

40

La structure et la fonction chez les Animaux: principes fondamentaux



▲ **Figure 40.1** Sphinx (*Xanthopan morgani*) se nourrissant du nectar d'une Orchidée.

Concepts clés

- 40.1** Les lois de la physique et le milieu régissent la taille et la forme des Animaux
- 40.2** Il y a une corrélation entre la structure et la fonction animales à tous les niveaux d'organisation
- 40.3** Les Animaux assurent le maintien de leur forme et de leur fonction en utilisant l'énergie chimique des aliments
- 40.4** De nombreux Animaux maintiennent leur milieu interne dans des limites relativement étroites
- 40.5** La thermorégulation contribue à l'homéostasie et fait intervenir l'anatomie, la physiologie et le comportement

Introduction

Formes diverses, défis communs

Les Animaux habitent presque toutes les parties de la biosphère. Malgré leur étonnante diversité d'habitat, de forme et de fonction, ils doivent régler un ensemble commun de problèmes. Par exemple, comment des Animaux aussi différents que les hydres, les flétans et les humains font-ils pour se procurer du dioxygène? Pour se nourrir et éliminer les déchets? Pour se déplacer? Comment les Animaux qui ont évolué différemment et dont la complexité est variable arrivent-ils à régler ces grands défis de la vie? C'est ce à quoi nous tenterons de répondre dans la septième partie, dont le thème récurrent est la sélection naturelle et l'adaptation.

Le présent chapitre commence par présenter certains fils conducteurs applicables à l'ensemble du règne animal. Par exemple, l'étude comparée des Animaux révèle qu'il existe une corrélation étroite entre la forme et la fonction. Examinons la longue et mince trompe du sphinx (*Xanthopan morgani*) de la **figure 40.1**. Lorsqu'elle est déroulée, la trompe est une adaptation structurale destinée à l'alimentation; elle sert de paille qui permet au

sphinx d'aspirer du nectar gisant au fond de fleurs tubulaires. L'analyse d'une structure biologique comme la trompe du sphinx nous offre certains indices sur la fonction et le fonctionnement de l'organe en question. L'**anatomie** est l'étude de la *structure* d'un organisme ou de ses parties; la **physiologie**, elle, est l'étude des *fonctions* exécutées par un organisme ou par des parties de celui-ci. La sélection naturelle peut adapter la structure à la fonction en privilégiant, au cours de nombreuses générations, les éléments qui donnent les meilleurs résultats parmi les possibilités offertes dans une population variable.

Le sphinx qui se nourrit illustre aussi le besoin de l'Animal en énergie chimique. Nous appliquerons certaines notions issues de la bioénergétique à notre étude comparée des Animaux, c'est-à-dire que nous expliquerons comment ceux-ci obtiennent, traitent et utilisent leurs ressources énergétiques. Une des utilisations que font les Animaux de celles-ci sert à réguler leur milieu interne. Dans le présent chapitre, nous commencerons à étudier la notion d'homéostasie à l'aide de l'exemple de la régulation de la température corporelle.

Concept 40.1

Les lois de la physique et le milieu régissent la taille et la forme des Animaux

La taille, la morphologie et la symétrie d'un Animal sont des caractéristiques fondamentales de la structure et de la fonction déterminant le mode d'interaction de celui-ci avec son milieu. Pour les biologistes, il y a lieu de parler de *plan d'organisation corporelle*. Le fait d'employer ce terme ne signifie pas que nous laissons entendre que les formes corporelles d'un Animal sont le produit d'une invention consciente. Le plan d'organisation corporelle d'un Animal résulte de modalités de développement programmées par le génome, qui est lui-même le produit de millions d'années d'évolution. De plus, les possibilités ne sont pas infinies: les lois de la physique et le besoin d'échanger des matières avec le milieu fixent certaines limites à la variété des formes animales.

Les lois de la physique et la morphologie des Animaux

Imaginons un serpent ailé mesurant plusieurs mètres de longueur et pesant quelques centaines de kilogrammes et qui vole au-dessus de nos têtes. Heureusement, de telles visions horribles n'existent que dans les films. Certaines contraintes physiques limitent ce que la sélection naturelle peut « inventer », dont la taille et la forme des Animaux qui volent. Un Animal de la taille et de la forme d'un dragon mythique ne pourrait engendrer une poussée suffisante avec ses ailes pour prendre son envol. C'est un exemple de l'importance des lois de la physique (dans ce cas, la physique du vol) dans l'évolution de la forme des organismes.

Prenons un autre exemple : les lois de l'hydrodynamique restreignent les formes possibles des Animaux aquatiques capables de nager très vite. Il faut savoir que la masse volumique de l'eau est environ 1 000 fois plus grande que celle de l'air ; c'est pourquoi toute irrégularité à la surface du corps qui accentue la friction nuit beaucoup plus à un Animal nageur qu'à un Animal qui court ou qui vole. Les thons et les autres Poissons rapides à nageoires rayonnées (Actinoptérygiens) peuvent atteindre des pointes de 80 km/h. Les requins, les pingouins (des Oiseaux) et les Mammifères aquatiques, comme les dauphins, les phoques et les baleines, sont aussi des nageurs rapides. Tous ces Animaux ont à peu près la même forme profilée : leur morphologie est fusiforme, c'est-à-dire qu'elle est effilée aux deux extrémités (**figure 40.2**). Le fait que ces nageurs rapides possèdent une forme semblable est un exemple d'évolution convergente (voir le chapitre 25). Il faut se rappeler que la convergence vient du fait que la sélection naturelle modèle des adaptations semblables quand divers organismes doivent affronter les mêmes défis environnementaux, tels que la résistance de l'eau en cas de déplacement rapide.

Les échanges avec l'environnement

La taille et la forme d'un Animal ont des effets directs sur les échanges d'énergie et de matière avec le milieu. Pour maintenir l'intégrité de la membrane plasmique, le plan d'organisation corporelle d'un Animal doit être structuré de manière que chaque cellule baigne dans un milieu aqueux. Les échanges avec l'environnement se font par le transport actif ou passif de substances à travers la membrane plasmique. Comme l'indique la **figure 40.3a**, un Protiste unicellulaire qui vit dans l'eau est pourvu d'une surface membranaire suffisante pour desservir l'ensemble de son cytoplasme. (Par conséquent, le rapport surface-volume constitue l'une des contraintes physiques régulant la taille de Protistes unicellulaires.)

Les organismes multicellulaires sont composés de nombreuses cellules. Chacune de celles-ci est dotée de sa propre membrane plasmique, qui sert de plateforme de chargement et de déchargement pour un petit volume de cytoplasme. Toutefois, ces échanges ne peuvent avoir lieu que si toutes les cellules de l'Animal ont accès à un milieu aqueux approprié. L'hydre, Invertébré sacculaire (en forme de sac), possède une enveloppe corporelle qui n'a que deux couches cellulaires d'épaisseur (**figure 40.3b**). Comme sa cavité gastrovasculaire s'ouvre sur l'extérieur, les couches cellulaires externe et interne baignent dans l'eau. La forme corporelle plane de certains organismes constitue une autre façon d'optimiser le contact avec le milieu externe. Ainsi, le ténia, un genre de parasite, peut mesurer plusieurs mètres de longueur, mais il est très mince, de sorte que la majorité de ses cellules



(a) Thon



(b) Requin



(c) Pingouin



(d) Dauphin

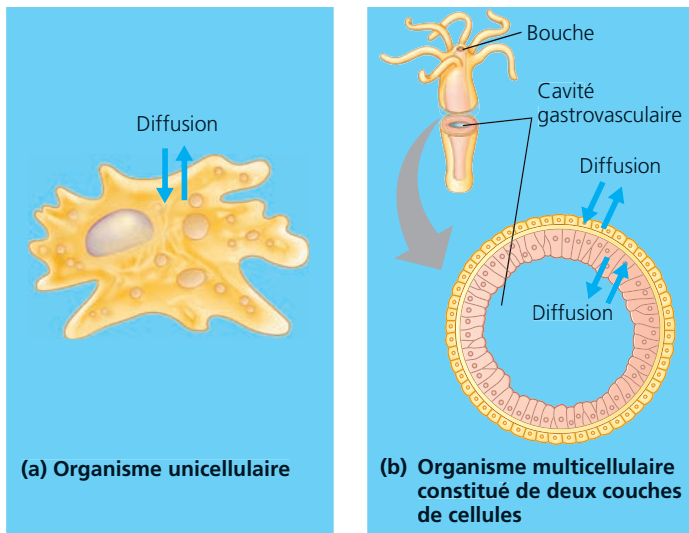


(e) Phoque

▲ **Figure 40.2** Évolution convergente chez des organismes se déplaçant rapidement dans l'eau.

baignent dans le liquide intestinal de son hôte vertébré (qui lui procure les éléments nutritifs).

Les organismes plats et les organismes sacciformes à deux couches cellulaires ont une morphologie qui leur assure une grande surface de contact avec le milieu externe. Cependant, ces formes simples ne laissent pas beaucoup de place à la complexité de l'organisation interne. La plupart des Animaux sont plus complexes. Ils sont formés de masses compactes de cellules. Leur surface externe est relativement petite, comparativement à leur volume. Par exemple, le rapport surface-volume d'une baleine est des centaines de milliers de fois plus petit que celui d'une puce d'eau (*Daphnia*). Pourtant, chaque cellule de la baleine doit baigner dans un liquide, et être approvisionnée en dioxygène, en nutriments et en d'autres ressources. Les baleines et la plupart des autres Animaux possèdent des surfaces internes formant de nombreux replis ou des ramifications étendues ; ceux-ci permettent l'échange, au niveau cellulaire, de substances avec le milieu (**figure 40.4**).



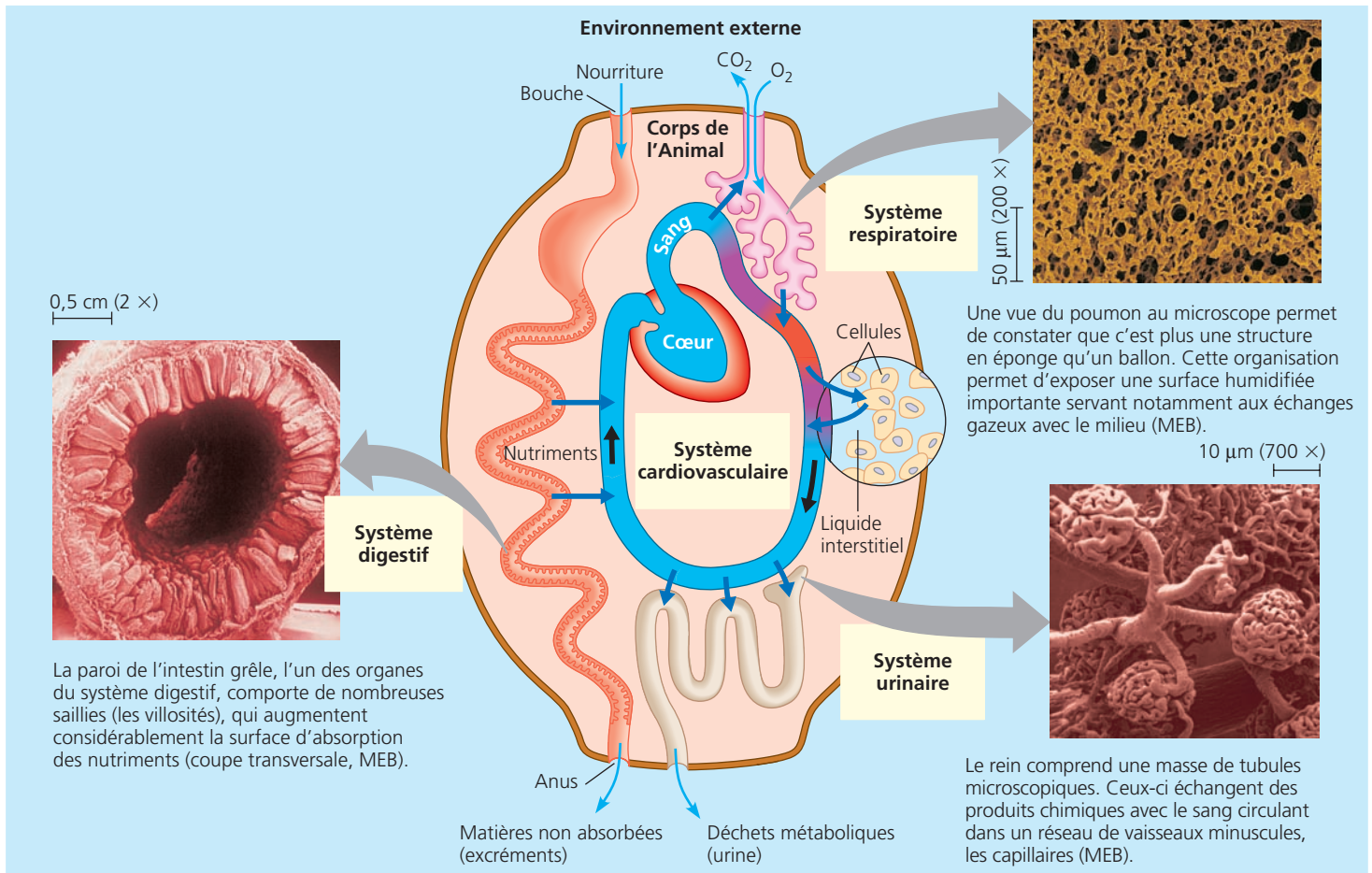
▲ **Figure 40.3 Contact avec le milieu.** (a) Toute la surface des organismes unicellulaires, tels que cette amibe, est en contact avec le milieu environnant. (b) L'hydre comporte deux couches de cellules. Le milieu aqueux peut circuler dans cet organisme multicellulaire en entrant et en sortant par sa bouche. Presque toutes les cellules de l'hydre sont donc en contact direct avec le milieu environnant et échangent des substances avec ce dernier.

Bien que les échanges avec le milieu soient plus difficiles, les plans d'organisation corporelle complexes présentent des avantages particuliers. Par exemple, un revêtement externe spécialisé peut protéger les organismes contre les prédateurs; les grands muscles peuvent permettre un déplacement rapide; les organes de digestion interne peuvent décomposer les aliments graduellement, ce qui contrôle la libération de l'énergie emmagasinée. En outre, comme le milieu immédiat des cellules est le liquide interne, les systèmes de l'organisme peuvent régir la composition de la solution dans laquelle baignent les cellules, ce qui permet à l'Animal de maintenir un milieu interne relativement stable même si les caractéristiques du milieu externe dans lequel il vit varient. Un plan d'organisation corporelle complexe est particulièrement bien adapté aux Animaux qui vivent sur la terre ferme où le milieu externe peut varier énormément.

Retour sur le concept 40.1

1. Quelle est la contribution d'une grande surface au fonctionnement de l'intestin grêle, des poumons et des reins?

Voir les réponses proposées à la fin du chapitre.



▲ **Figure 40.4 Surfaces d'échanges internes des Animaux complexes.** Ce schéma illustre la logistique des échanges chimiques avec l'environnement dans le cas des Mammifères. La plupart des Animaux possèdent des surfaces spécialisées dans les échanges de certains éléments chimiques

avec le milieu. Les surfaces d'échanges sont généralement internes, mais elles sont reliées au milieu externe par des ouvertures du corps (comme la bouche). Elles sont caractérisées par de fines ramifications ou de multiples replis, ce qui en fait des zones extrêmement étendues. Les systèmes

digestif, respiratoire et urinaire sont tous munis de telles surfaces spécialisées. Les éléments chimiques transportés à travers celles-ci sont ensuite répartis dans le corps grâce au système cardiovasculaire.

Il y a une corrélation entre la structure et la fonction animales à tous les niveaux d'organisation

En tant qu'êtres vivants, les Animaux présentent des niveaux hiérarchiques d'organisation, desquels émergent de nouvelles propriétés (voir l'émergence au chapitre 1). La plupart des Animaux se composent de cellules spécialisées groupées en tissus ayant des fonctions distinctes. Les tissus se combinent pour former des unités fonctionnelles appelées *organes*. Les groupes d'organes qui travaillent en synergie constituent des systèmes. Ainsi, le système digestif comprend l'estomac, l'intestin grêle, le gros intestin et d'autres organes, chacun étant composé de différents types de tissus.

La structure et la fonction des tissus

Un **tissu** est composé d'un ensemble de cellules dotées d'une structure et d'une fonction communes. Les divers types de tissus comportent des structures différentes particulièrement adaptées à leurs fonctions. Par exemple, pour former un tissu, les cellules adhèrent les unes aux autres grâce à une matrice extracellulaire adhésive, qui les recouvre (voir la figure 6.29) ou qui les entrelace comme une fibre textile. En fait, le terme *tissu* vient du mot latin *texere*, qui signifie « tisser ».

Les tissus sont classés en quatre grandes catégories: le tissu épithélial, le tissu conjonctif, le tissu musculaire et le tissu nerveux; ils sont présentés à la **figure 40.5** des trois pages suivantes.

Le tissu épithélial

Le **tissu épithélial** est constitué d'une ou de plusieurs couches de cellules accolées les unes aux autres. Il tapisse la surface externe du corps et des organes, ainsi que les cavités internes. Les cellules d'un épithélium sont étroitement rapprochées les unes des autres, de sorte que peu de matériau interstitiel les sépare. Dans de nombreux épithéliums, les cellules sont réunies par des jonctions serrées (voir la figure 6.31). Cet assemblage très adhésif permet à l'épithélium de servir de barrière protectrice contre les lésions mécaniques, les microbes et la perte de liquides. Certains épithéliums, appelés **épithéliums glandulaires**, absorbent ou sécrètent des solutions chimiques. Par exemple, l'épithélium glandulaire recouvrant la paroi intérieure (cavité ou lumière) du tube digestif et des voies respiratoires forme une tunique qui porte le nom de **muqueuse**; les cellules de celle-ci sécrètent un mucus qui lubrifie la surface et la garde humidifiée.

On classe un épithélium selon deux critères: le nombre de couches cellulaires et la forme des cellules superficielles (voir la figure 40.5). Un **épithélium simple** possède une seule couche de cellules, tandis qu'un **épithélium stratifié** en compte plusieurs. Un épithélium « pseudostratifié » n'a qu'une seule couche de cellules, mais a l'aspect d'un épithélium stratifié parce que ses cellules sont de différentes longueurs. La forme des cellules situées à la surface d'un épithélium peut être **cubique** (comme un dé), **prismatique** (comme une brique debout) ou **squameuse** (aplatie comme un carreau de céramique).

Le tissu conjonctif

La fonction du **tissu conjonctif** consiste surtout à fixer et à soutenir les autres tissus. Contrairement aux épithéliums, dont les

cellules sont très rapprochées, les tissus conjonctifs comprennent un nombre peu abondant de cellules. Celles-ci sont dispersées dans une matrice extracellulaire, généralement composée d'un réseau de fibres enchâssé dans une substance fondamentale homogène, qui est liquide, gélatineuse ou solide. Dans la plupart des cas, les substances de la matrice sont sécrétées par les cellules du tissu conjonctif.

Les fibres des tissus conjonctifs se composent de protéines et sont classées en trois catégories: les fibres collagènes, les fibres élastiques et les fibres réticulaires. Les **fibres collagènes** sont constituées de collagène (probablement la protéine la plus abondante du règne animal). Elles ne sont pas élastiques et ne se déchirent pas facilement lorsqu'elles sont tirées dans le sens de la longueur. Ainsi, si vous pincez et tirez la peau située au dos de votre main, ce sont principalement les fibres collagènes qui vous empêchent d'arracher la peau des muscles sous-jacents. Les **fibres élastiques**, elles, sont de longs fils composés d'une protéine appelée *élastine*. Elles assurent au tissu conjonctif une souplesse caoutchouteuse complétant la force non élastique des fibres collagènes. Lorsque vous vous pincez le dos de la main et que vous relâchez la pression, les fibres élastiques redonnent rapidement à votre peau sa forme originale. Enfin, les **fibres réticulaires** sont très minces et forment un réseau. Faites de collagène, elles sont reliées aux fibres collagènes et constituent un tissu aux mailles serrées, qui joint les tissus conjonctifs aux tissus adjacents.

Les variétés principales du tissu conjonctif des Vertébrés sont le tissu conjonctif lâche (le tissu adipeux, le tissu conjonctif aréolaire, le tissu conjonctif réticulaire), le tissu conjonctif dense (régulier ou irrégulier), le tissu cartilagineux (hyalin, élastique ou fibreux), le tissu osseux et le tissu sanguin (voir la figure 40.5). On trouve deux types prédominants de cellules dispersées dans le tissu conjonctif lâche: les fibroblastes et les macrophagocytes. Les **fibroblastes** sécrètent les substances protéiques des fibres extracellulaires. Quant aux **macrophagocytes**, ce sont des cellules amiboïdes parcourant le dédale de fibres dans le but de détruire par phagocytose les particules étrangères et les débris de cellules mortes (voir le chapitre 6). Nous étudierons plus en détail les fonctions précises de ces cellules et de divers tissus conjonctifs plus loin dans la présente série de chapitres.

Le tissu musculaire

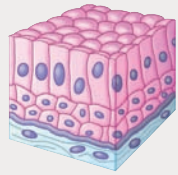
Le **tissu musculaire** est constitué de cellules allongées, les fibres musculaires, capables de se contracter après avoir été stimulées par un influx nerveux. Le cytoplasme des cellules musculaires abrite un grand nombre de microfilaments d'actine et de filaments de myosine disposés en parallèle. L'actine et la myosine sont des protéines contractiles. (Nous verrons la contraction musculaire plus en détail au chapitre 49.) Chez la majorité des Animaux, le tissu musculaire est le tissu le plus abondant, ce qui n'est pas étonnant, étant donné l'importance que le mouvement revêt dans leur cas. Chez un Animal actif, la contraction des muscles représente la plus grande partie du travail cellulaire consommateur d'énergie. Il existe trois variétés de tissus musculaires dans le corps des Vertébrés: le tissu musculaire squelettique, le tissu musculaire cardiaque et le tissu musculaire lisse (voir la figure 40.5).

Le tissu nerveux

Le **tissu nerveux** perçoit les stimulus et transmet des messages sous forme d'influx nerveux d'une partie de l'organisme à une

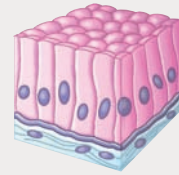
TISSU ÉPITHÉLIAL

L'**épithélium prismatique** est formé de cellules dont le volume cytoplasmique est relativement important. Il recouvre souvent les régions dans lesquelles la sécrétion ou l'absorption active de substances représentent des fonctions importantes.



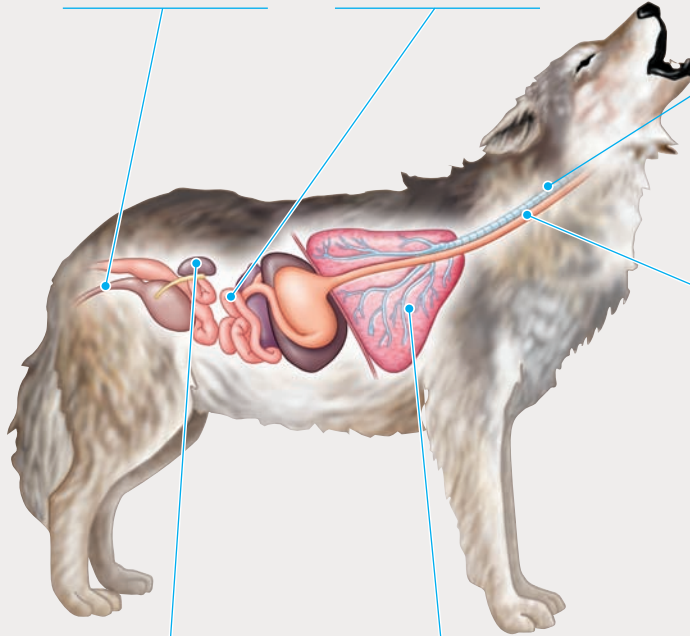
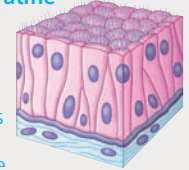
L'**épithélium stratifié prismatique** tapisse l'intérieur de l'urètre, qui est le conduit qui amène l'urine à l'extérieur du corps.

L'**épithélium simple prismatique** tapisse les intestins. Cet épithélium sécrète des sucs digestifs et absorbe des nutriments.



Un **épithélium pseudostratifié prismatique et cilié**

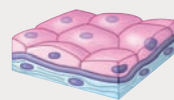
forme une muqueuse qui tapisse les voies nasales de nombreux Vertébrés. Les cils vibratiles font glisser la pellicule de mucus le long de la surface. L'épithélium cilié des voies respiratoires contribue à nettoyer nos poumons en captant les poussières et les autres particules et en les propulsant vers la trachée (conduit aérifère).



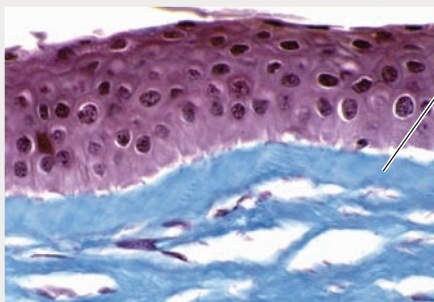
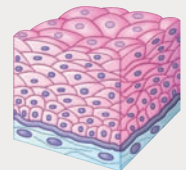
L'**épithélium cubique** spécialisé dans la sécrétion constitue l'épithélium des tubules rénaux (représenté ici) et de nombreuses glandes, dont la thyroïde et les glandes salivaires. L'épithélium glandulaire de la glande thyroïde sécrète une hormone qui régule la vitesse du métabolisme d'un organisme.



L'**épithélium simple squameux**, plutôt mince et perméable, se spécialise dans le transport de substances par diffusion. Il tapisse la face interne des vaisseaux sanguins et constitue l'unique couche de cellules des capillaires et des alvéoles pulmonaires où la diffusion des nutriments et des gaz est vitale.



L'**épithélium stratifié squameux** se régénère rapidement grâce à une division cellulaire ayant lieu près de la membrane basale (voir ci-dessous). Les nouvelles cellules sont poussées vers la surface libre de façon à remplacer celles qui desquament continuellement. Cette variété d'épithélium se situe généralement sur les surfaces soumises à l'abrasion, comme la partie externe de la peau, ou encore les muqueuses de l'œsophage, de l'anus et du vagin. La structure de ce type de tissu fait en sorte que l'abrasion n'attaque que les cellules les plus vieilles (les plus à l'extérieur), tout en protégeant les couches de tissus sous-jacentes.



Membrane basale

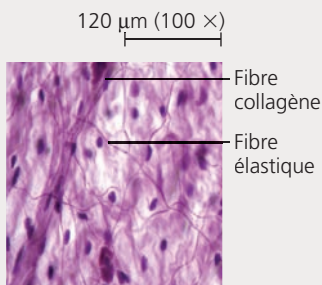
Les cellules situées à la base d'une couche épithéliale reposent sur une **membrane basale**, couche compacte de la matrice extracellulaire. La face libre de l'épithélium est exposée à l'air ou à des liquides.

40 μm (325 \times)

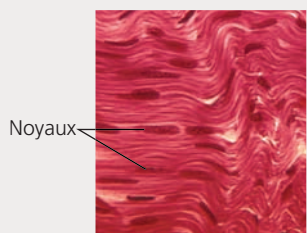
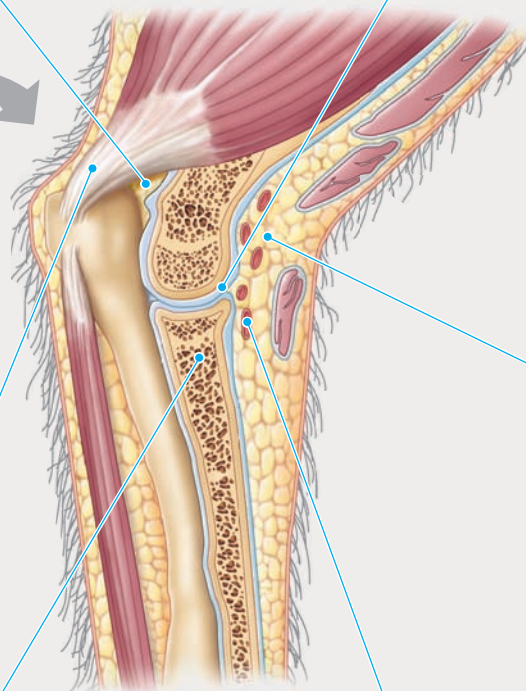
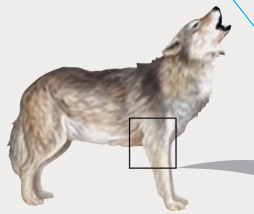
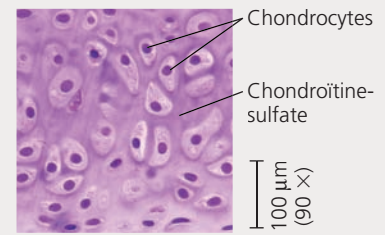
Suite de la figure à la page suivante

TISSU CONJONCTIF

Le tissu conjonctif le plus répandu chez les Vertébrés est le **tissu conjonctif aréolaire**. Il fait partie du **tissu conjonctif lâche** servant à fixer un épithélium aux tissus sous-jacents et aussi à envelopper les organes pour les maintenir en place et les protéger. On le qualifie de *lâche* parce que ses fibres s'entrelacent de manière espacée. Il se compose des trois sortes de fibres : les fibres collagènes, les fibres élastiques et les fibres réticulaires. Les fibroblastes et les macrophagocytes sont des cellules dispersées dans la trame fibreuse.



Le **tissu cartilagineux** comporte une abondance de fibres collagènes, enchâssées dans une substance fondamentale caoutchouteuse (ou matrice) appelée *chondroïtine-sulfate* (polysaccharides de la catégorie glycosaminoglycane). Le chondroïtine-sulfate et le collagène sont sécrétés par des cellules appelées **chondroblastes**; lorsque ceux-ci sont matures, ils portent le nom de **chondrocytes**. L'association des fibres collagènes et du chondroïtine-sulfate fait du cartilage un matériau de soutien à la fois résistant et flexible. De nombreux Vertébrés possèdent un squelette cartilagineux au cours de leur stade embryonnaire, mais cette structure est remplacée par du tissu osseux à mesure que l'embryon se développe. Néanmoins, du cartilage est conservé à certains endroits, notamment les disques servant d'amortisseurs entre nos vertèbres (cartilage fibreux), ainsi que les extrémités de certains os (cartilage hyalin). La flexibilité de ces structures leur permet d'absorber des impacts physiques considérables sans se rompre.



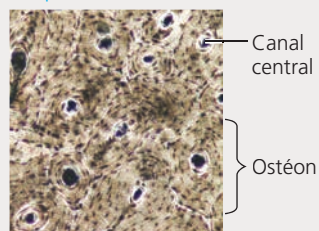
Le **tissu conjonctif dense** est compact, car il contient beaucoup de fibres collagènes. Lorsque ces dernières sont disposées en faisceaux parallèles, on parle de **tissu conjonctif dense régulier**; cet arrangement optimise la force non élastique (force de tension). Lorsque les faisceaux de fibres sont plus épais et disposés en tous sens, on parle de **tissu conjonctif dense irrégulier**. On trouve le tissu conjonctif dense régulier principalement dans les **tendons**, qui relient les muscles aux os, et dans les **ligaments**, qui unissent les os à la hauteur des articulations. Le tissu conjonctif dense irrégulier se trouve plutôt dans le derme de la peau, dans la sous-muqueuse du tube digestif et dans l'enveloppe fibreuse de certains organes ainsi que des capsules articulaires.

30 μm (400 ×)

Le **tissu adipeux** est une forme spécialisée de tissu conjonctif lâche, qui emmagasine les graisses dans les cellules adipeuses (ou adipocytes) disséminées dans sa matrice. Il sert à isoler le corps, à amortir les chocs et à emmagasiner de l'énergie sous forme de molécules de gras (voir la figure 4.6). Une cellule adipeuse renferme une grosse gouttelette de graisse qui gonfle lorsque l'organisme emmagasine des lipides et qui rétrécit lorsqu'il en utilise comme source d'énergie.

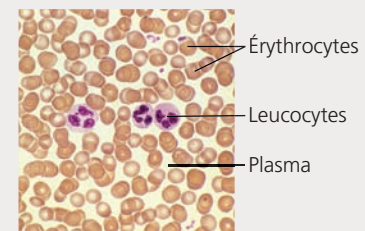


Chez la plupart des Vertébrés, le squelette qui soutient le corps est composé de **tissu osseux**, c'est-à-dire d'un tissu conjonctif minéralisé. Des cellules appelées **ostéoblastes** sécrètent une matrice de collagène. Des ions calcium, magnésium et phosphate se combinent et durcissent pour former un sel appelé *hydroxyapatite* le plus abondant de la matrice. La combinaison des minéraux durs et du collagène souple rend les os plus durs que le cartilage sans qu'ils deviennent pour autant cassants, une propriété importante pour soutenir le corps. Chez les Mammifères, la structure microscopique du tissu osseux compact présente une succession d'unités appelées **ostéons** (ou systèmes de Havers). Chaque ostéon possède des couches concentriques (lamelles) de matrice minéralisée, déposées autour d'un canal central contenant des vaisseaux sanguins nourriciers et des neurofibres régulatrices.



700 μm (20 ×)

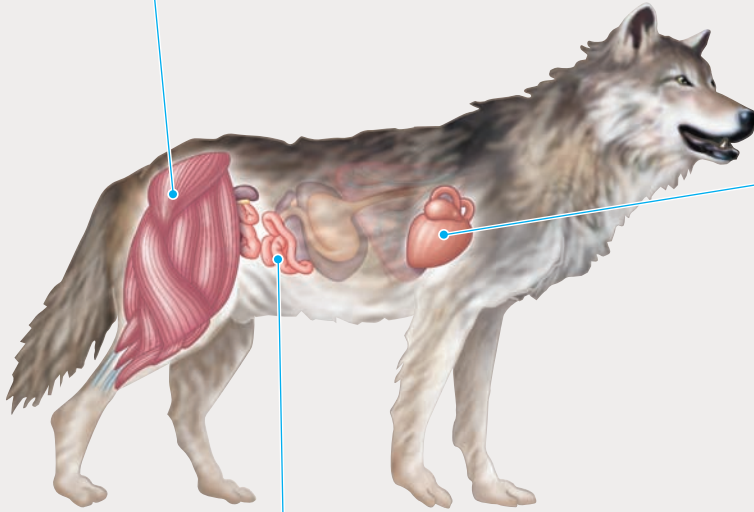
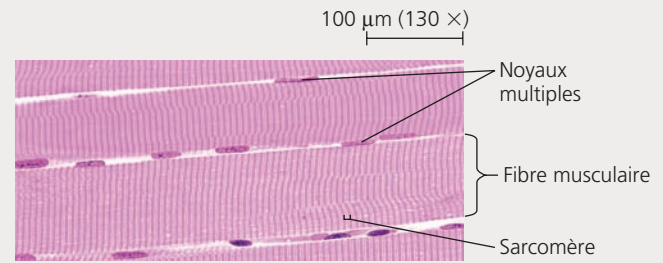
Bien qu'il fonctionne différemment des autres tissus conjonctifs, le **tissu sanguin** (c'est-à-dire le **sang**) satisfait au critère qui consiste à posséder une matrice extracellulaire étendue. Dans le cas du tissu sanguin, la matrice est un liquide appelé *plasma*, composé d'eau, de sels et de diverses protéines solubles. Deux catégories de cellules sanguines baignent dans le plasma : les érythrocytes (globules rouges) et les leucocytes (globules blancs). À ces deux catégories s'ajoutent des fragments de cellules appelés *plaquettes*. Les érythrocytes transportent le dioxygène et une partie du dioxyde de carbone; les leucocytes, eux, assurent la défense contre les Virus, les Bactéries et d'autres envahisseurs; enfin, les plaquettes jouent un rôle dans la coagulation du sang. La matrice liquide rend possible le transport rapide des cellules sanguines, des nutriments et des déchets dans tout le corps.



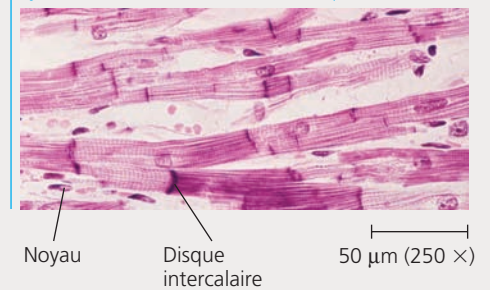
55 μm (225 ×)

TISSU MUSCULAIRE

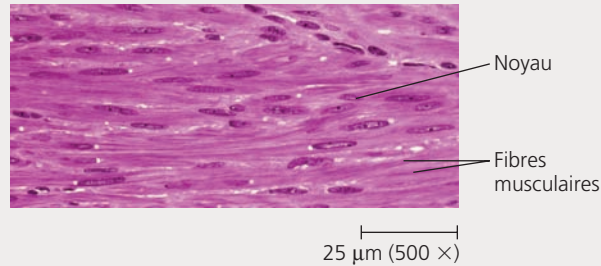
Le **tissu musculaire squelettique** est fixé aux os par des tendons. Il intervient dans les mouvements volontaires du corps. Le muscle squelettique se compose de faisceaux de longues cellules, appelées *fibres musculaires*. Chaque fibre consiste en un certain nombre de faisceaux de brins appelés *myofibrilles*. L'arrangement des unités contractiles, ou sarcomères, le long des fibres donne aux cellules leur apparence rayée (striée) visible au microscope; c'est pourquoi les muscles squelettiques sont aussi nommés **muscles striés**. Les Mammifères adultes possèdent un nombre fixe de cellules musculaires. Ainsi, les exercices de musculation n'augmentent pas le nombre de cellules musculaires, seulement leur volume.



Le **tissu musculaire cardiaque** forme la paroi contractile (myocarde) du cœur. Il est strié, à l'instar du tissu musculaire squelettique, et possède des propriétés contractiles semblables à celles du muscle squelettique. Toutefois, contrairement aux fibres de ce dernier, les fibres du muscle cardiaque effectuent une tâche involontaire: la contraction du cœur. Elles se ramifient et sont reliées par des disques intercalaires transmettant d'une cellule cardiaque à l'autre l'influx nerveux et contribuant à synchroniser la contraction cardiaque.



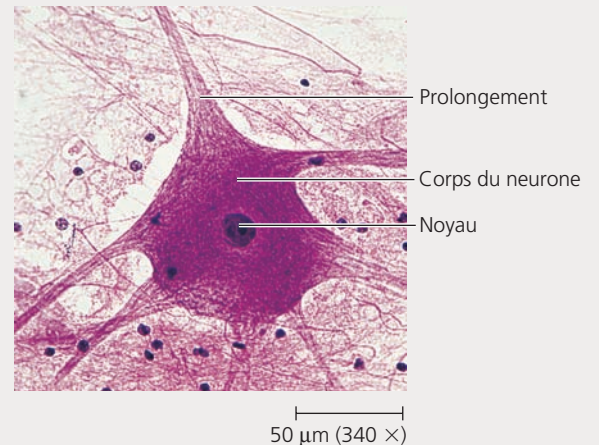
Le **tissu musculaire lisse**, ainsi désigné parce qu'il est dépourvu de stries, se trouve dans la paroi du tube digestif, de la vessie, des artères et d'autres organes internes. Ses cellules sont fusiformes. Elles se contractent plus lentement que celles des muscles squelettiques, et leur contraction dure plus longtemps. Les muscles squelettiques et les muscles lisses sont commandés par des types de nerfs différents. Les muscles lisses sont associés aux activités corporelles involontaires, notamment le péristaltisme du tube digestif ou la constriction des artères.



TISSU NERVEUX



La cellule nerveuse (**neurone**) est l'unité fondamentale du système nerveux. Elle comporte un corps d'où partent deux ou plusieurs prolongements, les dendrites et l'axone. Chez certains Animaux, les axones peuvent atteindre jusqu'à 1 m de longueur. Les dendrites acheminent les influx issus de leurs extrémités jusqu'au corps du neurone. Les axones, eux, transmettent les influx vers un autre neurone ou vers un effecteur, c'est-à-dire une structure comme un muscle devant exécuter la commande. Les longs axones de certains neurones moteurs permettent les réactions rapides de la part des muscles volontaires.



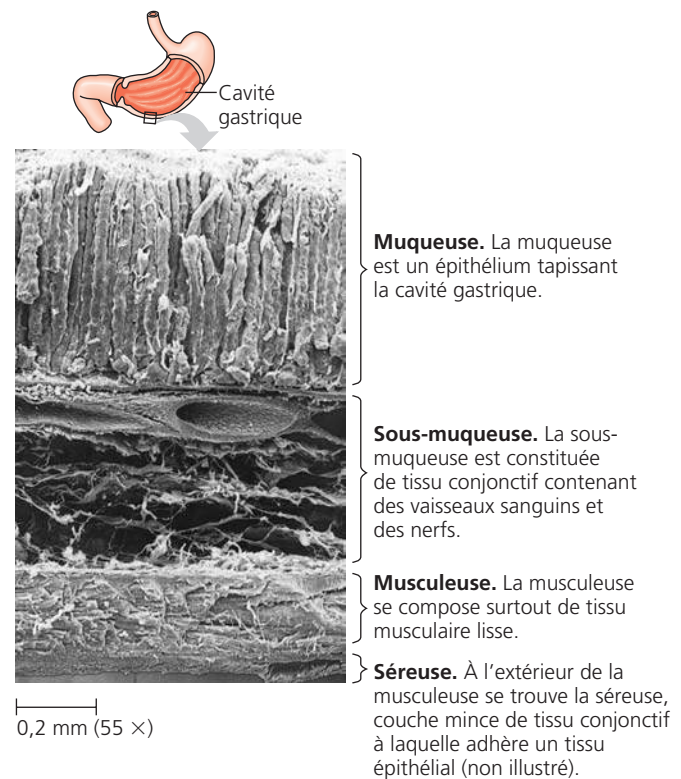
autre. L'unité fonctionnelle du tissu nerveux est le neurone (ou la cellule nerveuse). Ce dernier est spécialisé dans la production et la conduction d'influx, comme nous le verrons en détail au chapitre 48. Chez de nombreux Animaux, il est concentré dans l'encéphale, qui agit comme un centre de régulation coordonnant un grand nombre d'activités de l'Animal.

Les organes et les systèmes de l'organisme

Chez tous les Animaux, à l'exception des plus simples (les Éponges et quelques Cnidaires), les différents tissus sont organisés de façon précise et constituent des centres fonctionnels spécialisés appelés **organes**. Dans divers organes, les tissus sont disposés en étages. Par exemple, l'estomac des Vertébrés comporte quatre couches tissulaires (figure 40.6). La cavité est tapissée d'un épithélium épais sécrétant du mucus et des sucs digestifs. À l'extérieur de cette couche se trouve une zone de tissu conjonctif supportant des vaisseaux sanguins et des nerfs, et recouverte d'une couche épaisse constituée essentiellement de muscles lisses. L'estomac est complètement enveloppé par une autre couche de tissu conjonctif.

Chez les Vertébrés, de nombreux organes sont suspendus au moyen de feuillettes de tissu conjonctif, appelés **mésentères**, dans des cavités remplies de liquide. Beaucoup de Mammifères possèdent une **cavité thoracique** supérieure séparée d'une **cavité abdominale** inférieure par une couche musculaire (le diaphragme).

À un niveau d'organisation supérieur à celui des organes se trouvent les **systèmes** de l'organisme, composés chacun de plusieurs organes servant à l'exécution des fonctions corporelles principales de la plupart des Animaux (tableau 40.1). Tous les systèmes doivent fonctionner de concert pour qu'un Animal puisse survivre. Par exemple, les nutriments absorbés par le tube digestif sont distribués dans tout l'organisme grâce au système cardiovasculaire. Mais le cœur, qui fait circuler le sang dans le système respiratoire, a besoin des nutriments absorbés par le tube



▲ **Figure 40.6 Couches tissulaires de l'estomac, organe du système digestif.** La paroi de l'estomac, de même que celle d'autres organes tubulaires du système digestif, comporte plusieurs couches de tissus (MEB).

digestif et de dioxygène (O_2) acheminé par le système respiratoire. Tout organisme, qu'il comporte une seule cellule ou plusieurs systèmes d'organes, constitue une entité plus grande que la somme de ses parties.

Tableau 40.1 Composantes et fonctions principales des systèmes chez les Mammifères

| Systèmes | Composantes principales | Fonctions principales |
|----------------------------|---|---|
| Digestif | Bouche, pharynx, œsophage, estomac, intestins, foie, pancréas et anus | Transformation des aliments (ingestion, digestion, absorption et élimination) |
| Cardiovasculaire | Cœur, vaisseaux sanguins et sang | Collecte, transport et distribution interne de substances |
| Respiratoire | Poumons, trachée et autres conduits respiratoires | Échanges gazeux (absorption de dioxygène et rejet de dioxyde de carbone) |
| Immunitaire et lymphatique | Moelle osseuse, nœuds lymphatiques, thymus, rate, vaisseaux lymphatiques et globules blancs | Défense de l'organisme (lutte contre les infections et le cancer) |
| Urinaire | Reins, uretères, vessie et urètre | Excrétion de déchets métaboliques; régulation de l'équilibre osmotique du sang |
| Endocrinien | Hypothalamus, hypophyse, thyroïde, pancréas et autres glandes productrices d'hormones | Régulation des activités corporelles (par exemple digestion et métabolisme) |
| Reproducteur | Ovaires, testicules et autres organes connexes | Conception d'une descendance et transmission des caractères héréditaires |
| Nerveux | Encéphale, moelle épinière, nerfs et organes sensoriels | Régulation des activités corporelles; perception de stimulus, intégration et réponse aux stimulus |
| Tégumentaire | Peau et annexes cutanées (notamment poils, ongles, griffes et glandes) | Protection contre les blessures, l'infection et la déshydratation; thermorégulation |
| Osseux (ou squelettique) | Squelette (os, tendons, ligaments et cartilages) | Soutien corporel, protection des organes internes, mouvement |
| Musculaire | Muscles squelettiques | Mouvement, déplacement et posture |

Retour sur le concept 40.2

1. Décrivez comment le tissu épithélial qui tapisse la cavité stomacale est bien adapté à sa fonction.
2. Expliquez pourquoi une maladie qui s'attaque aux tissus conjonctifs peut nuire à la majorité des organes du corps.
3. Expliquez l'interdépendance entre le tissu musculaire et le tissu nerveux.

Voir les réponses proposées à la fin du chapitre.

Concept 40.3

Les Animaux assurent le maintien de leur forme et de leur fonction en utilisant l'énergie chimique des aliments

Tous les organismes ont besoin d'énergie chimique pour assurer leur croissance, la réparation de leurs tissus, leurs processus physiologiques (incluant le mouvement dans le cas des Animaux), leur régulation et leur reproduction. Comme nous l'avons vu dans d'autres chapitres, on peut classer les organismes selon leur façon d'obtenir de l'énergie. Les autotrophes, comme les Végétaux, font appel à l'énergie solaire pour bâtir des molécules organiques riches en énergie. Ils utilisent ensuite ces molécules organiques comme source d'énergie. En revanche, les hétérotrophes, comme les Animaux, dépendent des aliments, qui constituent leur source d'énergie chimique. Les aliments contiennent en effet des molécules organiques déjà synthétisées par d'autres organismes.

Les processus bioénergétiques

Le flux de l'énergie ayant lieu dans un Animal, c'est-à-dire ses **processus bioénergétiques**, fixe les limites qui régissent son comportement, sa croissance et sa reproduction, et détermine ses besoins alimentaires. L'étude des processus bioénergétiques nous renseigne considérablement sur les adaptations d'un Animal.

Les sources et les allocations énergétiques

Les Animaux tirent leur énergie chimique des aliments consommés. Ceux-ci sont digérés par une hydrolyse enzymatique (voir la figure 5.2b). Les molécules riches en énergie sont absorbées par les cellules du corps. Après leur absorption, elles peuvent subir plusieurs transformations. La plupart servent à produire de l'ATP (adénosine triphosphate) grâce aux processus cataboliques que sont la respiration cellulaire et la fermentation (voir le chapitre 9). L'énergie chimique de l'ATP alimente le travail cellulaire en permettant aux cellules, aux organes et aux systèmes d'exécuter les nombreuses fonctions assurant la vie de l'organisme. Étant donné que la production et l'utilisation d'ATP engendrent de la chaleur, les Animaux doivent sans cesse perdre de la chaleur ; celle-ci doit se diffuser dans le milieu ambiant (l'équilibre thermique fait l'objet d'une analyse détaillée plus loin dans le présent chapitre).

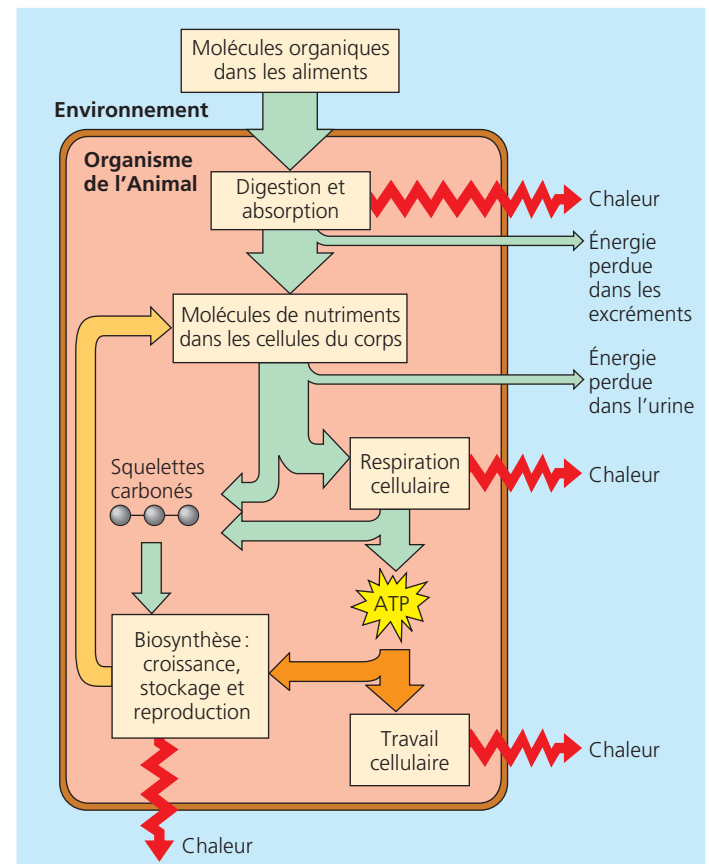
Une fois que les besoins énergétiques nécessaires au maintien de la vie ont été comblés, les molécules alimentaires restantes peuvent servir à la biosynthèse, notamment à la croissance et à la réparation de tissus, à la synthèse de substances de stockage

(comme le gras) et à la production de gamètes (figure 40.7). La biosynthèse nécessite la présence de squelettes carbonés pour la construction de nouvelles structures, et aussi d'ATP pour alimenter en énergie les processus d'assemblage. Dans certains cas, les substances biosynthétiques (comme le gras corporel) peuvent être dégradées en des molécules riches en énergie, qui serviront à la production d'ATP supplémentaire, selon les besoins de l'Animal (voir la figure 9.19).

La mesure des besoins énergétiques

La compréhension des processus bioénergétiques des Animaux dépend de la capacité à mesurer leurs besoins énergétiques. Combien d'énergie (sur le total de l'énergie obtenue à partir des aliments) lui faut-il simplement pour rester vivant ? Quelle quantité sera consommée pour les déplacements, la marche, la course, la nage ou le vol ? Quelle partie de l'apport d'énergie sera utilisée pour la reproduction ? Les physiologistes obtiennent des réponses à de telles questions en mesurant la vitesse à laquelle les Animaux utilisent l'énergie chimique et en voyant comment la vitesse du métabolisme varie selon les circonstances.

La **vitesse du métabolisme** correspond à la quantité d'énergie utilisée par un Animal pendant un intervalle donné ; c'est la somme de toutes les réactions biochimiques associées à une dépense d'énergie qui surviennent pendant cette période. L'énergie est mesurée en kilojoules (kJ), et la vitesse du métabolisme peut être exprimée en kilojoules par heure par kilogramme de masse corporelle ou, plus généralement, en kilojoules par unité de temps.



▲ Figure 40.7 Vue d'ensemble de la bioénergétique d'un Animal.

La vitesse du métabolisme peut être déterminée de plusieurs façons. Étant donné que presque toute l'énergie chimique utilisée au cours de la respiration cellulaire se transforme éventuellement en chaleur, on peut évaluer la vitesse du métabolisme en mesurant la déperdition de chaleur d'un Animal. Les chercheurs peuvent se servir d'un calorimètre, constitué d'une chambre fermée et isolée munie d'un dispositif de mesure de la perte de chaleur de l'Animal. Les calorimètres sont surtout utilisés pour l'étude de petites bêtes. On peut également se servir d'une méthode indirecte de mesure du métabolisme en déterminant la quantité de dioxygène consommé ou celle du dioxyde de carbone produit par la respiration cellulaire de l'Animal (**figure 40.8**). En outre, sur de longues périodes, la quantité d'aliments consommés de même que le contenu en énergie de ces derniers (de 19 à 21 kJ environ par gramme de protéines ou de glucides, et à peu près 38 kJ par gramme de lipides) peuvent permettre d'évaluer la vitesse du métabolisme. Cependant, cette méthode doit aussi tenir compte de la valeur énergétique des aliments non assimilés par l'Animal (l'énergie perdue dans les excréments et dans l'urine).

Les stratégies bioénergétiques

La vitesse du métabolisme d'un Animal est étroitement associée à sa « stratégie » bioénergétique. On compte deux grandes stratégies bioénergétiques chez les Animaux. Les Oiseaux et les Mammifères sont principalement des **endothermes**, c'est-à-dire que leur corps est réchauffé par la chaleur produite grâce à leur métabolisme. Leur température corporelle doit fluctuer très peu autour d'une valeur de référence. L'endothermie est une stratégie à haute dépense d'énergie (les coûts pour réchauffer ou refroidir le corps sont élevés). Mais elle permet d'exercer des activités intenses et de longue durée dans une grande gamme de températures extérieures. En revanche, la plupart des Poissons, des Amphibiens, des Reptiles (sauf les Oiseaux) et des Invertébrés sont des **ectothermes** : ils obtiennent leur chaleur principalement de sources externes. La stratégie ectothermique nécessite beaucoup moins d'énergie que celle des endothermes en raison des coûts énergétiques élevés associés au réchauffement (ou au refroidissement) d'un organisme endotherme. En général, les vitesses

du métabolisme des endothermes sont plus élevées que celles des ectothermes. Plus loin dans ce chapitre, nous en apprendrons davantage sur les stratégies endothermiques et ectothermiques.

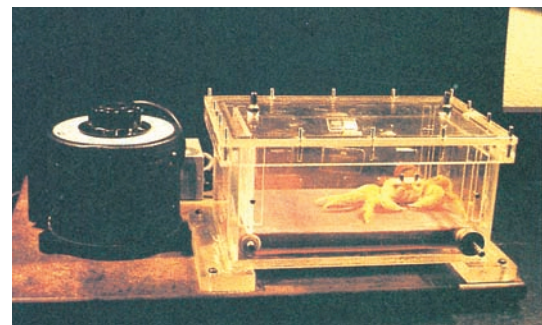
Les facteurs influant sur la vitesse du métabolisme

Outre le fait d'être un endotherme ou un ectotherme, de nombreux autres facteurs influent sur les vitesses du métabolisme des Animaux. L'une des questions les plus fascinantes (mais à peu près sans réponse) concernant la biologie des Animaux porte sur la relation entre la taille du corps et la vitesse du métabolisme.

La taille du corps et la vitesse du métabolisme

En mesurant la vitesse du métabolisme de nombreuses espèces d'Invertébrés et de Vertébrés, les physiologistes ont montré que la quantité d'énergie nécessaire pour maintenir chaque kilogramme de masse corporelle est inversement proportionnelle à la taille du corps. Par exemple, chaque kilogramme de masse corporelle de la souris commune (*Mus musculus*) consomme environ 20 fois plus de kilojoules qu'un kilogramme de masse corporelle de l'éléphant d'Afrique (*Loxodonta africana*). Si on considère la masse totale de chacun de ces Animaux, il va sans dire que l'éléphant d'Afrique dépense beaucoup plus de kilojoules que la souris commune. Mais la vitesse du métabolisme des tissus d'un petit Animal étant relativement élevée, sa vitesse d'approvisionnement en dioxygène est proportionnellement plus grande. Pour soutenir son métabolisme supérieur, il doit aussi avoir une fréquence respiratoire plus rapide, un volume sanguin plus élevé (comparativement à sa taille) et une fréquence cardiaque (pouls) accélérée. Il doit donc consommer beaucoup plus d'aliments par unité de masse corporelle.

On ne sait pas encore très bien expliquer cette relation inverse entre la vitesse du métabolisme et la taille du corps. Selon une hypothèse, plus un endotherme est petit, plus le coût énergétique de la stabilisation de sa température corporelle est élevé. En effet, plus un Animal est petit, plus le rapport entre sa surface et son volume est élevé, et plus il perd de la chaleur dans son milieu (ou plus il en gagne). Toutefois, même si elle paraît logique, cette hypothèse ne suffit pas à expliquer la relation inverse existant entre la vitesse du métabolisme et la taille du corps dans le cas des *ectothermes*; ceux-ci ne produisent pas de chaleur métabolique dans le but de maintenir une température corporelle relativement stable, comme c'est le cas des endothermes. Bien que cette relation ait été largement documentée, à la fois chez les endothermes et les ectothermes, les chercheurs continuent à se pencher sur ses causes fondamentales.



(a) Cette photographie montre un crabe fantôme (*Ocypode ceratophthalma*) dans un respiromètre. De l'air de concentration connue en O₂ circule à travers la chambre dont la température est gardée constante. On calcule la vitesse du métabolisme du crabe en évaluant la différence entre la quantité de O₂ qui entre dans le respiromètre et celle qui en sort. Ce crabe se déplace sur un tapis roulant en courant à vitesse constante pendant que les mesures sont prises.



(b) De façon analogue, la vitesse du métabolisme de cet homme muni d'un appareil respiratoire est mesurée pendant qu'il pédale sur une bicyclette stationnaire.

▲ **Figure 40.8** Mesure de la vitesse du métabolisme.

L'activité et la vitesse du métabolisme

Chaque Animal présente un intervalle de vitesses du métabolisme qui lui est propre. Les vitesses les plus lentes alimentent les fonctions de base de la vie, c'est-à-dire le maintien cellulaire, la respiration et la fréquence cardiaque. La vitesse du métabolisme

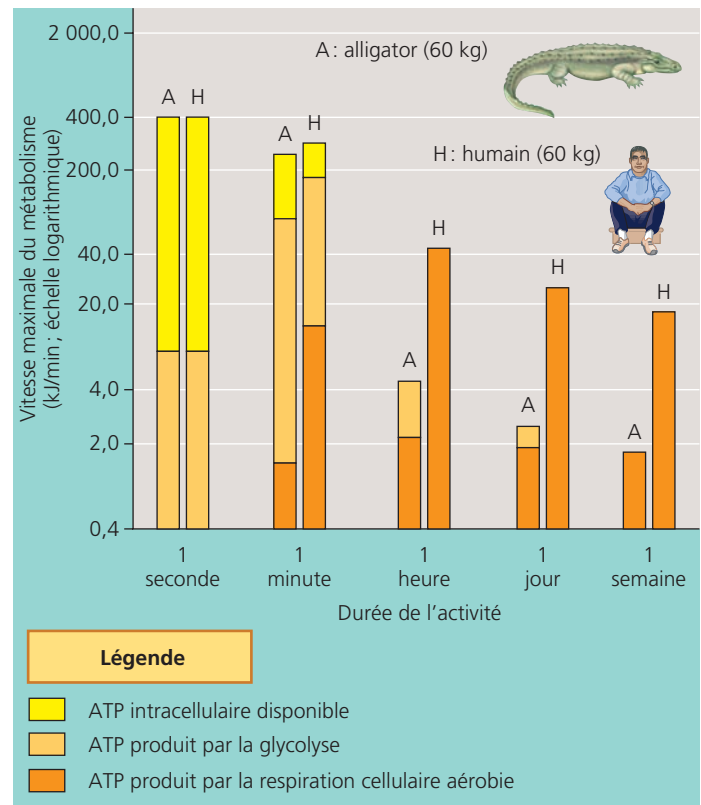
d'un ectotherme au repos, qui a terminé sa croissance, qui a l'estomac vide et qui ne subit aucun stress correspond au **métabolisme basal (MB)**. Ce dernier s'établit entre 6 700 et 7 500 kJ/j (kilojoules par jour) chez un homme adulte, et entre 5 400 et 6 300 kJ/j chez une femme adulte. Ces dépenses d'énergie équivalent approximativement à celle d'une ampoule électrique de 75 W en 24 h.

La température corporelle des ectothermes de même que la vitesse de leur métabolisme changent en fonction de la température du milieu. Contrairement au métabolisme basal des endothermes, qu'on peut déterminer selon une certaine gamme de températures environnementales, la vitesse minimale du métabolisme des ectothermes doit être déterminée à une température externe précise, qui correspond à un état où l'Animal est en équilibre thermique avec son environnement. La vitesse du métabolisme d'un ectotherme qui est au repos, qui est à jeun et qui ne subit aucun stress s'appelle **métabolisme standard (MS)**.

L'activité des ectothermes et des endothermes influe grandement sur la vitesse de leur métabolisme. Tout comportement (que ce soit, pour un être humain, lire tranquillement à son bureau ou, pour un Insecte, déplier ses ailes) se traduit par une dépense d'énergie dépassant le métabolisme standard ou le métabolisme basal. Les vitesses maximales du métabolisme (les vitesses d'utilisation d'ATP les plus élevées) sont observées pendant une activité de pointe, comme le soulèvement de masses lourdes, la course ou la nage rapide.

En général, la vitesse maximale du métabolisme d'un Animal est inversement proportionnelle à la durée de l'activité amorcée. La **figure 40.9** établit un parallèle entre les « stratégies » ectothermique et endothermique visant à maintenir une activité pendant des durées variables. Un ectotherme, tel que l'alligator, et un endotherme, comme l'humain, peuvent exercer une activité très intense pendant de brèves pointes d'une minute ou moins. Pendant qu'ils fournissent un tel effort, l'ATP présent dans leurs cellules musculaires et l'ATP produit par la glycolyse anaérobie suffisent à alimenter leur activité. Ni l'ectotherme ni l'endotherme ne peuvent garder longtemps leur vitesse maximale du métabolisme et leur pointe d'activité. L'endotherme a toutefois un avantage dans de tels tests d'endurance. Il faut savoir que l'exercice d'une activité soutenue dépend du processus aérobie de la respiration cellulaire pour l'approvisionnement en ATP; or, la fréquence respiratoire (la vitesse des échanges entre le O₂ et le CO₂) d'un endotherme est environ 10 fois plus grande que celle d'un ectotherme. Ainsi, seuls quelques ectothermes comme le monarque (*Danaus plexippus*) ou le saumon sont capables de mener à terme des activités de longue durée, au cours de leur migration.

De nombreux facteurs influent sur les besoins en énergie et poussent les métabolismes basal ou standard à atteindre des maximums. Ces facteurs sont l'âge, le sexe, la taille, les températures du milieu ambiant et du corps, la qualité et la quantité des aliments, le niveau et la durée de l'activité entreprise, le dioxygène disponible et l'équilibre hormonal. Le moment de la journée joue également un rôle. Les Oiseaux et les humains, ainsi que de nombreux Insectes, sont généralement actifs pendant le jour (c'est à ce moment que leur métabolisme est le plus rapide). En revanche, les chauves-souris, les souris et de nombreux autres Mammifères sont le plus souvent actifs (la vitesse de leur métabolisme est plus élevée) la nuit, ou encore à la tombée et au lever du jour. La mesure de la vitesse du métabolisme d'Animaux exécutant diverses activités permet de mieux comprendre les coûts



▲ **Figure 40.9 Vitesses maximales du métabolisme en fonction d'une variation de la durée de l'activité.** Les barres de l'histogramme comparent la vitesse maximale du métabolisme d'un ectotherme (alligator) et d'un endotherme (humain), en considérant les sources d'ATP et la durée de l'activité. Le métabolisme basal de l'humain (environ 5,0 kJ/min) est beaucoup plus élevé que le métabolisme standard de l'alligator (environ 0,2 kJ/min). Le métabolisme basal plus élevé de l'humain contribue en partie à sa capacité de garder plus longtemps une vitesse maximale du métabolisme plus élevée.

énergétiques de la vie quotidienne. La vitesse moyenne de la consommation d'énergie quotidienne de la plupart des Animaux terrestres (ectothermes et endothermes) est de deux à quatre fois le métabolisme basal ou standard. Les humains de la plupart des pays développés ont une vitesse de métabolisme moyenne pour 24 heures d'environ 1,5 fois le métabolisme basal; cela correspond à un mode de vie relativement sédentaire.

Les allocations énergétiques

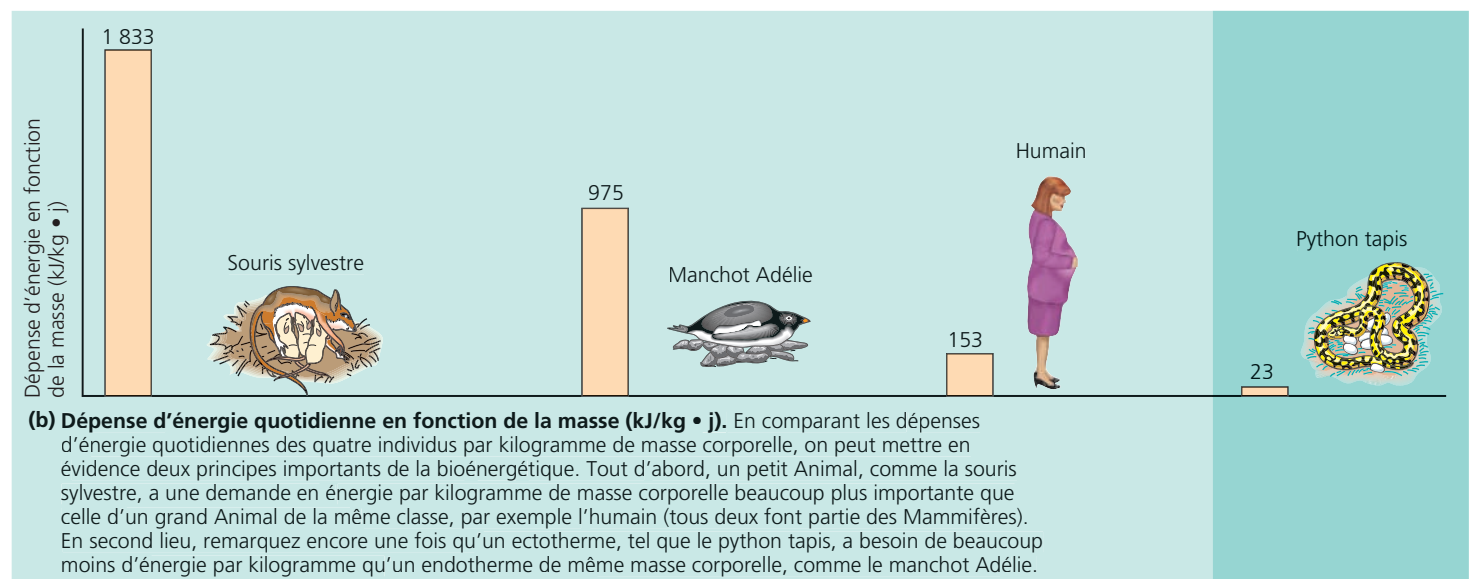
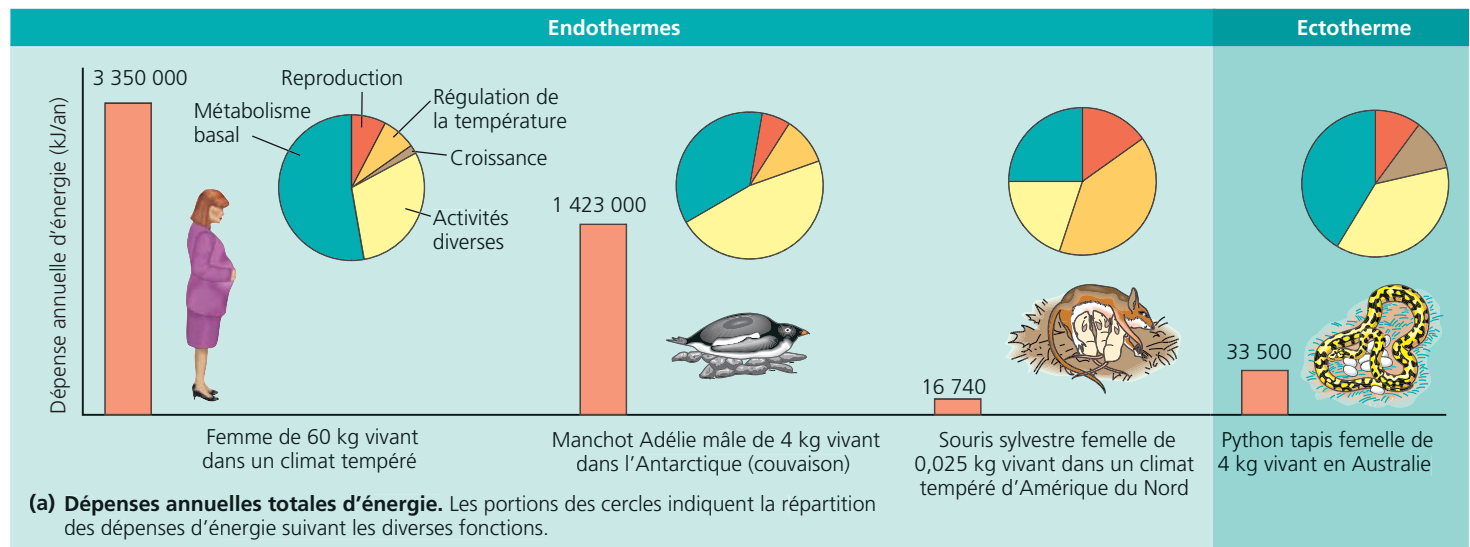
Chaque organisme possède une quantité limitée d'énergie qu'il peut dépenser pour se nourrir, échapper à ses prédateurs, réagir aux fluctuations de son milieu (homéostasie), croître et se reproduire. C'est ce qu'on appelle l'**allocation énergétique**. Les diverses espèces d'Animaux utilisent l'énergie et les nutriments d'une façon particulière, selon leur environnement, leur comportement, leur taille et leur stratégie énergétique fondamentale (l'endothermie ou l'ectothermie). La majorité des aliments consommés par la plupart des Animaux adultes sont utilisés pour la production d'ATP; très peu d'énergie et de nutriments sont dévolus à la croissance ou à la reproduction. Toutefois, la quantité d'énergie dépensée pour maintenir le métabolisme basal ou standard, pour exécuter des activités diverses et pour assurer la régulation de

la température corporelle varie considérablement d'une espèce à l'autre. On peut prendre l'exemple de l'allocation énergétique typique de quatre Vertébrés terrestres: une souris sylvestre femelle (*Peromyscus maniculatus*) de 25 g, un python tapis femelle (*Morelia spilota cheynei*) de 4 kg, un manchot Adélie mâle (*Pygoscelis adeliae*) de 4 kg et un humain (*Homo sapiens*), plus précisément une femme, de 60 kg (figure 40.10). Nous tenons pour acquis que tous ces Animaux se reproduiront pendant l'année en question.

L'humain consacre une partie importante de son allocation énergétique à son métabolisme basal, et une autre plus petite à ses activités, ainsi qu'à sa régulation thermique. La faible quantité d'énergie destinée à sa croissance (environ 1% de l'allocation énergétique annuelle) équivaut à l'ajout de 1 kg de graisse corporelle ou de 5 à 6 kg de tissus autres qu'adipeux. Les coûts en énergie de neuf mois de grossesse et de plusieurs mois d'allaitement représentent uniquement de 5 à 8% des besoins énergétiques annuels de la mère.

Le manchot Adélie mâle consacre une part beaucoup plus importante de ses dépenses d'énergie à l'activité, car il doit nager pour attraper des Poissons et s'en nourrir. Sa couche de graisse isolante est efficace et il est assez dodu; il a donc des coûts de régulation thermique plutôt faibles, même s'il habite dans l'environnement glacial de l'Antarctique. Les coûts énergétiques associés à sa reproduction correspondent à environ 6% de ses dépenses annuelles en énergie; ils sont principalement attribuables à l'incubation de ses œufs (couvaison) et à l'alimentation de ses poussins (le mâle partage cette fonction avec la femelle). Le manchot Adélie, comme la plupart des Oiseaux, cesse de grandir une fois qu'il a atteint l'âge adulte.

La souris sylvestre femelle, elle, consacre une part importante de son allocation énergétique à sa régulation thermique. Étant donné son rapport surface-volume élevé, qui découle de sa petite taille, elle perd sa chaleur corporelle rapidement. Elle doit donc constamment produire de la chaleur métabolique pour maintenir sa température corporelle. La souris sylvestre femelle consacre



▲ **Figure 40.10** Comparaison des allocations énergétiques de quatre Animaux.

quelque 12 % de son allocation énergétique annuelle à la reproduction.

Comparativement à ces trois endothermes, le python tapis, qui est un ectotherme, ne dépense pas d'énergie pour sa régulation thermique. Comme la plupart des Reptiles, le python tapis continue de grandir toute sa vie. Dans l'exemple de la figure 40.10, la femelle a gagné environ 750 g répartis en de nouveaux tissus. Elle a aussi pondu environ 650 g d'œufs. Sa stratégie ectothermique économique est mise en évidence par sa très faible dépense énergétique annuelle : celle-ci équivaut à uniquement 1/40 de l'énergie dépensée par le manchot Adélie, un endotherme d'une masse pourtant comparable (voir la figure 40.10b).

Dans le cadre de l'étude de la biologie animale, nous verrons de nombreux autres exemples des liens existant chez des Animaux variés entre la bioénergétique, la structure et la fonction.

Retour sur le concept 40.3

1. Si une souris et un petit lézard de même masse (tous les deux au repos) sont placés dans un respiromètre dans des conditions ambiantes identiques, quel Animal consommerait du dioxygène à une vitesse plus grande ? Expliquez votre réponse.
2. Pourquoi un alligator est-il incapable de maintenir une activité intense pour une durée de plus d'une heure ?
3. Lequel, du chat domestique ou du lion d'Afrique, doit manger quotidiennement des aliments correspondant à une plus grande proportion de son poids ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à la fin du chapitre.

Concept 40.4

De nombreux Animaux maintiennent leur milieu interne dans des limites relativement étroites

Voilà plus d'un siècle, le physiologiste français Claude Bernard (1813-1878) a fait la distinction entre le milieu externe dans lequel un Animal vit et le milieu interne dans lequel ses cellules baignent. Le milieu interne des Vertébrés s'appelle **liquide interstitiel** (voir la figure 40.4). Ce dernier remplit les espaces entre les cellules des Vertébrés et facilite les échanges de nutriments et de déchets avec le sang contenu dans les vaisseaux microscopiques nommés *capillaires*. Bernard a également souligné que de nombreux Animaux ont tendance à maintenir des conditions internes relativement constantes, même lorsque le milieu externe change. L'hydre (*Hydra sp.*) qui habite les étangs est incapable de modifier la température du liquide dans lequel ses cellules baignent ; l'humain, lui, peut garder son milieu interne à une température de 37 °C environ. Il est également capable de maintenir avec précision le pH de son sang et de son liquide interstitiel à 7,4, à un dixième près. En outre, il peut régler la quantité de son glucose sanguin de sorte que la concentration ne s'écarte jamais longtemps de la valeur de 5 mmol/L de sang. Parfois, évidemment,

des changements majeurs dans le milieu interne se produisent au cours de la croissance d'un Animal. Par exemple, chez l'humain, la concentration de certaines hormones dans le sang change radicalement pendant la puberté et la grossesse. En dépit de cela, la stabilité du milieu interne demeure remarquable.

De nos jours, la notion de « milieu interne constant » formulée par Bernard est intégrée dans le concept d'**homéostasie**. Les racines grecques de ce terme sont *homoios*, « semblable », et *stasis*, qui signifie « position ». Ce mot réfère donc à un état stable ou, si on préfère, à un équilibre interne qui se maintient en dépit des changements du milieu externe. L'un des objectifs principaux de la physiologie moderne (et l'un des thèmes de la présente série de chapitres) porte sur le maintien de l'homéostasie chez les Animaux. En fait, l'environnement interne de l'Animal fluctue toujours légèrement. L'homéostasie est un état dynamique, un échange entre les forces extérieures influant sur le milieu externe et les mécanismes de contrôle interne s'opposant à de telles variations.

La régulation et la tolérance

La régulation et la tolérance sont deux réactions opposées des Animaux face aux fluctuations du milieu. On qualifie un Animal de **régulateur** en ce qui a trait à une variable environnementale particulière s'il utilise des mécanismes de régulation interne pour atténuer le changement de son milieu interne lorsque son environnement externe fluctue. Par exemple, un Poisson dulcicole est capable de maintenir une concentration interne stable de solutés dans son sang et dans son liquide interstitiel, même si cette concentration est différente de celle des solutés de l'eau dans laquelle il vit. L'anatomie et la physiologie du Poisson lui permettent d'atténuer les changements internes de la concentration des solutés. (Nous en apprendrons davantage sur les mécanismes de cette régulation au chapitre 44.)

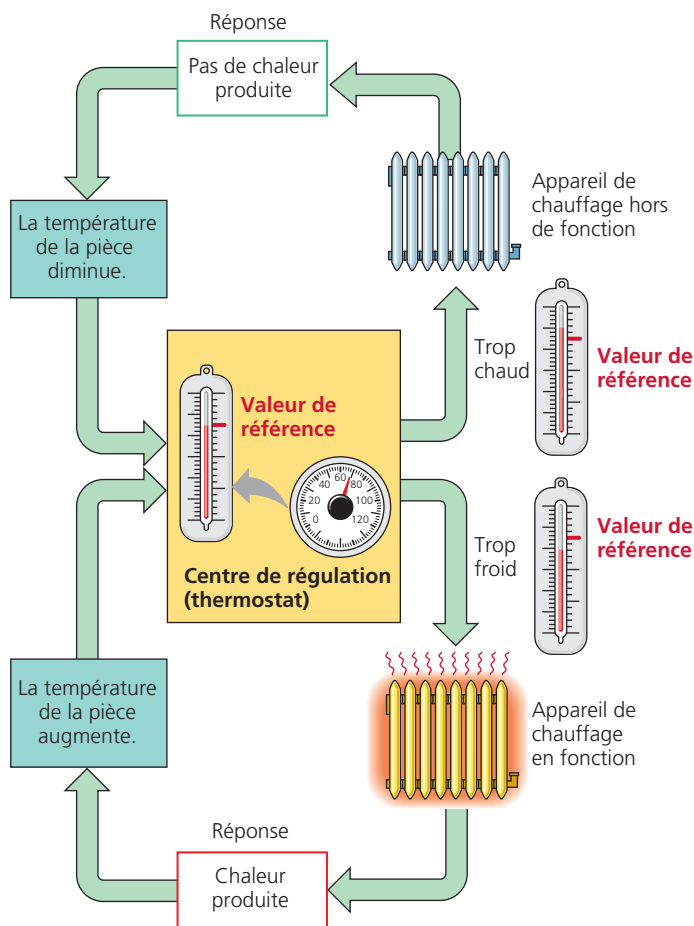
On qualifie un Animal de **tolérant** en ce qui a trait à une variable environnementale particulière s'il supporte des variations de son milieu interne liées à certains changements de l'environnement externe. Par exemple, de nombreux Invertébrés marins, comme les araignées de mer du genre *Libinia*, vivent dans des milieux où la concentration de solutés (la salinité) est relativement stable. Contrairement aux Poissons dulcicoles, *Libinia* n'assure pas la régulation de sa concentration interne de solutés, mais s'adapte plutôt à l'environnement externe.

Les Animaux tolérants stricts ou régulateurs stricts représentent deux catégories limites d'un continuum. La plupart des Animaux se situent entre ces deux extrêmes. En outre, un Animal peut maintenir l'homéostasie tout en assurant la régulation de certaines conditions internes et en laissant d'autres s'adapter à l'environnement. Par exemple, un Poisson dulcicole assure la régulation de sa concentration interne de solutés tout en laissant sa température interne s'adapter à la température externe de l'eau. Dans la prochaine section, nous allons examiner plus en détail les mécanismes que les Animaux utilisent pour réguler certains aspects de leur environnement interne.

Les mécanismes de l'homéostasie

Les mécanismes de l'homéostasie atténuent les changements de l'environnement interne. Tout mécanisme de régulation homéostatique possède au moins trois composantes fonctionnelles : un récepteur, un centre de régulation et un effecteur. Le *récepteur* détecte un changement qui se produit dans le milieu interne des

Animaux, par exemple une modification de la température corporelle. Le *centre de régulation* traite l'information que le récepteur lui envoie et dicte à l'*effecteur* la réponse appropriée. Pour mieux comprendre les interactions de ces composantes, on peut établir une analogie avec un système mécanique, comme celui qui régule la température d'une pièce (**figure 40.11**). Dans ce cas, le centre de régulation (le thermostat) contient aussi le récepteur (le thermomètre). Quand le thermomètre détecte une température ambiante inférieure à une « valeur de référence » fixée par l'utilisateur (20 °C, par exemple), le thermostat met en fonction l'appareil de chauffage (l'effecteur). À l'inverse, quand le thermomètre détecte une température ambiante supérieure à la valeur de référence, le thermostat met hors de fonction l'appareil de chauffage. Ce type de mécanisme de régulation constitue une **rétro-inhibition**. Grâce à la réponse qu'il produit, il met fin au stimulus initial ou en diminue l'intensité. En raison du décalage entre la perception du changement et la réaction, la variable contrôlée s'écarte légèrement de la valeur de référence; cependant, les variations restent mineures. Les mécanismes de rétro-inhibition empêchent les petits écarts de devenir trop importants. La plupart des mécanismes homéostatiques connus chez les Animaux fonctionnent selon le principe de la rétro-inhibition.



▲ **Figure 40.11 Exemple mécanique de rétro-inhibition: la régulation de la température dans une pièce.** La régulation de la température ambiante d'une pièce dépend d'un centre de régulation. Celui-ci détecte les variations de température et active des mécanismes pour ramener cette dernière à une valeur de référence.

En fait, notre température corporelle se maintient près d'une valeur de référence de 37 °C grâce à l'intervention de plusieurs mécanismes de rétro-inhibition, comme nous le verrons plus loin.

Contrairement à la rétro-inhibition, la **rétroactivation** est un mécanisme qui amplifie le stimulus initial, ce qui entraîne un accroissement de la réponse. Au cours du travail pendant un accouchement, par exemple, la pression que la tête du bébé exerce sur des récepteurs situés dans le col utérin stimule les contractions utérines. Celles-ci entraînent une pression plus grande sur le bébé, donc sur le col utérin. Les contractions amplifiées causent une pression encore plus grande. La rétroactivation amène ainsi l'accouchement à son terme.

Il importe de ne pas exagérer la notion de milieu interne constant. En fait, les *changements régulés* sont essentiels à l'exécution des fonctions corporelles normales. Parfois, ils ont lieu de façon cyclique; c'est le cas notamment de la fluctuation des concentrations hormonales déterminant le cycle menstruel (voir la figure 46.13). D'autres fois, ils répondent à une situation imprévue. Par exemple, le corps humain (et celui de nombreux autres organismes tant Vertébrés qu'Invertébrés) réagit à certaines infections en augmentant légèrement la valeur de référence de sa température. La fièvre qui apparaît alors aide à combattre l'infection. Parfois même, le contrôle cesse momentanément: c'est le cas de la régulation de la température pendant une phase du sommeil chez l'humain. À court terme, les mécanismes homéostatiques continuent de maintenir la température corporelle près de la valeur de référence, selon son niveau à un moment particulier. À plus long terme, l'homéostasie autorise certains changements régulés dans le milieu interne du corps.

La régulation interne est coûteuse en énergie. Les Animaux utilisent une part importante de l'énergie issue des aliments qu'ils consomment pour assurer le maintien de conditions internes qui leur sont favorables. Dans la prochaine section, nous étudierons en détail comment différents Animaux peuvent assurer le maintien de températures corporelles à peu près constantes.

Retour sur le concept 40.4

1. Un régulateur maintient-il un environnement interne constant? Expliquez votre réponse.
2. Quelle est la différence entre le mécanisme de rétro-inhibition et le mécanisme de rétroactivation?

Voir les réponses proposées à la fin du chapitre.

Concept 40.5

La thermorégulation contribue à l'homéostasie et fait intervenir l'anatomie, la physiologie et le comportement

Dans la présente section, nous allons examiner un exemple qui montre comment la forme et la fonction d'un Animal se complètent afin d'assurer la régulation de son environnement interne (notamment sa température corporelle). Nous étudierons les autres mécanismes qui jouent un rôle dans le maintien de l'homéostasie au chapitre 44.

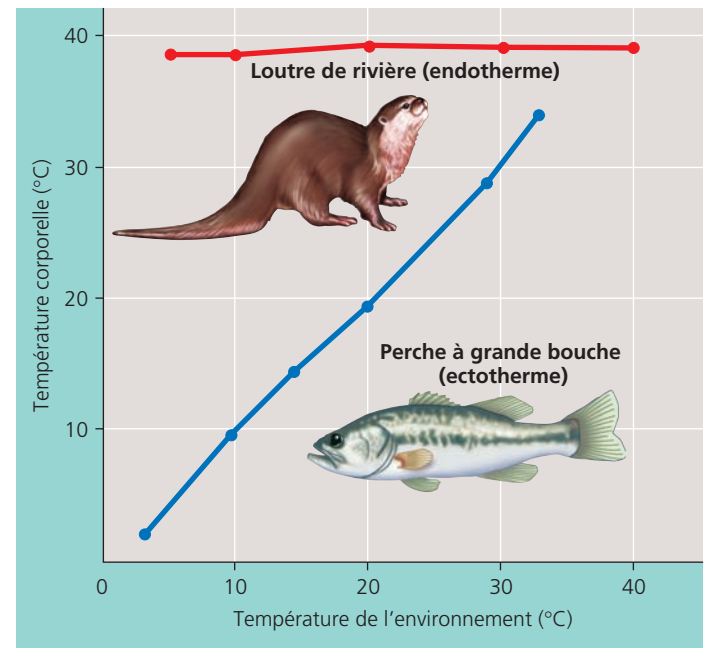
La **thermorégulation** est le mécanisme par lequel les Animaux maintiennent leur température interne dans un intervalle compatible avec la vie. Cette capacité est essentielle à la survie parce que la plupart des processus biochimiques et physiologiques sont extrêmement sensibles aux changements de la température corporelle. La vitesse de la plupart des réactions enzymatiques augmente d'un facteur de deux ou trois pour chaque augmentation de température de 10 °C (on appelle ce facteur le Q_{10}), jusqu'à ce qu'elle devienne critique et que les protéines commencent à se dénaturer. Les propriétés des membranes changent aussi avec la température. Ces effets thermiques influent grandement sur le fonctionnement d'un Animal.

Bien que les diverses espèces se soient adaptées à des températures environnementales variées, chaque Animal a son propre intervalle optimal de températures. La thermorégulation permet de maintenir une température corporelle dans cet intervalle optimal de façon à assurer un fonctionnement efficace des cellules, même si la température externe fluctue.

Les ectothermes et les endothermes

Il existe des différences importantes entre les méthodes de gestion de l'allocation thermique des diverses espèces. Pour classer les caractéristiques thermiques des Animaux, on peut tenir compte du rôle de la chaleur métabolique dans la détermination de la température corporelle. Comme nous l'avons vu précédemment, les **ectothermes** tirent presque toute leur chaleur de leur environnement. Un ectotherme a un métabolisme si lent que la quantité de chaleur qu'il produit est trop faible pour avoir une incidence marquante sur sa température corporelle et pour la garder constante. En revanche, les **endothermes** peuvent utiliser la chaleur du métabolisme pour assurer la régulation de leur température corporelle. (L'ectotherme produit, lui aussi, de la chaleur par son métabolisme, mais il ne possède pas les adaptations nécessaires pour retenir cette chaleur.) Dans un environnement froid, la vitesse rapide du métabolisme d'un endotherme engendre assez de chaleur et l'organisme possède les adaptations nécessaires pour la retenir de sorte que l'endotherme peut maintenir son corps à une température passablement plus élevée que celle de l'environnement. De nombreux endothermes, notamment l'humain, maintiennent une température interne élevée et très stable, même quand la température de l'environnement fluctue. Beaucoup d'ectothermes peuvent assurer la thermorégulation en adoptant des comportements comme se chauffer au soleil ou chercher de l'ombre. Mais, en général, les ectothermes tolèrent une plus grande variation de leur température interne que les endothermes (**figure 40.12**). La plupart des Invertébrés, des Poissons, des Amphibiens, des lézards, des serpents et des tortues sont des ectothermes. Les Mammifères, les Oiseaux et quelques autres Reptiles, certains Poissons et de nombreuses espèces d'Insectes sont des endothermes.

Il est important de noter que *ce n'est pas* la constance de la température du corps qui distingue les endothermes des ectothermes : c'est une idée fautive. Comme nous l'avons mentionné précédemment, c'est la *source* de chaleur utilisée pour maintenir la température corporelle constante qui les distingue. On emploie un ensemble de termes différents quand il s'agit de température corporelle variable ou constante. Le terme *poikilotherme* désigne un Animal dont la température interne varie grandement, tandis que le terme *homéotherme* désigne un Animal qui maintient une



▲ **Figure 40.12 Relation entre les températures corporelles d'un ectotherme et d'un endotherme aquatiques, et la température de l'environnement.** Grâce à la vitesse élevée de son métabolisme qui produit de la chaleur, la loutre de rivière maintient une température corporelle stable face à une gamme étendue de températures de l'environnement. La perche à grande bouche, par contre, engendre relativement peu de chaleur métabolique et s'adapte à la température de l'eau.

température interne assez stable. Toutefois, à mesure que les scientifiques ont acquis plus de connaissance sur les mécanismes de la thermorégulation des Animaux, ces termes sont devenus désuets. De nombreux Poissons marins et des Invertébrés, rangés parmi les poikilothermes, habitent des eaux dont les températures sont si stables que leur température corporelle varie encore moins que celle des humains et d'autres Mammifères. De plus, certains Mammifères classés comme homéothermes connaissent de grandes variations de leur température interne. Par exemple, un tamia (*Tamias sp.*) maintient sa température corporelle élevée quand il est actif, mais celle-ci diminue quand il entre en hibernation. En raison de ce genre d'exceptions, les termes *ectotherme* et *endotherme* sont généralement préférés.

L'idée que les ectothermes sont des Animaux à « sang froid » et que les endothermes sont des Animaux à « sang chaud » constitue une autre idée fautive courante. Les ectothermes n'ont pas nécessairement une température corporelle basse. En fait, quand ils se chauffent au soleil, beaucoup de lézards ectothermes ont une température corporelle plus élevée que celle des Mammifères. Par conséquent, la plupart des biologistes préfèrent ne pas employer les termes à *sang froid* et à *sang chaud*, qui peuvent induire en erreur. Il est également important de noter que l'ectothermie et l'endothermie ne sont pas des stratégies de thermorégulation incompatibles. Par exemple, un Oiseau est un endotherme, mais, par un matin froid, il se chauffe au soleil tout comme un lézard ectotherme.

L'endothermie présente quelques avantages importants. La capacité de produire une grande quantité de chaleur métabolique

ainsi que d'autres adaptations biochimiques et physiologiques associées à l'endothermie (notamment des systèmes cardiovasculaire et respiratoire complexes) permettent aux Animaux endothermes d'exécuter des activités vigoureuses beaucoup plus longtemps que les ectothermes (voir la figure 40.9). En général, seuls des endothermes sont capables de mener des activités intenses soutenues, comme la course ou le vol sur de longues distances. L'endothermie résout aussi certains problèmes de la vie sur la terre ferme : elle permet aux Animaux terrestres de maintenir une température corporelle stable même en cas de fluctuations de la température environnante ; celles-ci sont généralement plus importantes que celles des habitats aquatiques. Par exemple, aucun ectotherme ne peut être actif par le froid glacial qui domine quelques mois par année sur une grande partie de la surface de la Terre ; par contre, de nombreux endothermes vivent fort bien quand la température est inférieure au point de congélation. La plupart du temps, les Vertébrés endothermes (les Oiseaux et les Mammifères) ont une température interne plus élevée que celle de leur environnement ; diverses adaptations leur permettent de rafraîchir leur corps quand la température extérieure est trop élevée. Ils sont ainsi en mesure de faire face à des températures environnementales beaucoup plus élevées que celles que la plupart des ectothermes sont capables de tolérer. Les endothermes sont mieux protégés contre les fluctuations de température externe que ne le sont les ectothermes, mais il ne faut pas oublier que ces derniers peuvent tolérer des fluctuations plus grandes de leur température interne.

S'ils sont peut-être mieux adaptés aux fluctuations thermiques de l'environnement, les endothermes doivent payer un prix élevé sur le plan énergétique. Par exemple, à 20 °C, une personne adulte au repos a un métabolisme basal situé entre 5 400 et 7 500 kJ par jour. En revanche, un ectotherme de masse équivalente et au repos, tel que l'alligator américain (*Alligator mississippiensis*), a un métabolisme standard d'environ 250 kJ par jour à 20 °C. Voilà pourquoi les endothermes doivent généralement consommer beaucoup plus d'aliments que les ectothermes de taille équivalente ; c'est un désavantage important quand les réserves de nourriture sont limitées. C'est, entre autres choses, la raison pour laquelle l'ectothermie est une stratégie des plus efficaces dans de nombreux environnements terrestres, comme le confirment l'abondance et la diversité des Animaux ectothermes.

Les modes d'échange thermique

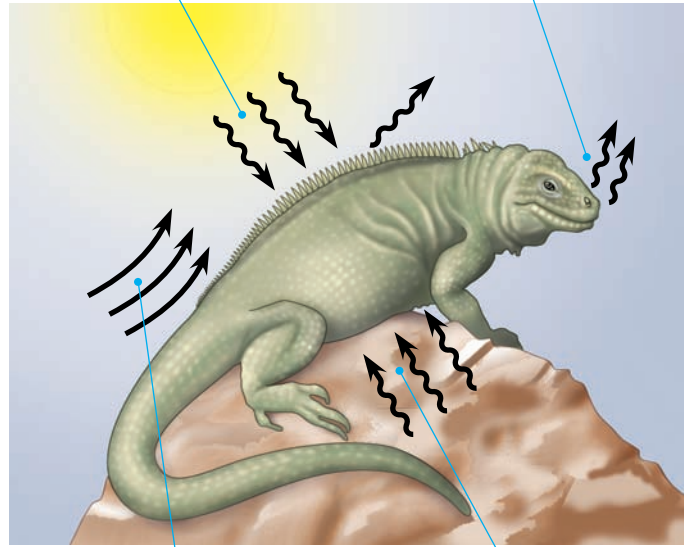
Comme tout objet, un organisme, qu'il soit ectotherme ou endotherme, échange de la chaleur par quatre processus physiques : la conduction, la convection, le rayonnement et la vaporisation. La **figure 40.13** présente une distinction de ces processus qui expliquent la circulation de la chaleur dans l'organisme, et entre l'organisme et son environnement. Il faut bien noter que la chaleur se propage toujours d'un objet de température élevée vers un objet de température plus basse.

L'équilibre entre la perte et le gain de chaleur

Pour les endothermes et les ectothermes pratiquant la thermorégulation, il faut avant tout gérer l'allocation énergétique de sorte que la quantité de chaleur acquise équivaille à la quantité de chaleur perdue. Si l'allocation thermique est déséquilibrée, un Animal se réchauffera ou se refroidira. Cinq catégories générales d'adaptations aident les Animaux à réguler leur température corporelle.

Le **rayonnement** désigne l'émission d'ondes électromagnétiques par tous les objets dont la température est supérieure au zéro absolu. Il peut transférer de la chaleur entre des objets qui ne sont pas en contact direct ; c'est le cas, par exemple, lorsqu'un lézard absorbe de la chaleur irradiée par le Soleil.

La **vaporisation** désigne le retrait de chaleur à la surface d'un liquide, qui perd certaines de ses molécules du fait de leur passage à l'état gazeux. La vaporisation de l'eau à la surface humide d'un lézard a un effet de refroidissement important.



La **convection** est le processus par lequel l'air ou un liquide qui se réchauffe à la surface d'un corps se dilate et tend à s'éloigner de ce corps, faisant place à l'air ou au liquide plus froid. Par exemple, le vent facilite la déperdition thermique par convection à la surface d'un lézard ayant une peau sèche ; le sang en circulation déplace la chaleur de l'intérieur du corps pour la transférer par convection aux extrémités plus froides. La convection, chez les Animaux, contribue plus souvent à une perte de chaleur qu'à un gain.

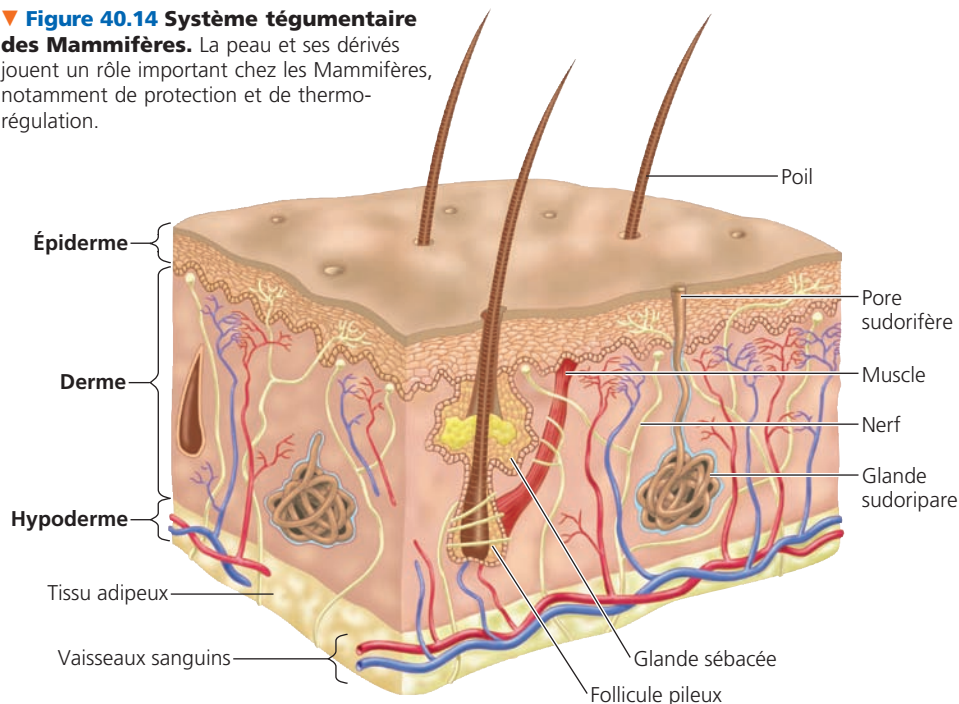
La **conduction** désigne le transfert direct de chaleur entre les molécules de deux corps en contact ou celles de deux parties d'un même corps ; par exemple quand un lézard se tient sur une roche préalablement chauffée au soleil.

▲ **Figure 40.13** Échanges thermiques entre un organisme et son environnement.

L'isolation

L'isolation (grâce à des poils, des plumes et des couches de graisse) constitue une grande adaptation thermorégulatrice des Mammifères et des Oiseaux. Elle consiste à réduire le flux thermique entre un Animal et son environnement, et à abaisser le coût énergétique du maintien de la température. Chez les Mammifères, le matériau isolant est associé au **système tégumentaire**, la couche externe de l'organisme constituée de la peau, des poils et des ongles (les griffes ou les sabots chez certaines espèces). La peau est l'organe clé du système tégumentaire. Outre qu'elle agit comme organe thermorégulateur en renfermant les nerfs, les glandes sudoripares, les vaisseaux sanguins et les follicules pileux, la peau protège les parties internes du corps contre les blessures, les infections et la déshydratation. Elle est constituée de deux

▼ **Figure 40.14 Système tégumentaire des Mammifères.** La peau et ses dérivés jouent un rôle important chez les Mammifères, notamment de protection et de thermo-régulation.



couches : l'épiderme et le derme sous lequel s'étend un tissu sous-cutané, appelé *hypoderme*, qu'on ne considère pas comme faisant partie de la peau (figure 40.14). L'épiderme, soit la couche externe de la peau, est composé surtout de cellules épithéliales mortes qui se détachent et tombent sans cesse. De nouvelles cellules situées dans la couche la plus profonde sont poussées vers la surface pour remplacer les cellules perdues. Le derme, quant à lui, supporte l'épiderme et renferme les follicules pileux, les glandes sébacées et sudoripares, des muscles, des nerfs et des vaisseaux sanguins. L'hypoderme, lui, est constitué de tissu adipeux renfermant des adipocytes (cellules qui emmagasinent des graisses) et des vaisseaux sanguins. Le tissu adipeux assure une isolation à divers degrés, selon les espèces.

Le pouvoir isolant d'une couche de fourrure ou de plumes dépend principalement de la quantité d'air immobilisée par la matière. (Le poil perd la majeure partie de son pouvoir isolant quand il est mouillé.) La plupart des Mammifères terrestres et des Oiseaux réagissent au froid en soulevant leurs poils ou leurs plumes en vue d'emmagasiner une couche d'air plus épaisse. Les humains comptent plutôt sur une couche de graisse située sous la peau (voir la figure 40.14). Lorsque nous avons froid, nous avons la chair de poule : c'est un réflexe qui rappelle le gonflement de la fourrure de nos ancêtres plus velus.

Les Mammifères marins, comme les baleines et les phoques, possèdent une couche très épaisse de gras isolant sous la peau. Ils nagent dans une eau plus froide que la température du centre de leur corps. De nombreuses espèces passent au moins une partie de l'année dans des mers polaires, où l'eau atteint presque le point de congélation. La perte de chaleur, par conduction, dans l'eau se fait de 50 à 100 fois plus vite que la perte de chaleur dans l'air, par suite de la densité beaucoup plus grande des molécules dans l'eau que dans l'air. La température de la peau des Mammifères marins est proche de celle de l'eau. Mais leur couche de

gras isolante est tellement efficace qu'ils maintiennent une température corporelle de 36 à 38 °C, et leur métabolisme est comparable à celui des Mammifères placentaires terrestres de taille équivalente.

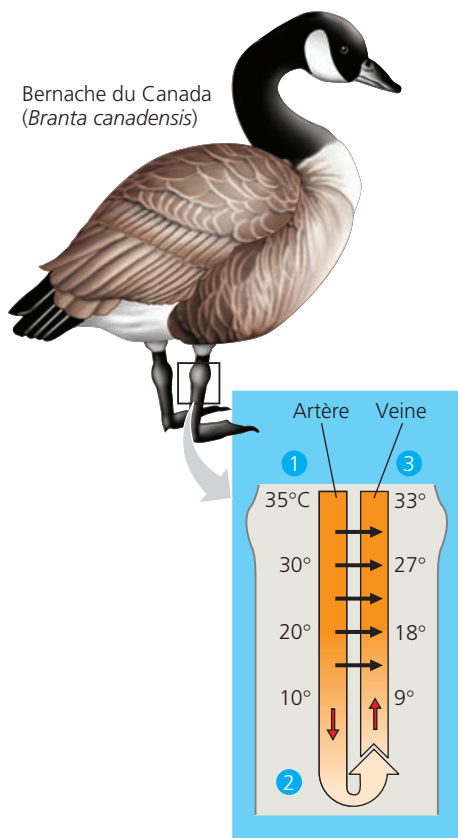
Les adaptations circulatoires

De nombreux endothermes et certains ectothermes peuvent modifier la quantité de sang (et donc de chaleur) qui circule entre les parties internes de leur corps et leur peau. Un apport sanguin élevé dans la peau résulte normalement d'une **vasodilatation**, soit une augmentation du diamètre des vaisseaux sanguins superficiels (ceux qui sont situés près de la surface du corps). La vasodilatation est déclenchée par des influx nerveux produisant un relâchement des muscles de la paroi des vaisseaux. Chez les endothermes, elle réchauffe généralement la peau, ce qui augmente le transfert de la chaleur du corps à un environnement frais par radiation, conduction et convection (voir la figure 40.13). Le processus inverse, la **vasoconstriction**, réduit l'apport sanguin et le transfert thermique en diminuant le

diamètre des vaisseaux superficiels. Ce sont ces deux mécanismes qui expliquent le fait que la peau exposée à la chaleur rougit alors qu'elle blanchit lorsqu'elle est exposée au froid.

Une autre adaptation du système cardiovasculaire est la disposition spéciale des vaisseaux sanguins, qui constituent un **échangeur thermique à contre-courant**. Ce mécanisme joue un rôle important dans la réduction de la déperdition thermique de nombreux endothermes, notamment chez les Mammifères marins et les Oiseaux. La figure 40.15 présente deux exemples d'échangeurs thermiques à contre-courant. Chez certaines espèces, le sang peut passer par l'échangeur thermique ou être dérivé dans d'autres vaisseaux sanguins, grâce à des vaisseaux (anastomoses) qui mettent les artères en communication directe avec les veines. De cette façon, la quantité relative de sang circulant dans les deux types de vaisseaux varie de manière à adapter la vitesse de la déperdition de chaleur aux variations de l'état physiologique de l'Animal ou de la température de l'environnement.

Contrairement à la plupart des Poissons, qui sont thermotolérants et dont la température interne se situe généralement entre 1 et 2 °C autour de celle de la température de l'eau, certains grands Poissons osseux endothermes spécialisés et requins ont développé des adaptations de leur système cardiovasculaire qui retiennent la chaleur métabolique dans le corps. Ce sont de puissants nageurs, notamment le thon rouge (*Thunnus thynnus*) et l'espadon (*Xiphias gladius*), ainsi que le grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*). Les grandes artères transportent la plus grande partie du sang froid en provenance des branchies vers des tissus sous-cutanés. Des ramifications de ces vaisseaux approvisionnent en sang les muscles profonds, dans lesquels de petits vaisseaux constituent un échangeur thermique à contre-courant (figure 40.16). L'endothermie favorise l'activité vigoureuse et soutenue de ces Animaux en gardant leurs principaux muscles natatoires à une température supérieure de quelques degrés à celle

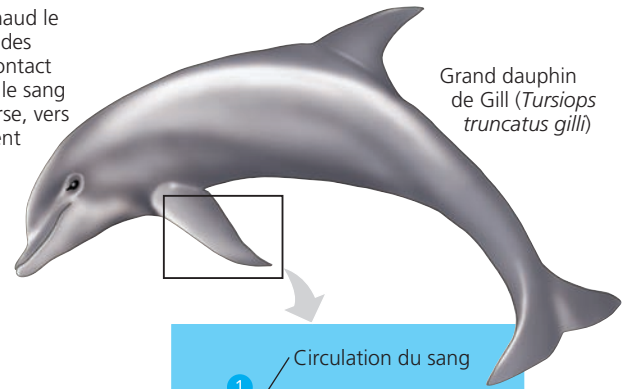


Bernache du Canada (*Branta canadensis*)

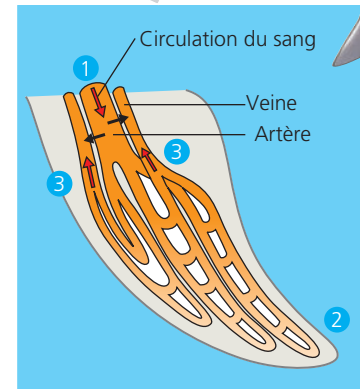
1 Les artères transportant le sang chaud le long des pattes des bernaches ou des nageoires des dauphins sont en contact étroit avec les veines transportant le sang le plus froid dans la direction inverse, vers le centre du corps. Cet arrangement facilite le transfert thermique (flèches noires) des artères aux veines sur toute la longueur des vaisseaux sanguins.

2 Près de l'extrémité d'une patte ou d'une nageoire, là où le sang artériel a été refroidi de sorte à atteindre une température bien inférieure à la température normale du corps de l'Animal, l'artère peut encore transférer de la chaleur au sang plus froid d'une veine adjacente. Le sang veineux continue à absorber de la chaleur, parce qu'il se déplace à proximité du sang artériel de plus en plus chaud, circulant dans la direction inverse.

3 À mesure que le sang veineux se rapproche du centre du corps, sa température se réchauffe et atteint presque celle du sang qui s'y trouve. Cela réduit l'impact de la déperdition thermique associée au transfert de sang dans les parties du corps immergées dans de l'eau froide.



Grand dauphin de Gill (*Tursiops truncatus gilli*)



Dans les nageoires d'un dauphin, chaque artère est entourée de plusieurs veines, formant un échangeur thermique à contre-courant. Celui-ci permet un transfert de chaleur efficace entre le sang artériel et le sang veineux.

▲ **Figure 40.15 Échangeurs thermiques à contre-courant.** Ce mécanisme aide à retenir la chaleur au centre du corps, réduisant ainsi la déperdition thermique par les extrémités, qui sont souvent immergées dans de l'eau froide ou en contact avec de la glace ou de la neige. En fait, la chaleur du sang artériel émergeant du centre du corps est directement transférée au sang veineux revenant vers cette partie du corps, au lieu d'être perdue en faveur de l'environnement.

des tissus de la surface du corps; ces derniers ont à peu près la même température que l'eau environnante.

Certains Reptiles bénéficient d'adaptations physiologiques régulant leur perte de chaleur. Par exemple, l'iguane marin (*Amblyrhynchus cristatus*), qui vit dans les îles Galápagos (voir la figure 22.1), conserve sa chaleur corporelle grâce à la constriction de ses vaisseaux sanguins superficiels. Cela fait en sorte que plus de sang est acheminé vers sa masse corporelle quand il évolue dans l'eau froide de l'océan.

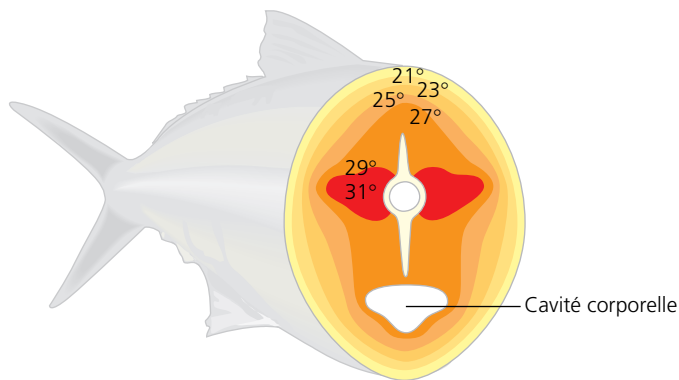
De nombreux Insectes endothermes (les bourdons, les abeilles domestiques et certaines noctuelles) ont un mécanisme d'échange thermique à contre-courant, qui maintient une température élevée dans leur thorax, où leurs muscles alaires sont situés. Par exemple, l'échangeur thermique conserve le thorax de certaines noctuelles qui sont actives en hiver à une température d'environ 30 °C pendant le vol, même par des nuits froides et neigeuses alors que la température peut se situer au-dessous du point de congélation (figure 40.17). En revanche, les Insectes qui volent par temps chaud courent le risque de surchauffer en raison de la quantité importante de chaleur produite par les muscles alaires. Certaines espèces sont capables de désactiver le mécanisme d'échange thermique à contre-courant de façon que la chaleur dégagée par leurs muscles se dissipe: elle passe du thorax à l'abdomen, puis à l'environnement. Chez les bourdons, les reines

utilisent ce moyen pour incuber leurs œufs: elles produisent de la chaleur en faisant frissonner leurs muscles alaires, puis transfèrent cette chaleur à leur abdomen, qu'elles pressent contre les œufs.

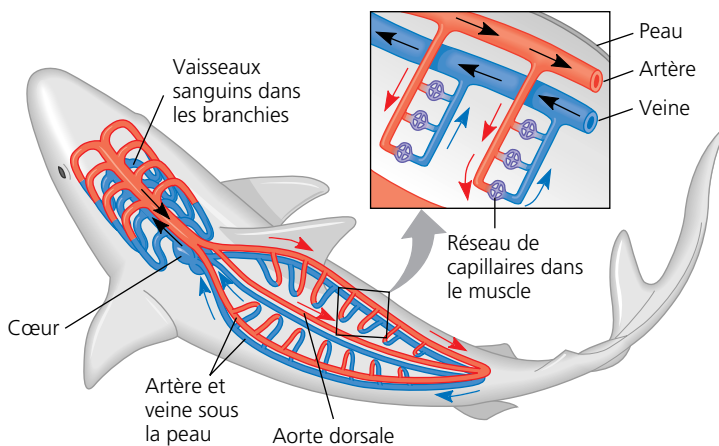
Le refroidissement par perte de chaleur causée par la vaporisation

Beaucoup de Mammifères et d'Oiseaux habitent dans des milieux où la thermorégulation passe tantôt par le refroidissement, tantôt par le réchauffement. Si la température du milieu est supérieure à celle de son corps, un Animal s'échauffe, car l'environnement lui transmet de la chaleur alors même que son métabolisme continue à en produire. La vaporisation est alors l'unique façon pour lui d'éviter que sa température corporelle augmente rapidement. Des Animaux terrestres perdent de l'eau par vaporisation à travers la peau et par la respiration. L'eau absorbe une quantité considérable de chaleur quand elle se vaporise; elle est de 50 à 100 fois plus efficace que l'air dans le transfert de chaleur. De plus, l'eau de la sueur demande plus d'énergie pour s'évaporer (et fait donc perdre plus de chaleur) que l'eau pure, par suite des sels dissous qu'elle contient.

Certains Animaux disposent d'adaptations qui peuvent augmenter sensiblement cet effet de refroidissement. Le halètement



(a) Thon rouge. Contrairement à la plupart des Poissons, le thon rouge (*Thunnus thynnus*) maintient dans ses muscles natatoires principaux une température interne beaucoup plus élevée que celle de l'eau environnante (les couleurs indiquent les muscles de la natation en coupe transversale). Ces températures ont été enregistrées dans une eau à 19 °C.

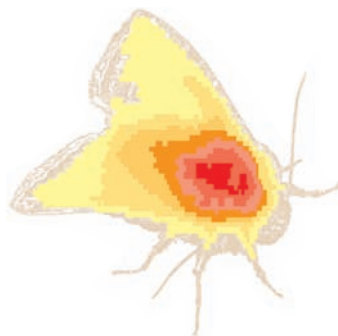


(b) Grand requin blanc. À l'instar du thon rouge, le grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*) possède un échangeur thermique à contre-courant dans ses muscles natatoires. Cela lui permet de réduire la perte de chaleur métabolique. Tous les Poissons osseux et les requins perdent de la chaleur au profit de l'eau environnante quand le sang traverse leurs branchies. Toutefois, les requins endothermes possèdent une petite aorte dorsale; relativement peu de sang froid revient donc directement au centre du corps. En fait, la majeure partie du sang qui quitte les branchies est transportée par de grandes artères situées tout juste sous la peau, ce qui éloigne le sang refroidi du centre du corps. Comme le montre l'agrandissement, des artéoles transportant le sang vers l'intérieur à partir des grandes artères situées sous la peau sont placées parallèlement à des veinules faisant passer le sang chaud du centre du corps vers l'extérieur. Ce modèle d'écoulement à contre-courant permet de conserver la chaleur dans les muscles.

▲ **Figure 40.16 Thermorégulation de grands Poissons osseux et de requins actifs.**

► **Figure 40.17 Température interne de la phalène hyémale (*Operophtera brumata*).**

Cette thermographie infrarouge de la phalène hyémale montre la distribution de la chaleur immédiatement après le vol. La zone rouge située dans le thorax indique la température la plus élevée. Plus on s'éloigne du thorax, plus la température diminue, comme l'indiquent les diverses zones colorées en jaune.



joue un rôle important chez les Oiseaux et chez de nombreux Mammifères (le chien, par exemple). Certains Oiseaux sont pourvus d'un sac spécialisé, très vascularisé, dans le plancher de leur cavité buccale; le gonflement et le dégonflement rapide de ce sac favorisent la vaporisation. Du moment que les pigeons ont assez d'eau, ils peuvent faire appel au refroidissement par vaporisation pour conserver une température corporelle proche de 40 °C dans un milieu où la température de l'air atteint jusqu'à 60 °C. Transpirer ou s'asperger d'eau mouille la peau et augmente le refroidissement par vaporisation (**figure 40.18**). De nombreux Mammifères terrestres possèdent des glandes sudoripares contrôlées par le système nerveux (voir la figure 40.14). Parmi les autres mécanismes favorisant le refroidissement par vaporisation, citons l'épandage de salive, par léchage, sur les surfaces corporelles, une adaptation à laquelle certains kangourous et Rongeurs recourent pour combattre un stress thermique important. Quelques chauves-souris utilisent de la salive et de l'urine pour favoriser le refroidissement par vaporisation. Certaines espèces d'Amphibiens, telles que le ouaouaron (*Rana catesbeiana*), peuvent faire varier la quantité de mucus sécrétée à la surface de leur corps; cette réaction physiologique régule leur refroidissement par vaporisation.

Les réactions comportementales

Les endothermes et les ectothermes adoptent des comportements appropriés pour réguler leur température corporelle. Beaucoup d'ectothermes maintiennent une température corporelle extrêmement constante grâce à des comportements simples. L'hibernation ou la migration vers un climat plus propice constituent des adaptations comportementales à des conditions de température extrêmes.

Tous les Amphibiens et la plupart des Reptiles (sauf les Oiseaux) sont des ectothermes. Par conséquent, ces organismes contrôlent surtout leur température corporelle par leur comportement. L'intervalle des températures corporelles optimales des Amphibiens varie énormément selon les espèces. Par exemple, certaines espèces de salamandres étroitement apparentées possèdent une température corporelle normale qui s'étend entre 7 et 25 °C. Quand ils sont exposés à l'air, la plupart des Amphibiens perdent vite de la chaleur par vaporisation des surfaces corporelles humidifiées. Ils ont donc de la difficulté à conserver une température corporelle assez élevée. Toutefois, en se déplaçant vers un lieu



▲ **Figure 40.18 Mammifère terrestre s'aspergeant d'eau, une adaptation qui favorise le refroidissement par vaporisation.**

exposé au soleil pour se réchauffer, ils pallient ce problème. Inversement, quand le milieu est trop chaud, ils cherchent des microenvironnements plus frais, comme des zones ombragées.

Tout comme les Amphibiens, les Reptiles autres que les Oiseaux régulent surtout leur température corporelle par leur comportement. Quand ils ont froid, ils cherchent des endroits chauds; en outre, pour augmenter leur apport thermique, ils prennent une position qui leur permet d'exposer la plus grande partie de leur surface corporelle à la source de chaleur. Au contraire, quand ils ont chaud, ils se retirent dans des zones plus fraîches ou réduisent leur surface exposée à la source de chaleur. De nombreux Reptiles maintiennent une gamme très étroite de températures corporelles pendant la journée en se déplaçant des zones fraîches aux zones chaudes, et vice versa.

De nombreux Invertébrés terrestres peuvent modifier leur température interne en appliquant les mêmes mécanismes comportementaux que ceux auxquels recourent les Vertébrés ectothermes. Le criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria*), par exemple, doit atteindre une certaine température afin de prendre son envol; les jours froids, il se positionne de manière à optimiser l'absorption des rayons solaires. D'autres Invertébrés terrestres prennent certaines positions qui leur donnent la capacité d'augmenter ou de diminuer leur absorption de chaleur solaire (figure 40.19).

Les abeilles domestiques (*Apis mellifera*) font appel à un mécanisme de thermorégulation qui dépend d'un comportement social. Quand il fait froid, elles augmentent leur production de chaleur et s'entassent les unes sur les autres pour mieux la conserver. Elles maintiennent une température relativement constante en changeant la densité du regroupement. Certaines d'entre elles se déplacent, allant des bords plus frais du regroupement au centre, plus chaud, ce qui permet de faire circuler et de distribuer la chaleur. Même quand elles s'entassent, les abeilles doivent dépenser une énergie considérable pour maintenir une température vitale durant de longues périodes de temps froid; c'est la fonction principale du stockage, dans la ruche, de quantités importantes d'énergie sous forme de miel. Quand il fait chaud, les abeilles régulent également la température de la ruche en y transportant de l'eau et en battant des ailes pour faciliter la vaporisation et la convection. Ainsi, une colonie d'abeilles utilise de nombreux mécanismes de thermorégulation observés chez d'autres organismes vivant en solitaires.



◀ **Figure 40.19 Comportement de thermorégulation chez la libellule.** La position dite *en obélique* que prend cette libellule est une adaptation qui réduit au minimum la surface corporelle exposée au soleil. Cette posture aide à réduire les gains de chaleur par rayonnement.

L'ajustement de la production de chaleur métabolique

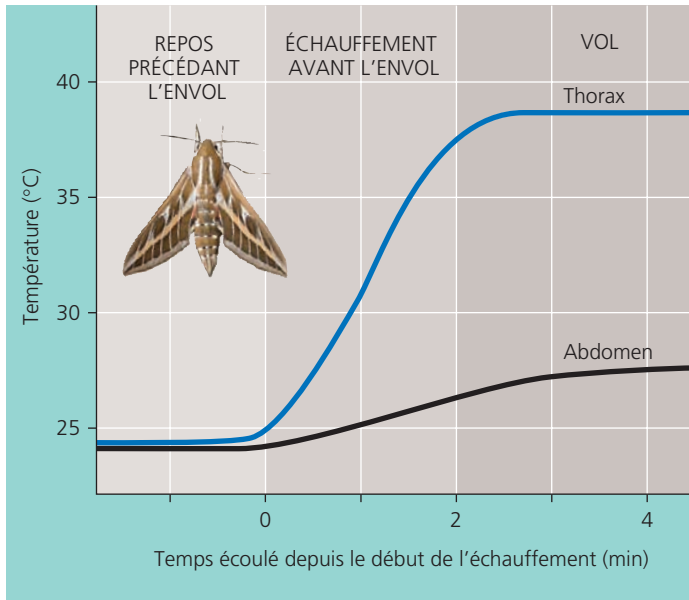
Étant donné qu'ils maintiennent généralement leur température corporelle plus élevée que celle de l'environnement, les endothermes doivent compenser leur perte constante de chaleur. Ceux-ci peuvent varier leur production de chaleur en fonction de la vitesse de leur déperdition thermique. Par exemple, la production de chaleur augmente à la suite de certaines activités musculaires, comme les déplacements ou les frissons. Certains Mammifères ont des hormones qui amènent les mitochondries à accroître leur activité métabolique et à produire de la chaleur au lieu d'ATP. Cette **thermogenèse sans frisson** peut avoir lieu dans tout le corps. D'autres Mammifères ont aussi des **tissus adipeux bruns** qui sont spécialisés dans la production rapide de chaleur et qui se situent dans le cou et entre les épaules (la couleur brune est attribuable à l'abondance des mitochondries dans les cellules de ces tissus). Grâce aux frissons et à la thermogenèse sans frisson, les Mammifères et les Oiseaux vivant dans des milieux froids peuvent produire de cinq à dix fois plus de chaleur métabolique qu'ils ne le font quand la température extérieure est plus chaude. Par exemple, la mésange à tête noire (*Parus atricapillus*), qui ne pèse que 20 g, peut rester active et maintenir une température corporelle presque constante, de l'ordre de 40 °C, dans un milieu atteignant parfois -40 °C. Il est toutefois essentiel qu'elle consomme suffisamment d'aliments pour fournir toute l'énergie nécessaire pour la production de chaleur dont elle a besoin.

Quelques grands Reptiles deviennent des endothermes dans des circonstances spéciales. Ainsi, un python femelle qui couve ses œufs accroît la vitesse de son métabolisme en frissonnant; cela produit suffisamment de chaleur pour que sa température (et celle de ses œufs) reste à 5 ou 7 °C au-dessus de celle de l'air environnant, et ce, durant plusieurs semaines. Ce comportement temporaire d'endotherme consomme une énergie considérable. Les chercheurs continuent de se demander si certains groupes de Dinosaures étaient des endothermes (voir le chapitre 34).

Comme nous l'avons mentionné précédemment, beaucoup d'espèces d'Insectes volants, notamment les abeilles et les noctuelles (papillons de nuit), sont des endothermes. Ce sont les plus petits de tous les endothermes. La capacité de tels Insectes à élever leur température corporelle dépend de muscles alaires puissants, qui produisent des quantités élevées de chaleur quand ils sont en action. De nombreux Insectes endothermes font appel aux frissons pour se réchauffer avant de s'envoler: ils contractent les muscles alaires antagonistes en synchronie, de sorte que ces contractions soit ne permettent pas le mouvement des ailes, soit le permettent mais ne donnent pas lieu à l'envol. Le résultat de ces contractions est une production de chaleur considérable. Les réactions chimiques, dont celles de la respiration cellulaire, s'accroissent dans les muscles alaires réchauffés, ce qui permet aux Insectes en question de voler même par temps froid, de jour comme de nuit (figure 40.20).

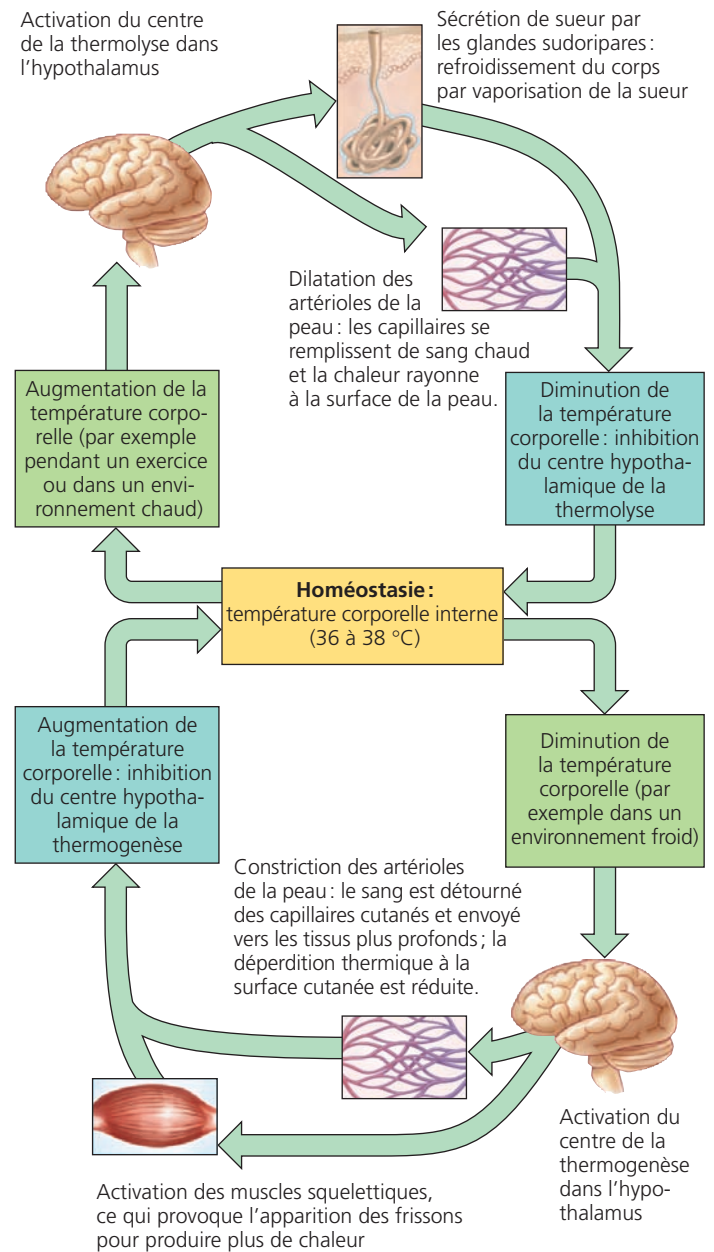
Les mécanismes de rétroaction dans la thermorégulation

La régulation de la température corporelle de l'humain et d'autres Mammifères est une fonction complexe que facilitent divers mécanismes de rétroaction (voir la figure 40.11). Les neurones qui régissent la thermorégulation, ainsi que ceux qui



▲ **Figure 40.20 Échauffement du sphinx avant l'envol.** Le sphinx du tabac (*Manduca sexta*) fait partie des nombreux Insectes qui recourent à un mécanisme semblable aux frissons pour échauffer leurs muscles alaires thoraciques avant l'envol. Ces derniers produisent alors suffisamment d'énergie pour que l'Animal soit capable de s'envoler. Une fois qu'il est en vol, le sphinx du tabac maintient une température thoracique élevée grâce à l'activité de ses muscles alaires.

contrôlent beaucoup d'autres aspects de l'homéostasie, se concentrent dans une région de l'encéphale appelée *hypothalamus* (nous en discuterons plus en détail au chapitre 48). Ce dernier contient un groupe de neurones régulateurs qui fonctionnent comme un véritable thermostat : ils réagissent aux changements de la température corporelle situés au-dessus ou au-dessous d'un intervalle de référence. L'hypothalamus active des mécanismes favorisant la déperdition ou le gain thermique (**figure 40.21**). Les thermorécepteurs qui détectent la température se trouvent dans la peau, dans l'hypothalamus et dans plusieurs autres régions du corps, mais ceux de l'hypothalamus sont les plus sensibles. Les thermorécepteurs de l'augmentation de la température corporelle transmettent des influx au centre de la thermolyse de l'hypothalamus lorsqu'ils sont activés. Quant aux thermorécepteurs activés par une diminution de la température corporelle, ils transmettent des influx au centre de la thermogenèse de l'hypothalamus. Lorsque la température du corps est inférieure à l'intervalle des valeurs de référence, le centre de la thermogenèse inhibe les mécanismes de déperdition de chaleur et active ceux de la conservation de la chaleur – notamment la constriction des vaisseaux superficiels et l'érection des poils –, tout en stimulant les mécanismes de production de chaleur (la thermogenèse par les frissons ou sans frisson). Une fois que la température corporelle s'élève, le centre de la thermolyse désactive les mécanismes de conservation de la chaleur et favorise le refroidissement du corps par la vasodilatation, la sudation ou le halètement. L'hypothalamus peut aussi réagir aux températures externes (perçues par l'intermédiaire de la température de la peau) même quand il n'y a aucun changement de la température centrale.



▲ **Figure 40.21 Rôle prépondérant de l'hypothalamus dans la thermorégulation humaine.**

L'acclimation aux changements de la température

De nombreux Animaux sont capables de s'adapter à une nouvelle gamme de températures environnementales quelques jours ou quelques semaines après qu'ils y ont été exposés : c'est une réaction physiologique d'**acclimation**. Les ectothermes et les endothermes peuvent s'acclimer, mais de manière différente. Chez les Oiseaux et les Mammifères, l'acclimation passe généralement par une modification de la quantité d'isolant cutané (une fourrure plus épaisse pousse en vue de l'hiver; elle est ensuite perdue en été à la mue, par exemple). Parfois, les Animaux

endothermes sont en mesure de varier leur capacité de production de chaleur métabolique en fonction des saisons. Ces changements les aident à conserver une température corporelle à peu près constante, que la saison soit froide ou chaude. L'acclimatation des ectothermes consiste à compenser les changements de la température. Ces ajustements peuvent modifier considérablement la physiologie et la tolérance thermique. Par exemple, une barbotte noire (*Ictalurus melas*) acclimatée à l'été s'accommode d'une eau atteignant 36 °C, mais elle ne peut survivre dans de l'eau froide. Inversement, après l'acclimatation hivernale, ce Poisson tolère facilement l'eau froide, mais il meurt s'il est plongé dans une eau de plus de 28 °C.

Les réactions d'acclimatation des ectothermes comprennent souvent des modifications au niveau cellulaire. Les cellules peuvent accroître la production de certaines enzymes ou produire des variantes d'enzymes (isoenzymes) ayant la même fonction, mais des températures optimales différentes. Les membranes peuvent aussi changer la proportion de lipides saturés et insaturés qu'elles contiennent (les doubles liaisons augmentent la fluidité), modifier la longueur des acides gras constituant les phospholipides (les chaînes courtes augmentent la fluidité) et changer la teneur en cholestérol (celui-ci empêche la membrane de se solidifier quand le milieu se refroidit); toutes ces adaptations permettent aux membranes de garder leur fluidité à des températures différentes (voir la figure 7.5). Certains ectothermes, dont la température corporelle peut descendre au-dessous de zéro, se protègent en produisant des composés «antigel» (cryoprotecteurs) prévenant la formation de cristaux de glace dans les cellules. Ce sont des protéines ou des glycoprotéines qui se lient à la surface des cristaux de glace, les empêchant ainsi de croître. Les cryoprotecteurs des liquides corporels permettent aux ectothermes vivant dans les régions arctiques ou sur les sommets montagneux glacés (comme certaines grenouilles et de nombreux Arthropodes), ainsi qu'à leurs œufs, de supporter une température corporelle considérablement inférieure au point de congélation. Certaines espèces de Poissons des océans Arctique et Antarctique, dont l'eau atteint parfois une température de -1,8 °C (un seuil bien inférieur au point de congélation des liquides corporels non protégés, qui est d'environ -0,7 °C), disposent aussi de cryoprotecteurs.

Les cellules peuvent souvent faire des modifications rapides en fonction des changements de température. Par exemple, des cellules de Mammifères cultivées en laboratoire réagissent à une augmentation marquée de la température et à d'autres stress intenses en accumulant des molécules spéciales appelées **protéines synthétisées en situation de stress**, dont font partie les **protéines de choc thermique**. En cas de choc causé par un changement rapide de la température, qui passe de 37 °C à environ 43 °C, les cellules mammaliennes en culture commencent à synthétiser en quelques minutes des protéines de choc thermique. Celles-ci aident à maintenir l'intégrité des autres protéines, qui seraient dénaturées par la chaleur intense et pourraient même permettre à des protéines de reprendre leur forme après un choc thermique. Les protéines synthétisées en situation de stress sont des chaperonines (voir le chapitre 39); elles sont présentes chez les Bactéries, les Archéobactéries, les levures, les cellules végétales ainsi que chez les cellules animales; elles permettent de prévenir la mort cellulaire quand l'organisme se heurte à des changements importants de l'environnement des cellules.

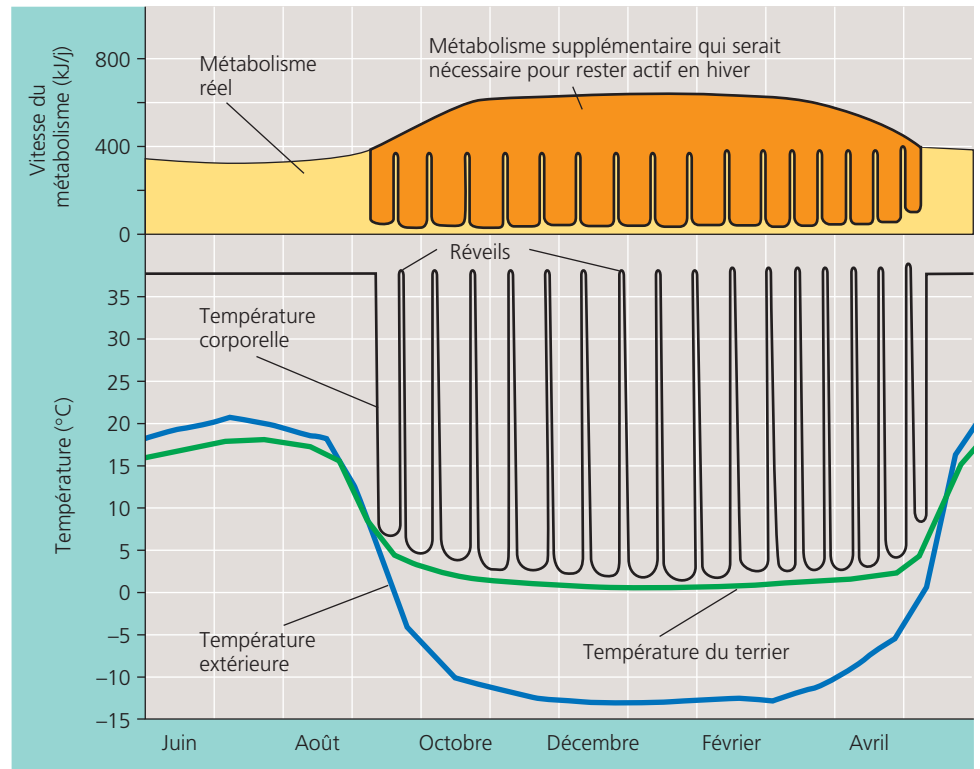
La torpeur et la conservation de l'énergie

En dépit de leurs nombreuses adaptations homéostatiques, les Animaux sont occasionnellement obligés de faire face à des situations qui les poussent aux limites de leur capacité à équilibrer leurs allocations. Par exemple, pendant certaines saisons de l'année (ou certains moments de la journée), la température peut atteindre des extrêmes de chaleur ou de froid, ou encore les aliments ne sont pas disponibles. Une adaptation qui permet à certains Animaux d'économiser de l'énergie tout en évitant des circonstances difficiles et dangereuses consiste à entrer dans un état de **torpeur**, c'est-à-dire un état physiologique caractérisé par une activité réduite au minimum et une diminution du métabolisme.

L'**hibernation**, un état de torpeur à long terme, est une adaptation au froid hivernal et à la rareté des aliments pendant cette saison. Quand les Vertébrés endothermes (les Oiseaux et les Mammifères) entrent en torpeur ou en hibernation, leur température corporelle diminue; en fait, le thermostat de leur corps est réglé à une température plus basse, mais il demeure toujours en fonction. La réduction de la température peut être considérable et se faire assez rapidement (en quelques heures): certains Mammifères en hibernation maintiennent une température de 1 à 2 °C; dans quelques cas, leur température peut même atteindre un peu moins de 0 °C, ce qui les laisse dans un état de surfusion (sans congélation). Les économies d'énergie résultant d'un ralentissement de la vitesse du métabolisme et d'une baisse de la production thermique sont énormes: le métabolisme pendant l'hibernation peut être plusieurs centaines de fois plus lent que lorsque l'Animal maintient sa température normale (entre 36 et 38 °C). Les Animaux qui hibernent sont donc en mesure de survivre pendant très longtemps sur des réserves limitées d'énergie, emmagasinées dans les tissus de leur corps ou sous forme de réserves cachées dans leur terrier.

Certains spermophiles sont les modèles de recherche préférés de biologistes qui étudient la physiologie de l'hibernation (**figure 40.22**). Un spermophile de Belding (*Spermophilus beldingi*) vivant dans les hautes montagnes de Californie n'est actif qu'au printemps et en été, quand sa température corporelle atteint environ 37 °C; la vitesse de son métabolisme est d'environ 355 kJ/j. En septembre, ce spermophile se retire dans un terrier sûr, où il passe les huit mois suivants en hibernation. Pendant la majeure partie de la saison d'hibernation, sa température corporelle n'est que légèrement supérieure à celle de son terrier (qui peut approcher du point de congélation); la vitesse de son métabolisme est extrêmement ralentie (voir la figure 40.22). Une fois par semaine (ou toutes les deux semaines), il se réveille pendant quelques heures et produit de la chaleur métabolique pour que sa température corporelle atteigne 37 °C (ces réveils périodiques sont peut-être nécessaires à des fonctions d'entretien, comme la défécation). Vers la fin du printemps, quand la température externe remonte, l'Animal retrouve une vie d'endotherme normale. En hibernant, le spermophile de Belding évite les périodes de froid intense et réduit considérablement la quantité d'énergie qu'il lui faut pour survivre pendant l'hiver, quand ses aliments habituels (les graines et les herbes) ne sont pas disponibles. Au lieu de dépenser environ 630 kJ/j pour maintenir une température corporelle optimale, il ne dépense dans son terrier que 5 kJ environ par journée d'hibernation effective, et il peut vivre sans manger, en puisant dans ses réserves de graisses pendant toute la saison d'hibernation.

► **Figure 40.22** Température corporelle et vitesse du métabolisme pendant l'hibernation du spermophile de Belding (*Spermophilus beldingi*).



Il ne faut pas confondre l'hibernation et le sommeil hivernal de certains Animaux comme l'ours. Dans ce dernier cas, la diminution de température interne de l'Animal n'est que de quelques degrés et le retour à la normale se fait rapidement.

L'**estivation**, ou état de torpeur estivale, qui se caractérise aussi par un ralentissement métabolique et par l'inactivité, permet à certains Animaux de survivre à de longues périodes où la température est élevée, et l'eau, rare. L'hibernation et l'estivation sont souvent déclenchées par les changements saisonniers de la durée du jour (photopériode). À mesure que les journées raccourcissent, certaines espèces hibernantes se préparent à l'hiver en emmagasinant des réserves de nourriture dans leur terrier; d'autres consomment d'énormes quantités d'aliments. Le spermophile de Belding, par exemple, peut doubler sa masse en un mois de suralimentation.

Beaucoup de petits Mammifères et d'Oiseaux présentent une **torpeur quotidienne** qui semble adaptée à leur mode d'alimentation. Ainsi, la plupart des chauves-souris et des musaraignes se nourrissent la nuit et tombent dans un état de torpeur le jour, quand elles sont inactives. Les mésanges et les colibris se nourrissent le jour et entrent généralement dans un état de torpeur pendant les nuits fraîches; la température corporelle de la mésange atteint parfois 10 °C la nuit, alors que celle de certains colibris peut passer de 40 °C, le jour, à 15 °C la nuit. Tous les endothermes qui manifestent une torpeur quotidienne sont relativement petits, les gros mammifères étant incapables de diminuer rapidement leur température interne. Quand ils sont actifs, la vitesse de leur métabolisme est accélérée et ils consomment beaucoup d'énergie. Pendant les heures où ils ne peuvent s'alimenter, ils entrent dans une torpeur qui leur permet de survivre en puisant dans leurs réserves.

Le cycle quotidien d'activité et de torpeur des Animaux est sans doute réglé par une horloge biologique (voir le chapitre 48). Même si elle a accès à des aliments toute la journée, une musaraigne entre quotidiennement en torpeur. Le besoin de dormir de l'humain et la légère chute de sa température corporelle pendant le sommeil constituent peut-être le vestige – laissé par l'évolution – d'une torpeur quotidienne plus prononcée chez ses premiers ancêtres mammaliens.

Après avoir étudié certains principes généraux de la biologie animale, nous sommes à présent prêts à comparer les méthodes employées par divers Animaux pour accomplir des fonctions comme la nutrition, la circulation, la respiration, la défense immunitaire, l'excrétion des déchets, la régulation hormonale, la reproduction, le développement embryonnaire et la régulation nerveuse. Tels sont les sujets des chapitres qui suivent.

Retour sur le concept 40.5

1. Les ectothermes peuvent-ils présenter une température corporelle stable? Expliquez votre réponse.
2. Quel mode d'échange thermique est mis en jeu dans le « refroidissement éolien », lorsque l'air semble plus froid que la température réelle?
3. Certains Oiseaux qui peuplent des forêts tropicales sèches entrent périodiquement dans une torpeur, notamment pendant la saison sèche. Pourquoi en est-il ainsi?

Voir les réponses proposées à la fin du chapitre.

Révision du chapitre 40

RÉSUMÉ DES CONCEPTS CLÉS

Concept 40.1

Les lois de la physique et le milieu régissent la taille et la forme des Animaux

- ▶ **Les lois de la physique et la morphologie des Animaux** (p. 888). La capacité à effectuer certaines actions, telles que voler, dépend de la taille et de la forme d'un Animal. L'évolution convergente reflète des adaptations indépendantes les unes des autres de différentes espèces à des conditions environnementales semblables.
- ▶ **Les échanges avec l'environnement** (p. 888-889). Chacune des cellules d'un Animal multicellulaire doit avoir accès à un environnement aqueux. Les organismes sacciformes ou plats constitués de deux couches de cellules optimisent les échanges avec le milieu environnant. Les structures corporelles plus complexes font appel à des surfaces intérieures aux replis multiples, spécialisées dans l'échange des substances avec l'environnement.

Concept 40.2

Il y a une corrélation entre la structure et la fonction animales à tous les niveaux d'organisation

- ▶ Les Animaux se composent de cellules. Les cellules qui ont une structure et une fonction communes sont groupées en tissus. Différents tissus se combinent pour former des organes. Les groupes d'organes qui travaillent en synergie forment des systèmes (p. 890).
- ▶ **La structure et la fonction des tissus** (p. 890-894). Un épithélium recouvre l'extérieur du corps et des organes, et tapisse les cavités internes. Les tissus conjonctifs servent à fixer et à soutenir les autres tissus. Le tissu musculaire se contracte après avoir été stimulé par un influx nerveux. Le tissu nerveux transmet des influx nerveux dans tout l'organisme de l'Animal.
- ▶ **Les organes et les systèmes de l'organisme** (p. 894-895). Le corps fonctionne comme un ensemble supérieur à la somme de ses parties, parce que toutes les activités des tissus, des organes et des systèmes sont coordonnées.

Concept 40.3

Les Animaux assurent le maintien de leur forme et de leur fonction en utilisant l'énergie chimique des aliments

- ▶ **Les processus bioénergétiques** (p. 895-896). Les Animaux se procurent de l'énergie chimique en consommant des aliments dont la majeure partie est transformée en ATP nécessaire au travail cellulaire. La vitesse du métabolisme d'un Animal représente la quantité totale d'énergie qu'il utilise par unité de temps. La vitesse du métabolisme des Oiseaux et des Mammifères, qui maintiennent une température corporelle relativement constante grâce à la chaleur métabolique (c'est une stratégie endothermique), est généralement plus élevée que la vitesse du métabolisme de la plupart des Poissons, des Reptiles (sauf les Oiseaux), des Amphibiens et des Invertébrés qui dépendent surtout de sources externes de chaleur pour maintenir leur température corporelle (c'est une stratégie ectothermique).
- ▶ **Les facteurs influant sur la vitesse du métabolisme** (p. 896-897). La vitesse du métabolisme par unité de masse est en relation inverse avec la taille du corps chez les Animaux d'espèces semblables. Leur activité accroît la vitesse de leur métabolisme. Celle-ci dépasse alors le métabolisme basal (chez les endothermes) ou le métabolisme standard (chez les ectothermes). En général, les endothermes peuvent maintenir des niveaux d'activité élevés plus longtemps que les ectothermes.

- ▶ **Les allocations énergétiques** (p. 897-899). Un Animal dépense de l'énergie en fonction de son métabolisme basal ou de son métabolisme standard, de ses activités, de son homéostasie (par exemple la régulation thermique), de sa croissance et de sa reproduction.

Concept 40.4

De nombreux Animaux maintiennent leur milieu interne dans des limites relativement étroites

- ▶ L'homéostasie se rapporte à un état interne stable d'un Animal. C'est un équilibre qui se maintient entre les changements externes et les mécanismes de contrôle interne s'opposant à de telles variations (p. 899).
- ▶ **La régulation et la tolérance** (p. 899). Les Animaux font face aux fluctuations du milieu en assurant la régulation de certaines conditions internes tout en laissant d'autres s'adapter aux changements externes.
- ▶ **Les mécanismes de l'homéostasie** (p. 899-900). Le liquide interstitiel dans lequel baignent les cellules d'un Animal est généralement très différent du milieu externe. Les mécanismes de l'homéostasie atténuent les changements de l'environnement interne et font habituellement intervenir la rétro-inhibition. Ces mécanismes autorisent un changement régulé.

Concept 40.5

La thermorégulation contribue à l'homéostasie et fait intervenir l'anatomie, la physiologie et le comportement

- ▶ Un Animal maintient sa température interne dans un intervalle compatible avec la vie grâce au processus de thermorégulation (p. 900-901).
- ▶ **Les ectothermes et les endothermes** (p. 901-902). La plupart des Invertébrés, des Poissons, des Amphibiens et des Reptiles (sauf les Oiseaux) sont des ectothermes. Les Oiseaux et les Mammifères sont des endothermes. L'endothermie, qui nécessite une dépense énergétique plus élevée que l'ectothermie, permet aux Animaux de maintenir une température corporelle stable en cas de fluctuations de la température environnante ainsi qu'un niveau élevé de métabolisme aérobie.
- ▶ **Les modes d'échange thermique** (p. 902). La conduction, la convection, le rayonnement et la vaporisation expliquent la perte ou le gain thermique.
- ▶ **L'équilibre entre la perte et le gain de chaleur** (p. 902-906). La thermorégulation fait intervenir des processus physiologiques et comportementaux en vue d'équilibrer la perte et le gain de chaleur. L'isolation, la vasodilatation, la vasoconstriction et la présence d'échangeurs thermiques à contre-courant modifient la vitesse d'échange thermique. Le halètement, la sudation et la baignade augmentent le refroidissement par vaporisation, ce qui refroidit le corps. Les ectothermes et les endothermes modifient la vitesse des échanges thermiques avec le milieu grâce à des réactions comportementales. Certains Animaux peuvent aussi modifier leur vitesse de production de chaleur métabolique.
- ▶ **Les mécanismes de rétroaction dans la thermorégulation** (p. 906-907). Les Mammifères assurent la régulation de leur température corporelle grâce à un mécanisme complexe de rétro-inhibition qui met en jeu plusieurs systèmes d'organes, notamment les systèmes nerveux, cardiovasculaire et tégumentaire.
- ▶ **L'acclimatation aux changements de la température** (p. 907-908). L'acclimatation permet aux ectothermes et aux endothermes de s'adapter à des changements de températures environnementales quelques jours ou quelques semaines après qu'ils y ont été exposés. L'acclimatation peut comprendre des modifications au niveau cellulaire, ou, dans le cas des Oiseaux et des Mammifères,

une modification de l'isolant cutané et une variation de la production de chaleur métabolique.

► **La torpeur et la conservation de l'énergie** (p. 908-909).

La torpeur sert à conserver l'énergie pendant les variations extrêmes de l'environnement. Les Animaux peuvent entrer dans un état de torpeur en hiver (hibernation), en été (estivation) ou durant des périodes de sommeil (torpeur quotidienne). La torpeur fait intervenir une diminution de la vitesse du métabolisme ainsi que des fréquences cardiaque et respiratoire. Elle permet à un Animal de supporter temporairement des températures défavorables ou un manque d'aliments et d'eau.

VÉRIFIEZ VOS CONNAISSANCES

Autoévaluation

(Les questions dont les numéros sont en caractères gras font surtout appel à la compréhension.)

- En ce qui a trait à l'allocation énergétique d'un humain, d'un éléphant d'Afrique, d'un manchot Adélie, d'une souris sylvestre et d'un python tapis, _____ aura la dépense d'énergie annuelle totale la plus élevée, alors que _____ aura la plus grande dépense d'énergie par unité de masse.
 - l'éléphant d'Afrique; la souris sylvestre
 - l'éléphant d'Afrique; l'humain
 - l'humain; le manchot Adélie
 - la souris sylvestre; le python tapis
 - le manchot Adélie; la souris sylvestre
- Voici une liste de structures ou de substances associées à un tissu. Il y a une *erreur* dans l'une de ces associations. Quelle est-elle?
 - Ostéon et os.
 - Fibroblastes et muscle squelettique.
 - Plaquettes et sang.
 - Chondroïtine-sulfate et cartilage.
 - Membrane basale et épithélium.
- Parmi les Animaux suivants, lequel consacre le pourcentage le plus important de son allocation énergétique à sa régulation homéostatique?
 - Une amibe dans une mare.
 - Une méduse dans la mer.
 - Un serpent dans une forêt tempérée.
 - Un Insecte dans le désert.
 - Un Oiseau dans le désert.
- Les muscles involontaires qui provoquent le péristaltisme faisant avancer le bol alimentaire dans le tube digestif sont:
 - des muscles striés.
 - des muscles cardiaques.
 - des muscles squelettiques.
 - des muscles lisses.
 - des muscles intercalaires.
- Parmi les énoncés suivants ayant trait à la relation entre l'activité et la vitesse du métabolisme, déterminez celui qui est *faux*.
 - La vitesse maximale du métabolisme d'un Animal varie en fonction inverse de la durée de l'activité.
 - Les endothermes sont généralement capables d'une activité de longue durée, mais seuls quelques ectothermes le peuvent.
 - Le type d'activité d'un ectotherme n'a pas d'influence sur la vitesse de son métabolisme.
 - La glycolyse anaérobie permet aux ectothermes comme aux endothermes de soutenir une activité intense durant une courte période.
 - La vitesse moyenne de consommation d'énergie quotidienne d'un Animal terrestre, qu'il soit ectotherme ou endotherme, équivaut à deux à quatre fois le métabolisme de l'Animal au repos.
- Parmi les énoncés suivants portant sur la bioénergétique, lequel est *vrai*?
 - Tous les Animaux ont une vitesse du métabolisme qui n'évolue pas.
 - Le métabolisme basal ne peut être déterminé qu'à une température précise.
 - Les endothermes se réchauffent grâce à la chaleur métabolique.
 - Le métabolisme standard doit être mesuré une fois que l'ectotherme s'est alimenté.
 - Les ectothermes et les endothermes font appel à la même stratégie énergétique de base.
- Comparativement à une cellule plus petite, une grande cellule de même forme:
 - a moins de surface.
 - a moins de surface par unité de volume.
 - a le même rapport surface-volume.
 - a une distance moyenne plus petite entre les mitochondries et la source externe de dioxygène.
 - a un plus petit rapport cytoplasme-noyau.
- L'œuf qu'un Oiseau est en train de couvrir reçoit sa chaleur surtout par:
 - rayonnement.
 - conduction.
 - convection.
 - évaporation.
- Lequel des éléments suivants *ne constitue pas* un mécanisme visant à réduire les échanges thermiques entre un Animal et son milieu?
 - Les plumes ou les poils.
 - La vasoconstriction.
 - La thermogenèse sans frisson.
 - L'échangeur thermique à contre-courant.
 - La couche de graisse.
- Parmi les réactions physiologiques suivantes, laquelle constitue un exemple de *rétroactivation*?
 - L'augmentation de la concentration de glucose dans le sang amenant le pancréas à sécréter de l'insuline, une hormone qui abaisse la concentration de glucose.
 - La forte concentration de CO₂ dans le sang, qui provoque une respiration plus profonde et plus rapide en vue de rejeter le CO₂.
 - La stimulation d'une cellule nerveuse amenant des ions sodium à pénétrer dans la cellule; l'influx de sodium entraîne la pénétration d'encore plus de sodium.
 - La production de globules rouges par le corps – lesquels transportent le O₂ des poumons aux autres organes – stimulée par une faible concentration de dioxygène.
 - Les sécrétions par l'adénohypophyse d'une hormone appelée TSH, qui amène la thyroïde à sécréter une autre hormone, la thyroxine; une forte concentration de thyroxine supprime la sécrétion de TSH par l'adénohypophyse.
- Un Animal a des gains d'énergie et de matière qui dépassent ses pertes d'énergie et de matière:
 - si c'est un endotherme, car il doit toujours absorber davantage d'énergie en raison de son métabolisme élevé.
 - s'il est à la recherche de nourriture.
 - s'il est en hibernation.
 - s'il est en période de croissance et qu'il augmente sa biomasse.
 - Aucune de ces réponses: cela n'arrive jamais, car l'homéostasie équilibre toujours les allocations d'énergie et de matière.
- Vous étudiez un grand Reptile tropical, qui possède une température corporelle élevée et relativement stable. Comment faire pour déterminer si c'est un endotherme ou un ectotherme?
 - Vous savez d'après sa température élevée et constante que c'est un endotherme.
 - Vous savez que c'est un endotherme, parce que ce n'est ni un Oiseau ni un Mammifère.
 - Vous le soumettez à diverses températures et vous constatez que sa température corporelle et son métabolisme changent selon la température ambiante. Vous en concluez que c'est un ectotherme.
 - Vous remarquez que son environnement a une température élevée et stable. Étant donné que sa température corporelle correspond à la température du milieu, vous savez que c'est un ectotherme.
 - Vous mesurez la vitesse de son métabolisme; comme elle est plus élevée que celle d'une espèce apparentée qui vit dans des forêts tempérées, vous en arrivez à la conclusion que ce Reptile est un endotherme et que son cousin est un ectotherme.

Lien avec l'évolution

1. Le biologiste allemand Carl Bergmann a constaté au XIX^e siècle que les Mammifères et les Oiseaux qui vivent à des latitudes plutôt élevées sont en moyenne plus grands et plus lourds que les espèces apparentées trouvées à des latitudes plus faibles. Cette observation, que certains appellent la *règle de Bergmann*, n'est pas sans exception, mais elle est généralement vraie. Fondez-vous sur l'évolution pour proposer une hypothèse justifiant ce principe.
2. Il est possible que certains groupes de Dinosaures aient été des endothermes. Donnez des exemples d'arguments appuyant cette idée qui pourraient être tirés de ce qu'il nous reste du passé de ces Animaux (squelette, empreintes, œufs et embryons, fragments de vaisseaux, données sur leur milieu de vie...).

Intégration

La livrée d'Amérique (*Malacosoma americanum*) vit en groupes assez importants dans des cocons, ou des tentes, qu'elle tisse dans des cerisiers. Elle fait partie des premiers Insectes à devenir actifs au printemps, apparaissant très tôt dans la saison, à la période durant laquelle la température du jour fluctue entre le point de congélation et une chaleur intense.

L'observation d'une colonie au cours d'une journée vous permet de constater des différences marquées dans le comportement des groupes. Tôt le matin, les chenilles noires se reposent en une masse bien compacte sur la surface du côté est de la tente. Au milieu de l'après-midi, vous trouvez le groupe sous la surface de celle-ci, chaque chenille suspendue individuellement à la tente par seulement quelques-unes de ses pattes. Proposez une hypothèse pour expliquer ce comportement. Comment pouvez-vous vérifier la validité de votre hypothèse?

Science, technologie et société

Des chercheurs en médecine mènent une enquête sur les possibilités de créer des substituts artificiels à divers tissus humains. Ils pensent, par exemple, à un liquide qui pourrait jouer le rôle de sang artificiel et à une étoffe qui pourrait servir de peau artificielle aux victimes de brûlures graves. Dans quelles autres situations la peau et le sang artificiels pourraient-ils être utiles? Quelles caractéristiques doivent-ils posséder pour fonctionner efficacement dans le corps? Pourquoi les véritables tissus sont-ils plus efficaces que les substituts? Pourquoi ne pas utiliser des tissus véritables s'ils fonctionnent mieux? Avez-vous d'autres idées de tissus artificiels qui pourraient être utiles? Quels seront les problèmes relatifs à l'élaboration de ces nouveautés et à leur mise en application?

Réponses du chapitre 40

Retour sur le concept 40.1

1. L'intestin grêle, les poumons et les reins contiennent des surfaces d'échange internes que peuvent traverser respectivement les nutriments, les gaz et les substances chimiques. Une surface étendue facilite cet échange et permet au corps de l'effectuer plus efficacement que si la surface disponible était moins grande.

Retour sur le concept 40.2

1. L'épithélium glandulaire recouvrant la paroi intérieure de l'estomac sécrète un mucus qui lubrifie et protège la surface; de plus, un contact très étroit entre les cellules du tissu épithélial empêche les sucs gastriques de se répandre et d'endommager les tissus sous-jacents.
2. Le tissu conjonctif est un constituant important de la plupart des organes, et des couches de ce tissu soutiennent de nombreux organes du corps.
3. Le tissu nerveux et le tissu musculaire sont nécessaires pour transmettre une réaction à un stimulus. Le tissu musculaire se contracte en réaction aux influx nerveux transmis par les cellules nerveuses.

Retour sur le concept 40.3

1. La souris; étant donné que c'est un endotherme, son métabolisme basal est donc plus élevé que le métabolisme standard du lézard ectotherme.
2. Une activité intense épuise rapidement l'ATP présent dans les cellules. Étant donné qu'ils sont des ectothermes, les alligators sont généralement lents à produire plus d'ATP par la respiration aérobie.
3. Le chat domestique; plus l'Animal est petit, plus la vitesse du métabolisme par kilogramme de masse corporelle est élevée. Par conséquent, la demande en aliments par unité de masse augmente.

Retour sur le concept 40.4

1. Non; bien qu'un Animal assure la régulation de certains aspects de son environnement interne, souvent grâce à des mécanismes de rétro-inhibition, cet environnement fluctue légèrement autour d'une valeur de référence. L'homéostasie est un état dynamique. Certains changements, tels que des augmentations radicales de la concentration d'hormones, se produisent à des moments précis au cours de la croissance d'un Animal, car ils sont ainsi programmés.
2. Pendant la rétro-inhibition, un changement déclenche des mécanismes de contrôle qui neutralisent d'autres changements dans la même direction. Par contre, au cours de la rétroactivation, un changement déclenche des mécanismes qui amplifient le stimulus initial.

Retour sur le concept 40.5

1. Oui; les ectothermes en eau profonde et en eau douce à température constante possèdent des températures corporelles constantes. Les ectothermes terrestres peuvent maintenir des températures corporelles à peu près constantes en adoptant certains comportements.
2. La perte de chaleur par convection.
3. La nourriture et l'approvisionnement en eau peuvent faire défaut au cours de la saison sèche, et la torpeur permet aux Animaux de survivre à une vitesse métabolique beaucoup plus faible.

Autoévaluation

1. a; 2. b; 3. e; 4. d; 5. c; 6. c; 7. b; 8. b; 9. c; 10. c; 11. d; 12. c.