encore servir pour grimper chez certaines espèces mais, chez beaucoup de chiens, les ergots qui renferment peu de muscles ou d'os pendent mollement et n'ont pas de fonction vérifiée. Il existe également des gènes vestigiaux appelés *pseudogènes* (voir Chapitre 2 pour une possible fonction résiduelle de ces gènes). Par exemple, les êtres humains sont incapables de synthétiser la vitamine C (nécessaire à la survie ; voir p. 65) qui doit être présente dans les régimes et pourtant leur génome renferme un gène devenu non fonctionnel qui codait pour une protéine catalysant la synthèse de la vitamine. On peut supposer que nos ancêtres avaient des régimes suffisamment riches en vitamine C (apportée par les fruits par exemple) pour que la mise hors circuit du gène par les mutations n'ait pas eu de conséquence sur la survie. Un autre exemple est celui des mammifères à vie courte qui exprime le gène codant pour l'uricase, enzyme qui dégrade et inactive l'acide urique (un antioxydant potentiel ; Chapitre 12), tandis que les primates à durée de vie élevée, les oiseaux et les reptiles n'expriment pas ce gène. Dans ce cas, on ne peut que spéculer sur les évènements qui ont conduit à la suppression du produit d'expression du gène.

En étudiant les adaptations animales dans le texte de cet ouvrage, il faudra garder à l'esprit les leçons de la colonne vertébrale humaine, de l'escargot à coquille épaisse et de l'ergot du chien : *l'évolution se construit sur le passé* et en conséquence est souvent contrainte par lui et la *sélection* implique *des compromis*.

La physiologie est une discipline intégrative

Comme l'exemple de la colonne vertébrale l'a montré, la physiologie est étroitement reliée à l'*anatomie*, c'est-à-dire l'étude de la structure des organismes. De la même façon que le fonctionnement d'une automobile dépend des formes, de l'organisation et des interactions de ses différentes parties, la structure et la fonction du corps d'un animal sont inséparables. La physiologie intègre aussi beaucoup d'autres champs disciplinaires. La *physique* est nécessaire pour comprendre certains processus comme la conduction électrique, la dynamique des fluides et la force exercée par les systèmes musculosquelettiques. Naturellement, tout processus vital dépend de réactions chimiques et donc une solide compréhension de la *chimie* est cruciale. Les fonctions biologiques dépendent également des grandes molécules biologiques comme l'ADN et les protéines (voir Chapitre 2) et, en conséquence, la *biochimie* et la *biologie moléculaire* apportent une contribution majeure à la compréhension de la physiologie. À l'autre extrémité du spectre, nous avons besoin de connaître l'*écologie* d'un organisme pour expliquer, par exemple, pourquoi certaines fonctions ont-elle évolué.

La biologie moléculaire est la discipline qui a le plus rapidement progressé et son intégration dans la physiologie constitue maintenant une force dominante dans beaucoup d'études physiologiques. Les **projets génomiques** (séquençage des génomes des espèces clés, les êtres humains compris) en représentent le moteur le plus puissant. Le code génétique donne, ultimement, des éléments essentiels sur l'organisme en fonction et les fonctions affectent, en retour, la façon dont le code est utilisé (voir Chapitre 2 pour les détails). Beaucoup de physiologistes consacrent leur recherche à la compréhension des mécanismes de régulation des gènes et comment ils sont utilisés dans les processus physiologiques.

Les études génomiques ont eu un impact majeur sur la compréhension de l'évolution humaine. Elles ont, en particulier, révélé la nature phénoménalement complexe et souvent illogique de l'évolution au niveau le plus fondamental. Le génome humain, par exemple, apparaît criblé de gènes initialement fonctionnels qui ont muté en pseudogènes et contient un grand pourcentage de séquences qui semblent ne pas avoir de fonction maintenant ou dans le passé (bien que des études récentes leur accordent certaines fonctions, comme nous le décrirons plus loin). De plus, certains gènes semblent provenir des bactéries et des virus !

La physiologie est aussi une discipline comparative, qui suit souvent le principe de Krogh

Comme nous venons de le voir, une compréhension complète de la physiologie exige une intégration des données dans le sens « vertical » : du niveau atomique à celui de l'organisme entier, puis à l'échelle des interactions avec l'environnement et enfin à celle des forces évolutives qui ont agi sur les organismes ancestraux. Une autre approche de la physiologie — *la physiologie comparative* — travaille dans le sens « horizontal », en comparant les caractères physiologiques de différents organismes. Une telle recherche est importante pour au moins trois raisons. Premièrement, nous apprenons des choses sur l'unicité et la diversité de la vie sur Terre en découvrant les caractères étonnants qu'un petit nombre d'organismes partagent et que d'autres n'ont pas. Par exemple, l'un des pionniers de la physiologie comparative moderne au milieu du XXe siècle, Per Scholander (1905-1980 ; un citoyen naturalisé américain, mais né en Suède) a analysé (parmi beaucoup d'autres choses) les adaptions physiologiques des mammifères plongeurs, le mécanisme de remplissage des vessies natatoires des poissons et les adaptations thermiques des mammifères arctiques et des insectes.

Une telle connaissance est fascinante en soi mais peut avoir parfois des applications pratiques. Voir l'encadré *Un regard plus aigu sur l'adaptation : les geckos sur du verre*.

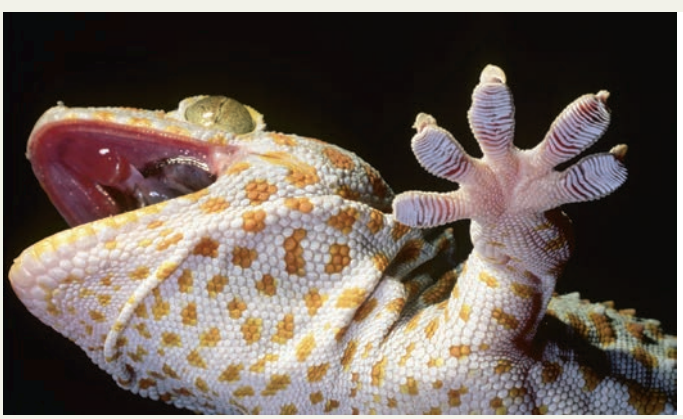
Deuxièmement, les études comparatives nous aident à comprendre les compromis et les contraintes que révèlent beaucoup de caractères biologiques, comme nous l'avons vu. En troisième lieu, les études comparatives nous permettent de faire la distinction entre les fonctions qui sont universelles et celles qui sont uniques. Ceci élargit notre compréhension de la nature fondamentale de la vie. Par exemple, en étudiant les adaptations des autres animaux à la température de l'environnement nous apprenons que le besoin des mammifères de maintenir une température du corps à peu près constante n'est pas universel, mais nous apprenons aussi (comme nous le verrons dans le Chapitre 15) qu'il y a des effets universels de la température sur les molécules biologiques à laquelle toute vie doit s'adapter.

La physiologie comparative focalisée à la fois sur la diversité et l'universalité de l'adaptation est souvent motivée par le **principe de August Krogh,** formulé par le physiologiste allemand Hans Kreb en 1975 : « Pour un grand nombre de problèmes il y aura un animal de choix ou quelques-uns sur lesquels ils pourront être plus commodément étudiés ». Ce principe fut fondé sur les remarques faites par le grand physiologiste danois August Krogh (1874-1949), fondateur du premier laboratoire de physiologie animale, qui se fit le champion des approches intégrative et comparative en physiologie. Il croyait que la diversité des adaptations sur Terre était telle que, pour chaque processus physiologique particulier, certaines espèces s'étaient adaptées de telle façon qu'elles représentaient un modèle idéal pour l'étudier. À son tour, cette connaissance peut donner un aperçu de ce processus dans une plus grande variété d'organismes. Par exemple, pour comprendre comment les neurones (cellules nerveuses) produisent des signaux électriques, le physiologiste anglais John Zachary Young, en 1930, choisit l'axone géant de calmar car l'implantation d'électrodes était plus aisée que dans des neurones de mammifères. Comme nous le détaillerons dans le Chapitre 4, Young et ceux qui suivirent découvrirent à partir des axones de calmar des principes de base qui s'appliquent aux neurones de tous les animaux, y compris les nôtres.

Un regard plus aigu sur l'adaptation

Les geckos sur du verre

Très peu d'animaux peuvent grimper sur la vitre des fenêtres et se déplacer la tête en bas sur des plafonds lisses. Vous avez certainement observé que les mouches et les araignées pouvaient le faire. Si vous aviez à vivre ou à visiter des habitats tropicaux vous verriez que des animaux de plus grande taille — les geckos — sont également capables d'accomplir une telle prouesse. Comment ? Les mécanismes qui sous-tendent ces capacités ont été découverts récemment. Les pieds des geckos portent de petits coussinets garnis de millions de soies. Les extrémités des soies se ramifient en centaines de petites branches ou *spatules*, de 200 nanomètres de large chacune. Les mouches et les araignées ont des structures similaires. Kellar Autumn et ses collègues ont trouvé que les spatules constituaient une surface énorme où s'exerçaient de faibles attractions moléculaires appelées forces de *Van der Waals* (dont vous avez certainement entendu parler en cours de chimie). Non seulement ces forces permettent à un gecko de s'accrocher et de s'opposer à la gravité mais également de détacher les spatules pour courir rapidement sur la vitre. Avec cet exemple, nous voyons comment la chimie fondamentale explique directement la structure et la fonction d'un animal entier. Qui plus est, la capacité unique qu'a le gecko d'attacher et détacher de façon répétée ses pieds a inspiré les scientifiques pour concevoir, selon ce principe, des rubans adhésifs réutilisables. C'est un exemple d'une tendance en plein développement appelée **biomicrie** — qui consiste dans l'exploitation par l'homme des adaptations des organismes pour créer des produits utiles.



© Mark Moffett/Minden Pictures

(a) Un gecko tokay.

(b) Le pied d'un gecko. Chaque coussinet est formé de beaucoup de lamelles (replis) hérissées de millions de petites soies qui adhèrent aux surfaces par des interactions de Van der Waals.

Travaillant sur une grande variété d'animaux, Krogh fit des découvertes majeures sur (parmi d'autres) l'utilisation des isotopes radioactifs dans la recherche sur le métabolisme, le mouvement de l'oxygène des poumons au sang par diffusion (travail dans lequel il a été aidé par sa femme, Marie), le métabolisme au cours du vol de l'insecte, et la régulation de la circulation sanguine dans les capillaires (pour laquelle il a obtenu le Prix Nobel de Médecine en 1920). Il a inspiré des générations de physiologistes comparatifs, par exemple sa fille, Bodil Schmidt-Nielsen (1918-) et son mari Knut (1915-2007), un Norvégien qui vint travailler dans le laboratoire de Krogh. Les Schmidt-Nielsen vinrent en Amérique sur l'invitation de Per Scholander, et lancèrent les études pionnières (entre autres) sur les animaux vivant dans les environnements extrêmes comme les déserts (nous verrons un aperçu de leur travail dans les prochains chapitres). En accord avec le principe de Krogh, les mécanismes largement utilisés sont souvent mieux révélés par les études réalisées aux conditions extrêmes de l'adaptation.

Le champ spécifiquement large que couvre la physiologie offre un challenge majeur pour l'acquisition de connaissances. Pour aider à conduire ce challenge et raconter comment les animaux travaillent, nous devons intégrer les informations concernant les traits ou caractères physiques, chimiques, moléculaires/génétiques, anatomiques, écologiques, et évolutifs afin de comprendre la fonction. Ainsi pour donner un sens plus large à l'étude comparative, la discussion doit porter sur une grande variété de types d'animaux. Pour comprendre pleinement ces comparaisons, vous devez maîtriser les relations évolutives de base des phyla d'animaux. Si tel n'est pas le cas ou si vous avez besoin d'une synthèse, reportez-vous à la Figure 1-1. En particulier, faites attention au fait que la dichotomie entre animaux « vertébrés » et « invertébrés » n'a pas de signification évolutive. En fait, il y a environ 30 phyla d'animaux (groupes définis à partir de plans d'organisation différents) et les vertébrés ne constituent qu'une subdivision du phylum des Chordés (dont tous les membres possèdent une chorde dorsale ou *notochorde* à un stade de leurs cycles de vie). Le phylum des Arthropodes (animaux à « pattes articulées »), qui inclut les insectes, est de loin celui qui a connu et connaît le plus grand succès en termes de nombre d'espèces et de masse animale vivante. Nous emploierons les termes de vertébrés et d'invertébrés dans le texte et nommerons les phyla les plus représentatifs.

test de compréhension 1.1

Définissez les termes d'explication ou interprétation « immédiate » et « évolutive » et donnez un exemple de chaque.

Que sont les *adaptations* et pourquoi ne correspondent-elles pas toujours à des traits logiques et optimaux ?

Décrivez le principe de Krogh et donnez un exemple.

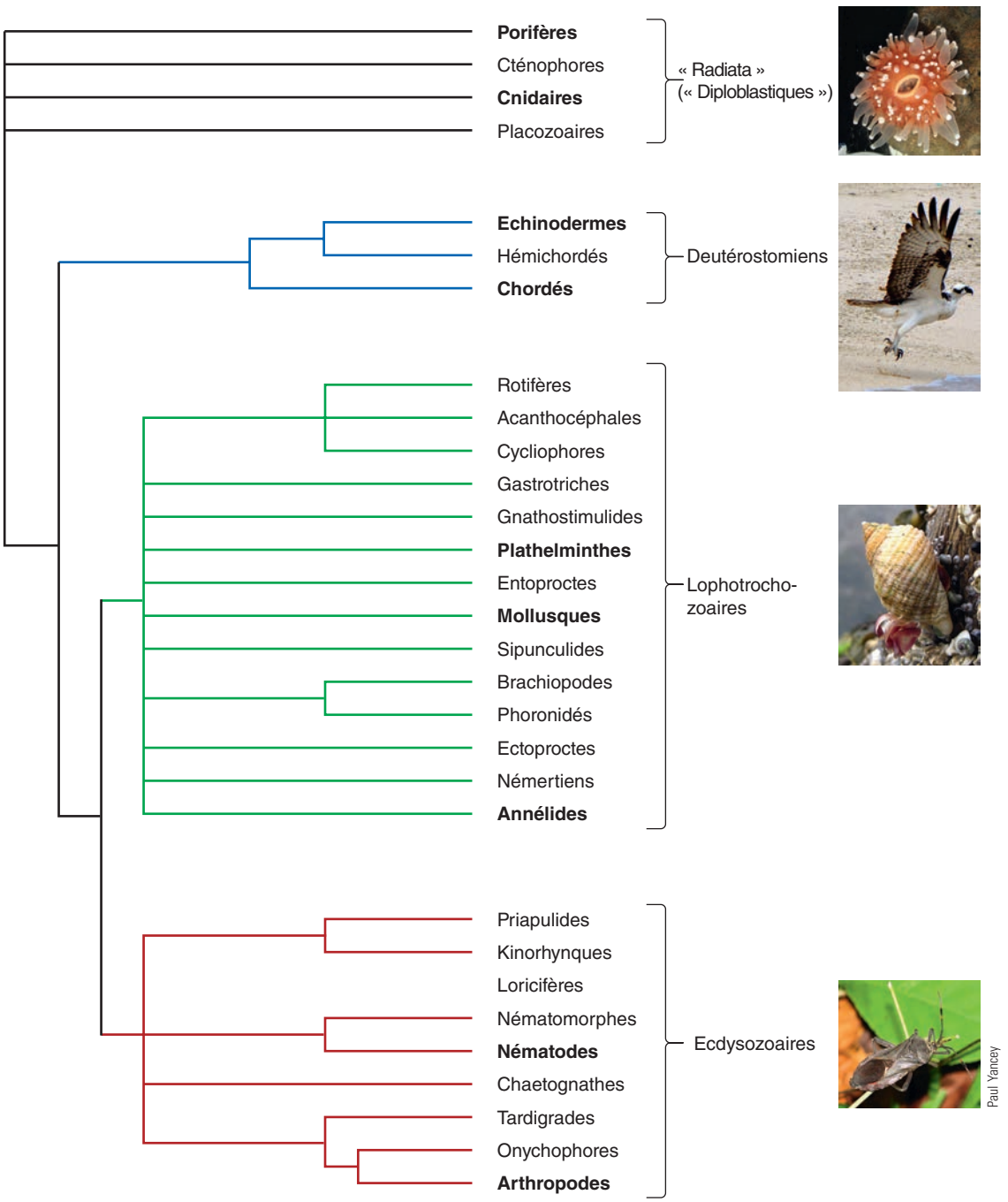


FIGURE 1-1 Arbre évolutif animal, montrant les relations entre les phyla déduites de la morphologie couplée à des analyses moléculaires. Les trois branches principales sont les Radiata, les Deutérostomiens et les Protostomiens (non mentionnés mais rassemblant les Ecdysozoaires – animaux qui muent – et les Lophotrochozoaires). Les neuf phyla les plus représentés donc ayant connu le plus grand succès, auxquels nous nous référons le plus souvent dans le texte, sont en **caractères gras** ; ce sont les **Porifères** (éponges), les **Cnidaires** (méduses, hydres, coraux, anémones, etc.), les **Echinodermes** (étoiles de mer, oursins de mer, concombres de mer ou holothuries, etc.), les **Chordés** (tuniciers, vertébrés, etc.), les **Plathelminthes** (vers plats), les **Mollusques** (escargots, octopodes, bivalves, etc.), les **Annélides** (vers segmentés), les Nématodes (vers ronds) et les **Arthropodes** (crustacés, insectes, arachnides, etc.).

Source : http//www. Mhhe.com/biosci/pae/zoology/animalphylogenetics/section 02.mhtml. from *Teaching Animal Molecular Phylogenetics* par C. Leon Harris. Utilisée avec la permission de The McGraw-Hill companies.

1.2 Méthodes de la physiologie

La physiologie est une science et emploie donc la même logique philosophique que celle utilisée par les autres scientifiques pour étudier le monde. Mais parce qu'elle est de nature intégrative et plus vaste, elle met en œuvre une gamme plus étendue de techniques spécifiques (des techniques génétiques aux techniques comportementales) que la plupart des autres disciplines biologiques. Nous introduirons les méthodes clés dans les prochains chapitres. Ici nous donnons un bref aperçu des aspects essentiels de « comment faire la science ».

La méthode hypothético-déductive est la version la plus largement acceptée comme « méthode scientifique »

La science est avant tout *une façon de penser* le monde. Elle assume, en premier, que les processus dans la nature expliquent les structures et les phénomènes et que nous pouvons découvrir et comprendre ces processus. La science, en second, propose une approche logique (la « méthode scientifique ») pour l'investigation de l'univers. Plusieurs versions de la méthode scientifique ont été avancées, mais la plus largement utilisée est la **méthode hypothético-déductive**. Elle se déroule en plusieurs étapes :

1. *Poser une question sur la nature.* L'étape est parfois appelée la **phase de découverte** de la science. Le scientifique trouve un aspect de la nature qui n'a pas encore été étudié ou qui n'est pas complètement expliqué. Cette étape implique le regroupement de toute l'information qui a été découverte auparavant, les hypothèses formulées et (s'il y a peu d'informations) l'*exploration* de l'inconnu. Cette exploration fait appel à la collecte d'informations (par l'observation et l'expérimentation) dans le monde sans qu'il y ait nécessairement d'hypothèse à l'appui. Par exemple, aujourd'hui les biologistes explorant la mer profonde se posent souvent la question « Qu'est-ce qui vit en profondeur ? » et trouvent de nouvelles espèces sans tester obligatoirement une hypothèse à tout moment.
2. *Proposer des hypothèses alternatives pour expliquer le phénomène.* Les **hypothèses** sont, par essence, des tentatives d'explication d'un aspect de la nature. À moins que des hypothèses raisonnables existent déjà, le scientifique doit les formuler. Cette étape est appelée **induction :** prendre une information spécifique et formuler une explication générale. Il y a deux corollaires importants à prendre en considération. En premier, des explications ou prédictions *alternatives* doivent être émises, ou bien les tests qui suivent peuvent se focaliser sur une explication erronée et la corriger. Par exemple, un physiologiste de mer profonde se posera la question de savoir comment la vie est compatible avec les hautes pressions qui sévissent en profondeur, lesquelles sont connues pour inhiber les fonctions des biomolécules comme les protéines. Il peut proposer que les organismes vivant à cette profondeur (1) ont synthétisé des protéines résistantes à la pression ou (2) souffrent de cette inhibition et ont des métabolismes ralentis. (Pouvez-vous suggérer d'autres hypothèses ?)

   Deuxièmement, les hypothèses scientifiques doivent être **testables** (accessibles à l'expérimentation ou à l'observation) et, en principe **falsifiables** (c'est-à-dire infirmer par l'expérimentation et l'observation), ou alors elles ont peu d'utilité pour la science. Par exemple, le *vitalisme,* un point de vue majoritaire avant le XXe siècle, faisait l'hypothèse que les entités vivantes puisaient leur dynamisme dans une force de vie invisible ou spirituelle. Aucune expérience ne pouvait être entreprise qui aurait été susceptible de détecter une telle force, et les vitalistes assuraient que cette force était dans la nature même et qu'elle n'était pas mesurable. Le vitalisme, en conséquence, est considéré aujourd'hui comme non scientifique, non que l'hypothèse soit fausse, mais parce qu'elle ne peut être testée, donc confirmée ou infirmée.
3. *Établir les protocoles expérimentaux et les observations en vue de tester l'hypothèse ou les hypothèses.* Cette étape est appelée **déduction** : proposer une explication générale, envisager à partir d'elle les psrédictions testables et les tester. Dans les expériences de physiologie, un organisme ou un processus naturel est perturbé d'une façon clairement définie et la conséquence est mesurée. Il est essentiel d'avoir des *contrôles* dans ce type de tests. Les contrôles peuvent se présenter sous différentes formes mais typiquement font appel à des organismes ou à des processus qui ne sont pas altérés ou perturbés ou qui ne sont pas adaptés à un aspect de ce qui est testé. Dans notre exemple de profondeur marine, des protéines extraites d'animaux vivant en eaux profondes et en eaux peu profondes sont étudiées en laboratoire sous pressions fortes ou non pour savoir si la résistance à la pression est une adaptation des animaux de profondeur (que ne partagent pas les animaux d'eaux plus superficielles).
4. *Conduire les observations et les expériences.* Cela peut réclamer un équipement et des techniques sophistiquées (par exemple, chambres de pression dans lesquelles les scientifiques peuvent analyser les fonctions des protéines), mais pas toujours. Nous discuterons brièvement cet aspect dans la section suivante.
5. *Utiliser les résultats de ces tests, affiner les questions et hypothèses précédentes et préciser de nouveaux tests.* Souvent cette étape prend des mois, voire des décades, parce que les résultats ne sont pas clairs ou ne testent qu'un aspect d'une question plus large. Par exemple, les physiologistes de la vie en eaux profondes ont trouvé que beaucoup de protéines étaient vraiment plus résistantes à la pression chez les animaux de profondeur que ceux de surface. Les chercheurs essaient donc de trouver les mécanismes de la résistance de ces molécules. Toutefois, toutes les protéines ne sont pas ainsi résistantes à la pression ce qui laisse supposer l'existence d'autres mécanismes de protection.

Une fois qu'une seule hypothèse a été confirmée définitivement test après test, et que les hypothèses alternatives ont été éliminées, elle peut être élevée au rang de **théorie** scientifique — acceptée comme correcte dans son ensemble, mais avec des détails à découvrir et préciser.

Les expériences et observations physiologiques utilisent des techniques qui vont du niveau moléculaire au niveau comportemental, à la fois pour émettre l'hypothèse et pour la tester. Comme nous l'avons indiqué plus haut, le caractère intégratif de la physiologie offre un challenge au chercheur. La compréhension du domaine entier que couvre cette discipline implique que les scientifiques soient capables d'appréhender les fonctions de molécules spécifiques mises en jeu dans les processus internes qui contrôlent les comportements des animaux. Bien que ce texte ne cible pas lourdement sur les techniques, certaines seront plus particulièrement détaillées dans les chapitres appropriés. Par exemple, le Chapitre 2 présente certaines techniques importantes que les scientifiques utilisent pour les études génomiques et d'autres molécules.

Il convient, une fois de plus, de répéter que les expériences et les observations scientifiques sont mises à profit pour émettre et tester des hypothèses. L'analyse du génome des organismes, par exemple, fut en grande partie un processus de découverte dans les phases initiales.

test de compréhension 1.2

Explicitez la méthode hypothético-déductive.

1.3 Niveaux d'organisation des organismes

Un triomphe des études scientifiques du XIXe siècle fut le développement de la théorie cellulaire de la vie. Sans tenir compte de la difficulté de définir la « vie », à la base de toutes les fonctions vitales, donc à celle de tous les organismes vivants, est la **cellule** — la plus petite unité capable de porter les processus associés à la vie sur Terre. Une cellule comprend une barrière externe appelée **membrane** et un fluide (semigélatineux) interne appelé **cytosol**, qui contient de l'eau, des sels, de petites molécules organiques et des **macromolécules.** Les macromolécules incluent les **acides désoxyribonucléique** et **ribonucléique** (**ADN** et ARN), supports des instructions génétiques pour la synthèse de la plupart des composés cellulaires dont les **protéines**, macromolécules de formes complexes, qui entrent dans la constitution de beaucoup de structures cellulaires, qui interviennent dans la régulation de la plupart des fonctions cellulaires et qui catalysent les réactions chimiques cellulaires (voir Chapitre 2).

La vie a des propriétés d'auto-organisation, d'auto-régulation, d'auto-support, de mouvement et d'auto-reproduction

Les cellules sont classiquement réparties eu deux formes distinctes : **cellules procaryotes** (les Bactéries et les Archées), dépourvues de structures membranaires internes, particulièrement de noyau ; et les **cellules eucaryotes**, qui ont de telles structures et qui appartiennent aux royaumes des Protistes (un groupe gênant qui renferme les protozoaires et les algues unicellulaires et multicellulaires), des Fungi (Champignons), des plantes (plantes supérieures) et des animaux. Toutefois, parce que les deux groupes de procaryotes sont différents l'un de l'autre, les biologistes classent les formes de vie en trois *domaines :* archés, bactéries, eucaryotes. Les formes de vie les plus simples sont **unicellulaires** (une cellule) ou coloniales (groupe de cellules similaires), typiquement les procaryotes et beaucoup de protistes (eucaryotes) comme les amibes. Les organismes plus complexes comme les animaux sont **multicellulaires** (beaucoup de cellules) — des agrégats de centaines (chez certains vers) à des trillions (chez les mammifères) de cellules eucaryotes qui coopèrent et qui ont des spécialisations structurales et fonctionnelles distinctes. Comme nous le verrons plus tard (p. 385), des contraintes physiques comme la *diffusion* limitent la taille d'une cellule, de telle sorte que la taille importante du corps dépend de l'émergence de la multicellularité.

Toutes les cellules, qu'elles soient solitaires ou qu'elles fassent partie d'un organisme multicellulaire, assurent certaines fonctions de base essentielles à la survie de la cellule et à celle de l'organisme. Ces fonctions sont les suivantes :

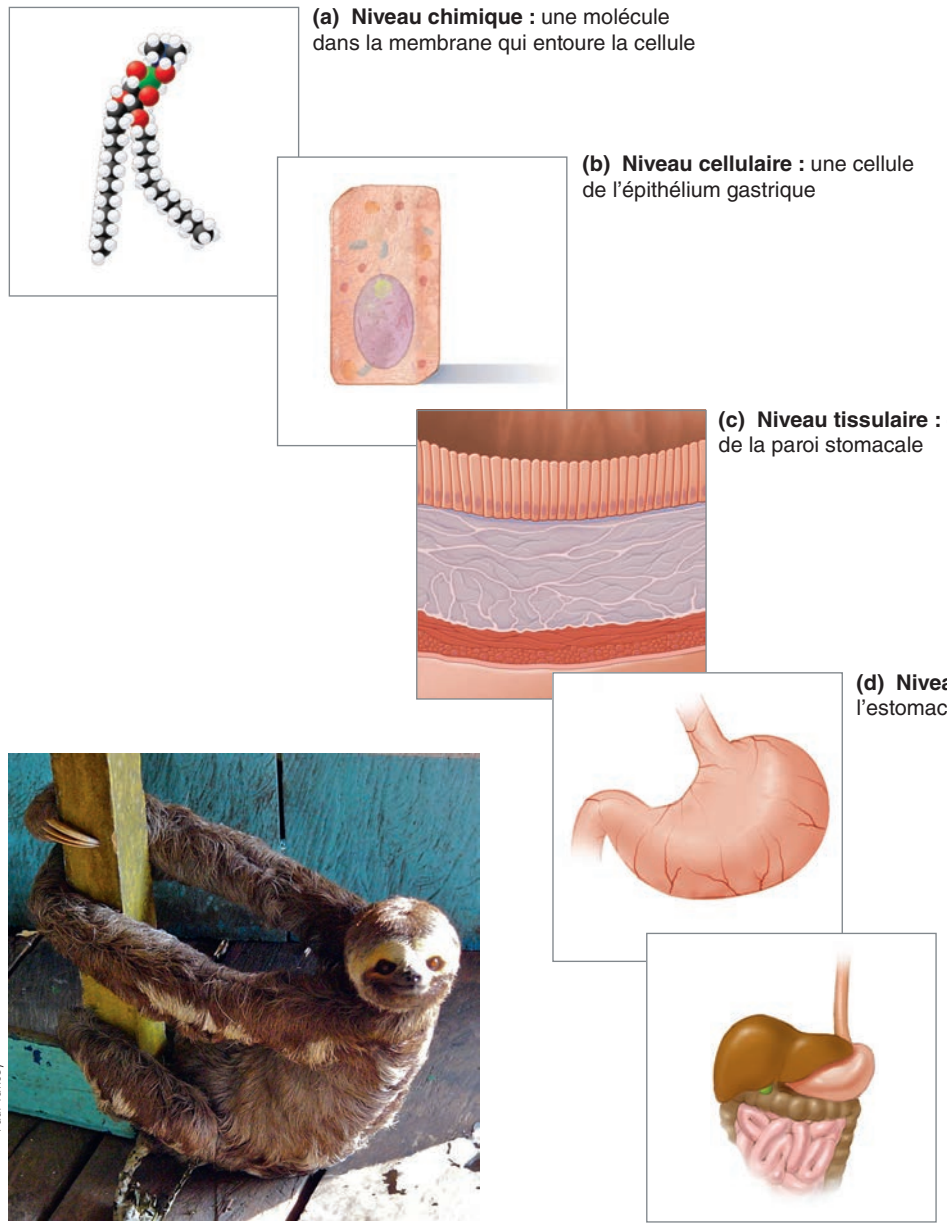
1. *Auto-organisation :* Utilisation des ressources de l'environnement pour générer la cellule. Cette fonction se déroule en plusieurs étapes comprenant :
   - Obtention de l'énergie et des matériaux bruts de l'environnement cellulaire (pour les plantes, ce sont la lumière et les nutriments inorganiques ; pour la plupart des animaux, ils sont fournis par la nourriture et l'oxygène). Initialement, la capture se réalise à travers la membrane cellulaire.
   - Déroulement de réactions chimiques variées qui utilisent l'énergie et la matière première pour stocker de l'énergie et synthétiser les unités moléculaires de construction pour d'autres besoins de la cellule. La plupart des réactions sont catalysées par des **enzymes** représentées généralement par des complexes protéiques qui augmentent la vitesse des réactions chimiques spécifiques. Pour la plupart des cellules animales, le processus général peut être globalement résumé ainsi :

$$\text{Nourriture} + O_2 \rightarrow CO_2 + H_2O + \text{réserves énergétiques} + \text{constructions moléculaires}$$

   - Élimination dans l'environnement cellulaire (à travers la membrane) des produits de déchets du métabolisme, comme le dioxyde de carbone et l'ammoniac ou d'autres déchets azotés.
   - Synthèse des protéines et d'autres composés nécessaires à la structuration cellulaire, la croissance et le support de fonctions cellulaires particulières (utilisant les réserves énergétiques notamment).
2. *Auto-régulation :* Maintien de l'intégrité face aux perturbations, ce qui suppose :
   - Être sensible et réactif aux changements de l'environnement entourant la cellule (comme la température, l'état osmotique).
   - Contrôler les échanges de matière entre la cellule et le milieu qui l'environne.
   - Réparer les dommages faits à la cellule.
   - Corriger les variations des conditions internes qui menacent d'autres fonctions (*homéostasie).*
3. *Auto-support et mouvement :* Avoir des structures qui donnent à la cellule sa forme spécifique, la capacité de déplacer les matériaux à l'intérieur de la cellule, et (dans certains cas) la capacité de déplacer la cellule entière ou l'organisme dans le milieu (motilité et mobilité, N.d.T.).
4. *Auto-réplication :* Se reproduire et réparer les dommages. Certaines cellules animales, comme les cellules nerveuses et les cellules musculaires des mammifères, sont incapables ou ont des capacités de réplication restreintes. Après destruction à l'occasion de blessures ou de pathologies, elles ne sont généralement pas remplacées. (Ce point de vue est remis en question ; des cellules souches nerveuses et musculaires, responsables des renouvellements, ont été identifiées).

Les cellules sont remarquables par la similarité avec laquelle elles remplissent leurs fonctions. Ainsi, toutes les cellules partagent un certain nombre de caractéristiques communes. Chez les organismes multicellulaires, chaque cellule a aussi une fonction spécialisée, qui habituellement résulte de la modification d'une fonction de base ; ci-après quelques exemples empruntés aux animaux :

- Spécialisation dans la capacité fondamentale de synthétiser des protéines, cas des *cellules glandulaires des systèmes digestifs* qui sécrètent les enzymes digestives.
- Amplification de la capacité fondamentale des cellules à répondre aux changements de leurs environnements, cas des *neurones* qui génèrent et transmettent à d'autres régions des impulsions électriques à partir de l'information fournie par les stimuli comme la lumière, la température, les concentrations de nutriments, etc.



(a) Niveau chimique : une molécule dans la membrane qui entoure la cellule

(b) Niveau cellulaire : une cellule de l'épithélium gastrique

(c) Niveau tissulaire : couches de tissu de la paroi stomacale

(d) Niveau de l'organe : l'estomac

(e) Niveau du système : le système digestif

(f) Niveau de l'organisme : le corps entier

FIGURE 1-2 **Niveaux d'organisation du corps d'un animal, avec un exemple pour chaque niveau.**

- Spécialisation dans la capacité basique des cellules de transporter des molécules à travers leur membrane, cas des cellules et des tubules du rein qui retiennent sélectivement les substances indispensables aux animaux et éliminent dans l'urine les substances indésirables.
- En relation avec la capacité inhérente à toute cellule eucaryote de produire un mouvement intracellulaire, cas des *muscles et des cellules musculaires* qui utilisent le déplacement de filaments protéiques internes pour entraîner la contraction c'est-à-dire le raccourcissement de l'organe entier.

Il est important de préciser que les activités spécialisées sont assurées en plus des activités fondamentales des cellules. Ces dernières sont essentielles pour la survie de chaque cellule prise individuellement alors que les contributions spécialisées et les interactions entre les cellules d'un organisme multicellulaire participent à la survie de l'organisme entier.

Les cellules sont progressivement organisées en tissus, organes, systèmes et finalement en corps entier

De la même façon qu'une machine ne peut pas fonctionner tant que ses différentes parties ne sont pas correctement assemblées, les cellules des organismes doivent être précisément agencées pour assurer les processus vitaux de l'ensemble, comme (chez les animaux), la digestion, la respiration et la circulation. Les organismes multicellulaires ont quatre niveaux d'organisation : cellules, tissus, organes et systèmes (Figure 1-2).

Chez les animaux, les cellules de structure et de fonction similaires sont organisées en **tissus** qui se répartissent en quatre types principaux : *épithélial, conjonctif, musculaire* et *nerveux*. Chaque tissu comprend des cellules spécialisées et des quantités variables de matériel extracellulaire (« extérieur de la cellule ») (Figure 1-3).

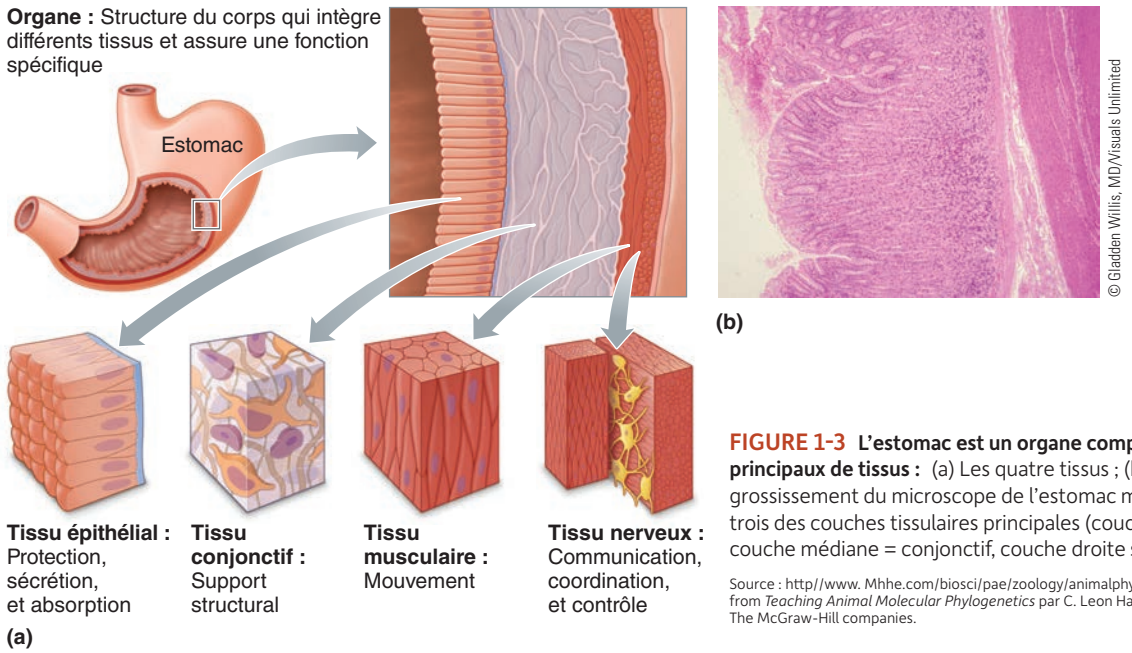


FIGURE 1-3 L'estomac est un organe composé de quatre types principaux de tissus : (a) Les quatre tissus ; (b) Vue à faible grossissement du microscope de l'estomac mammalien, montrant trois des couches tissulaires principales (couche gauche = épithélium, couche médiane = conjonctif, couche droite sombre = muscle).

Source : http//www. Mhhe.com/biosci/pae/zoology/animalphylogenetics/section 02.mhtml. from *Teaching Animal Molecular Phylogenetics* par C. Leon Harris. Utilisée avec la permission de The McGraw-Hill companies.

1. Le **tissu épithélial** est constitué de cellules spécialisées dans l'échange de matériaux. Ce tissu se présente sous deux types structuraux : *feuillets* et *glandes* sécrétrices. Les cellules épithéliales adhèrent fortement les unes aux autres pour former des **feuillets épithéliaux** qui couvrent et limitent des organes variés. Par exemple, l'épiderme ou couche externe de la peau est un tissu épithélial comme l'est la limite interne du tractus digestif. En général, les feuillets épithéliaux ou épithéliums de revêtement constituent des barrières qui séparent les animaux de l'environnement externe et du contenu des cavités qui communiquent avec l'extérieur, comme la lumière du tractus digestif. (Une **lumière** est la cavité d'un organe creux ou tube et, dans le cas des tractus digestifs, est techniquement à l'extérieur du corps !). Seul un transfert sélectif de matériel est permis entre les régions séparées par une barrière épithéliale. Le type et l'étendue de l'échange contrôlé varient, dépendant de la localisation et de la fonction du tissu épithélial. Par exemple, les échanges sont limités entre la peau de la plupart des animaux et le milieu environnant, alors que les cellules épithéliales qui limitent le tractus digestif sont spécialisées dans l'absorption de l'eau et des nutriments.
   - Les **glandes** sont dérivées de tissus épithéliaux et sont spécialisées dans la sécrétion. La sécrétion est la libération, par une cellule, en réponse à une stimulation appropriée, de produits spécifiques qui sont en grande partie synthétisés par la cellule. Les glandes sont formées, au cours du développement embryonnaire, par des poches de tissu épithélial qui s'enfoncent à partir de la surface. Il y a deux catégories de glandes : *exocrine* et *endocrine*. Une glande exocrine est formée lorsque les cellules qui connectent les cellules de surface épithéliale et les cellules glandulaires localisées dans la profondeur de la glande sont maintenues et constituent un conduit ou canal sécréteur.
   - Les **glandes exocrines** (*exo* signifie « externe » ; *crine* signifie « sécrétion ») sécrètent donc par l'intermédiaire de conduits à l'extérieur de l'organisme (ou dans une cavité qui communique avec l'extérieur). Les glandes sudoripares ou glandes de la sueur et les glandes digestives en sont des exemples. Si, au contraire, les cellules de connexion disparaissent durant le développement, les cellules glandulaires sont isolées de la surface et constituent une glande endocrine. Les **glandes endocrines** (*endo*, « interne ») sont dépourvues de conduit et libèrent leurs produits de sécrétion, connus sous le nom d'**hormones,** dans le milieu intérieur, le sang de l'animal (voir Chapitre 7). Par exemple, la glande parathyroïde des vertébrés sécrète l'hormone parathyroïde (parathormone PTH, N.d.T.) dans le sang, qui la véhicule vers ses sites d'action que sont les os et les reins.
2. Le **tissu conjonctif** (**tissu connectif**) se distingue par le fait qu'il contient relativement peu de cellules, dispersées dans un matériel extracellulaire (matrice extracellulaire, N.d.T.) abondant qu'elles sécrètent. Comme son nom l'indique, il met en relation, supporte et assure l'ancrage de différentes parties du corps. Il comprend des structures aussi diverses que le **tissu conjonctif lâche** qui attache le tissu épithélial aux structures sous-jacentes ; les **tendons,** qui attachent les muscles squelettiques aux os ; **les os**, qui donnent la forme des vertébrés et leur procure support et protection ; le **sang** (ou **l'hémolymphe**), qui transporte les matériaux d'une partie du corps à une autre et qui, dans un sens, connecte toutes les cellules du corps. À l'exception du sang, les cellules du tissu connectif produit des molécules spécifiques qu'elles libèrent dans les espaces extracellulaires qui les séparent. Une molécule de ce type est la protéine fibreuse **élastine,** dont les propriétés élastiques facilitent les mouvements d'expansion et de rétraction de structures comme les poumons qui alternativement se gonflent et se dégonflent au cours des cycles respiratoires. (voir p. 520).
3. Le **tissu musculaire** regroupe des cellules spécialisées pour la contraction et la génération de force. Les vertébrés ont trois types de tissu musculaire (Chapitre 8) : **muscle squelettique,** qui cause les mouvements du squelette ; **muscle cardiaque,** responsable du pompage du sang par le cœur ; et **muscle lisse,** qui entoure et contrôle le déplacement des contenus des tubes et organes creux, comme le tractus digestif.

4. Le **tissu nerveux** est constitué de cellules spécialisées pour l'initiation et la transmission des impulsions nerveuses, parfois sur de grandes distances (Chapitres 4, 5). Ces impulsions agissent comme des signaux qui relaient l'information d'une région de l'organisme à une autre. Le tissu nerveux chez les vertébrés est trouvé dans (1) le cerveau ; (2) la moelle épinière ; (3) des terminaisons nerveuses qui surveillent l'environnement extérieur ainsi que l'état de divers facteurs internes soumis à régulation, comme la température, la pression sanguine et le contenu du tube digestif ; et (4) dans les muscles, les glandes, et autres organes *effecteurs* (voir p. 14).

Les tissus épithélial, conjonctif, musculaire et nerveux sont classiquement les tissus principaux. Le terme *tissu* est aussi souvent utilisé pour désigner des agrégats de divers composants cellulaires et extracellulaires qui constituent un organe particulier (par exemple, tissu pulmonaire ou tissu hépatique).

Les **organes** sont structurés autour de deux ou plus de deux tissus primaires agencés pour assurer une ou des fonctions particulières. L'estomac est un exemple d'organe formé de quatre types primaires de tissus (Figure 1-3), qui fonctionnent collectivement pour stocker la nourriture ingérée, débuter la digestion et assurer son déplacement vers le reste du tractus digestif. Les estomacs de vertébrés sont bordés par un tissu épithélial qui restreint le transfert des produits chimiques digestifs et des aliments non digérés. Les cellules glandulaires, dérivées de l'épithélium, comprennent des cellules exocrines qui sécrètent les sucs digestifs dans la lumière et des cellules endocrines, qui libèrent les hormones qui contrôlent les sécrétions exocrines et la contraction des muscles. La paroi de l'estomac renferme du tissu musculaire lisse dont la contraction permet le mélange de la nourriture ingérée avec le suc digestif et projette la mixture dans l'intestin. La paroi renferme également des éléments nerveux qui, avec les hormones, contrôlent la contraction musculaire et la sécrétion glandulaire. Ces différents tissus sont reliés les uns aux autres par du tissu conjonctif.

Les organes s'agencent en **systèmes d'organes**, chacun d'eux se présentant comme un regroupement d'organes qui accomplissent des fonctions apparentées et qui interagissent pour assurer une activité commune qui est essentielle à la survie du corps dans sa globalité. Par exemple, le système digestif des vertébrés comprend la bouche, les glandes salivaires, le pharynx (gorge), l'œsophage, l'estomac, le pancréas, le foie, la vésicule biliaire, le petit intestin et le gros intestin (et parfois d'autres organes). Leur ensemble a pour fonction de fragmenter la nourriture, de la simplifier en petites molécules qui peuvent être absorbées et transférées dans le sang. Nous terminons ce chapitre avec une vue détaillée de ces systèmes.

Le corps de l'animal — d'un individu unique, menant une vie indépendante — comprend les différents systèmes d'organes structuralement et fonctionnellement reliés entre eux pour former une entité séparée de l'environnement externe (des organismes extérieurs). Ainsi, un animal est formé de cellules vivantes organisées en systèmes de survie.

test de compréhension 1.3

Décrivez les fonctions fondamentales de la vie.

Quels sont les types principaux de tissus ? Pour deux d'entre eux, décrivez les principaux sous-types.

Précisez la façon dont les organes sont construits à partir des tissus.

1.4 Taille et échelle parmi les organismes

Parce que la vie sur Terre va des procaryotes unicellulaires aux eucaryotes multicellulaires de grande taille comme les baleines, les organismes se répartissent dans une échelle de masse (exprimée en grammes) de 10^{20} (le nombre 10 suivie de 20 zéros) ! Le tableau présenté à l'intérieur de la deuxième page de couverture donne des exemples de taille de quelques organismes afin que vous puissiez apprécier l'étendue de l'échelle. Indépendamment d'autres facteurs, la taille d'un organisme a d'importantes implications dans son organisation et ses fonctions. Ainsi, on peut se poser la question, pourquoi y a-t-il des mammifères de grande taille, mais pas des insectes ? L'étude des effets de la taille sur l'anatomie et la physiologie porte le nom de **scaling (mise à l'échelle)** Un exemple est la durée de vie : les animaux les plus grands ont une durée de vie généralement plus longue que les plus petits. Plus intéressant encore est le fait qu'un oiseau a une durée de vie 2,5 fois plus élevée que celle d'un mammifère de taille corporelle comparable. Ces phénomènes sont mis en valeur dans plusieurs chapitres de ce livre (l'exemple des oiseaux est repris dans les Chapitres 2 à 12), aussi est-il important d'examiner le principe dès à présent. L'effet le plus important de la taille répond à un concept mathématique simple connu sous le nom de **rapport aire superficielle sur volume**.

Plus grand est l'organisme, plus petit est le rapport surface sur volume

Considérons une cellule sphérique de petite taille. Elle est caractérisée par un volume, une masse et une surface de sa limite externe donnés (Figure 1-4). Mathématiquement parlant, le volume est mis en relation avec le *cube du rayon* de l'objet, alors que la surface l'est avec le *carré du rayon*. Considérons maintenant une cellule (ou un organisme) 10 fois plus volumineuse (voir Figure 1-4). Son volume est 1 000 fois plus important que le premier objet et sa surface 100 fois plus. Le rapport est le dixième de celui de la petite sphère. Cela a des conséquences importantes pour de nombreuses fonctions vitales. Par exemple, la masse entière des cellules obtient les nutriments dont elle a besoin et rejette les déchets à travers la membrane qui la limite superficiellement et l'objet le plus large, en raison du rapport peu élevé est 10 fois plus désavantagé (surface plus petite pour supporter le volume). C'est un des facteurs qui expliquent pourquoi les animaux de grande taille possèdent des systèmes respiratoires et circulatoires très ramifiés (donc avec une surface augmentée). Cet aspect sera détaillé dans les Chapitres 9 à 11).

Toutefois, si la cellule ou l'organisme doit retenir quelque chose, comme la chaleur par exemple, les objets de grande taille sont dix fois plus avantagés car la chaleur est produite par le volume de la cellule et perdue par sa surface. Cet aspect de la physiologie est détaillé dans le Chapitre 15.

Le scaling ou mise à l'échelle affecte aussi la mécanique du squelette. La capacité d'un squelette à supporter la masse contre la gravité augmente avec la surface de section transversale d'un élément du squelette (os de la jambe ou exosquelette de la patte d'insecte). Le poids supporté augmente, quant à lui, selon le cube de la taille de l'animal. En conséquence, un animal volumineux comme l'éléphant doit avoir des pattes massives en comparaison de son corps, tandis qu'une minuscule araignée peut se supporter avec des pattes beaucoup plus fines en comparaison de son corps.

Il est important de se souvenir de ce phénomène de base. Notez que les objets de plus grande taille ont des aires superficielles plus grandes dans une échelle absolue, mais c'est le rapport surface/volume qui compte. Posé simplement, tout le reste étant égal, *les organismes de grande taille ont des rapports (ratios) surface/volume plus petits*.

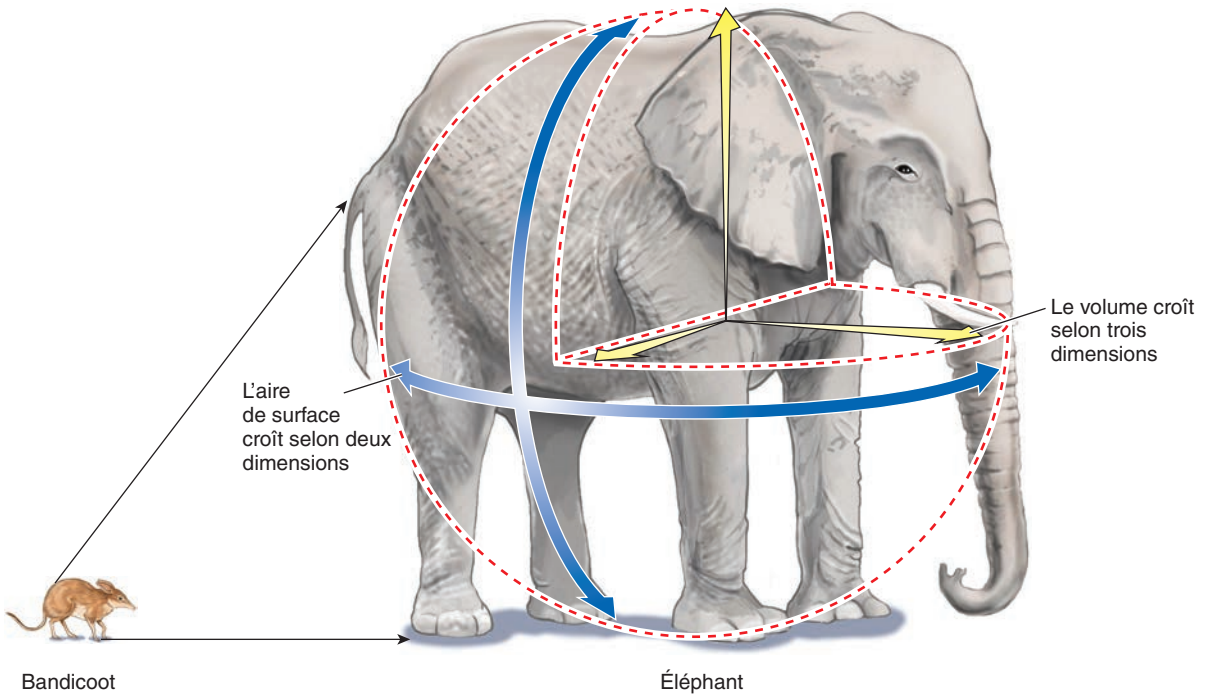


FIGURE 1-4 Les effets de la taille sur la surface et le volume.

© Cengage Learning, 2013

test de compréhension 1.4

Comment la surface change-t-elle avec la taille et pourquoi cela est-il important ?

1.5 Homéostasie : mécanismes de base et améliorations

Nous avons discuté précédemment de plusieurs fonctions des cellules (et ainsi de la vie) : auto-organisation, auto-régulation, support et mouvement et auto-réplication. Pour beaucoup de biologistes, la capacité d'autorégulation est celle qui est la plus critique pour faire la distinction entre le vivant et le non vivant. Par exemple, un feu peut se développer spontanément (à partir d'une source initiale d'énergie comme la lumière) et peut se maintenir en utilisant les matériaux combustibles de l'environnement, peut se propager vers des sources proches de l'essence et se répliquer par l'intermédiaire des étincelles. Il ne peut toutefois se corriger quand il est aspergé d'eau. Les systèmes vivants, au contraire, peuvent se corriger face à certaines perturbations. Ainsi, une nouvelle définition de la vie qui a été proposée est celle « *d'un système qui essaie de se réguler pour préserver son identité* ».

Le maintien d'un état désiré face à des perturbations porte un nom qui est central en physiologie : **homéostasie** (*homeo,* « similaire » ; *stasis,* « demeurer », quoique utilisé ici pour signifier « état »). Le concept est dû au scientifique français Claude Bernard (1813-1878). Son ambition était de devenir écrivain, mais il se tourna vers la médecine puis vers la recherche en physiologie qu'il dénommait « physiologie expérimentale ». Ce fut, vraiment, le pionnier de l'application de la méthode scientifique à la médecine et il est pour cela souvent considéré comme « le père de la physiologie moderne ». Il s'intéressa aux capacités des mammifères à maintenir un état relativement constant de l'environnement interne (qu'il appela *le milieu intérieur*). Le concept perdit de son intérêt jusqu'à ce que le physiologiste américain Walter B. Cannon (1871-1945) envisagea une approche intégrative de la physiologie, prolongeant les idées de Bernard et introduisant le terme *homéostasie*. Il est important de noter que Cannon utilisait *homeo* pour « similaire » et non *homo* pour « même ». Nous verrons pourquoi rapidement.

Les organismes unicellulaires ont quelques capacités homéostatiques, comme celle de maintenir les niveaux énergétiques, la balance acide-base, et le volume. Chez les animaux, bien que les cellules individuelles aient certaines capacités homéostatiques, beaucoup de processus régulateurs s'établissent au niveau de l'organisme entier. Examinons maintenant en détail le concept.

Les cellules de l'organisme sont au contact d'un milieu intérieur stable qui leur est propre et non de l'environnement extérieur

Si chacune des cellules d'un corps a la capacité de survivre, pourquoi la survie de ce dernier dépend-elle de leur spécialisation et de leur intégration dans des systèmes organisés ? La grande majorité des cellules n'est pas au contact direct avec l'environnement extérieur et ne peut pas fonctionner indépendamment des autres cellules. Un organisme unicellulaire comme une amibe, au contraire, se procure directement les nutriments et l'oxygène dans son environnement immédiat et y rejette ses déchets. Chez un animal multicellulaire, une cellule musculaire, par exemple, a les mêmes besoins, mais ne peut assurer de tels échanges avec le milieu extérieur dont elle est physiquement séparée.

Comment la cellule musculaire peut-elle alors assurer ces échanges qui lui sont vitaux ? La réponse est la présence d'un

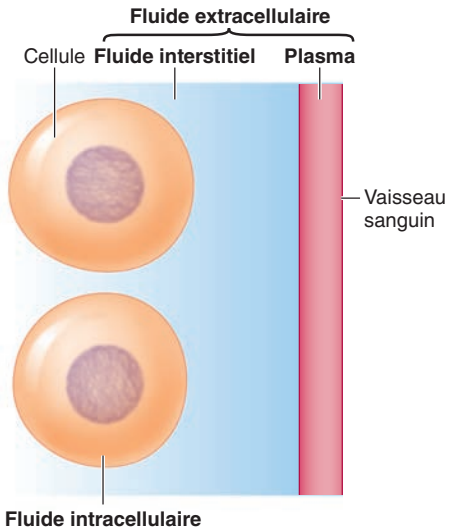


FIGURE 1-5 Composants du fluide extracellulaire (FEC ; environnement interne), et localisation du fluide intracellulaire (FIC).

© Cengage Learning, 2013

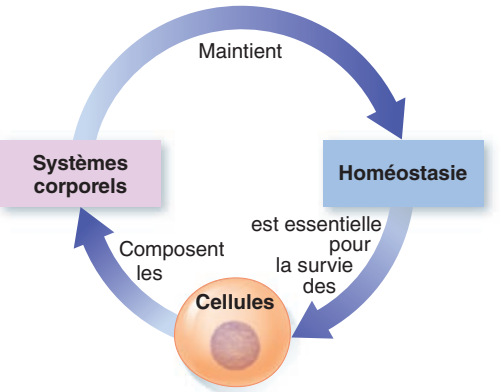


FIGURE 1-6 Relations d'interdépendance entre cellules, systèmes corporels et homéostasie. Les relations d'interdépendance établies sont les fondements mêmes de la physiologie moderne actuelle : *L'homéostasie est essentielle pour la survie des cellules, les systèmes du corps maintiennent l'homéostasie et les cellules entrent dans la composition des systèmes corporels.*

© Cengage Learning, 2013

environnement interne aqueux avec lequel les cellules du corps sont directement en contact. Cet environnement est à l'extérieur des cellules mais à l'intérieur du corps ; c'est le milieu intérieur de l'organisme. C'est un **fluide extracellulaire** (*extra* signifiant à « l'extérieur de ») ou **FEC,** représenté chez les vertébrés par le *plasma,* phase liquide du sang et le *liquide interstitiel,* dans lequel baignent les cellules (Figure 1-5). Des couches épithéliales diverses accomplissent des échanges entre l'environnement extérieur et le milieu intérieur. Le système digestif, par exemple, transfert les nutriments dont les cellules ont besoin, de la lumière intestinale au sang (phénomène d'absorption intestinale, N.d.T.). Le système respiratoire transfert l'oxygène. Le système circulatoire, s'il est présent, distribue nutriments et oxygène à travers l'organisme. Le résultat est que, nutriments et oxygène, initialement issus de l'environnement externe, sont délivrés au liquide interstitiel qui entoure les cellules. Les membranes des cellules assurent les échanges ultimes avec le cytoplasme, plus précisément le **fluide intracellulaire** ou **FIC** (voir Figure 1-5). (À noter que bien que le terme de *fluide intracellulaire* soit largement utilisé, ce dernier a une consistance gélatineuse). Peu importe la distance qui sépare une cellule de la surface externe, elle trouve dans le milieu les nutriments et l'oxygène nécessaires à sa survie. Les produits terminaux du métabolisme des cellules (comme le CO_2 et l'ammoniac) sont libérés dans le liquide interstitiel, récupérés par la circulation (chez les animaux d'organisation complexe) et transportés vers les organes spécialisés dans leur élimination vers l'extérieur. Par exemple, les poumons (chez les organismes à respiration aérienne) évacuent le CO_2 et les reins éliminent les autres déchets dans l'urine.

Ainsi, toute cellule d'un organisme multicellulaire prélève les nutriments essentiels et élimine les déchets dans un environnement aqueux, comme le fait une amibe. La différence essentielle est que les systèmes corporels doivent aider au maintien de la composition du milieu intérieur de telle sorte qu'elle soit en permanence compatible avec la survie de toutes les cellules. À l'opposé, une amibe ne peut pas contrôler son environnement.

L'homéostasie est essentielle au fonctionnement cellulaire, et la plupart des cellules, en tant que parties d'un système organisé, contribuent à l'homéostasie

Les cellules animales ne peuvent fonctionner que si elles baignent dans un FEC compatible ; en conséquence, la composition chimique et l'état physique du milieu intérieur ne peuvent varier que dans des limites étroites. Les nutriments et l'oxygène prélevés doivent être renouvelés pour que la survie des cellules soit maintenue. Les déchets libérés doivent être évacués de manière à ne pas atteindre des concentrations élevées toxiques. D'autres éléments du milieu intérieur, importants pour la survie des cellules, doivent être maintenus à des taux relativement constants.

Les fonctions assurées par les différents systèmes corporels contribuent à l'homéostasie, maintenant à l'intérieur des animaux l'environnement requis pour la survie et le fonctionnement de toutes leurs cellules. C'est le concept le plus important de la physiologie et le fil directeur de ce livre : *l'homéostasie est essentielle à la survie de chaque cellule, et chacune d'elles, au travers de ses activités spécifiques et en tant que partie d'un système, contribue à la stabilité du milieu intérieur qui les entoure* (Figure 1-6).

Les facteurs du milieu intérieur qui sont souvent soumis à régulation homéostatique sont les suivants :

1. *Concentration de molécules riches en énergie (les nutriments).* Les cellules en activité ont besoin d'un apport consistant de telles molécules. Ce sont les substrats, les combustibles qui fournissent l'énergie nécessaire à la survie et à la réalisation d'activités spécialisées.
2. *Concentration en O_2 et CO_2.* Les cellules ont besoin d'oxygène pour le déroulement des réactions chimiques au cours desquelles le maximum d'énergie utilisable est extrait des nutriments. Le CO_2 fourni par ces réactions doit être contre-balancé par son élimination au niveau des échangeurs respiratoires (poumons ou branchies) afin d'éviter une acidification du milieu intérieur (concentration élevée en H^+). Les réactions mises en jeu sont :

$$CO_2 + H_2O \leftrightarrow H_2CO_3 \leftrightarrow H^+ + HCO_3^-$$

3. *Concentration des produits de déchets*. Les produits terminaux de nombreuses réactions chimiques peuvent être toxiques pour les cellules s'ils s'accumulent au-delà d'une certaine limite.
4. *pH*. Les effets les plus évidents des variations du pH (acidité) sont des altérations dans le mécanisme de la signalisation électrique des cellules nerveuses et les activités enzymatiques de toutes les cellules.
5. *Concentration de l'eau, des sels, et d'autres électrolytes*. Les concentrations relatives d'ions (principalement Na^+ et Cl^-), de solutés organiques et d'eau dans le FEC, influencent les quantités d'eau qui entrent dans les cellules ou les quittent. Elles doivent donc être régulées afin de maintenir le volume des cellules. Les cellules, en effet, ne peuvent normalement fonctionner lorsqu'elles sont gonflées (en turgescence, N.d.T.) ou rétractées (en plasmolyse, N.d.T.). D'autres ions sont importants pour de nombreuses fonctions vitales. Par exemple, la contraction rythmique d'un cœur de vertébré dépend d'une concentration relativement constante des ions potassium (K^+) dans le FEC.

Certains animaux régulent également :

6. *Volume et pression*. La phase liquide et circulante du milieu intérieur, le plasma (ou l'hémolymphe) des animaux pourvus de systèmes circulatoires, doit avoir le volume et la pression adéquates lui permettant d'être largement distribuée dans tout l'organisme et assurer le lien entre l'environnement externe et les cellules.
7. *Température*. Le fonctionnement optimal des cellules se situe dans une gamme de températures très étroite. La vitesse des réactions chimiques chute à basse température, pire encore, les structures membranaires et protéiques sont déstabilisées si la température est trop élevée.
8. *Paramètres sociaux*. L'homéostasie, dans certains cas, peut intéresser un groupe d'individus et se situer à un niveau social. Ceci est bien documenté chez les insectes sociaux — dans les termitières par exemple. La « colonie » de termites agit comme un « superorganisme » qui régule la densité de sa population ainsi que le nombre des différentes castes (ouvriers, soldats) pour les maintenir à des niveaux à peu près constants (la température de la termitière est également régulée). Ce sont là les manifestations d'une *homéostasie sociale*.

Le fait que le milieu intérieur soit relativement stable ne signifie pas que sa composition, son volume et d'autres caractéristiques ne changent pas. Premièrement, les facteurs externes et internes, menacent continuellement de rompre l'équilibre homéostatique. Quand cela se produit, des réactions opposées appropriées (ou des comportements) sont mises en jeu pour rétablir les conditions d'équilibre. Par exemple, l'exposition à un environnement froid tend à diminuer la température interne d'un mammifère. Pour compenser cet effet, le frissonnement peut être déclenché et génère de la chaleur qui ramène la température interne du corps à sa valeur normale. (Alternativement ou en plus, l'animal peut rechercher un endroit plus chaud). De même, l'augmentation de la concentration en CO_2 du milieu intérieur, conséquence des réactions du catabolisme cellulaire qui génèrent de l'énergie, entraîne une acidose. Cela provoque un accroissement du rythme respiratoire (ventilation) chez beaucoup d'animaux. Le supplément de CO_2 (ou de HCO_3^-) est éliminé dans le milieu extérieur et la concentration du gaz dans le FEC retrouve une valeur normale. Ainsi, *l'homéostasie ne devrait pas être considérée comme un état figé mais un état dynamique* dans lequel les changements qui interviennent sont minimisés par des réponses physiologiques compensatoires. C'est pourquoi Cannon choisit le préfixe *homéo* (similaire, semblable) plutôt que *homo* (même). Pour chacun des facteurs de l'environnement interne, de petites variations autour d'une valeur optimale sont tolérées dans les limites étroites compatibles avec la vie par des mécanismes de régulation précis.

Les animaux n'ont pas les mêmes capacités homéostatiques

Le terme ***homéostasie*** est né à partir de recherches menées principalement chez les mammifères, qui présentent un milieu intérieur remarquablement uniforme (malgré de modestes variations). Toutefois, chez beaucoup d'autres organismes multicellulaires cet environnement présente une variabilité plus grande et pourtant ils survivent. Les physiologistes définissent par des termes spécifiques ces différentes possibilités.

Régulateurs, Conformeurs, Éviteurs Il y a deux stratégies que les organismes peuvent utiliser en ce qui concerne leurs environnements internes : celle des *régulateurs,* qui mettent en jeu des mécanismes internes pour maintenir un état relativement constant et celle des *conformeurs (conformes)* dont l'état interne varie avec celui de l'environnement. Certains physiologistes reconnaissent une troisième catégorie, celle des *éviteurs,* qui sont incapables de régulation interne, mais qui néanmoins peuvent minimiser les écarts internes en évitant les perturbations de l'environnement (Figure 1-7). Par exemple, la plupart des organismes (incluant les non animaux) sont thermoconformes (température du corps égale à celle du milieu extérieur), alors que les oiseaux et les mammifères sont généralement thermorégulateurs, maintenant une température interne stable indépendamment de la température environnante. Certains thermoconformes toutefois (des poissons et les insectes) peuvent éviter de grandes variations de la température du corps en se déplaçant et changeant de lieux de vie (voir Chapitre 15).

Enantiostasie Certains animaux ont des composés internes variables soumis à une forme d'homéostasie appelée **énantiostasie** (*enantio,* « opposant ».) Ce terme fait référence à l'uniformisation d'une fonction entraînée par le changement d'une variable physiologique pour compenser le changement d'une autre. Il a été employé la première fois pour les crabes bleus, qui sont perturbés par une diminution de la composition saline interne quand ils quittent l'océan pour entrer dans un environnement de salinité moindre (un estuaire). Les chercheurs ont montré que les niveaux réduits d'ions salins inhibent la fixation de l'oxygène par l'*hémocyanine* (Chapitre 9), une biomolécule de grande taille (une protéine fonctionnellement comparable à l'hémoglobine de nos globules rouges), qui transporte l'oxygène dans le liquide circulant du crabe. Cependant les crabes bleus ne souffrent pas de cette situation parce qu'ils rendent leur fluide interne plus alcalin en augmentant la production d'ammoniac, une base forte. La forte alcalinité, en retour, favorise la liaison de l'oxygène à l'hémocyanine et en conséquence neutralise les effets des ions. Une homéostasie fonctionnelle de l'hémocyanine est ainsi assurée.

Le feedback négatif est le mécanisme régulateur privilégié de l'homéostasie

Pour maintenir l'homéostasie, les organismes doivent être capables de détecter toute variation des facteurs internes qui ont besoin d'être tenus dans des limites étroites et contrôler les systèmes qui répondent à de telles variations. Par exemple, pour maintenir la température du corps à une valeur optimale, les mammifères doivent être capables de détecter un changement de la température interne, puis altérer de façon appropriée la production ou la perte de chaleur de telle sorte que la température revienne à la valeur désirée.

Les mécanismes de contrôle homéostatique opèrent principalement sur le principe du feedback négatif. Le **feedback négatif** intervient quand un changement dans une variable contrôlée déclenche une réponse qui s'oppose à ce changement, entraînant la variable dans une direction opposée à celle du changement initial. Les systèmes de feedback peuvent être très simples, *sans valeur de référence,* avec contrôle imprécis

Challenges et controverses
Une planète peut-elle avoir une physiologie ?

Comme nous en avons discuté, l'une des caractéristiques fondamentales qui paraît le mieux définir la vie est la capacité de réaction et d'ajustement aux perturbations de l'environnement. Récemment, un certain nombre de scientifiques, avec James Lovelock en tête, ont suggéré que la planète Terre, elle-même, manifestait cette propriété de vie. Appelé hypothèse Gaïa, ce concept se fonde sur l'observation que les conditions météorologiques et le cycle des éléments nutritifs qui favorisent la vie ont été relativement constants pendant des centaines de millions, peut-être même des billions d'années. Bien que des périodes prolongées de froid (ères glaciaires) aient été entrecoupées de périodes de relative chaleur, à aucun moment, les conditions n'ont dévié de l'échelle des valeurs compatibles avec la vie. Lovelock et ses supporteurs proposent que la vie elle-même, en relation avec les phénomènes géologiques et atmosphériques, maintient cet état favorable dans un processus de feedback homéostatique globalement dénommé « géophysiologie ». Comme exemple à l'appui de ce processus de feedback, les chercheurs ont trouvé celui de la formation des nuages déclenchée par un gaz atmosphérique appelé *sulfite de diméthyle* (SDM). SDM est un produit de dégradation d'un *osmolyte* (une molécule qui intervient dans la régulation de la quantité d'eau dans la cellule ; voir Chapitre 13) du phytoplancton (algues unicellulaires comme les diatomées qui sont les organismes photosynthétiques les plus communs sur Terre). L'hypothèse est que, lorsque le climat de la Terre s'oriente vers un réchauffement, la croissance du plancton s'amplifie et la production de SDM par conséquent aussi. Par contrecoup, plus de nuages se forment qui filtrent la lumière solaire et s'opposent à cette tendance climatique. La température de l'atmosphère de la planète ne subit donc pas des variations extrêmes.

Augmentation de la température atmosphérique → plus de SDM libéré par le phytoplancton → plus de nuages qui se forment → moins de lumière solaire qui atteint la Terre → atmosphère qui se refroidit

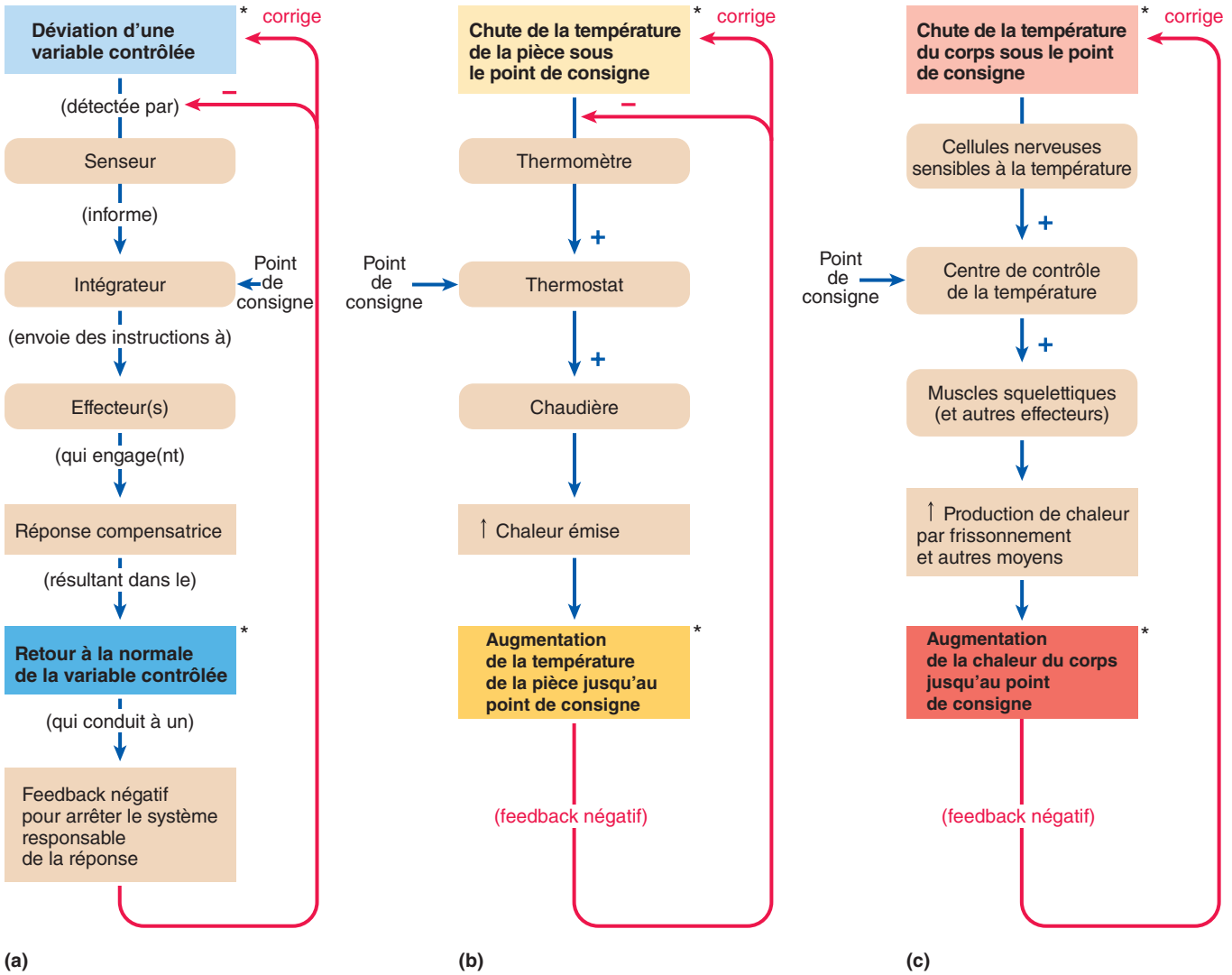
Si ceci est correct, est-il pour autant justifié de considérer la Terre comme un superorganisme, comme un organisme vivant géant (appelé Gaïa) ? (Gaïa est le nom de la déesse qui, dans la mythologie grecque, personnifie la Terre, N.d.T). Les autres propriétés qui caractérisent la vie, comme la reproduction et l'évolution, peuvent influencer la réponse à cette question qui intrigue.

(a) (b) (c)

FIGURE 1-7 Exemples de régulateurs, d'éviteurs et de conformeurs. (a) Régulateur : la température interne du corps du singe est relativement constante par rapport à l'environnement ; (b) Éviteur : Les papillons monarques migrent en automne des habitats gelés du nord vers les habitats chauds du sud pour éviter des températures extrêmes du corps ; (c) Conformeur : La température du corps d'un escargot marin est égale à celle de l'environnement aquatique. (Le monarque peut aussi réguler sa température corporelle le jour en se chauffant au soleil mais la nuit il devient conformer.)

ou être *référencés*, c'est-à-dire construits autour d'un **point de consigne** qui fixe l'état idéal. Un exemple de système non référencé est celui du climat de la Terre et de la chaleur globale. Quand l'atmosphère commence à se réchauffer suite à un excès de dioxyde de carbone, certains processus sont stimulés, ceux qui produisent plus de nuages par exemple (voir encadré, *Challenges et controverses : une planète peut-elle avoir une physiologie ?)* Les nuages peuvent réduire l'impact du soleil et s'opposer ainsi au réchauffement. Il n'y a toutefois pas de régulation précise car il n'y a pas de valeur de référence, de point de consigne.

Au contraire, un système de feedback négatif finement contrôlé a plusieurs composantes : un **senseur** (**détecteur**) qui mesure la variable qui doit être régulée, un **intégrateur** qui compare la valeur obtenue à un point de consigne et un **effecteur,** le dispositif ou le processus à l'origine de la réponse correctrice (Figure 1-8a). Un exemple commun de système de ce type est le contrôle de la température d'une pièce (variable contrôlée) par un dispositif thermostatique de mesure et d'intégration, une chaudière, un conditionneur d'air et toutes leurs connexions électriques (Figure 1-8b). La température de la pièce dépend de l'activité des effecteurs, la chaudière (une source de chaleur) et le conditionneur d'air (qui enlève de la chaleur). Supposons que quelqu'un ouvre la porte de la pièce et que de l'air plus froid entre. Pour commuter les effecteurs on ou off de façon appropriée, le système de contrôle doit « connaître » (mesurer) la température réelle de la pièce puis la « comparer » à la température souhaitée (température de consigne) et ajuster l'activité des effecteurs de telle sorte que la température réelle devienne égale à la température de



CLÉ

Diagrammes des flux d'après le texte

- + = Stimule ou active
- − = Inhibe ou interrompt
- = Entité physique, comme structure du corps ou substance chimique
- = Actions
- = Voie de compensation
- = Arrêt de la voie de compensation
- * Notez que les ombres plus claires ou plus sombres d'une même couleur indiquent, respectivement, une baisse ou une augmentation de la variable contrôlée

FIGURE 1-8 Feedback négatif. (a) Composants du système de contrôle par feedback négatif. (b) Contrôle par feedback négatif de la température d'une pièce. (c) Contrôle par feedback négatif de la température corporelle d'un mammifère.

© Cengage Learning, 2013

consigne. Un dispositif thermosensible dans le thermostat, détecte la température réelle. La température de consigne est fixée par réglage du thermostat. Ce dernier agit comme un intégrateur ; il compare les deux températures et, dans ce cas, active la chaudière.

Quand la baisse de température est compensée, la chaleur produite par la chaudière s'est opposée à la chute initiale de la température ; elle est « négative » par rapport à cette chute. À noter que cet effet est encore dénommé feedback « négatif » bien que de la chaleur ait été ajoutée. Une fois que la température réelle atteint la valeur de consigne le thermostat arrête la chaudière. Si la production de chaleur continuait, la température de la pièce dépasserait la consigne. Ceci n'a pas lieu parce que la température de l'air exerce un rétrocontrôle qui inactive le thermostat. Ainsi, le système de contrôle exerce une action correctrice qui évite que la grandeur contrôlée s'écarte trop au-dessous ou au-dessus de la valeur de référence.

Les systèmes homéostatiques des organismes interviennent de façon analogue pour maintenir la stabilité relative d'un facteur contrôlé. Les Figures 1-8b et 1-8c montrent les similarités entre le système du thermostat et le système ther-

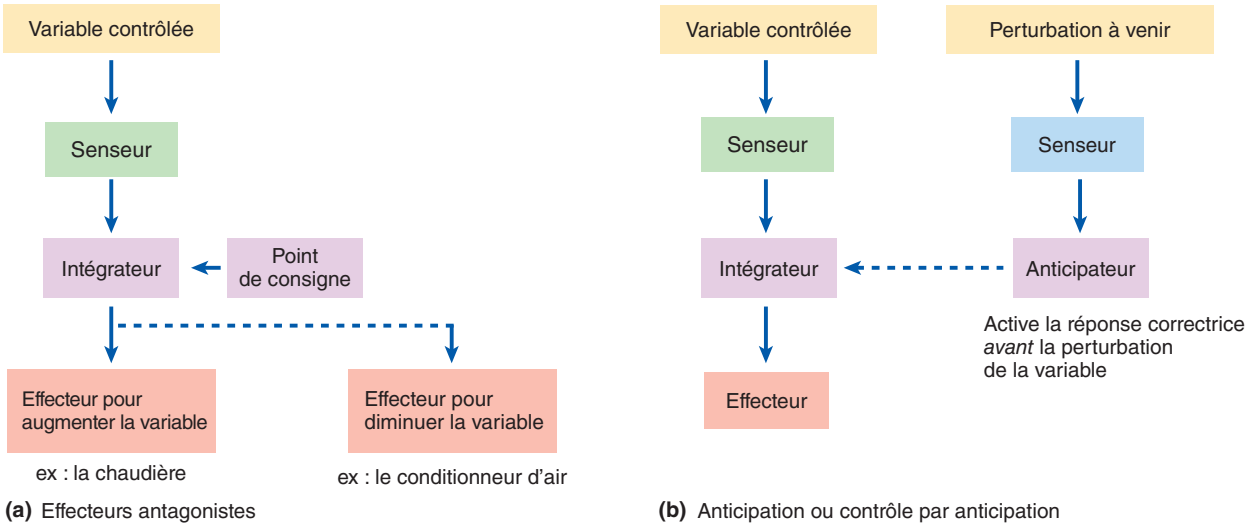


FIGURE 1-9 Expansion et amplification d'un système de feedback négatif basique.

© Cengage Learning, 2013

morégulateur des mammifères. C'est l'exemple que nous avons décrit plus haut (p. 2), dans lequel l'hypothalamus est le centre intégrateur qui contrôle la température corporelle.

Les effecteurs du feedback peuvent être antagonistes et peuvent inclure des comportements aussi bien que des organes internes

Le mécanisme de feedback basique sur lequel nous venons de discuter peut se dérouler selon plusieurs voies. En ce qui concerne les effecteurs il y a deux possibilités que l'on doit garder à l'esprit :

- *Le contrôle antagoniste*. Si les corrections s'effectuent, soit en changeant la direction de la variation, en jouant sur deux effecteurs qui ont des effets opposés ou en augmentant ou diminuant la réponse d'un seul effecteur, le système est dit avoir un **contrôle antagoniste** (Figure 1-9a). Notez l'intérêt de ce type de contrôle dans l'exemple domestique que nous venons de décrire : si la variable contrôlée est compensée par un changement dans une seule direction, elle peut changer de façon incontrôlée dans l'autre direction. Dans cet exemple, une maison seulement équipée d'une chaudière, peut lutter contre la baisse de température, mais ne peut s'opposer à une élévation importante de la température en été. Toutefois, la température peut demeurer à peu près constante, malgré de grandes variations de la température extérieure, si deux mécanismes opposés, l'un qui réchauffe et l'autre qui refroidit (le conditionneur d'air), sont sollicités.
- *Les comportements comme effecteurs*. Un effecteur, dans le cas d'une perturbation, est typiquement un organe qui ajuste directement un certain état interne (comme un muscle qui, au cours du frisson, se contracte pour produire de la chaleur). Toutefois, les **comportements** (types de mouvements spécifiques mis en jeu dans certaines situations et qui requièrent une coordination dans les actions des composants nerveux et musculaires) peuvent aussi jouer le rôle de processus correcteurs donc d'effecteurs. Il faut se rappeler que certains animaux sont des *éviteurs* ; ils recourent à des comportements effecteurs. Par exemple, les papillons monarques (voir Figure 1-7) migrent du nord des États-Unis et du Canada vers la Californie et le Mexique en hiver, afin de se soustraire au froid extrême. (Ce comportement de navigation est programmé génétiquement à un degré stupéfiant ; les monarques qui migrent vers le sud sont nés dans le nord et ont plusieurs générations de descendants qui ont migré vers le nord.)

Prenons un autre exemple, celui des killifish. Ce sont de remarquables poissons osseux intertidaux qui peuvent survivre à des salinités variant de celles, très faibles, des eaux douces à des valeurs supérieures à celles des concentrations marines, tout en maintenant une salinité interne relativement constante comprise entre 35 et 45 %, celle de l'eau de mer normale. Quand le poisson fait face à un changement de la salinité externe (par exemple lorsque la pluie dilue une flaque d'eau de marée), des cellules de leurs branchies (effecteurs physiologiques) ajustent le taux d'ions dans le sang au niveau homéostatique requis. En même temps, si la salinité de la flaque n'est pas homogène mais répartie en gradient, le poisson recherche activement un coin d'eau qui a une salinité comprise entre 35 % et 45 % (un processus de comportement effecteur). Les killyfish sont donc à la fois des régulateurs et des éviteurs.

Les insuffisances des systèmes de feedback négatifs peuvent être améliorées par l'anticipation et l'acclimatation

Il est important de signaler que, même avec le système sophistiqué du contrôle antagoniste, un système référencé de base (avec senseur, intégrateur et points de consigne, effecteurs) a deux défauts. Premièrement, il n'est pas parfaitement *homo*statique (« même état »), parce qu'il doit d'abord supporter la perturbation pour réagir et engager les corrections donc une *réponse décalée*. De façon similaire, la mise hors-circuit de l'effecteur demande aussi un certain délai et, dans ces systèmes, le point de consigne est donc momentanément dépassé. En conséquence, beaucoup de paramètres régulés — température du corps, niveaux hormonaux, balance hydrique, par exemple — fluctuent continuellement (d'où le préfixe *homéo*). En second lieu, certains composants ne travaillent pas de façon optimale dans un nouvel environnement ou une nouvelle situation, comme tel est le cas lorsqu'un animal migre d'une altitude basse vers une altitude élevée. L'évolution (et les ingénieurs humains) ont mis au point deux façons d'améliorer la régulation pour surmonter ces problèmes (qui existent à des degrés divers dans les systèmes et chez les animaux).

- *Anticipation ou système d'anticipation*. Une anticipation ou système d'anticipation réduit le délai en détectant ou

prédisant une perturbation à venir *avant* que l'état stabilisé ne change (par exemple variation au-delà du point de consigne) (Figure 1-9b). Il peut aussi prévoir la réponse de l'effecteur avant d'atteindre le point de consigne. L'anticipateur active la réponse appropriée *en devançant* le changement ou supprime l'effecteur avant que son effet ne dépasse le point de consigne. Par exemple, les thermostats modernes électroniques ont des circuits anticipateurs qui arrêtent la chaudière juste avant que le point de consigne ne soit atteint de telle sorte que l'air chaud déjà produit amène progressivement la pièce à la température souhaitée sans la dépasser. Dans le cas d'un exemple chez un animal, les senseurs de la peau d'un mammifère détectent la chaleur ou le froid extérieur et peuvent provoquer les réponses correctrices *avant* que la température interne centrale ne soit perturbée. De façon analogue, quand un repas est encore dans le tube digestif, un mécanisme d'anticipation accroît la sécrétion d'une hormone (l'insuline par exemple) qui stimule la capture et le stockage cellulaires des nutriments absorbés au niveau de l'épithélium intestinal. Cette réponse anticipatoire limite l'élévation des taux sanguins de nutriments qui fait suite à leur absorption.

- *Systèmes d'acclimatation.* Ce sont des mécanismes qui altèrent le feedback existant et d'autres composants, généralement sur plusieurs jours, de manière à optimiser leur intervention dans une nouvelle situation. Les migrations vers une altitude élevée ou dans une région de saison différente sont des exemples de nouvelles situations. Pour rester sur le thème de la température, les mammifères accroissent leur fourrure ou les couches de tissu adipeux lorsque l'hiver approche et les perdent au printemps, augmentant ainsi le système basique de feedback interne.

Certains processus qui sont techniquement des formes d'acclimatation ne sont pas toujours désignés ainsi parce qu'ils ne font pas référence à des caractères d'habitat. Par exemple, la masse musculaire d'un animal augmente dans le temps si l'activité locomotrice est prolongée, exactement comme dans le cas des migrations. Cette forme d'acclimatation est souvent appelée **upregulation**. L'effet opposé, **downregulation,** s'observe également, lorsque la masse musculaire décline durant des périodes de sédentarité.

Une remarque sur la terminologie : le terme **acclimation** fait référence aux processus d'acclimatation qui interviennent dans une situation contrôlée, comme au laboratoire. Les processus d'acclimation et d'acclimatation, comme ceux de up et down regulation, sont souvent appelés *adaptations* par beaucoup de personnes. Par exemple, un ou une alpiniste peut dire qu'il ou elle est adaptée à la haute altitude. Ce terme, toutefois, est trompeur car, pour les biologistes de l'évolution, l'« adaptation » fait référence aux changements génétiques qui interviennent sur plusieurs générations à travers la variation et la sélection naturelle (p. 1). Nous emploierons fréquemment, à la fois, les termes — *acclimatation, adaptation* — et, pour le deuxième, nous indiquerons chaque fois s'il se situe à l'échelle des générations (point de vue évolutif) ou à l'intérieur d'un organisme (point de vue physiologique).

test de compréhension 1.5

Définissez *homéostasie* et donnez un exemple montrant son importance.

Décrivez un système de feedback-négatif avec des effecteurs antagonistes.

Discutez comment l'anticipation et l'acclimatation impliquent un tel système.

Kevin Johnson, U.S. Geological Survey

Artémies nouvellement écloses. Avant l'éclosion, elles étaient depuis plusieurs années dans des cystes embryonnaires dans un état de dormance.

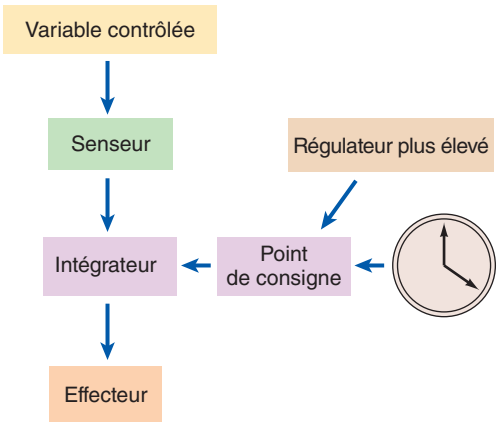
1.6 Changement régulé

Tout n'est pas soumis à un contrôle homéostatique chez les organismes. La température du corps d'un mammifère est à nouveau un exemple intéressant : bien que normalement étroitement régulée chez la majorité des mammifères, la plupart du temps, la température du corps varie considérablement avec la fièvre, entre l'éveil et le sommeil et au cours de l'hibernation.

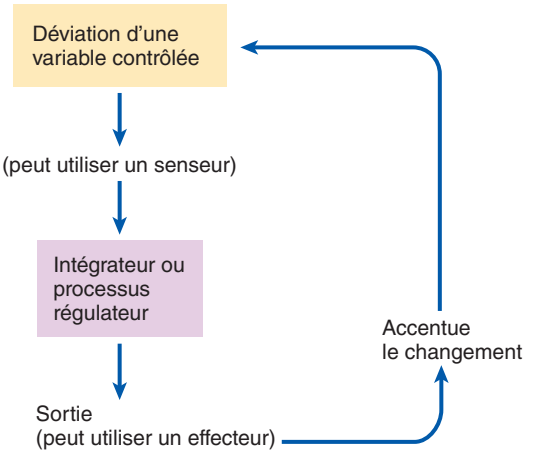
Certains processus internes ne sont pas toujours homéostatiques mais peuvent être modifiés par les systèmes de réinitialisation et de feedback positif

Il y a de nombreux cas d'acclimatation répondant à des contraintes environnementales changeantes. Pour beaucoup d'animaux, la régulation par feedback négatif ne peut pas être modifiée pour garder une activité optimale et l'acclimatation intervient pour commuter vers un état de **dormance** (un état où le métabolisme est très réduit), comme *l'hibernation* pour un petit mammifère chez lequel la température du corps chute dramatiquement. Considérons le cas des embryons des artémies (crevettes de saumure, commercialisées sous le nom de « singes de mer ») du Grand Lac Salé de l'Utah. Quand les embryons sont échoués sur une rive à sec, ils peuvent perdre jusqu'à 98 % de l'eau interne et cependant rester viables sous la forme de kystes de résistance (duquel ils peuvent sortir et éclore plusieurs années plus tard s'ils sont placés dans l'eau) (Ils entrent en anhydrobiose, N.d.T.). L'homéostasie, chez ces animaux, doit être considérée dans un sens très large, celui de la survie. (Il faut les comparer aux mammifères, qui meurent s'ils perdent plus de 10 à 15 % de leur eau corporelle !)

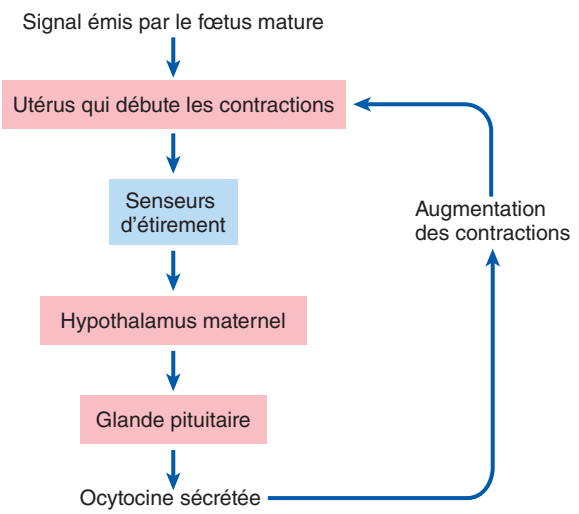
Par ailleurs, beaucoup de fonctions comme la locomotion, la croissance et le développement, ainsi que la signalisation neurale ne sont pas soumises à un contrôle homéostatique (bien qu'ils peuvent contribuer à l'homéostasie d'une certaine façon). Certains systèmes régulateurs sont simplement allumés quand stimulés pour un besoin particulier et sont ensuite éteints. Des exemples de ce type de régulation « sur demande » sont fournis



(a) Système de réinitialisation d'un feedback négatif par un régulateur plus élevé ou une horloge biologique



(b) Feedback positif



(c) Exemple de feedback positif : naissance d'un mammifère

FIGURE 1-10 Mécanismes de changement régulé.

© Cengage Learning, 2013

par les muscles et les glandes du tractus digestif, localement activés pour brasser et aider à la digestion de la nourriture lorsque celle-ci est présente et mis hors jeu dans le cas contraire. Cela peut contribuer à des besoins homéostatiques comme la concentration des nutriments dans le sang, mais n'en est pas un intrinsèquement. Quelques physiologistes ont donné à la régulation non homéostatique le nom de **rhéostasie** (« état variable »).

L'évolution a fait également émerger deux autres mécanismes de régulation utiles pour les changements non homéostatiques et dont on fera souvent mention dans le prochains chapitres.

- **Système de réinitialisation :** un mécanisme qui modifie le point de consigne d'un système de feedback négatif d'une façon *temporaire, permanente ou cyclique* (Figure 1-10a). La fièvre offre un exemple de système temporaire de réinitialisation de la température du corps. Chez un mammifère à maturité sexuelle, les concentrations des hormones sexuelles sont en permanence remontées à des niveaux élevés. C'est donc un exemple de système permanent. L'hibernation annuelle (comme celle d'un écureuil) et de nombreux cycles reproducteurs sont des exemples de réinitialisations cycliques régulées par des horloges biologiques internes (voir Chapitre 7). Vous pouvez probablement considérer le système de thermostat de la pièce proposé précédemment, représenté dans la Figure 1-8b, comme à la fois temporaire et cyclique.
- **Systèmes de feedback (rétrocontrôles) positifs :** ils créent des changements rapides lorsque c'est nécessaire. Dans le rétrocontrôle négatif, le système est régulé pour résister, s'opposer au changement et la variable contrôlée est maintenue au point de consigne. Dans le cas d'un rétrocontrôle positif, au contraire, le signal émis s'amplifie de telle sorte que la variable continue à progresser dans la direction du changement initial (Figure 1-10b). Au lieu d'engager une réponse qui s'oppose au changement initial, le rétrocontrôle positif renforce le changement dans la même direction. Une telle action est comparable à la chaleur émise par une chaudière qui stimulerait le thermostat pour produire plus de chaleur de sorte que la température de la pièce continuerait d'augmenter. Parce que ce type de contrôle creuse l'écart entre la grandeur contrôlée et la valeur de consigne, il est relativement rare chez les organismes dont l'objectif majeur demeure le maintien de la stabilité, des conditions homéostatiques. Un feedback positif involontaire peut conduire à une mort rapide. Par exemple, dans l'insuffisance cardiaque congestive, le cœur faible entraîne une chute de la pression

sanguine, mettant en jeu des systèmes de rétrocontrôle négatif qui retiennent le fluide dans le corps de manière à augmenter sa pression (plus de fluide dans les vaisseaux augmente la pression) (stagnation dans les veines d'où le nom d'insuffisance cardiaque congestive, N.d.T.). Toutefois, plus de fluide augmente la contrainte sur le cœur, l'affaiblissant davantage avec, à nouveau, chute de la pression sanguine et le cycle continue ainsi jusqu'à ce que le cœur ne puisse plus accomplir son rôle de pompe.

Le feedback positif, néanmoins, est souvent très utile. Parmi les exemples on peut citer les potentiels d'action neuronaux, la lactation, la coagulation du sang, la libération de la bile, beaucoup de comportements d'accouplement et d'orgasmes, l'ovulation, et quelques réactions du système immunitaire. Tous ont un point commun : la nécessité d'un changement rapide créé par une nouvelle situation dans laquelle le point de consigne homéostatique ne tarde pas à devenir inapproprié. On peut détailler l'exemple de la naissance chez les mammaliens. L'hormone *ocytocine* est à l'origine des puissantes contractions de l'utérus. En même temps que les contractions poussent le « bébé » contre le cervix (sortie de l'utérus), l'élargissement de celui-ci qui en résulte, déclenche une séquence d'évènements qui induisent la libération de plus d'ocytocine, ce qui amplifie les contractions utérines, entraînant une production accrue d'hormone, et ainsi de suite (Figure 1-10c). Le feedback positif est, ici, utile dans le sens où il assure la mise bas relativement rapide du fœtus une fois qu'il a atteint le stade de développement voulu.

À l'exception des systèmes de réinitialisation permanents et cycliques, les mécanismes de « changement » non homéostatiques (sur-demande, réinitialisation temporaire et feedback positif) doivent être arrêtés une fois qu'ils ne sont plus nécessaires. Les mécanismes impliqués sont variés mais comportent, typiquement, la perte du signal initiateur. Par exemple, la boucle de rétrocontrôle positif de l'ocytocine est stoppée dès que le fœtus n'appuie plus sur le cervix. Comme pour les systèmes de rétrocontrôle négatif, certains de ces systèmes de contrôle peuvent être activés par anticipation et mis en jeu ou ajustés up ou down par acclimatation. Par exemple, l'activation des muscles et des glandes digestives (décrits plus haut) peut être anticipée par le goût et l'odeur de la nourriture. Et l'horloge interne qui réinitialise cycliquement la température du corps humain chaque nuit et chaque jour peut être acclimatée à un nouveau rythme par une exposition locale à la lumière du soleil.

Les perturbations dans la régulation peuvent entraîner la maladie et conduire à la mort

Quand un ou plusieurs des systèmes des animaux ne fonctionnent pas correctement, l'homéostasie (ou la capacité de réguler le changement) est perturbée et les cellules peuvent souffrir car elles ne se trouvent plus dans un environnement favorable. Il en résulte des états physiopathologiques dont le type et l'étendue dépendent de la nature de la perturbation. Le terme *physiopathologie* fait référence à un fonctionnement anormal des organismes (physiologie altérée) associé à une maladie. Une perturbation homéostatique trop sévère devient mortelle. L'insuffisance cardiaque congestive, décrite précédemment, en est un exemple.

test de compréhension 1.6

Expliquez comment les systèmes de réinitialisation et de feedback positif créent des changements utiles.

1.7 Organisation des systèmes régulateurs

Le contrôle des fonctions des animaux est souvent — de façon erronée — considéré comme un système de commande centralisé avec le cerveau et les systèmes endocrines jouant un rôle essentiel et régulateur. En fait, une telle organisation serait peu efficace, voire encombrante et lente à mettre en œuvre, car la moindre réponse de chaque cellule ou tissu impliquerait la série d'évènements suivants : transfert d'un signal à l'organe central de commande ; prise de décision ; émission d'un signal retour ; et, finalement, réponse locale. Pour beaucoup de réponses simples, le délai pourrait être dangereux et lourd de conséquences ; par exemple, vous ne pouvez pas attendre qu'une glande endocrine centrale donne le signal nécessaire à la coagulation du sang quand votre pied est blessé et saigne ! Par conséquent, le contrôle chez un animal est, en réalité, **hiérarchisé**, un peu comme les systèmes gouvernementaux de beaucoup de pays !

L'homéostasie (et autre régulation) est organisée hiérarchiquement

Les États-Unis et le Canada, par exemple, ont quatre niveaux de hiérarchie gouvernementale dans l'ordre croissant d'importance : cité, région, état/province et fédéral (ou national). Les besoins locaux de base sont gérés par les gouvernements des cités qui ont une meilleure connaissance des situations, et il serait inutilement long d'interagir avec le niveau national (les délais sont considérables pour un résident qui attendrait une permission fédérale pour entreprendre un travail de construction dans sa maison). Mais les décisions qui concernent le pays entier (comme la distribution d'approvisionnements alimentaires et la défense) sont prises au plus haut niveau. De façon analogue, beaucoup de réponses homéostatiques simples et communes des animaux sont contrôlées localement, au niveau des cellules individuelles, des tissus ou des organes. Seules les réponses plus complexes mettent en jeu un système central et un contrôle à l'échelle de l'organisme entier (« fédéral ou national »).

Détaillons maintenant cette hiérarchie. Au niveau le plus basal, une cellule isolée peut réguler ses apports énergétiques, ses concentrations ioniques et son volume, au moins dans une certaine mesure. Au-delà du niveau cellulaire, les systèmes de contrôle sont souvent répartis, dans ce contexte hiérarchique, en deux grandes catégories : contrôles intrinsèques et contrôles extrinsèques. Les **contrôles intrinsèques** sont assurés par le tissu ou l'organe lui-même (comme le gouvernement de la province ou de l'état). Par exemple, dans un muscle en activité, l'utilisation de l'oxygène et la production de CO_2 associées à la contraction modifient les concentrations locales de ces deux gaz avec chute pour l'un et augmentation pour l'autre. Ces modifications sont directement détectées par le muscle lisse de la paroi des vaisseaux sanguins qui irriguent le muscle en exercice. Le muscle lisse se relâche entraînant la vasodilatation des vaisseaux, ce qui accroît l'apport sanguin au muscle en activité. Ainsi, un mécanisme local contribue au maintien d'un niveau optimal de O_2 et CO_2 dans le fluide qui environne les cellules du muscle en activité. Comme nous l'avons déjà souligné, cette réponse a l'avantage d'être rapide et évite probablement le manque de précision d'une réponse générée par un mécanisme central. (Il faut indiquer qu'elle a des limites ; elle ne compense pas, dans le cas d'un exercice intense, la baisse importante d'O_2 et l'acidose qu'entraîne la production élevée de CO_2).

Toutefois, beaucoup de facteurs de l'environnement interne sont maintenus par des **contrôles extrinsèques**, mécanismes régulateurs initiés à l'extérieur d'un organe dont ils peuvent

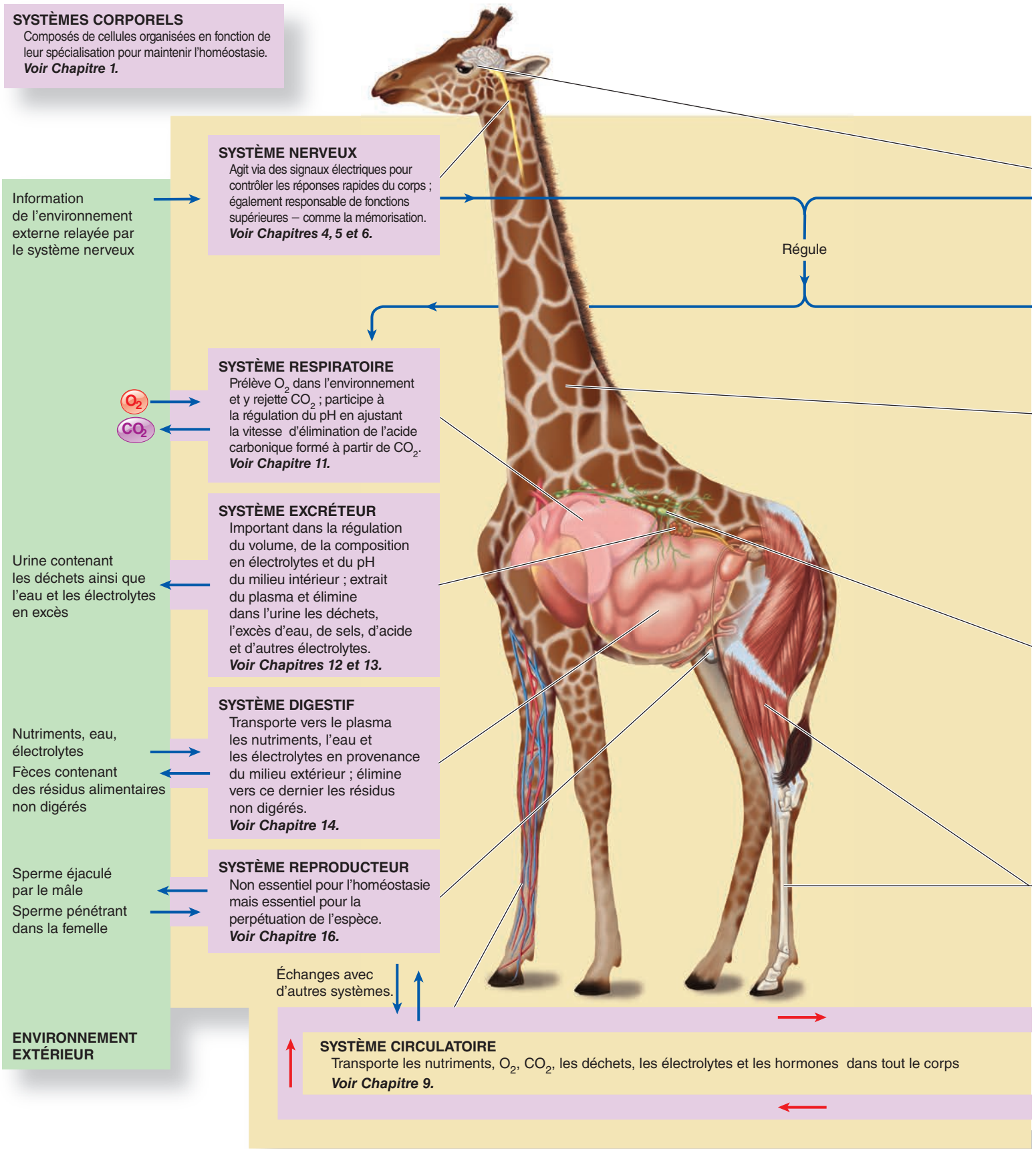
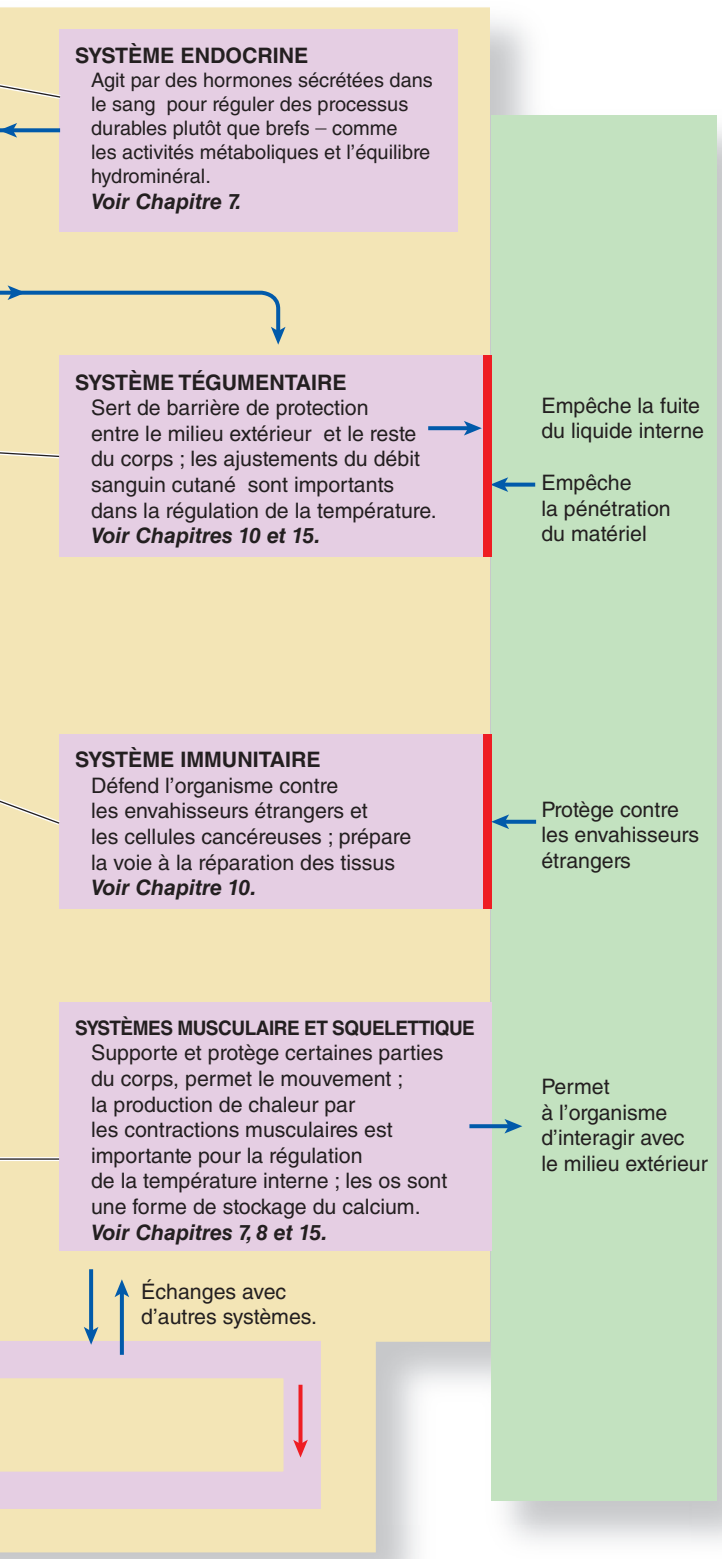


FIGURE 1-11 **Les principaux systèmes du corps de vertébré et leurs rôles.**

© Cengage Learning, 2013



modifier le fonctionnement (le « gouvernement de niveau national »). Souvent ces contrôles impliquent une coordination entre deux ou plus de deux organes. Le contrôle extrinsèque de nombreux organes et systèmes est assuré par le système nerveux, le système endocrine et (dans une certaine mesure) par le système immunitaire. Le contrôle extrinsèque permet une régulation coordonnée de plusieurs organes vers un objectif commun alors que le contrôle intrinsèque s'exerce dans le cadre de l'organe où il est initié. Les mécanismes régulateurs coordonnés sont essentiels pour maintenir globalement la stabilité du milieu intérieur. Par exemple, le système nerveux a priorité sur la régulation individuelle d'un organe relativement au flux de sang qui le parcourt durant l'exercice (redistribuant le sang du système digestif aux muscles ; exactement comme un gouvernement national qui peut parfois passer outre les gouvernements des provinces ou des cités).

Les systèmes d'organes peuvent être regroupés en fonction de leurs rôles à l'échelle de l'organisme

Les caractéristiques fondamentales des systèmes vivants et l'importance de l'homéostasie étant précisées, présentons maintenant brièvement les composants qui assurent les fonctions des organismes animaux. La majeure partie de cet ouvrage est organisée à partir de ceux-ci. Comme nous l'avons écrit précédemment, les physiologistes répartissent les organes en **systèmes** fonctionnels sur la base des rôles qu'ils assument dans l'organisme entier. À leur tour, ces systèmes peuvent être regroupés en quatre grandes catégories : les systèmes de contrôle de l'organisme entier ; les systèmes de maintenance ; les systèmes assurant support et mouvement ; les systèmes reproducteurs. Les onze systèmes principaux sont les suivants (voir Figure 1-11 pour les vertébrés).

Systèmes de contrôle de l'organisme entier Ils régulent et coordonnent l'homéostasie et les fonctions des autres systèmes au bénéfice de l'organisme entier. Gardez à l'esprit qu'ils ne contrôlent pas toutes les activités dans l'organisation hiérarchisée.

1. **Les systèmes nerveux** contrôlent et coordonnent les activités qui exigent des réponses rapides. Ils ont une importance particulière dans la détection de modifications de l'environnement et dans l'initiation des réponses à celles-ci. Ils sont, de plus, responsables de fonctions plus complexes, « supérieures » comme la conscience, l'apprentissage et la mémoire ainsi que la créativité. Chez les animaux pourvus de cerveaux, ces systèmes sont hiérarchisés avec, par exemple, des réponses **réflexes** rapides (automatiques) et des réponses élaborées qui le sont moins.
2. Les glandes sécrétrices d'hormones des **systèmes endocrines** régulent les activités qui s'inscrivent dans la durée. Ces systèmes sont particulièrement importants pour le contrôle des cycles reproducteurs, de la concentration des nutriments, du volume du milieu intérieur et de sa composition électrolytique.

Systèmes de support et de mouvement D'un point de vue purement homéostatique, le support et le mouvement n'interviennent pas directement dans l'homéostasie, bien que tenir une position (« posture ») soit un type d'homéostasie. De même la protection contre les dommages et la prise de nourriture contribuent à l'homéostasie générale en assurant maintien de l'intégrité et survie.

3. Les **systèmes squelettiques** procurent support et protection aux tissus mous et aux organes. Chez les vertébrés, le

squelette participe également à la régulation du taux sanguin de calcium (Ca^{2+}), qui doit être maintenu dans des limites étroites. Avec les muscles, le squelette permet les mouvements.

4. Les **systèmes musculaires** assurent le déplacement des éléments du squelette auxquels ils sont attachés (muscles squelettiques). Par ailleurs, la chaleur générée par la contraction des muscles est importante dans la régulation de la température interne des oiseaux, des mammifères, de certains insectes et poissons.

Les systèmes de maintenance Ils jouent un rôle primordial dans le maintien de l'environnement interne. Ils comprennent :

5. Les **systèmes circulatoires** qui sont les systèmes de transport de matière, comme les nutriments, O_2, CO_2, les déchets azotés, les électrolytes, la chaleur, et les hormones, d'une partie de l'animal à une autre.
6. Les **systèmes de défense ou immunitaires** qui défendent le corps contre les envahisseurs étrangers (virus, bactéries, parasites eucaryotes) et contre les cellules devenues cancéreuses. Ils ouvrent également la voie pour la réparation ou le remplacement des cellules lésées ou usées. Parce que certaines réponses défensives peuvent coordonner les activités d'organes à travers le corps (au moins chez les mammifères), beaucoup de chercheurs, récemment, considèrent le système immunitaire des mammifères comme le troisième système central de contrôle (comme les systèmes nerveux et endocrine). Dans le cas présent, nous l'intégrons dans les systèmes de maintenance.
7. Les **systèmes respiratoires** qui prélèvent l'O_2 dans l'environnement et y rejettent le CO_2. En ajustant la vitesse d'élimination du CO_2, qui est à l'origine de l'acide carbonique, ils jouent un rôle important dans le maintien du pH (équilibre acide-base) du milieu intérieur.
8. Les **systèmes excréteurs** qui extraient du plasma, pour les éliminer dans l'urine, l'excès d'eau, les sels, les acides, d'autres électrolytes et des substances de déchets autres que le CO_2.
9. Les **systèmes digestifs** qui scindent les aliments ingérés en petites molécules (les nutriments) lesquelles sont absorbées et transférées dans la circulation pour être distribuées à toutes les cellules. Ils transfèrent également l'eau et les électrolytes du milieu extérieur vers le milieu intérieur. Ils éliminent les résidus indigestibles sous forme de fèces. (Le foie des vertébrés excrète également certains déchets — voir Chapitre 12).
10. Les **systèmes tégumentaires** qui constituent les barrières externes protectrices s'opposant à la perte du liquide extracellulaire et à l'entrée des microorganismes. Ils participent à la régulation de la température corporelle chez certains animaux.

Les systèmes reproducteurs Ils ne sont pas essentiels pour l'homéostasie donc pour la survie de l'individu. Ils sont essentiels, par contre, pour la perpétuation des espèces.

11. Les **systèmes reproducteurs** regroupent les organes qui produisent les gamètes (ovules et spermatozoïdes), ceux qui les délivrent et, chez certains animaux, ceux qui supportent la progéniture (production du vitellus, développement de l'embryon et du fœtus).

Lors de l'étude détaillée de chacun de ces systèmes, il faut toujours avoir à l'esprit que le corps est un ensemble et que les fonctions spécialisées assurées par chacun d'eux sont coordonnées. Afin de ne pas oublier que les fonctions assurées par les différents systèmes ou appareils sont interdépendantes, chaque chapitre se termine par un récapitulatif qui les replace et les intègre dans le fonctionnement de l'organisme entier.

À tout moment, au cours de la lecture de cet ouvrage, il faut aussi garder à l'esprit un autre point important. Les possibilités fonctionnelles de l'organisme sont plus étendues que la simple somme des activités de ses constituants. Par leur spécialisation, leur coopération et leur interdépendance, les cellules sont les mailles d'un réseau unique qui fait l'originalité d'un organisme vivant et lui offre des capacités plus diverses et complexes que celles de chacune des cellules qui le constituent.

test de compréhension 1.7

Que sont les contrôles intrinsèque et extrinsèque ? Donnez des exemples.

Pourquoi est-il important que le cerveau ne contrôle pas exclusivement toutes les fonctions d'un animal ?

Pourquoi est-il avantageux pour les physiologistes de répartir les organes dans des systèmes (ou appareils) fonctionnels ?

faire des liens

Comment l'homéostasie et l'intégration contribuent-elles à faire de l'organisme un tout ?

Dans ce chapitre, vous avez appris que l'homéostasie est un état stable et dynamique des constituants de l'environnement fluide interne (liquide extracellulaire) qui entoure les cellules et avec lequel elles effectuent des échanges. Vous avez également appris comment l'homéostasie peut être optimisée par anticipation et acclimatation, et comment des changements non régulés homéostatiquement sont contrôlés par réinitialisation et feedback positif. L'homéostasie et les variations régulées sont essentielles pour la survie et le fonctionnement normal des cellules et chacune d'elles contribue à l'homéostasie de l'organisme dont elle fait partie.

Cette relation intégrative entre les cellules, les systèmes d'organes et l'organisme entier est le fondement de la physiologie et le thème central de ce livre. Nous avons déjà décrit comment les cellules s'agencent en systèmes en fonction de leur spécialisation. La façon dont les fonctions clés et les systèmes corporels maintiennent la constance interne et les changements nécessaires sont les sujets traités dans la suite de ce livre. En conclusion de chaque chapitre une synthèse récapitule (1) comment les systèmes et les fonctions en cours de discussion contribuent à l'homéostasie du corps entier et du changement régulé et (2) comment s'intègrent les interactions et l'interdépendance des systèmes de l'organisme.

Résumé du chapitre

- Les adaptations biologiques ont deux niveaux d'explication : le niveau mécanistique (ou immédiat) et le niveau évolutif (ou ultime). L'évolution par sélection naturelle intervient quand les générations se caractérisent par une survie et une reproduction différentes dues à des variations dans leurs gènes. Les adaptations reflètent l'histoire évolutive incluant les contraintes et les compromis coûts-avantages, et ne sont donc pas toujours logiques et optimales.
- La physiologie est une discipline intégrative, utilisant la physique, la génétique, l'écologie et d'autres ; elle est aussi comparative, mettant à profit les animaux de tous types pour révéler à la fois la diversité et l'universalité des processus. Elle suit souvent le principe de Krogh qui mentionne que, pour chaque adaptation, il y a une espèce particulière, un modèle biologique chez qui elle peut être plus avantageusement étudiée.
- La méthode hypothético-déductive est la version de la « méthode scientifique » la plus largement acceptée. Les informations concernant un aspect de la nature sont rassemblées au cours de la phase de « découverte », puis des hypothèses alternatives sont formulées pour les expliquer. Des déductions sont élaborées à partir des hypothèses, puis testées par des expériences et des observations et conduisent à la confirmation, au réajustement ou à l'infirmation et le rejet des hypothèses.
- La vie a les propriétés d'auto-organisation, d'auto-régulation, d'auto-support et mouvement et d'auto-reproduction. Les cellules sont progressivement agencées en tissus, organes, systèmes et enfin en organisme entier. Les tissus sont épithéliaux pour les revêtements, connectifs (ou conjonctifs) pour le support, neuraux pour la communication et musculaires pour la contraction.
- Affaires de taille : beaucoup de caractères anatomiques et physiologiques sont réglés (c'est-à-dire dépendent de) par la taille du corps. Par exemple, plus grand est l'organisme, plus petit est le rapport surface sur volume ; par ailleurs les animaux de grande taille ont généralement une durée de vie plus longue.
- Les cellules d'un organisme sont en contact avec un milieu intérieur privé et non le milieu extérieur qui entoure l'organisme. L'homéostasie est le maintien d'un état interne constant essentiel au fonctionnement optimal des cellules ; chaque cellule, en retour, en tant que partie d'un système organisé, contribue à l'homéostasie. Le feedback ou rétrocontrôle négatif, comme le thermostat d'une pièce dans la maison, est le mécanisme principal de l'homéostasie, structuré autour de senseurs ou détecteurs, intégrateurs avec points de consigne et effecteurs. Certains animaux sont de bons régulateurs internes, d'autres ont des comportements qui leur permettent d'éviter les perturbations, d'autres encore ne sont ni régulateurs ni éviteurs mais sont conformes à leur environnement. Certains mettent en jeu l'énantiostasie, utilisant la variation d'un paramètre pour assurer l'homéostasie d'un autre.
- Les effecteurs des rétrocontrôles peuvent être antagonistes (comme les dispositifs de frissonnement et de sudation) et reposer sur des comportements ainsi que sur des organes internes. Les insuffisances dans les systèmes de rétrocontrôle négatif peuvent être améliorées par anticipation (initiation des corrections avant la perturbation) et acclimatation (amélioration de la réponse d'un composant du feedback dans une nouvelle situation).
- Certains processus ne sont pas homéostatiques, mais peuvent être changés par des systèmes de réinitialisation, qui augmentent ou diminuent le point de consigne d'un système de rétrocontrôle négatif et par des systèmes de feedback positif qui amplifient rapidement les changements. Des perturbations dans la régulation peuvent entraîner des maladies et la mort.
- L'homéostasie (et autre régulation) est organisée de façon hiérarchique, avec une régulation intrinsèque locale au niveau des cellules et des tissus pour une réponse rapide aux besoins de base et une réponse extrinsèque (principalement neurale et hormonale) pour coordonner les différentes parties du corps, et souvent en court-circuitant les contrôles intrinsèques pour le bien de l'ensemble.
- Les systèmes d'organes peuvent être regroupés en fonction de leurs contributions respectives au sein de l'organisme et selon les propriétés universelles de la vie en systèmes régulateurs (neuraux et hormonaux), de maintenance (digestif, respiratoire, circulatoire, immun, excréteur, tégumentaire), de support et mouvement (squelettique et musculaire) et reproducteurs.

Revue, synthèse et analyse

1. Certaines personnes rejettent le concept d'évolution comme étant « juste une théorie ». En utilisant la méthode hypothético-déductive, expliquez pourquoi la plupart des scientifiques acceptent l'évolution comme complètement établie.
2. Expliquez pourquoi le terme *homéostasie* (état similaire ou semblable) fut choisi plutôt que celui de *homostasie* (même état).
3. Pourquoi un feedback positif est-il parfois utile, mais aussi souvent dangereux, voire létal ?
4. Que sont les contrôles intrinsèques et extrinsèques, pourquoi sont-ils analogues au système gouvernemental américain avec les niveaux cité, région, état et fédéral et pourquoi cette hiérarchie est-elle utile ?
5. En quoi le principe de Krogh est-il utile dans le champ de la physiologie animale ?

Lectures suggérées

Boyd, C.A.R. et D. Noble, eds (1993). *The Logic of Life: The Challenge of Integrative Physiology.* Oxford, UK: Oxford University Press. Discussion autour des idées sur l'évolution et la régulation des processus physiologiques.

Burggren, W.W (2000). Developmental physiology, animal models, and the August Krogh principle. *Zoology* 102, 148-156. Sur l'utilisation du principe de Krogh.

Calder, W.A. (1996).*Size, Function and Life History.* Cambridge, MA; Harvard University Press. Un livre classique sur (l'échelle) des organismes.

Kelly, K. (1995). *Out of Control. The New Biology of Machines, Social Systems and the Economic World.* Reading, MA; Addison-Wesley. Discussion sur la façon dont les concepts de feedback et de régulation hiérarchisée peuvent être appliqués à la société humaine et à l'industrie.

McGowan, C. (1994). *Diatoms to Dinosaurs: The Size and Scale of Living Things.* Washington, DC: Island Press. Explications élégantes sur le concept de scaling.

Mangum, C., et D. Towle, (1977). Physiology adaptation to unstable environments. *American Scientist* 65: 67-75. Introduit le concept d'énantiostasie.

Moore, J.A. (1999). *Science as a way of Knowing.* Cambridge, MA; Harvard University Press. Une vue détaillée, très intéressante et facile à lire sur la méthode scientifique et la pensée scientifique.

Mrosovsky, N. (1997). *Rheostasis: The Physiology of Change.* Oxford, UK: Oxford University Press. Explique comment le concept de l'homéostasie est surestimé au détriment du changement régulé ou rhéostasie.

Nesse, R.M., and G.C. Williams, (1996). *Why We Get Sick: The New Science of Darwinian Medicine*. New York: Vintage Books. Un livre classique introduisant le champ émergeant de la physiologie évolutive.

Patrick, J. (1999). *Homeostasis,* physioweb.med.uvm.edu/homeostasis/. Comprend des liens vers des simulations interactives en ligne de rétroactions négatives simples et complexes.

Schmidt-Nielsen, B. (1984). August and Marie Krogh and respiratory physiology. *Journal of Applied Physiology* 57: 293-303. Une histoire des contributions des Krogh racontée par un protégé.

Schmidt-Nielsen, K. (1997). *Animal Physiology : Adaptation and Environment.* Cambridge and New-York: Cambridge University Press. Un manuel classique de physiologie comparative.

Schulkin, J. (2003). *Rethinking Homeostasis: Allostatic Regulation in Physiology and Pathophysiology.* Cambridge, MA: MIT Press. Discussion sur les processus non homéostatiques et énantiostatiques des organismes mammalians.

Volk, T. (1997). *Gaia's Body: Toward a Physiology of Earth.* NewYork: Copernicus Books. Discussion sur le feedback et les autres processus régulateurs dans la géo- et biosphère planétaire.

Une paramécie, protozoaire constituée d'une cellule, qui renferme tous les éléments nécessaires aux fonctions de survie et de reproduction.

Photo: © M. I. Walker

2

Physiologie cellulaire et moléculaire

2.1 Introduction

Comme nous l'avons indiqué dans le Chapitre 1, les cellules se distinguent des constituants inanimés parce qu'elles ont la capacité de croître, de se répliquer, d'accomplir des réactions métaboliques complexes et de répondre aux stimuli de l'environnement. Les physiologistes cellulaires modernes sont en train d'éclaircir beaucoup de grands mystères qui entourent la façon dont les cellules travaillent, à la fois en tant que systèmes vivants individuels et comme éléments spécialisés participant à la vie des organismes multicellulaires. Les physiologistes comparatifs étudient comment une espèce prise isolément est adaptée à un environnement spécifique en partie en analysant la structure moléculaire et l'organisation de ses cellules. Les analyses des structures des cellules vivantes et des constituants moléculaires à partir desquels elles sont construites, montrent l'interdépendance profonde de toute vie au travers de l'évolution. Dans ce chapitre, nous passons en revue ces structures et ces molécules.

Il est important de réaliser que, bien que les chercheurs aient analysé les structures et les fonctions de la plupart des constituants moléculaires des cellules, aucun, jusqu'à présent, n'a été capable de les assembler et de construire un système vivant artificiel au laboratoire (et c'est pourtant une attente). Les scientifiques ont créé une nouvelle bactérie avec un génome artificiel mais une cellule vivante était encore nécessaire pour insérer le génome synthétisé (**Génome** fait référence au code génétique complet de l'organisme). Ce n'est pas seulement la présence de molécules variées qui confère les caractéristiques uniques de la vie ; c'est l'organisation complexe et les interactions de ces molécules à l'intérieur des cellules qui est critique. Il reste beaucoup à apprendre sur l'organisation nécessaire à la vie, mais les outils qui nous permettent de progresser dans cette connaissance sont de plus en plus performants et puissants.

L'eau, les autres substances chimiques inorganiques et quatre types de molécules organiques sont les composés universels des cellules

Les systèmes vivants sont construits à partir de deux grandes classes de composés chimiques, les *molécules inorganiques et organiques*. Initialement, les scientifiques désignaient comme molécules organiques celles qui provenaient exclusivement de sources vivantes, mais actuellement, le terme fait référence à pratiquement toutes les molécules qui contiennent du carbone (et invariablement de l'hydrogène, parmi lesquelles la plus petite est le méthane CH_4, un gaz). Sur la base de cette définition, du matériel organique a été détecté sur d'autres planètes, sur une lune (Titan) de notre système solaire, sur des nébuleuses dans l'espace, et même sur une planète éloignée, Osiris, par le télescope de l'espace Hubble. Située à 150 années-lumière de la terre (environ 900 trillions de miles), Osiris a aussi de l'oxygène dans son atmosphère. Toutefois, la vie sur Osiris est improbable car elle est proche du soleil et donc vraisemblablement trop chaude.

Les autres composés chimiques sont dits *inorganiques*, même les petites molécules contenant du carbone comme le dioxyde de carbone (CO_2). Bien que la cellule renferme une grande variété de composés inorganiques et organiques, certains, toutefois, correspondent à des types fondamentaux, universels. Nous pensons que vous êtes familiarisés avec les molécules inorganiques et organiques de base de la vie ; pour ceux qui ne le seraient pas, des détails sont résumés ci-après.

L'eau (H_2O) est la molécule universelle de la vie sur Terre. Sa *polarité* (distribution inégale des électrons entre l'hydrogène et l'oxygène) et la formation de liaisons hydrogène en font une molécule unique dans l'univers pour constituer le

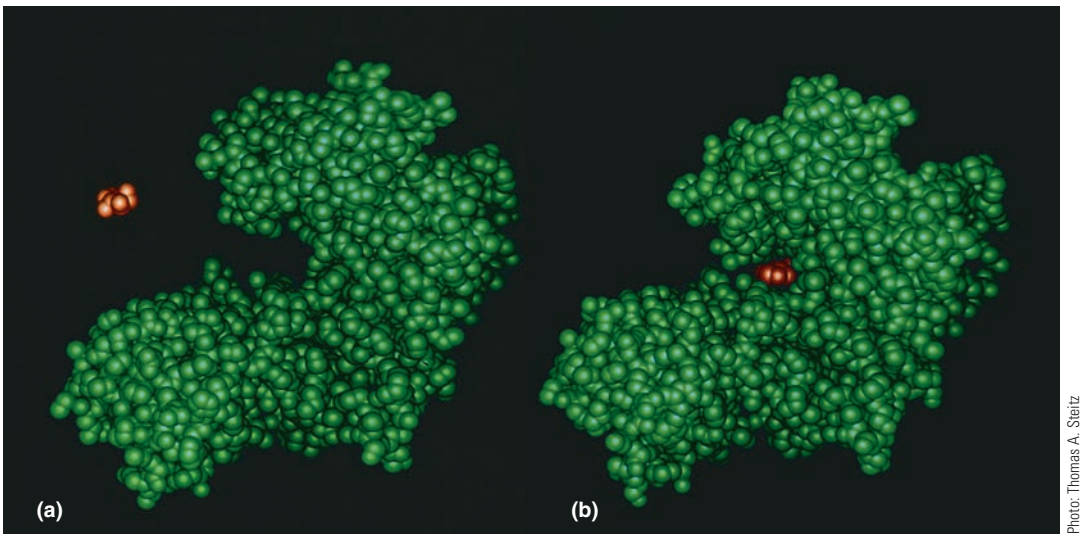


Photo: Thomas A. Steitz

FIGURE 2-1 Les structures complexes des protéines sont principalement déterminées par des liaisons fragiles entre les groupes latéraux des acides aminés, qui leur permettent d'être dynamiques et flexibles. Ici, un modèle d'enzyme, l'hexokinase, au travail. L'hexokinase catalyse la phosphorylation du glucose. (a) Une molécule de glucose (colorée en *rouge*) se dirige vers le site actif, une serrure dans l'enzyme (colorée en *vert*). (b) Quand la molécule de glucose entre en contact avec le site, des parties de l'enzyme se referment rapidement autour d'elle et provoquent la réaction chimique.

milieu dans lequel se déroulent les réactions de la vie. En particulier, la polarité permet aux molécules d'eau de se lier à n'importe quelle molécule chargée ou polaire. Pour cette raison, l'eau est parfois appelée « le solvant universel ». Par ailleurs, d'autres petits ions inorganiques comme le sodium (Na^+), le potassium (K^+), le chlore (Cl^-) et le phosphate (PO_4^{3-}) apparaissent comme les solutés universels (molécules dissoutes) dans les cellules ; nous les étudierons plus tard, avec d'autres composés inorganiques.

En raison de la capacité unique de liaison du carbone, des millions de molécules organiques différentes peuvent exister. On peut toutefois restreindre cette énorme diversité à quelques grandes catégories. Les molécules organiques de base, unités de construction d'édifices plus importants, sont des **monomères** et les chaînes qui résultent de leur liaison sont des **polymères**. Les polymères les plus grands, appelés **macromolécules**, sont les composés organiques les plus importants pour la vie. Les grandes catégories de molécules organiques sont les suivantes :

1. Les **carbohydrates** (**glucides**) sont constitués de carbone, d'hydrogène et d'oxygène. les unités de base (monomères) sont les sucres ou **monosaccharides** comme le **glucose**, la molécule énergétique dominante de la plupart des animaux. Les polymères qui en dérivent sont les **polysaccharides**, comme le **glycogène** (chaîne ramifiée de molécules de glucose et réserve énergétique importante des animaux). En plus de l'énergie, les carbohydrates sont également des constituants structuraux comme la *cellulose*, qui entre dans la composition des parois des cellules végétales, et la *chitine*, qui entre dans celle de l'exosquelette des arthropodes. Les sucres sont souvent trouvés liés aux protéines pour former des **glycoprotéines,** éléments essentiels des membranes cellulaires et des systèmes de signalisation (voir Chapitre 3).
2. Les **lipides** sont faits de carbone et d'hydrogène (certains également d'oxygène) et sont *hydrophobes (*« qui craint l'eau »), c'est-à-dire très difficilement solubles dans l'eau. Cela tient au fait que les liaisons C-H sont apolaires, c'est-à-dire qu'elles se partagent équitablement les électrons et ne peuvent établir des ponts hydrogène avec l'eau. Vous savez par exemple que l'huile, un hydrocarbone hydrophobe, flotte sur l'eau, parce que les molécules d'eau se lient les unes aux autres mais pas avec les molécules d'huile et que l'huile est moins dense que l'eau. L'interaction lipide-eau est l'une des forces chimiques la plus importante dans les systèmes vivants. Les exemples clés de lipides sont les monomères **acides gras**, qui sont sources d'énergie et servent aussi de signaux moléculaires ; les **triglycérides** (polymères de trois acides gras et de glycérol, encore appelés triacylglycérols ou TAG, N.d.T), réserves énergétiques des animaux ; les *phospholipides*, constituants des membranes et le *cholestérol*, qui entre dans la composition des membranes, des hormones stéroïdes et la bile.
3. Les **acides aminés** et les **protéines** qui renferment du carbone, de l'hydrogène, de l'oxygène et de l'azote agencés de façon spécifique. Les acides aminés ont un groupement amine (NH_2), un groupement acide (carboxylique ou COOH) et une chaîne latérale ou résidu qui confère ses propriétés à chacun d'eux. Les acides aminés peuvent être utilisés pour l'énergie en tant qu'*osmolytes (*voir Chapitre 13) ou comme signaux moléculaires (Chapitre 4) mais leur rôle principal est de former des polymères, *peptides* et *protéines*. Peptides et protéines sont constitués à partir de 20 acides aminés différents (*glycine, alanine,* etc.), agencés selon un ordre, une séquence ou combinaison précis à l'origine, pour pratiquement n'importe quelle longueur, d'une liste sans fin de types de molécules. Ces polymères sont les principaux agents moléculaires dynamiques de la vie, à l'origine des substances de régulation comme les signaux et les récepteurs ; des transporteurs déplaçant les molécules à travers les membranes ; de composés structuraux et fonctionnels (comme ceux des myofilaments) ; et des enzymes, les catalyseurs des réactions chimiques de la vie (Figure 2-1a).

Ultimement, la structure et la fonction d'une protéine dépendent de sa composition en acides aminés et des pro-

priétés chimiques respectives de ses différents acides aminés, ainsi que des interactions qui s'établissent entre chacun d'eux et avec le milieu. L'organisation tridimensionnelle qui résulte de ces interactions détermine la fonction de la protéine ; la structure détermine donc la fonction. Il y a quatre niveaux structuraux possibles des chaînes peptidiques et des protéines (primaire, secondaire, tertiaire et, pour certaines protéines, quaternaire, N.d.T).

4. Les **nucléotides** et les **acides nucléiques** sont composés de carbone, d'azote, d'oxygène, d'hydrogène et de phosphate agencés de façon particulière. Les monomères sont les **nucléotides,** structurés autour de trois composants : un sucre (ribose ou désoxyribose), un phosphate et une base azotée parmi les cinq types désignés par **A, G, C, T** et **U** (adénine, guanine, cytosine, thymine et uracile). Ils forment deux types de polymères différant par la nature du sucre et une des bases :
   - L'**acide désoxyribonucléique**, ou **ADN,** avec A, G, C et T, qui stocke l'information génétique et qui est à la base de l'hérédité.
   - L'**acide ribonucléique,** ou **ARN,** avec A, G, C et U, qui participe à la conversion de l'information en structures cellulaires et machinerie de travail.

Nous détaillerons les fonctions de l'ADN et de l'ARN plus tard après avoir passé en revue les caractéristiques fondamentales des cellules.

Toutes les cellules ont deux subdivisions majeures : la membrane plasmique et le cytoplasme

Les trois domaines du vivant, rappelons-le, sont les *archées, les bactéries et les eucaryotes* mais, en termes de structures cellulaires fondamentales, les biologistes ont traditionnellement considéré deux types de base, *procaryotes et eucaryotes* (Chapitre 1). Au-delà de cette classification, toutes les cellules partagent de nombreux caractères communs et sont structurées autour de deux parties majeures — la *membrane plasmique* et le *cytoplasme* — et ont des systèmes d'information génétique basés sur l'ADN. Les cellules eucaryotes ont une troisième partie, le *noyau*, compartiment dans lequel se localise l'ADN, et, dans le cytoplasme, des structures limitées par des membranes et appelées *organites*.

La **membrane cellulaire** ou **membrane plasmique** est une fine barrière de nature lipidique qui enferme chaque cellule, séparant ainsi les constituants cellulaires du milieu environnant. Sa composition, détaillée dans le Chapitre 3, renferme principalement des phospholipides, des protéines et des glycoprotéines ainsi que du cholestérol. Le fluide que renferment les cellules porte globalement le nom de **fluide intracellulaire (FIC)** et celui qui est à l'extérieur est le **fluide extracellulaire (FEC).** La membrane plasmique ne sert pas seulement de barrière mécanique qui retient les constituants des cellules ; elle contrôle aussi sélectivement les mouvements de beaucoup de molécules entre FIC et FEC. La membrane plasmique peut être comparée aux fortifications percées de portes qui entouraient les cités antiques. Par l'intermédiaire de cette structure la cellule peut réguler l'entrée des nutriments et d'autres apports indispensables ainsi que l'export des produits synthétisés tout en se prémunissant de tout trafic indésirable dans un sens comme dans l'autre. Toutefois, le contrôle sélectif ne concerne pas toutes les molécules ; par exemple, les molécules d'eau et de CO_2 (parce qu'elles sont petites) ainsi que les molécules hydrophobes (à l'exception de celles qui sont volumineuses) peuvent diffuser pratiquement à travers toutes les membranes.

Le **cytoplasme** est la région interne de la cellule qui entoure le noyau et renferme un certain nombre de petits *organites* (« les petits organes » de la cellule) et le *cytosquelette* (un échafaudage de protéines, à la fois « os et muscle » de la cellule), dispersés dans le *cytosol* (le fluide interne qui alterne entre l'état liquide et l'état gel). Les **organites** sont des structures distinctes, hautement organisées et spécialisées dans la réalisation de diverses fonctions au sein de la cellule.

Beaucoup de structures macromoléculaires doivent être plastiques pour fonctionner et être régulées. La protection de telles structures est à la base de plusieurs formes d'homéostasie

Les complexes moléculaires de grande taille, charpentes des cellules vivantes, peuvent être très vulnérables car leur organisation tridimensionnelle est sous-tendue par des liaisons faibles, comme les ponts hydrogène, et non par les liaisons interatomiques fortes que sont les ponts covalents. La présence de liaisons faibles est importante car elles procurent aux édifices macromoléculaires un dynamisme, une plasticité que ne permettent pas des liaisons covalentes fortes et rigides. La structure des membranes repose principalement sur les interactions faibles entre les différents constituants ce qui la rend flexible. Cette flexibilité est nécessaire pour les changements de forme de la cellule et pour le fonctionnement des transporteurs protéiques qui déplacent les molécules de part et d'autre de la membrane. Ce sont les ponts hydrogènes qui maintiennent la structure bicaténaire de l'ADN et, après leur rupture, les deux brins séparés servent de matrices pour la synthèse d'ARN (la transcription, N.d.T) et la réplication de l'ADN. De plus, les structures tridimensionnelles des protéines sont également déterminées par des liaisons faibles établies entre les résidus des acides aminés, à l'origine de la plasticité structurale de ces polymères. Cette caractéristique est essentielle et conditionne la diversité des rôles qu'ils jouent depuis le transport jusqu'à la catalyse enzymatique. Cette dernière est illustrée dans la Figure 2-1b.

La plasticité structurale des protéines a un autre avantage. Le changement de conformation peut réguler les activités, c'est-à-dire les activer ou les inhiber. Ces changements sont habituellement induits selon au moins quatre voies : (1) par la liaison d'une molécule régulatrice à un site donné, processus connu sous le nom de **modulation allostérique** (« autre forme dans l'espace ») ; (2) par une variation dans le champ électrique ; (3) par une déformation physique ; et (4) par **phosphorylation** — l'addition d'un groupement phosphate catalysée par une **kinase** ou par **déphosphorylation** catalysée par une **phosphatase.** Des exemples seront proposés dans les prochains chapitres.

La plasticité ou flexibilité des macromolécules a toutefois un prix. Le coût tient à ce que l'organisation tridimensionnelle puisse être perturbée par des modifications dans les facteurs environnementaux. La température, par exemple, peut rompre les liaisons faibles de telle sorte que les protéines perdent l'organisation spatiale essentielle à leur activité (elles sont dénaturées, N.d.T). De même, des ions inorganiques peuvent se lier aux chaînes latérales chargées de certains acides aminés, rompant ainsi les interactions dans lesquelles ils sont engagés. *En conséquence, une des forces majeures dans l'évolution de l'homéostasie* — le processus qui maintient un milieu intérieur constant (par exemple le pH ou la concentration saline) — *a été d'assurer un environnement optimal pour le fonctionnement des macromolécules.*

Les cellules des archées et des bactéries ont une organisation plus simple que celle des cellules eucaryotes

Les deux types cellulaires procaryotes, Archées et Bactéries, ont une membrane plasmique externe mais n'ont pas de noyau ni (pour la majorité d'entre eux) d'autres organites. Le cytoplasme de ces cellules est le site de conversion de l'énergie et de synthèse des molécules nécessaires à la croissance et au fonctionnement.

TABLEAU 2-1 Un résumé des constituants cytoplasmiques

Constituant cytoplasmique	Structure	Fonction
	ORGANITES MEMBRANAIRES	
Réticulum endoplasmique	Réseau membranaire développé de tubules et de sacs aplatis remplis de liquide, partiellement hérissé de ribosomes.	Forme de nouvelle membrane cellulaire et d'autres composants cellulaires, synthétise les produits pour la sécrétion
Complexe de Golgi	Groupe d'empilements de sacs membranaires aplatis	Modifie, empaquette et distribue les protéines nouvellement synthétisées
Lysosomes	Vésicules contenant des enzymes hydrolytiques	Jouent le rôle de système digestif cellulaire détruisant les substances étrangères et les débris cellulaires
Peroxysomes	Vésicules contenant des enzymes oxydatives	Assurent des activités de détoxification
Mitochondries	Organites ovoïdes ou en forme de bâtonnets limités par deux membranes, dont la membrane interne présente des replis ou crêtes qui se projettent dans la matrice interne	Ce sont les centrales énergétiques ; sites majeurs de production d'ATP contiennent les enzymes du cycle de l'acide citrique, les protéines du système de transport des électrons, et l'ATP synthase
	ORGANITES NON MEMBRANAIRES	
Ribosomes	Granules d'ARN et de protéines – certains attachés au RE rugueux, d'autres libres	Sont les ateliers de fabrication des protéines
Protéasomes	Complexes protéiques en forme de tunnels	Dégradent les protéines indésirables
Vaults	Ont la forme de tonnelets octogonaux creux	Assurent le transport de molécules du noyau vers le cytoplasme
Centrosome/ Centrioles	Une paire de structures cylindriques disposées à angle droit l'une de l'autre (centrioles) entourée d'une masse amorphe	Forme et organise le cytosquelette de microtubules
	CYTOSOL	
Enzymes du métabolisme intermédiaire	Enzymes dispersées dans le cytosol	Facilitent les réactions intracellulaires de dégradation, synthèse et transformation de petites molécules organiques
Vésicules de transport, de sécrétion et endocytotiques	Formations transitoires, limitées par une membrane, que la cellule synthétise ou internalise	Transport et / ou stockent des produits devant être déplacés à l'intérieur de la cellule, hors de celle-ci ou dans celle-ci respectivement
Inclusions	Granules de glycogène, Gouttelettes lipidiques	Stockent les nutriments en excès
Cytosquelette		Un ensemble intégré, qui joue le double rôle « d'os et de muscle » pour la cellule
Microtubules	Tubes longs, flexueux et creux composés de molécules de tubuline asymétriques	Maintiennent les formes cellulaires et coordonnent les mouvements cellulaires complexes, servent spécifiquement de voies pour le transport des vésicules de sécrétion à l'intérieur des cellules, sont les constituants structuraux et fonctionnels majeurs des cils et des flagelles, forment le fuseau mitotique au cours de la division cellulaire
Microfilaments	Chaînes enroulées hélicoïdalement de molécules d'actine ; microfilaments composés de molécules de myosine présents aussi dans les cellules musculaires	Jouent un rôle vital dans de nombreux systèmes contractiles cellulaires, incluant la contraction musculaire et le mouvement amoeboïde ; soutien mécanique des microvillosités
Filaments intermédiaires	Protéines filamenteuses irrégulières	Facilite la résistance au stress mécanique

© Cengage Learning, 2013

Bien qu'il n'y ait pas de noyau individualisé distinct, les procaryotes ont une aire nucléaire reconnaissable à la présence d'un unique chromosome circulaire. Étant donné ces similarités, pourquoi Archées et Bactéries sont-ils placés dans deux domaines distincts, alors que certains biologistes vont jusqu'à préconiser l'abandon du terme *Procaryote ?*

En fait, bien que paraissant similaires au microscope, les uns et les autres diffèrent de façon significative sur beaucoup de

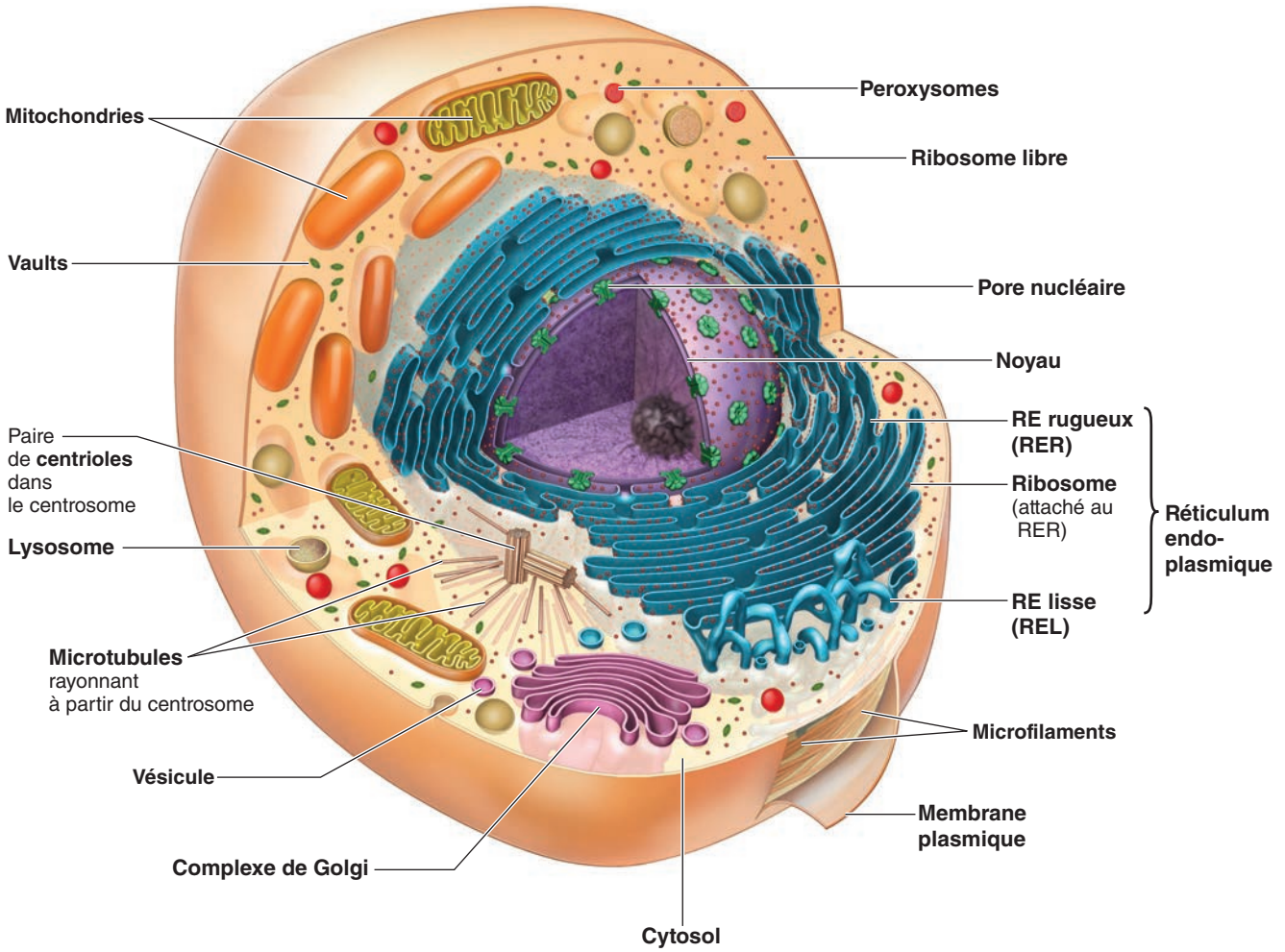


FIGURE 2-2 **Diagramme des structures cellulaires visibles au microscope électronique.**

© Cengage Learning, 2013

points fondamentaux, comme leurs séquences génétiques, les mécanismes de régulation des gènes et la composition de la paroi cellulaire, avec certains caractères archéens plus proches de ceux des eucaryotes que de ceux des bactéries. Quant à leur importance pour la physiologie animale, les vraies bactéries comprennent beaucoup de pathogènes familiers qui provoquent des maladies (mais il faut noter qu'il y a beaucoup plus d'espèces qui ne sont pas pathogènes). Les Archées, bien que maintenant trouvés dans la plupart des habitats sur terre, ont été caractérisés, au départ, par leur capacité à coloniser des environnements extrêmes, comme les sources chaudes ou les lacs hyper salés et d'avoir en conséquence des métabolismes inhabituels. Bien que les archées ne soient pas connus pour être agents de maladies animales, un groupe d'importance particulière est celui des *méthanogènes,* qui produisent du méthane comme leur nom l'indique et peuplent le tractus digestif de beaucoup d'animaux (voir Chapitre 14) mais qui vivent également dans les sédiments pauvres en oxygène des habitats aquatiques.

De façon intéressante, certaines bactéries (et non les archées) possèdent un organite limité par une membrane — appelé *acidocalcisome* — qui ressemble à un lysosome (p. 44), joue un rôle important dans l'osmorégulation et qui a été également trouvé chez beaucoup d'eucaryotes. Son rôle ancestral serait, pense-t-on, associé à sa capacité de stocker des cations et du phosphate, avec une implication dérivée dans l'homéostasie des cations et du pH après la divergence des procaryotes et des eucaryotes.

Les cellules eucaryotes sont subdivisées en membrane plasmique, noyau et cytoplasme

Les eucaryotes sont construits à partir d'un état cellulaire complexe limité par une membrane plasmique, renfermant un cytoplasme contenant un *noyau* individualisé et d'autres organites dispersés dans le **cytosol,** phase aqueuse semi-gélatineuse. Le Tableau 2-1 résume les grandes divisions d'une cellule eucaryote et les fonctions des composants structuraux majeurs. Pratiquement toutes les cellules eucaryotes contiennent cinq types fondamentaux d'**organites membraneux** (compartiments, N.d.T) — le *réticulum endoplasmique, le complexe ou appareil de Golgi, les lysosomes, les peroxysomes* et les *mitochondries* (Figure 2-2 ; Tableau 2-1). Ces organites sont semblables dans toutes les cellules eucaryotes mais présentent quelques variations en fonction des spécialisations de chaque type cellulaire. Les organites augmentent l'efficacité du métabolisme (particulièrement dans des cellules plus grandes que les bactéries) en fournissant des supports aux macromolécules (comme des enzymes) mises en jeu dans des séries de réactions et en représentant des « boutiques spécialisées » intracellulaires. Chaque organite renferme un jeu spécifique de molécules impliquées dans la réalisation d'une fonction particulière. Cette compartimentation est évolutivement avantageuse parce-qu'elle permet une ségrégation d'activités qui pourraient ne pas être compatibles si elles se déroulaient simultanément à l'intérieur de la cellule. Par exemple, les

enzymes qui détruisent les protéines indésirables sont confinées dans les lysosomes, évitant ainsi l'attaque de protéines essentielles pour la cellule. Environ la moitié du volume cellulaire total est occupé par les organites.

Le cytosol contient également de nombreuses petites molécules, des protéines comme des enzymes, des **organites non membraneux** de grande taille : *ribosomes, protéasomes, vaults* ainsi que les protéines filamenteuses du *cytosquelette* (Figure 2-2 ; Tableau 2-1). Nous les détaillerons plus tard. De nombreuses réactions métaboliques fondamentales se déroulent dans le cytosol. Les éléments du cytosquelette tissent un réseau serré qui participe au maintien de la forme de la cellule, à son organisation interne et contrôle ses mouvements (comme nous le détaillerons plus loin).

Le noyau, qui est l'organite typique le plus volumineux de la cellule, est sphérique ou ovale, souvent en position centrale. C'est un compartiment séparé du reste de la cellule par un double système membranaire (enveloppe nucléaire, N.d.T) percé de pores. Il renferme le matériel génétique de la cellule sur lequel nous reviendrons dans la section suivante.

De nombreux arguments montrent que l'évolution de la cellule eucaryote résulte d'une *symbiose (*phénomène dans lequel deux espèces différentes vivent intimement) entre deux ou plus de deux cellules de type procaryote. Les mitochondries et les chloroplastes (organites de la photosynthèse chez les plantes et les algues) dérivent d'ancêtres bactériens libres qui seraient devenus résidents d'une cellule-hôte de grande taille, probablement une cellule archéale. Cette idée a été émise pour la première fois par le biologiste russe Konstantin Mereschcowsky en 1905, mais la confirmation a été apportée par le biologiste américain Lynn Margulis en 1960. Les arguments les plus probants concernent les ribosomes de ces organites qui sont de type bactérien (complexes au niveau desquels se déroule la synthèse des protéines comme nous le verrons plus loin) et les gènes (les unités d'hérédité) localisés sur un chromosome de type bactérien.

Examinons maintenant dans le détail chacun des composants de la cellule eucaryote.

test de compréhension 2.1

Quelles sont les trois subdivisions majeures d'une cellule eucaryote ?

Pourquoi est-il important que les structures macromoléculaires de la cellule soient plastiques ou flexibles ? Proposez un exemple.

2.2 Noyau, chromosomes et gènes

Le **noyau** des cellules eucaryotes (comme le cytosol des cellules procaryotes) contient les matériaux des instructions génétiques et de l'hérédité. La molécule clé est la double hélice d'ADN associée à des protéines *histones* pour former des complexes appelés **chromosomes.** L'ADN a deux fonctions importantes : être le dépositaire d'une information codée pour la synthèse des ARN et des protéines, et servir de matrice pour la réplication, la duplication et la transmission de l'information (l'hérédité génétique). En codant pour les types et les quantités d'enzymes et d'autres protéines, le noyau gouverne indirectement la plupart des activités cellulaires et joue donc le rôle de centre de contrôle cellulaire. Le flux de l'information génétique intracellulaire, essentiel pour la physiologie de l'animal, est illustré dans la Figure 2-3.

L'ADN contient l'information codée sous la forme de gènes nécessaires pour la synthèse des ARNs et des protéines à travers les processus de transcription et de traduction

Il faut se rappeler que l'ADN est un polymère construit à partir de quatre désoxyribonucléotides, renfermant comme base azotée A, G, T ou C. La double hélice est maintenue par les liaisons faibles qui s'établissent entre bases complémentaires, A avec T, G avec C. Les chaînes séparées après rupture des liaisons servent de matrices pour le phénomène de réplication, qui conduit à la duplication de l'information initiale afin d'assurer sa transmission fidèle dans les cellules filles au cours de la division cellulaire. Ces phénomènes maintiennent l'identité génétique dans les lignées cellulaires du corps. Par les cellules reproductrices, l'information est transmise aux générations futures.

Comme avec les acides aminés dans les protéines, les nucléotides A, G, T et C se combinent selon des séquences qui varient pour former des codes ou « instructions » dont le nombre est infini. Une séquence codante donnée est un *gène.* Au sein d'une espèce, il peut y avoir des dizaines de milliers de gènes mais les variations considérées à l'échelle de toutes les espèces sur Terre sont illimitées. C'est un peu comparable au fait d'utiliser les quelques lettres d'un alphabet pour écrire un nombre non limité de phrases. L'information génétique dirige la synthèse d'ARN et de protéines spécifiques dans la cellule. En premier, au cours du processus de **transcription,** le gène (la portion d'ADN qui code pour une protéine particulière) est *transcrit* en une molécule d'ARN pré-messager (pré-ARNm). La réaction est catalysée par une *ARN polymérase.* Le pré-messager est la copie complémentaire du gène et contient les séquences codantes (appelées *exons)* et les séquences non codantes (appelées *introns*). (Sans entrer dans les détails, définir les exons et les introns comme étant, respectivement, des séquences codantes et non codantes, est une simplification incorrecte. Il y a des exons non codants et des introns codants ! N.d.T). L'ARN pré-messager est ensuite converti en **ARN messager** (ARNm). C'est un processus de maturation, le **mRNA splicing** des auteurs anglo-saxons, qui comprend l'élimination des introns (excision) et la ligation des exons (épissage). La mise en forme de l'ARN messager comporte également des modifications des extrémités de tête (extrémité 5') et de queue (extrémité 3') (addition d'une queue poly-A, N.d.T). L'ARN messager mature quitte le noyau par les pores. Dans le cytoplasme, au cours du processus de **traduction,** il délivre le message codé au *ribosome* (un « atelier » traductionnel, complexe de protéines associées à de l'**ARN ribosomal** ou **ARNr** ; p. 38). Le ribosome « lit » le message et traduit la séquence de ribonucléotides en une séquence d'acides aminés et assure ainsi la synthèse de la protéine spécifique. Les acides aminés sont pris en charge dans le cytosol et amenés au ribosome par les **ARN de transfert** ou **ARNt** (Figure 2-3). (À noter que les ARNr et les ARNt résultent également d'un phénomène de transcription : tous les gènes ne codent donc pas pour des ARNm et des protéines).

Des gènes différents sont exprimés dans les différents tissus et organes

Toutes les cellules d'un organisme multicellulaire ayant les mêmes séquences d'ADN (la même information génétique) vous pourriez assurer qu'elles synthétisent toutes les mêmes protéines. Ce n'est toutefois pas le cas, parce que, — en plus des fonctions communes ou « domestiques » — les différents types cellulaires mettent en activité des jeux différents de gènes et synthétisent ainsi des protéines spécifiques en relation avec la nature de leur spécialisation. Par exemple, toutes les cellules des mammifères renferment les gènes qui codent pour les chaînes des molécules d'hémoglobine — qui lient et transportent l'oxygène — mais ces gènes ne sont *exprimés* (transcription plus traduction) que dans les érythrocytes (globules rouges). Par ailleurs, beaucoup de

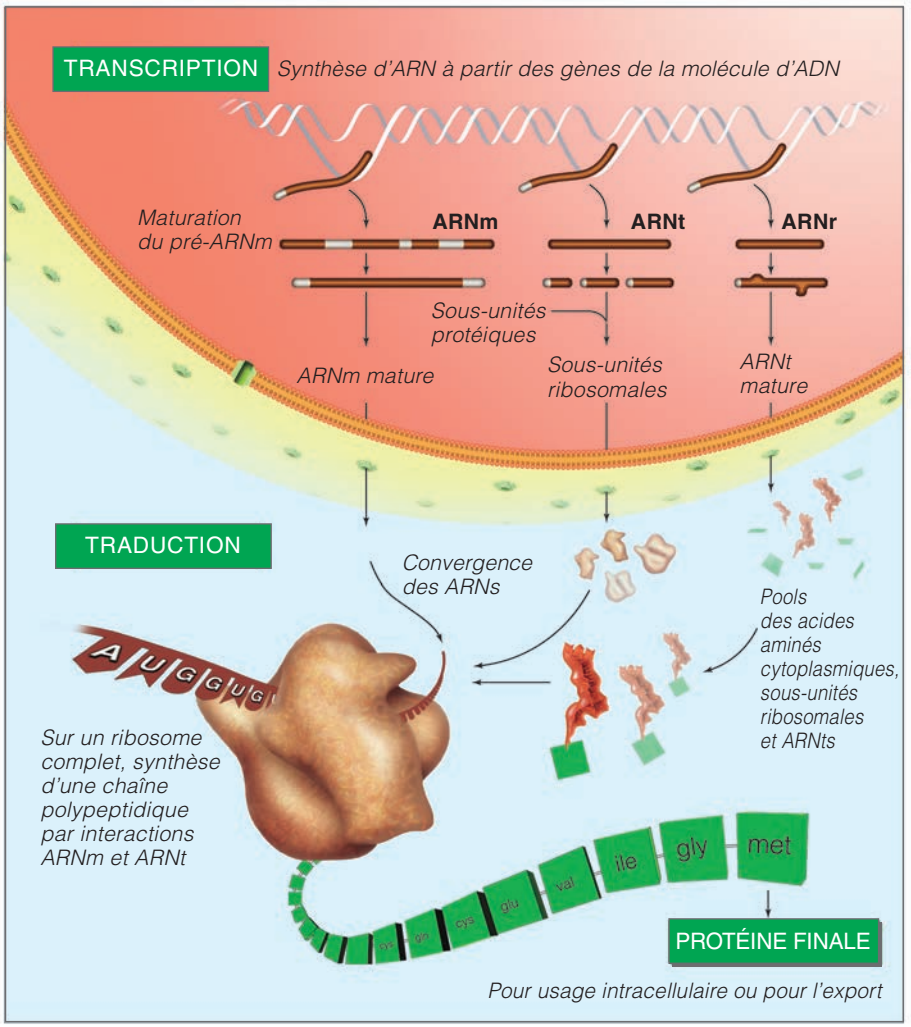


FIGURE 2-3 Résumé du flux de l'information génétique de l'ADN aux protéines dans les cellules eucaryotes. L'ADN est transcrit en ARN dans le noyau. L'ARNm est traduit dans le cytoplasme. Les cellules procaryotes n'ont pas de noyau : la transcription et la traduction se déroulent dans le cytoplasme.

© Cengage Learning, 2013

gènes ne sont actifs que sous certaines conditions ou au cours de certains stades du cycle de vie. C'est le cas, par exemple, de beaucoup de gènes impliqués dans la maturité sexuelle de l'animal qui ne sont pas transcrits chez les pré-adultes.

Comment cette **expression différentielle des gènes** se réalise-t-elle ? Deux niveaux de contrôle doivent être pris en considération :

1. *Régulation de gènes individuels avec promoteurs et facteurs de transcription.* Un gène complet ne se réduit pas uniquement à la séquence qui code pour un ARN (cadre de lecture ouvert ou encore unité de transcription), mais comprend en plus les séquences régulatrices ou **promoteurs** qui contrôlent son expression (Figure 2-4a). Des protéines régulatrices spéciales — elles-mêmes produits d'expression d'autres gènes — interviennent en jouant sur l'empaquetage de l'ADN donc la topologie de la chromatine ainsi que sur l'action de la polymérase. Une séquence d'ADN, la *TATA box* (ainsi appelée parce qu'elle correspond à la séquence nucléotidique TATAA) est reconnue par des protéines (facteurs de transcription) qui s'y lient pour former un complexe *basal de transcription* (Figure 2-4b), qui active l'ARN polymérase et déclenche la transcription. Ceci toutefois, n'est pas à l'origine de la spécificité par laquelle se distinguent les types cellulaires, parce que ces facteurs sont généraux donc les mêmes pour de nombreux gènes et de nombreux types cellulaires. D'autres séquences promotrices, appelées **enhancers,** doivent être activées en premier. Des facteurs transcriptionnels spécifiques, différents d'un type cellulaire à un autre, se lient à la séquence d'un enhancer. Ils activent le complexe basal et indirectement l'ARN polymérase (Figure 2-4b). Récemment, des facteurs transcriptionnels agissant comme des « boutons de pause » ont été découverts ; ils ont un effet opposé et bloquent temporairement la progression de la polymérase.
2. *Régulation de facteurs transcriptionnels dans différents tissus et à différents stades.* À travers le phénomène de différenciation cellulaire au cours du développement embryonnaire, chaque type cellulaire spécialisé exprime son propre jeu de gènes codant pour des facteurs transcriptionnels régulateurs spécifiques. Ces derniers activent, à leur tour, les gènes codant pour des protéines spécifiques d'un organe, impliquées dans les fonctions cellulaires spécialisées. Ce processus, toutefois, n'est pas limité aux embryons. L'expression des gènes, chez les animaux adultes, peut être modifiée par divers facteurs métaboliques et des molécules de signalisation. Les *enhancers* sont aussi appelés **éléments de réponse** s'ils répondent (*via* des facteurs transcriptionnels spécifiques) à des facteurs métaboliques ou des molécules de signalisation comme les hormones. Comme nous l'exposerons plus tard, beaucoup d'hormones exercent leurs effets en se liant à des facteurs transcriptionnels spécifiques qui contrôlent l'expression de gènes par le biais d'éléments de réponse (Figure 2-4b).

Sherwood | Klandorf | Yancey

Physiologie animale

L'ouvrage traite, de façon exhaustive, des différentes fonctions qui sous-tendent la vie des animaux. Chacune d'elles est appréhendée à l'échelle des organismes, dans ses manifestations visibles extérieurement (comportementales notamment), mais aussi à l'échelle des appareils et organes qui en sont les sites d'expression et à celle des cellules — avec une incursion pointue dans les signalisations intracellulaires mises en jeu, les intermédiaires moléculaires sollicités, les gènes qui en détiennent l'information et les contrôles qui s'exercent dans le cadre du maintien de l'homéostasie.

De la globalité à la spécificité

La physiologie est replacée dans le contexte de l'évolution animale, avec le souci permanent de mettre l'accent sur le fait que chaque concept est un élément incontournable qui s'intègre dans le sujet considéré dans sa globalité. Des efforts particuliers ont été faits pour assurer une lecture fluide avec des transitions aisées, un raisonnement logique et l'intégration d'idées clés et fondamentales à travers l'intégralité de l'ouvrage.

Des contenus accessibles, actuels et exacts

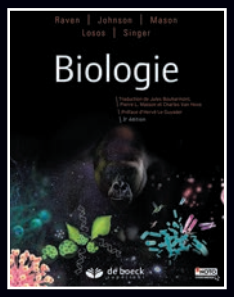
L'ouvrage est conçu selon un format logique et est enrichi de multiples exemples. De l'information pertinente basée sur des découvertes récentes, ainsi que de nouvelles méthodologies de recherche ont été incluses dans chacun des chapitres. Des idées controversées et des hypothèses sont également présentées pour illustrer le fait que la physiologie est une discipline dynamique et évolutive.

Traduction de la seconde édition américaine par Jean-Pierre Cornec

Formateur dans la préparation aux concours du CAPES et de l'Agrégation des Sciences de la vie, de la Terre et de l'Univers. Ancien enseignant, chercheur et maître de conférences.

- **Physiologie comparée et évolutive étudiée sur l'ensemble du monde animal**
- **Illustrations abondantes et diversifiées, en couleurs**
- **Bibliographie à la fin de chaque chapitre avec commentaires**
- **Couvre une bonne partie de l'enseignement de la physiologie animale du premier cycle**

Chez le même éditeur



deboeck SUPÉRIEUR

ISBN : 978-2-8073-0286-0

9 782807 302860

SHERWOODANI

Conception graphique : Primo&Primo®
illu : © ilbusca / decade3d

NOTO VERSION NUMÉRIQUE

http://noto.deboecksuperieur.com : la version numérique de votre ouvrage
- 24h/24, 7 jours/7
- Offline ou online, enregistrement synchronisé
- Sur PC et tablette
- Personnalisation et partage