DS n°7 – Eléments de correction

« Le dioxygène et les Métazoaires »

Introduction

Les Métazoaires sont des organismes pluricellulaires dotés d'un orifice buccal. Comme tout organisme vivant, ce sont des systèmes thermodynamiques ouverts : ils échangent de la matière et de l'énergie avec leur milieu. Ces échanges sont réalisés dans le cadre des fonctions de nutrition.
Les Métazoaires sont hétérotrophes c'est-à-dire qu'ils se nourrissent de matière organique – grâce à leur orifice buccal – et cette matière organique constitue pour eux à la fois une source de matière et une source d'énergie.

En plus de la matière organique qu'ils consomment, les Métazoaires réalisent des échanges gazeux : ils prélèvent du dioxygène dans leur milieu et libèrent du CO_2, dans le cadre de leur fonction de respiration. Cet approvisionnement en O_2 est vital : la plupart des Métazoaires survivent peu de temps en milieu anoxique.

Le dioxygène, molécule minérale, est un gaz présent dans le milieu aérien comme dans le milieu aquatique, qui sont deux milieux dans lesquels vivent des animaux (ou Métazoaires). Ces milieux aérobies diffèrent néanmoins par nombre de caractéristiques, dont leur teneur en O_2.

On constate par ailleurs que ces échanges gazeux respiratoires peuvent varier au cours du temps pour un même organisme, par exemple un être humain qui réalise une activité physique consomme davantage d'O_2 qu'au repos. Cela suggère un lien entre la consommation d'O_2 et le métabolisme énergétique de l'organisme.

Nous pouvons alors nous demander en quoi l'O_2 est indispensable aux Métazoaires et comment est réalisé l'approvisionnement de l'organisme et de l'ensemble des organes, tissus et cellules qui le constituent.

Dans un premier temps, nous étudierons à l'échelle de l'organisme les modalités de prélèvement du O_2 dans le milieu de vie, selon que l'organisme vit en milieu aquatique ou aérien.
Nous nous intéresserons ensuite à la distribution du dioxygène dans l'organisme, dans le cas de différents plans d'organisation.
Pour ces deux premières parties nous nous appuierons sur quatre exemples de Métazoaires étudiés : Téléostéen (le Maquereau) et Mollusque Lamellibranche (la Moule) qui vivent en milieu aquatique, Mammifère (Souris ou Vache ou Être humain) et Insecte (le Criquet) qui vivent en milieu aérien.
Enfin, nous chercherons à expliquer le rôle du dioxygène dans le métabolisme cellulaire en prenant pour exemple des cellules de Mammifère.

I. Approvisionnement de l'organisme en dioxygène et milieu de vie

1. Des surfaces d'échange évaginées ou invaginées selon le milieu de vie

- Des surfaces évaginées : les branchies, chez les organismes vivant en milieu aquatique.
[Schéma coupe frontale région antérieure d'un Téléostéen ; Moule cavité palléale ouverte]
Localisation, organisation (échelle macroscopique). Lien avec milieu dense et porteur (et riche en eau).
- Des surfaces invaginées non observables morphologiquement : surfaces d'échange = paroi des alvéoles / extrémité des trachéoles.
[Schémas appareil pulmonaire avec voies aérophores ; appareil trachéen des Insectes ; localisation s² d'échange]

Localisation à l'extrémité de conduits aérophores : dans les poumons / les cellules trachéolaires. Lien avec milieu peu dense et faiblement porteur + desséchant. Structures de soutien = anneaux cartilagineux de la trachée des Mammifères / ténidies des trachées des Insectes. Limitation des pertes en eau : stigmates qui se ferment chez les Insectes, condensation de l'eau (et variation T°) dans les voies aérophores chez les Mammifères.

→ La localisation des surfaces d'échange respiratoire est liée au milieu de vie. Convergences évolutives.

2. Des organisations variées développant une grande surface

- Des branchies organisées en lames, lamelles, filaments qui développent une vaste surface (1 à 10 cm² / g d'animal pour les Téléostéens) [Schéma organisation branchie en CT]
- Des voies aérophores très ramifiées et de nombreuse alvéoles pulmonaires (300 millions d'alvéoles et 100 m² chez l'être humain adulte) chez les Mammifères [schéma si pas déjà fait dans la sous-partie précédente]
- Un réseau de troncs trachéen / trachées très ramifiées chez les Insectes (S^2 échangeur = 500 fois celle du corps) [schéma ou explications]

→ Quel que soit le plan d'organisation, une grande surface favorable aux échanges : convergence fonctionnelle

3. Une barrière de faible épaisseur favorisant la diffusion du dioxygène

Organisation à l'échelle cellulaire des différentes surfaces d'échange [Schémas] :

- Lamelle branchiale (poisson ou moule) : épithélium de 2-3 µm d'épaisseur
- Paroi trachéolaire réduite à mb plasmique cellule trachéolaire + épicuticule : qq dizaines de nm
- Paroi alvéolo-capillaire : 0,2 – 0,3 µm d'épaisseur

Modalités de transfert de l'O_2 = diffusion selon un gradient de PO_2 ; lien avec propriétés du O_2 : petite molécule apolaire qui diffuse librement à travers la phase lipidique des membranes biologiques

→ Quel que soit le plan d'organisation, une faible épaisseur favorable aux échanges : convergence fonctionnelle

4. Un renouvellement du fluide externe optimisant le prélèvement d'O_2

- Le renouvellement du fluide externe entretient le gradient de PO_2 nécessaire à la diffusion du milieu externe vers le milieu intérieur
- Trajet de l'eau unidirectionnel chez le Téléostéen et la Moule, en lien avec la densité / viscosité du milieu, coût énergétique de sa mise en mouvement
- Mécanismes de la ventilation chez le Téléostéen [schéma possible]
- Dispositif à contre-courant au niveau des lamelles branchiales et optimisation du prélèvement d'O_2 / milieu peu riche en O_2 (7 ‰) [graphique : maintien d'un gradient de pression partielle le long de l'échangeur respiratoire]
- Ventilation bidirectionnelle chez les Mammifères et Insectes en lien avec le milieu peu dense / peu visqueux et facilement mis en mouvement, et riche en O_2 (20,8 %)
- Mécanismes de la ventilation chez l'être humain (dont diffusion O_2 de l'extrémité des bronchioles aux alvéoles)
- Fréquence ventilatoire modulable et contrôlée (Mammifères et Téléostéens) et ajustable aux besoins en O_2

<u>Idées clé à dégager :</u>

- une organisation variée mais des convergences fonctionnelles : grande surface, faible épaisseur, renouvellement du fluide externe (loi de Fick à énoncer et expliquer ses paramètres)
- des convergences évolutives liées aux caractéristiques du milieu de vie

<u>Transition</u> : Comment l'O_2 est-il pris en charge dans l'organisme et acheminé à l'ensemble des organes, tissus, cellules ?

II. Prise en charge et distribution de l'O_2 dans l'organisme

Chez les Insectes, l'O_2 est acheminé directement à l'ensemble des cellules par les très nombreuses trachéoles, ce sont donc les autres organismes qui seront étudiés dans cette partie.

1. La prise en charge du O_2 par un fluide circulant, le sang (ou l'hémolymphe)

Pour la plupart des Métazoaires, nb cellules éloignées des s² d'échange → diffusion à travers les tissus insuffisante / besoins en O_2 des cellules : la prise en charge et la distribution par un fluide interne est un avantage

Vascularisation importante des surfaces respiratoires (argumenter avec la couleur de ces surfaces), sang (chez les Mammifères et Téléostéens) ou hémolymphe (chez les Mollusques) contenus dans vaisseaux ou lacunes.

Mise en mouvement du sang/ de l'hémolymphe par le cœur, simple (chez les Téléostéens) ou double (chez les Mammifères) pompe.

Double circulation : sang passe deux fois par le cœur → efficacité et adaptation au milieu aérien (limitation pertes en eau au niveau des s² respiratoires grâce à circulation pulmonaire basse pression)

[Schémas simples des appareils circulatoires Mammifère et Téléostéen]

La convection du fluide interne contribue au maintien d'un gradient de pression partielle en O_2 favorable à sa diffusion du milieu extérieur au milieu intérieur.

2. Un transport facilité par des pigments respiratoires

Couleur du sang, de l'hémolymphe → contiennent des pigments respiratoires qui augmentent le pouvoir oxyphorique du sang.

Hémoglobine contenue dans des hématies (Téléostéens, Mammifères) ou autres pigments (hémocyanine des Mollusques lamellibranches, chez lesquels le pigment est libre dans l'hémolymphe).

Avantages localisation cellulaire des pigments : très grand nombre de molécules de transport d'O_2 (28 – 32 pg d'Hb par hématie) sans impact sur la viscosité du sang ou la pression osmotique. Hématies cellules très spécialisées de petite taille et déformables (lien avec circulation possible dans les capillaires très fins) et à métabolisme anaérobie (ne consomment pas l'O_2 qu'elles transportent).

Propriété de l'hémoglobine des Mammifères : courbe de saturation en O_2 [graphique], comportement allostérique en lien avec la structure IV [schéma formes R et T], effecteurs de l'activité de l'hémoglobine (T°, pH, PCO_2, 2-3 DPG, effets à expliquer et à mettre en relation avec le niveau du métabolisme cellulaire).

Comparaison (rapide) Hb/Mb : transporteur vs molécule de stockage du O_2 dans les cellules musculaires.

3. Un approvisionnement des tissus et cellules ajusté aux besoins

Une deuxième surface d'échange au niveau des tissus : vascularisation importante par des capillaires sanguins dont la paroi est fine.

Le dioxygène diffuse selon son gradient de pression partielle, entretenu par la consommation d'O_2 par les cellules, du sang à la lymphe interstitielle puis aux cellules.

L'irrigation sanguine des différents organes peut être contrôlée : vasodilatation / vasoconstriction des artérioles et redistribution du sang (ex : vers les viscères lors de la digestion, vers les muscles lors d'un effort physique), variations de la fréquence cardiaque (voir cours de 2e année).

Dans les cellules musculaires, la myoglobine = protéine à structure III stocke l'O_2 : plus forte affinité pour O_2 que Hb, favorise sa livraison aux cellules musculaires.

Idée clé : coopération entre appareil respiratoire et appareil circulatoire dans l'approvisionnement des cellules en O_2.

Transition : comment l'O_2 est-il utilisé dans le métabolisme des cellules ?

III. L'utilisation de l'O_2 dans les cellules

Nous avons mentionné en introduction qu'un être humain qui réalise un exercice physique consomme davantage d'O_2. Cet exercice met en jeu des muscles, qui mobilisent le squelette grâce à la contraction des fibres musculaires striées squelettiques ou myocytes.

Quels liens y-a-t-il entre le financement du travail mécanique réalisé par les myocytes et la consommation d'O_2 ?

1. L'O_2 est utilisé dans les mitochondries, compartiment de la respiration cellulaire

Arguments pour localisation dans la mitochondrie :

- Les mitochondries sont des compartiments présents en grand nombre dans les cellules à grands besoins énergétiques comme les myocytes, absents dans les cellules qui ne consomment pas d'O_2 comme les hématies.
- Une suspension de mitochondries consomme de l'O_2 et produit du CO_2 : c'est le compartiment dans lequel sont utilisés et produits les gaz échangés dans le cadre de la respiration par l'organisme.

Arguments pour O_2 accepteur d'électrons :

- La production de CO_2 témoigne de l'oxydation de matière organique, qui est couplée à une/des réaction(s) de réduction.
- Avec son E°' élevé (+ 0,82 V) le couple O_2/H_2O est un très bon oxydant : L'O_2 a pour fonction d'accepter les électrons.

- Présence de nb couples redox dans la membrane interne mitochondriale (dont la composition est bien différente de celle des autres membranes cellulaires, avec 80 % de protéines et 20 % de lipides)
- Les valeurs des E°' de ces couples peuvent être classés dans l'ordre croissant : ils constituent alors une chaîne de transfert d'électrons dans le sens qui est spontané sur le plan thermodynamique
- Trajet des électrons validé expérimentalement : utilisation de poisons métaboliques bloquant spécifiquement l'un des constituants de la chaîne et repérage des constituants à l'état réduit / oxydé grâce à leur spectre d'absorption (qui dépend de leur état réduit ou oxydé)
- le donneur initial d'électrons est un coenzyme réduit, NADH ou $FADH_2$ (E°' = - 0,32 V pour le premier, un peu moins négatif pour le second).
- le fonctionnement de la chaîne respiratoire est un processus exergonique : $\Delta rG°' = - nF\,\Delta E°' = -220$ kJ.mol^{-1} pour l'oxydation de NADH.

2. L'utilisation d'O_2 s'accompagne de conversions d'énergie

Argument expérimental : halo d'acidité (transitoire) autour des mitochondries initialement en milieu anaérobie auxquelles on fournit de l'O_2 : mise en place d'un gradient de protons qui est ensuite dissipé

Fonctionnement de la chaîne respiratoire et établissement d'un gradient protonique

Notion d'agents de couplage, couplages chimio-osmotiques

Bilan du nb de H^+ transportés pour un NADH oxydé (dont consommation de 2 protons lors de la réduction d'O_2)

Le gradient H^+ représente une forme d'énergie : $\Delta G°' = RT \ln [C2]/[C1] + ZF\Delta V = 2,3\ RT\ (pH1 – pH2) + ZF\Delta V$

Présence de sphères pédonculées nombreuses dans la membrane interne des mitochondries

Mise en évidence expérimentale de leur rôle dans l'utilisation du gradient couplée à la synthèse d'ATP

ATP synthase : structure (arguments expérimentaux pour F0 contenant un canal à protons et F1 contenant des sites catalytiques) et fonctionnement ; agent de couplage

Notion de couplage osmo-chimique (processus exergonique / endergonique) et conversion d'énergie

Aspects thermodynamiques et quantification nb de protons / q ATP formés (synthèse ATP $\Delta rG°' = + 30,5$ kJ. mol^{-1})

L'ATP formé quitte la mitochondrie et pourra être utilisé dans le financement des différents travaux cellulaires, par exemple le travail mécanique de contraction des myocytes.
Mais comment les coenzymes réduits sont-ils produits ?

3. L'utilisation d'O_2 permet la réoxydation des coenzymes préalablement réduits

- L'O_2 permet la réoxydation de CoE réduits par les voies du catabolisme, et ainsi la récupération d'énergie chimique issue de l'oxydation de molécules organiques plus ou moins réduites.
- En assurant le renouvellement de ces CoE à l'état oxydé, la consommation d'O_2 permet que ces processus continuent à se dérouler.
- les différentes voies du métabolisme énergétique produisant des CoE réduits sont : la glycolyse qui se déroule dans le cytosol, la décarboxylation oxydative du pyruvate, la B-oxydation des acides gras et le cycle de Krebs qui se déroulent dans la matrice mitochondriale.

La glycolyse produit 2 NADH par glucose consommé
- schéma simplifié de la glycolyse avec seulement glucose / trioses P / réactions d'oxydation du PGald et de transphosphorylations
- l'oxydation ménagée du glucose permet en outre de financer la formation d'ATP par transphosphorylation (et produit deux pyruvates)

- La décarboxylation oxydative des 2 pyruvates permet la réduction de 2 NAD+ (et la production de deux ACoA)
- La β-oxydation des acides gras dans la matrice mitochondriale produit un NADH et un FADH2 (et un ACoA) par tour d'hélice [Schéma simplifié]

- Le cycle de Krebs produit 3 NADH et un $FADH_2$ (et un GTP = éq ATP) par groupement acétyle entré dans le cycle [Schéma du cycle]

4. L'utilisation d'O_2 permet un rendement très efficace de l'utilisation des métabolites

En l'absence d'O_2 (cas de la cellule musculaire en conditions anaérobies), la réoxydation des coenzymes redox ne peut être réalisée que grâce à la fermentation lactique, qui ne produit pas d'ATP. Alors, le bilan de l'énergie récupérée se limite à celui de la glycolyse.

Comparaison des bilans de la glycolyse et de la respiration cellulaire, pour une molécule de glucose utilisée :
- 2 ATP produits par la glycolyse (les NADH sont réoxydés par la transformation du pyruvate en lactate),
- 38 ATP produits par la respiration cellulaire.

Comparaison des rendements = q énergie récupérée sous forme d'ATP / q énergie libérée par oxydation partielle ou totale du glucose selon le cas : 31 % pour la fermentation lactique, 41 % pour la respiration cellulaire.

Conclusion

Les propriétés d'oxydant de l'O_2 en font une molécule clé pour les organismes qui réalisent une respiration aérobie : il est mis en jeu dans l'oxydation de la matière organique permettant de récupérer l'énergie chimique qu'elle représente sous une forme directement utilisable par la cellule. Par conséquent, l'approvisionnement de l'organisme en O_2 est un processus physiologique vital pour les animaux. La diversité des plans d'organisation explique la diversité des appareils respiratoires qui montrent cependant des points communs dans leur organisation – grande surface d'échange de faible épaisseur – et dans leur fonctionnement – renouvellement du fluide externe, et souvent du fluide interne, qui représentent des convergences évolutives. Des ressemblances

entre organismes phylogénétiquement éloignés mais vivant dans le même milieu témoignent de convergences liées aux caractéristiques du milieu.
Enfin, cette étude a été conduite chez les Métazoaires, mais ce ne sont pas les seuls organismes à réaliser une respiration aérobie. C'est un point commun à de très nombreux eucaryotes, notamment les Chlorophytes, les Mycètes. On la rencontre également chez des Bactéries comme Nitrobacter. Il existe pourtant des bactéries capables de réaliser une respiration anaérobie, qui utilise un autre composé comme accepteur d'électrons.
Cela montre le rôle clé des réactions d'oxydo-réduction dans le métabolisme énergétique, et donc dans le fonctionnement de l'organisme.

Autre ouverture possible : l'O_2 est produit par la photosynthèse, interdépendance entre les organismes à respiration aérobie et les organismes photosynthétiques, à la fois parce qu'ils sont producteurs primaires et producteur d'O_2 !