



## La respiration des Vertébrés en milieu aquatique et en milieu aérien Comparaison de la fonction respiratoire chez les Téléostéens et chez les Mammifères (terrestres)

### Introduction

Comme la plupart des organismes vivants et à l'instar de tous les autres Métazoaires, les **Vertébrés** possèdent des cellules qui fonctionnent à l'aide d'énergie issue de l'hydrolyse d'**ATP** (adénosine triphosphate). Cette molécule est essentiellement produite par la **respiration cellulaire** lors de laquelle de la matière organique est oxydée par du **dioxygène**, ce qui aboutit à la formation de **dioxyde de carbone**. Aussi, les organismes assurent un prélèvement de dioxygène dans leur environnement et un rejet de dioxyde de carbone – ces échanges gazeux portant le nom de **respiration** – qui s'opèrent, dans le cas des Vertébrés (Métazoaires caractérisés par exemple par la présence de vertèbres), au niveau de surfaces d'échanges spécialisées : les branchies pour les organismes aquatiques et les poumons chez les organismes aériens, les deux milieux ayant des propriétés physico-chimiques très différentes :

- Le milieu aquatique est nettement plus porteur que l'eau : la poussée d'Archimède en milieu aquatique est égale au poids du fluide déplacé, ce qui permet une vraie portance du milieu, alors qu'elle est plutôt négligeable en milieu aérien.
- Le milieu aquatique est 800 fois plus dense que l'air et, dès lors, nettement plus visqueux, ce qui nécessite une énergie plus importante pour le mettre en mouvement.
- Le milieu aquatique est 30 fois plus pauvre en dioxygène que le milieu aérien d'où une plus faible disponibilité du dioxygène dans le milieu pour les organismes aquatiques.
- Le milieu aquatique est, par nature, moins desséchant que le milieu aérien qui possède un fort potentiel hydrique et est profondément déshydratant.

La fonction respiratoire se réalisant aussi bien en milieu aquatique qu'en milieu aérien, elle ne peut pas s'émanciper des caractéristiques du milieu de vie. Dans cette étude, nous limiterons à l'étude comparative de la respiration chez les Téléostéens (Vertébrés vivant en milieu aquatique, caractérisés par des nageoires rayonnées et une nageoire caudale homocerque) et chez les Mammifères (Vertébrés Tétrapodes aériens caractérisés par des poils et l'allaitement des petits) terrestres.

**Comment les Téléostéens et les Mammifères terrestres prélèvent-ils efficacement du dioxygène et rejettent-ils du dioxyde de carbone dans des milieux de vie aux propriétés différentes, respectivement le milieu aquatique et le milieu aérien ?**

Nous allons essayer de répondre à ce problème en étudiant tout d'abord comment l'organisation et la structure des échangeurs respiratoires assure une diffusion efficace des gaz en lien avec le milieu de vie (au niveau duquel se réalisent les échanges gazeux respiratoires). Nous verrons ensuite comment la mise en place de processus actifs et modulables de mise en mouvement du milieu extérieur permet de maintenir des gradients de pression partielle en gaz respiratoires élevés entre milieu intérieur et fluide externe, là encore en lien avec des modalités propres à chaque milieu. Enfin, nous essaierons de comprendre comment, dans chaque type de milieu, le couplage de la circulation du milieu intérieur (le sang) avec la fonction respiratoire participe à l'entretien de ces gradients et au transport efficace des gaz respiratoires.

#### <sup>1</sup> Quelques remarques générales sur ce corrigé :

1. Ce corrigé est une **proposition** : il ne prétend en aucun cas être un modèle ou la meilleure solution possible de traitement du sujet. Il convient surtout de s'en servir comme outil pour illustrer la **méthodologie** de l'épreuve.
2. Ce corrigé se rapporte **précisément** au sujet blanc qui vous a été soumis le 21 novembre 2014 : un sujet avec un libellé différent et/ou avec des documents différents n'aurait sans doute pas fait l'objet du même traitement. Aussi, **il faut se garder d'y voir un modèle applicable à tout sujet sur la respiration**.
3. L'**étude des documents** doit ici être **intégrée** à la dissertation de manière **fluide** mais **rigoureuse** : je rédige en **vert** l'étude des documents pour que vous puissiez la repérer. **Rappelez-vous que les connaissances ne sont pas illustrées par les documents mais que les documents permettent au contraire de construire des connaissances** : il faut donc partir des données pour redémontrer ce que l'on sait déjà (et non l'inverse) ; **les connaissances ne servent dans l'exploitation que si elles permettent d'améliorer l'interprétation des documents** ou pour compléter **ensuite** l'étude de documents. Rappelons également qu'une bonne étude de document comprend les éléments suivants : **nature** (facultatif) et **intérêt** du document (= à quel problème a cherché à répondre l'expérimentateur ou le concepteur du document ?), **analyse** (= **saisie d'informations** pertinentes et utiles – **pas de paraphrase inutile**, il faut **sélectionner** des données, en **quantifiant** quand les données le permettent), **interprétation** (= **sens donné aux résultats** par rapport au problème qu'on cherche à résoudre). On peut enfin formuler des **hypothèses explicatives** plus complètes et plus spéculatives, en restant **prudent** quand ce genre d'affirmations ne découle pas de manière nécessaire des données du document.
4. Ce sujet suppose un **plan comparatif** : dans un tel sujet, il convient de trouver une **problématique support à la comparaison** mais la comparaison n'est pas le but en lui-même, mais bien les enseignements que celle-ci apporte par rapport à cette problématique. **Le plan doit être, dans la mesure du possible, fondé sur les points communs**. L'exposé part des points communs puis évoque les différences (sauf si l'étude de documents rend cela difficile).

# I. Les échangeurs respiratoires (branchies ou poumons) : des surfaces importantes et fines, évaginées ou invaginées selon la portance du milieu et protégées

## A. Des échanges gazeux respiratoires toujours régis par la loi de Fick

- Chez les **Téléostéens** comme chez les **Mammifères**, la **diffusion** des gaz respiratoires au travers de surfaces d'échanges est, comme tout phénomène de diffusion, régie par la **première loi de Fick** qui peut être exprimée comme suit :

$$J = -S \cdot K \frac{\Delta P}{e}$$

$J$  = flux de gaz

$S$  = surface d'échanges (taille de la surface)

$K$  = constante de Krogh (constante de diffusibilité d'un gaz ; cette « constante » dépend du gaz considéré, du milieu où il est dissous et de la composition de la surface d'échanges)

$\Delta P$  = différentiel de pression partielle entre les deux compartiments

$e$  = épaisseur de la surface d'échanges

- Une surface d'échanges respiratoires **laisse passer aisément les gaz respiratoires. Elle sera d'autant plus efficace que** :
  - > **S : la surface d'échanges est grande.**
    - >> les échangeurs offrent généralement une **surface d'échanges importante**, souvent grâce à des **replis** ou **circonvolutions** ou encore une **ramification de conduits**.
  - > **K : le gaz passe facilement au travers des tissus.**
  - >  **$\Delta P$  : la différence de pression partielle entre les deux compartiments est importante.**
    - >> il y a **nécessité d'entretien d'une différence de pressions partielles** permettant la diffusion des gaz au niveau des surfaces respiratoires ou des capillaires.
  - > **e : l'épaisseur à traverser est faible.**
    - >> les échangeurs présentent souvent une **paroi très fine** entre milieu interne et milieu externe (de même que les capillaires où s'effectuent la respiration interne).

## B. Des surfaces importantes et repliées, de faible épaisseur, permettant une diffusion efficace des gaz respiratoires

### 1. Une importante surface d'échange

- Chez les **Téléostéens** comme chez les **Mammifères**, les surfaces présentent divers niveaux de replis qui **augmentent la surface d'échanges**.
- Chez les **Téléostéens**, on trouve de chaque côté de l'animal quatre **holobranchies** (soit huit en tout) constituées de **deux séries de lames branchiales** qui sont portées chacune par un axe squelettique nommé **arc branchial**, lequel présente le plus souvent des épines calcifiées nommées **branchiospines** (**figure 1**). Ces branchies sont situées dans la **cavité pharyngienne (= cavité branchiale)** qui communique avec la **cavité buccale**. Chaque **lame branchiale** est elle-même divisée en **lames secondaires** ou **lamelles branchiales** au niveau desquelles se réalisent les échanges gazeux. Cela décuple la surface d'échanges : chez une Truite par exemple, la surface des branchies est estimée à **400 cm<sup>2</sup>**.

#### Figure 1. Organisation de l'appareil respiratoire des Téléostéens (inclus document 1)

- Utiliser le **document 1** et le compléter : **cavité pharyngienne (= branchiale)**, **cavité buccale**, **arc branchial**, **branchiospine**, **lame branchiale**, **opercule (fermant l'ouïe)**. Rajouter le sens de circulation de l'eau éventuellement (en précisant alors que la sortie de l'eau nécessite l'ouverture de l'ouïe)
  - Ajouter d'autres schémas : montrer une **branchie longitudinalement** et sa division en **nombreuses lames** puis faire un gros plan sur une lame pour y montrer les **lamelles**. Le détail de l'organisation interne de la lamelle peut attendre le point suivant.
- Chez les **Mammifères**, les **poumons** (**figure 2**) prolongent les **cavités buccale** et **nasale**. Ils sont précédés d'un **pharynx** (qui assure notamment le routage des aliments vers l'œsophage), d'un **larynx** permettant la production de sons grâce aux **cordes vocales**. Ils sont fondamentalement constitués d'un **réseau tubulaire ramifié** constitué d'une **trachée artère divisée en bronches** qui se divisent elles-mêmes en bronchioles de différents niveaux jusqu'à l'aboutissement dans des structures lacunaires en forme de petits sacs, les **alvéoles pulmonaires**, où se réalisent les **échanges gazeux respiratoires**. La **surface alvéolaire** d'un poumon humain adulte par exemple représente entre **70 m<sup>2</sup> à 100 m<sup>2</sup>**.

#### Figure 2. Organisation de l'appareil respiratoire des Mammifères

Montrer l'organisation de l'appareil respiratoire et l'ensemble du vocabulaire associé (schéma typique comme celui du diaporama)

### 2. Une faible épaisseur entre le fluide externe et le milieu intérieur

- Chez les **Téléostéens** comme chez les **Mammifères**, les surfaces d'échanges respiratoires sont des **épithéliums fins** qui permettent le passage du **dioxygène** du fluide externe vers le milieu intérieur et du **dioxyde de carbone** du milieu intérieur vers le fluide externe.
- Le **document 2** est un cliché microscopique (probablement au microscope électronique à transmission) qui montre le détail d'une lamelle de **Téléostéen** (Truite). On observe que le milieu extérieur (eau) est séparé du milieu intérieur (sang) par (de l'extérieur vers l'intérieur) des **cellules épithéliales** recouvertes de **mucus**, une **lame basale** (matrice extracellulaire d'ancrage des épithéliums) et une **cellule en pilier** qui limite la **lacune**

sanguine. Le décollement entre lame basale et épithélium externe est probablement d'origine artefactuel ; si on ne tient pas compte de ce décollement, il y a une distance d'environ **6 µm entre l'eau et le sang**. D'après nos connaissances, nous savons que les lamelles sont parcourues par deux vaisseaux sanguins dont le contenu fuit dans des lacunes au niveau des lamelles qui sont fondamentalement les lieux des échanges respiratoires (**figure 3**).

### Figure 3. Organisation d'une lame branchiale

Faire un **schéma global de la lame avec les lamelles**, montrant les deux vaisseaux, la lacune sanguine, les cellules en pilier, l'épithélium branchial et le mucus (ne pas oublier l'échelle). Puis ajouter un gros plan qui sera justement le **schéma d'interprétation** (plutôt que de coller le document pour ne rien y ajouter !) du **document 2**. Ajouter des flèches montrant le **sens des échanges gazeux** et, si le schéma s'y prête, le sens de circulation des fluides interne et externe.

- Le **document 3A** est un cliché microscopique (probablement au microscope électronique à transmission) qui montre le détail d'une lamelle de **Téléostéen** (Truite). On observe que le milieu extérieur (eau) est séparé du milieu intérieur (sang) par (de l'extérieur vers l'intérieur) des **un épithélium constitué de très fines cellules (pneumocytes de type I)**, une **lame basale** (matrice extracellulaire d'ancrage des épithéliums) et l'**endothélium vasculaire** également très fin qui délimite la lumière où le sang circulaire. Il y a une distance de moins de **0,5 µm entre l'air et le sang**. On notera la présence de fibroblastes qui participent à la production de la lame basale. D'après nos connaissances, nous savons qu'il existe en outre des **pneumocytes de types II**, cellules sécrétrices d'un assemblage lipidique nommé **surfactant** qui permet de diminuer la tension superficielle dans les alvéoles, ce qui évite l'effondrement alvéolaire et leur collapsus (**figure 4**).

### Figure 4. Organisation de la paroi alvéolaire

**Schéma de l'organisation de la paroi alvéolaire** (avec tous les constituants sus-décrit) dont une partie sera le **schéma d'interprétation** du **document 3A**.

## C. Des surfaces évaginées en milieu porteur (aquatique) et invaginées en milieu peu porteur (aérien)

- La **portance** importante du **milieu aquatique** évoquée en introduction permet d'assurer la mise en « suspension » des branchies qui sont des structures fondamentalement **évaginées** (**figure 1**). Portées par l'eau, les **lames branchiales** s'écartent, ce qui permet à l'eau de circuler entre elles.
- La faible portance du **milieu aérien** conduirait à l'affaissement de structures évaginées sans soutien. Les **poumons** sont au contraire des **cavités invaginées** (**figure 2**) dont la forme est maintenue par un accollement étroit, grâce à la **plèvre**, à la **cage thoracique**, partie du squelette axial au sein de laquelle se situent les poumons et le cœur. On notera la présence d'**anneaux cartilagineux** à fonction rigidifiante dans les conduits aériens.

## D. Des surfaces protégées des agressions mécaniques et de la déshydratation (ou de la surhydratation !)

### 1. Une protection mécanique

- Chez les Téléostéens comme chez les Mammifères, les échangeurs respiratoires sont protégés par des **éléments squelettiques**. Les **branchies** téléostéennes, bien qu'évaginées, sont maintenues en place par des **arcs branchiaux** et localisées dans une cavité pharyngienne (ou cavité branchiale) protégée des agressions physiques de l'environnement par des **opercules** qui sont des structures rigides. La présence de **cellules en pilier** (**figure 3**) limite également l'écrasement des lamelles déjà rendu difficile par la forte portance du milieu aquatique. Les **poumons** mammaliens sont protégés de l'écrasement par la **cage thoracique**.
- Chez les **Téléostéens**, l'épaisseur de la **paroi branchiale** plus importante que celle de la **paroi alvéolaire** des poumons (6 microns contre moins de 0,5 micron respectivement : rappel de l'exploitation des **documents 2 et 3A**) en fait des structures plus **résistantes** aux **agressions mécaniques**, notamment face aux **suspensions** présentes dans le fluide externe. Cette protection est accrue par la présence d'un **mucus** protecteur (**document 2, figure 3**).
- Chez les Mammifères, les **suspensions** potentiellement néfastes pour le fragile épithélium alvéolaire sont prises en charge autrement. Le **document 3B<sup>2</sup>** est une **électronographie (MET probablement)** qui montre que la **paroi des bronchioles respiratoires est enduite d'un mucus sécrété par des cellules sécrétrices et que l'épithélium de ces conduits respiratoires est cilié** (**figure 5**). D'après nos connaissances, ce mucus (également présent dans la trachée et les bronches) permet de piéger les **particules en suspension** et d'éventuels agents infectieux puis la **ciliature** assure l'**évacuation progressive** du mucus souillé jusqu'au pharynx (le mucus est ensuite éliminé dans le tube digestif après déglutition). Ce système permet que l'air alvéolaire soit relativement exempt de suspensions. La présence de **muscles lisses** montre également que la **paroi bronchiolaire est contractile**, ce qui autorise à penser que son diamètre est modulable (voir II).

### Figure 5. Organisation de la paroi des bronchioles pulmonaires

**Schéma de l'organisation des bronchioles** consistant en un **schéma d'interprétation** du **document 3B**.

<sup>2</sup> J'ai fait une erreur dans mon énoncé original : j'ai indiqué une valeur identique pour la barre d'échelle du document 3A et du document 3B. En réalité, la barre d'échelle du document 3B vaut plutôt 10 µm.

## 2. Une protection contre les agents infectieux

- Chez les Téléostéens comme chez les Mammifères, les parois des échangeurs gazeux respiratoires présentent des **cellules immunitaires** (cellules de Kupfer par exemple) ou encore des **protéines du surfactant** à fonction défensive. Le milieu intérieur (sang) est également pourvu de **leucocytes** et de protéines variées telles que les **immunoglobulines** qui seront les remparts ultimes contre un éventuel agent infectieux.

## 3. Une protection osmotique et hydrique<sup>3</sup>

- Chez les **Téléostéens**, il paraît spontané de penser que le **milieu aqueux** n'a aucune chance de poser des problèmes de déshydratation. Pourtant, le **milieu marin** présente une **osmolarité** plus forte que le **milieu interne** des Téléostéens, ce qui provoque une **fuite d'eau** vers l'extérieur de l'animal ; celle-ci est **réduite** grâce au **mucus** recouvrant les branchies (très perméable aux gaz mais très peu à l'eau) mais aussi grâce à des **transports actifs de prise en charge des ions**. En **milieu dulçaquicole** en revanche, c'est le contraire : l'animal a une **osmolarité** plus forte que le milieu ambiant, ce qui pourrait conduire à une surentrée d'eau là encore limitée par des **mécanismes ioniques** et la présence de **mucus**. Les branchies font ainsi partie du **système de régulation de l'équilibre hydrique et ionique** chez ces organismes.
- Chez les **Mammifères**, il existe une présence d'eau au niveau des **alvéoles** et des **conduits respiratoires** et dès lors une **perte d'eau** respiratoire lors de l'**expiration** ; les surfaces d'échanges respiratoires requièrent en effet une hydratation permanente qui assure la pré-solubilisation des gaz. Ces pertes hydriques sont toutefois minimisées par l'**invagination** des poumons, la **longueur des conduits respiratoires (= voies aérophores)** ainsi que la capacité de ces **conduits** (y compris les cavités nasale et buccale) à faire condenser voire à réabsorber une partie plus ou moins importante de l'eau selon les espèces<sup>4</sup>.

### Conclusion partielle et transition

*Les surfaces d'échanges respiratoires assurent une diffusion efficace des gaz respiratoires grâce à une surface importante et une épaisseur fine qui permet au dioxygène et au dioxyde de carbone de passer aisément entre milieu interne et milieu ambiant. En milieu aquatique, les échangeurs respiratoires sont évaginés et ainsi portés par le milieu. En milieu aquatique, les échangeurs sont invaginés et ainsi protégés en partie de la dessiccation. Dans tous les cas, une protection mécanique squelettique, une protection immunitaire et une protection hydrique sont à noter. Le fait de présenter des surfaces d'échanges respiratoires efficaces dans la diffusion des gaz ne suffit pas à assurer l'efficacité de la respiration : en l'absence d'un renouvellement du milieu extérieur, il y aurait rapidement égalisation des gradients de pression partielle en dioxygène et dioxyde de carbone de part et d'autres des surfaces d'échanges. Comment les organismes renouvelent-ils le fluide externe de manière à maintenir des gradients de pression partielle en gaz respiratoires entre milieu intérieur et fluide externe ?*

## II. Une mise en mouvement modulable du milieu de vie qui assure l'entretien des gradients de pression partielle en gaz respiratoires entre milieu intérieur et fluide externe<sup>5</sup>

### A. Une mise en mouvement uni- ou bidirectionnelle du milieu de vie selon sa densité

- Chez les **Mammifères** comme chez les **Téléostéens**, des mécanismes **actifs** de **ventilation** permettent la mise en mouvement du **fluide externe** et donc son renouvellement au contact des **surfaces d'échanges gazeux respiratoires** (lamelles branchiales ou alvéoles pulmonaires). Cette ventilation implique toujours une **entrée (inspiration)** et une **sortie (expiration)** du fluide externe.

#### 1. Une circulation unidirectionnelle dans un milieu aqueux dense et visqueux : fonctionnement de la pompe bucco-pharyngée

- Le **document 4A** est un ensemble de deux **schémas** qui nous permet de comprendre les **principes de la mise en mouvement du milieu aquatique** chez les Téléostéens. On constate que l'**expiration** comprend le **resserrement actif** (c'est-à-dire par **contraction musculaire**) de la **paroi de la cavité buccale** auquel se superpose, nous dit-on dans la légende, une **remontée du plancher buccal**, dont s'ensuit une **forte pression** dans la cavité buccale qui **pousse l'eau** vers la **cavité pharyngienne**. On constate que la **pression de l'eau** dans celle-ci **augmente**, ce qui conduit à l'**ouverture passive des ouïes** (écartement des **opercules**) qui permet à l'eau de **rejoindre le milieu extérieur** par ces orifices. Ce faisant, les **branchies** sont **irriguées** par un **flux d'eau**. Le **document 4A** nous apprend en outre que l'inspiration requiert à l'inverse une ouverture de la bouche, une **dilatation passive** (par **relâchement musculaire**) de la **cavité buccale** (couplée à un **abaissement du plancher buccal**) qui permet une **diminution de la pression de l'eau** dans cette cavité et, ainsi, l'entrée du fluide. Parallèlement, les **ouïes** sont **fermées activement**, ce qui empêche l'eau de sortir de la cavité pharyngienne. On notera que l'eau rentre par la bouche et ressort par les ouïes : le flux d'eau est **unidirectionnel**. L'eau étant un milieu **dense** et **visqueux** en comparaison à l'air, il est donc plus aisé de mettre en place une **circulation unidirectionnelle** que bidirectionnelle qui consommerait davantage d'énergie.

<sup>3</sup> Ce point me semble limite programme, c'est pourquoi je l'évoque sans rentrer dans les détails ni proposer de schéma.

<sup>4</sup> On peut citer ici les super systèmes à contre-courant des Mammifères qui vivent en milieu aride (chameaux, gerbilles...)/

<sup>5</sup> Cette partie étant bien traitée par les documents, j'y propose moins de schémas puisque les documents en font déjà office : réutiliser les documents annotés et bien exploités est toutefois une façon intelligente d'illustrer le propos, à condition que vos documents collés présentent des annotations donnant une réelle valeur ajoutée !



- Le **document 4B** est constitué de **graphiques** permettant de préciser et de quantifier le cycle ventilatoire des Téléostéens illustrés par les schémas du **4A**. On constate que l'**ouverture des ouïes** (qui dure env. 0,4 s) précède l'**ouverture de la bouche** (env. 0,5 s) qui débute lorsque l'ouverture des ouïes se termine. La fermeture de la bouche qui a lieu lors de l'expiration coïncide avec une **augmentation de la pression** dans la **cavité buccale** (env. + 100 Pa par rapport à la pression du milieu) quasi-immédiatement suivie d'une augmentation de pression dans la **cavité pharyngienne**, toutefois plus faible (env. + 30 Pa par rapport à la pression de l'eau ambiante), ce qui permet à l'eau se déplacer par **gradient de pressions décroissantes** de la bouche vers la cavité branchiale, sortant ensuite par les ouïes. Lors de l'inspiration, on constate une diminution de la pression buccale (env. - 30 Pa) puis operculaire (env. - 100 Pa), ce qui permet là encore un appel d'eau dans la **cavité buccale** puis dans la **cavité branchiale**, le gradient de pression permettant toujours à l'eau de se déplacer de la bouche vers la cavité branchiale. Le dernier graphique montre en effet que, quel soit le moment du cycle ventilatoire, **la pression buccale est quasiment toujours supérieure à la pression pharyngienne**, d'où un déplacement de l'eau **unidirectionnel** (seulement dans le sens « bouche vers branchie »). Bien entendu, les variations de pression buccale ou pharyngienne sont à relier aux processus actifs décrits précédemment (**document 4A**).
- Un schéma de synthèse complémentaire de la ventilation des Téléostéens montrant plus spécifiquement les **mouvements des planchers buccal et pharyngien** peut être proposé (**figure 6**) [Facultatif !].

**Figure 6 (facultative). Le cycle ventilatoire chez les Téléostéens : mécanismes en jeu**

*Schéma du cours : facultatif, n'apporte pas grand-chose par rapport au document 4 et à son exploitation.*

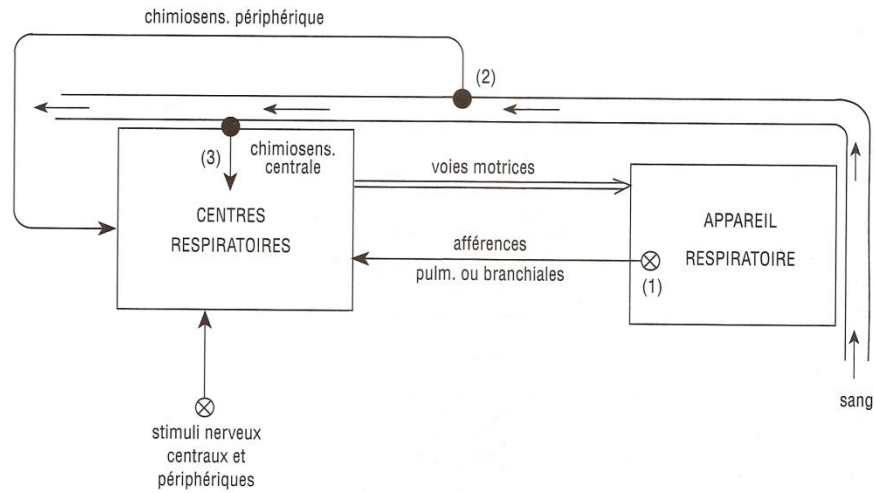
**2. Une circulation bidirectionnelle dans un milieu aérien peu dense et peu visqueux : fonctionnement de la ventilation pulmonaire**

- Chez les Mammifères, la ventilation comprend une **phase d'inspiration** qui permet le **remplissage** des poumons et une **phase d'expiration** qui permet leur **vidange** partielle, les deux phénomènes se réalisant dans des **sens opposés** : cette **circulation bidirectionnelle** est plus aisée en milieu aérien qu'en milieu aquatique puisque le **milieu aérien**, beaucoup **moins dense et visqueux**, requiert moins d'énergie dans sa mise en mouvement.
- Le **document 5** nous permet, au travers d'un schéma et d'un graphique montrant l'évolution des pressions intrathoracique et alvéolaire, de comprendre comment se réalise le cycle ventilatoire chez l'Homme. On constate que, lors de l'**inspiration**, la **pression alvéolaire** et la **pression intrathoracique** diminuent, ce qui permet l'**entrée d'air** dans les alvéoles, alors qu'elle **augmente** lors de l'**expiration**, ce qui **favorise la sortie d'air**. Ces mouvements sont permis par une **contraction des muscles intercostaux** et du **diaphragme** lors de l'inspiration et un **relâchement passif** de ces muscles lors de l'expiration.

**B. Une mise en mouvement du fluide externe modulable et adaptable**

**1. Des mécanismes de régulation permettant de moduler l'activité ventilatoire**

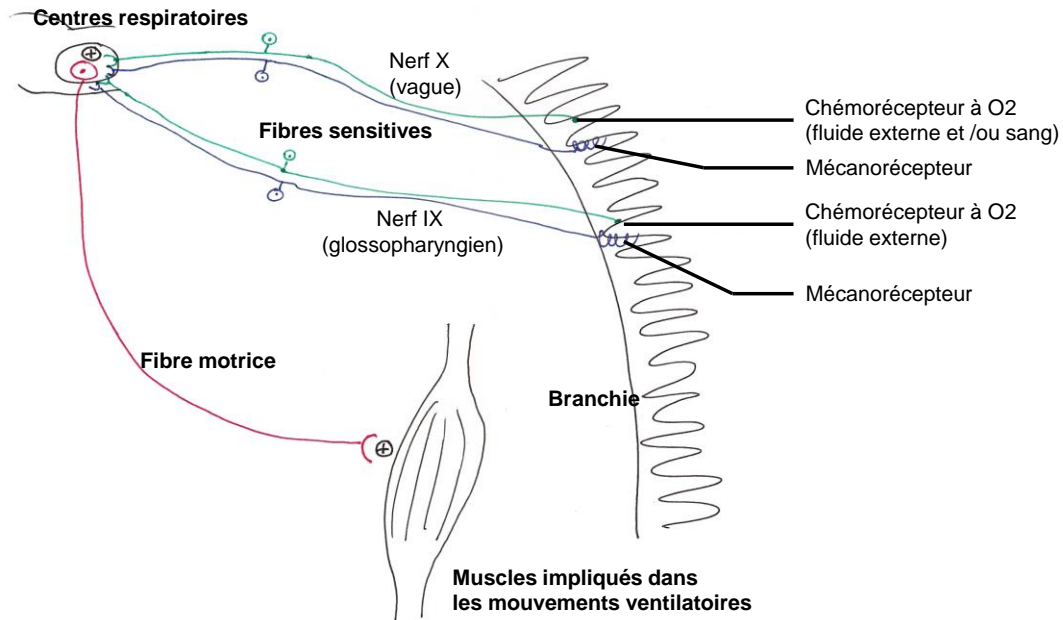
- Chez l'ensemble des Vertébrés, il est possible de **moduler la vitesse des cycles ventilatoires** en fonction des **besoins** de l'organisme (**figure 7**). On note systématiquement la présence :
  - De **centres respiratoires** à localisation souvent bulbaire ou médullaire qui commandent, *via* des **voies nerveuses efférentes (ou motrices)**, l'activité des **muscles respiratoires**.
  - De **chémorécepteurs** (ou **chimiorécepteurs**) situés au niveau des **échangeurs respiratoires**, au niveau du **sang** et/ou au niveau du **liquide céphalorachidien** qui captent les **variations de pressions partielles** en **dioxygène** et/ou **dioxyde de carbone** du **fluide externe** ou du **milieu intérieur** et en informent les centres respiratoires par des **voies nerveuses afférentes**.
  - Des **mécanorécepteurs** situés au niveau des **échangeurs** et sensibles à la **tension** qui interviennent également dans les processus de contrôle *via* d'autres **voies afférentes** arrivant également au niveau des centres respiratoires.



**Figure 7** (Beaumont *et al.* 1995)

Schéma d'organisation du système neuro-respiratoire des Vertébrés (d'après Dejourn, 1981). Les centres respiratoires commandent les mouvements ventilatoires par des voies motrices. Ils reçoivent et intègrent des informations de nature nerveuse (⊗), parmi lesquelles des afférences en provenance de l'appareil respiratoire lui-même (1), et humorale (●) par des chimiorécepteurs situés au contact du sang au niveau périphérique (2) ou central (3).

- Notons l'existence, chez les Téléostéens, d'une **respiration dynamique** possible : lorsqu'un Téléostéen se déplace rapidement, il peut ouvrir activement conjointement sa **bouche** et ses **ouïes** et c'est le **déplacement rapide** de l'animal qui assure l'irrigation rapide et importante des branchies par l'eau (qui rentre par la bouche et ressort par les ouïes).
- 2. Une perception branchiale (surtout externe) des concentrations en gaz respiratoires chez les Téléostéens (+ des mécanorécepteurs branchiaux)**
  - Le **document 7** permet de comprendre comment l'activité nerveuse de fibres chémoréceptrices de deux nerfs afférents des Téléostéens participe au contrôle de l'activité respiratoire.
  - Dans le **document 7A**, on agit sur le milieu ambiant pour étudier l'activité d'une fibre nerveuse du **nerf glossopharyngien**. On voit qu'en conditions normales de pression partielle en dioxygène (**normoxie** : 146 mm Hg), la fibre nerveuse étudiée présente une **activité d'environ 22 potentiels d'action (PA) par min** (conditions témoin). En conditions d'**hypoxie** (pression partielle en dioxygène notablement plus faible que la valeur normale), l'activité monte à environ **47 PA • min<sup>-1</sup>**, soit plus d'un **doublément** par rapport à l'activité normale ; on en déduit que l'**hypoxie augmente** vraisemblablement l'**activité de ce type de fibres nerveuses**. On voit qu'en présence de cyanure de sodium ajouté au milieu (dont on nous dit qu'il inhibe la respiration cellulaire), un phénomène semblable se produit, avec une **activité électrique proche des conditions d'hypoxie** précédentes. Le lien avec la respiration cellulaire n'est pas évident.
  - Dans le **document 7B**, on agit sur le milieu intérieur (par perfusion) et le milieu ambiant pour étudier l'activité d'une fibre nerveuse du **nerf vague**. En conditions sanguines normoxiques (135 mm Hg), l'activité de la fibre est de **17 PA • min<sup>-1</sup>**. En conditions sanguines hypoxiques (30 mm Hg), l'activité nerveuse monte jusqu'à environ **50 PA • min<sup>-1</sup>**, soit presque 3 fois l'activité nerveuse normale, ce qui semble montrer que des **conditions hypoxiques** engendrent une **augmentation de l'activité électrique de ce type de fibres**. On constate qu'après **retour à des conditions normoxiques**, les PA s'espacent et reviennent en 30 s à des **valeurs normoxiques initiales**. Mais ce type de fibre n'est pas sensible qu'à la pression partielle en dioxygène du milieu intérieur ; si l'on agit de la même façon sur le **milieu ambiant** (normoxie ou hypoxie), on aboutit à des **valeurs proches d'activité électrique**, ce qui montre que ces fibres peuvent détecter également des variations de pression partielle en dioxygène dans le milieu ambiant.
  - Notons que les **conditions hypoxiques** induisent, par le biais de ces nerfs, **des centres respiratoires** et enfin des **voies nerveuses motrices**, une **hyperventilation** sensée augmenter les échanges gazeux et pallier au manque de dioxygène (**figure 8**). Pour information, l'**hyperoxie** ( $P_{O_2}$  très élevée par rapport aux valeurs normales) induit au contraire, *via* les mêmes voies nerveuses, une **hypoventilation**.



**Figure 8. Contrôle de la ventilation branchiale chez les Téléostéens : vision simplifiée**

La détection d'une **hypoxie** par les **chémorecepteurs** entraîne une **augmentation de l'activité des fibres sensibles** qui induisent une augmentation de l'activité des **fibres motrices** contrôlant les **muscles impliqués dans la ventilation**, d'où une augmentation de l'activité musculaire qui aboutit à un **accroissement de l'activité ventilatoire**. L'état de **tension des branchies** capté par les **mécanorécepteurs** renseigne les centres respiratoires sur l'activité ventilatoire et permet un **rétrocontrôle de la ventilation**.

*On ne vous demandera, à mon avis, pas de connaître cela par cœur sans document... Pour autant, un petit schéma limité aux seules conclusions issues de l'étude du document 7 serait à mon sens très apprécié par un correcteur.*

- Il existe enfin, chez les Téléostéens, des **mécanorécepteurs** branchiaux liés aux **nerfs IX et X** modulés par la **tension des lames branchiales**, elle-même liée aux **rythme et débit ventilatoires**. Ce système permet vraisemblablement l'existence d'un **rétrocontrôle de l'activité ventilatoire** (figure 8).
- Notons que la **chémosensibilité au CO<sub>2</sub>** n'est pas connue chez les Téléostéens.

### 3. Une perception interne (sanguine et céphalorachidienne) des concentrations en gaz respiratoires chez les Mammifères (+ des mécanorécepteurs pulmonaires)

- Chez les **Mammifères** (figure 9), les **chémorecepteurs** sont nécessairement **internes** : il existe des **chémorecepteurs sanguins à dioxygène** au niveau de la **croisse aortique** et des **chémorecepteurs céphalorachidiens au dioxyde de carbone** dans le système nerveux central. Des **voies nerveuses afférentes** (nerf de Cyon, nerf pneumogastrique) communiquent avec les **centres respiratoires** d'où partent des **nerfs moteurs** régulant l'activité des **muscles ventilatoires** ainsi que le **diamètre des conduits respiratoires** (dont on rappelle qu'ils comprennent des muscles lisses).
- Des **mécanorécepteurs** sensibles à la **tension des bronches, des poumons ou de la plèvre** se trouvent au niveau des conduits respiratoires.
- L'ensemble de ces voies intervient dans le **rétrocontrôle des taux sanguins de gaz respiratoires**, modulant la **ventilation**.
- Ces voies permettent aussi la **modulation du débit ventilatoire** (volume courant, fréquence) en fonction des **besoins** de l'organisme, permettant par exemple l'adaptation de l'organisme à un effort physique.
  - En cas de faible pression partielle en dioxygène (**hypoxie**) captée par les chémorecepteurs sanguins, il y a mise en place d'une **hyperventilation**.
  - En cas d'**hyperoxie** (P<sub>O<sub>2</sub></sub> excessive), on constate peu d'effets.
  - En cas de concentration élevée en **dioxyde de carbone** dans le sang (**hypercapnie**), l'acidité du sang augmente (**acidose**) ; **hypercapnie** et **acidose** sont particulièrement sensibles dans le **liquide céphalorachidien** (qui ne comprend pas de protéines à effet tampon comme dans le sang) où sont justement situés les chémorecepteurs à CO<sub>2</sub>. Hypercapnie et acidose entraînent une **hyperventilation**.

**Figure 9. Contrôle de la ventilation pulmonaire mammalienne (indispensable !)**

*Faire un super schéma de synthèse complet avec les chémorecepteurs à dioxygène, les chémorecepteurs à dioxyde de carbone, les mécanorécepteurs bronchiolaires, les poumons, les centres respiratoires, les nerfs impliqués...*

#### Conclusion partielle et transition

Le renouvellement du fluide externe par la ventilation permet d'entretenir les gradients de pression partielle en gaz respiratoires entre milieu intérieur et milieu ambiant. Dans l'eau, fluide dense, visqueux et donc difficile à mettre en

mouvement, la circulation est unidirectionnelle (Téléostéens) alors qu'elle est bidirectionnelle (Mammifères) dans l'air, fluide plus facile à déplacer. Dans tous les cas, l'activité ventilatoire est modulable grâce à des systèmes nerveux de contrôle mettant en jeu des chémorécepteurs et mécanorécepteurs. Il est à noter que la mise en mouvement du seul fluide externe ne suffit pas à entretenir des gradients de pression partielle suffisants pour expliquer l'ensemble des échanges gazeux. Le déplacement des gaz respiratoires dans le sang requiert en outre la mise en mouvement de ce fluide interne qui est alors couplée à la ventilation : comment la circulation interne participe-t-elle à l'efficacité des échanges gazeux respiratoires ?

### III. Des échanges gazeux respiratoires couplés à une circulation du milieu intérieur en lien avec les caractéristiques du milieu de vie

#### A. Un milieu intérieur mis en mouvement par une pompe (le cœur) dont l'activité est également modulable

- Chez les **Téléostéens** comme chez les **Mammifères** (figure 10), le **milieu intérieur** est endigué dans des **vaisseaux** et mis en mouvement par le **cœur**.
- Chez les **Téléostéens**, la circulation est **simple** : le sang artériel passe par les branchies où il se charge en **dioxygène** et relargue son **dioxyde de carbone** dans le milieu ambiant ; le sang hématosé va alors vers les tissus qu'il **approvisionne** en **dioxygène** et dont il **récupère** le **dioxyde de carbone**. C'est un **sang veineux appauvri en dioxygène** qui revient au cœur puis aux **branchies**.
- Chez les **Mammifères (adultes)**, la circulation est **double**. Le **cœur droit** récupère par les **veines caves** un **sang appauvri en dioxygène** (« sang veineux », terme abusif mais courant, jusque dans les documents !) qui est ensuite propulsé vers les **poumons** via les **artères pulmonaires** (c'est pourtant toujours ce qu'on appelle du « sang veineux » !). Au niveau des **poumons**, il y a **hématoxe (charge en dioxygène)** et relargage du **dioxyde de carbone** dans l'**air alvéolaire**. Le **sang hématosé** (« sang artériel ») revient par les **veines pulmonaires** dans le **cœur gauche** qui envoie, via l'**artère aorte**, le sang hématosé dans l'ensemble des **tissus** de l'organisme (circulation systématique = générale) où il y a **captation du dioxygène sanguin** et **rejet** dans le sang de **dioxyde de carbone**.

#### Figure 10. Systèmes circulatoires des Téléostéens et des Mammifères

Deux schémas rapides de chaque système circulatoire en vis-à-vis montrant bien la charge et la décharge du sang en gaz respiratoires, ainsi que le sang oxygéné/appauvri en dioxygène.

- Le **débit sanguin** est modulable, notamment via le baroréflexe : on peut noter que l'**augmentation de l'activité ventilatoire** s'accompagne d'une **augmentation de l'activité cardiaque**, ce qui laisse supposer des synergies entre les deux systèmes de contrôle et leur **coordination** (les centres cardiorégulateurs et respiratoires ont une location bulbaire semblable).  
*[Il me semble hors sujet de s'étendre davantage sur la régulation de l'activité cardiaque... mais je suis prêt à discuter ce point. Un traitement plus étayé de ce point serait peut-être davantage justifié pour les candidats qui auraient choisi de faire un III consacré aux seuls systèmes de régulation, ce qui me semble toutefois être une solution qui s'éloigne un peu du rapport avec le milieu de vie, explicitement dans le sujet]*

#### B. Un couplage entre circulation interne et ventilation assurant l'entretien de forts gradients de pression partielle entre fluide externe et milieu intérieur à l'origine de l'hématose

##### 1. Un système à contre-courant performant chez les Téléostéens palliant la faible disponibilité en dioxygène du milieu aquatique

- Le **document 6A** illustre le couplage entre **circulation du milieu intérieur** et **mise en mouvement du fluide externe** chez un **Téléostéen** selon un **système à contre-courant** (il est à mettre en relation avec le **document 6B** qui illustre un système théorique « co-courant » que l'on ne rencontre que chez les non Vertébrés). On constate que les deux fluides circulent, au niveau des **lamelles branchiales**, dans deux **sens opposés**. Le sang veineux arrivant aux **branchies** se trouve au contact de **l'eau la moins oxygénée** ( $P_{O_2}$  11,5 kPa) mais la  **$P_{O_2}$  du fluide externe est tout de même supérieure à celle du sang** ( $P_{O_2}$  11,5 kPa), ce qui permet le passage selon des **pressions partielles décroissantes** du dioxygène depuis le milieu ambiant vers le milieu intérieur. Le sang repartant des branchies est **chargé en dioxygène** à 17,8 kPa ; cette pression partielle reste toutefois **inférieure à celle du fluide externe** arrivant au contact des branchies ( $P_{O_2}$  11,5 kPa), ce qui permet même là de **terminer la charge du sang en dioxygène**. Ainsi, **tout au long de la surface d'échanges respiratoires, le gradient de pression partielle en dioxygène permet l'hématose du sang**, y compris pour de **faibles  $P_{O_2}$  externes** couplées aux **faibles  $P_{O_2}$  du sang veineux** arrivant. Au final, l'hématose du sang a permis de faire augmenter la  $P_{O_2}$  du sang de **13,6 kPa**. Si le fluide externe et le milieu intérieur allaient dans le même sens (**système co-courant**) (**document 6B**), le **sang veineux** appauvri en dioxygène se retrouverait au contact de **l'eau la plus oxygénée**, ce qui serait propice à son hématoxe, mais rapidement les **pressions partielles des deux milieux convergeraient** vers une valeur médiane, ce qui impliquerait une **hématose finale bien moins importante** que dans le cas du système à contre-courant.
- Malgré les **faibles pressions partielles en dioxygène** du milieu aquatique, les **Téléostéens** parviennent donc à récupérer une **grande partie du dioxygène dissous** grâce au système à **contre-courant**.



## 2. Un système moins performant à renouvellement des deux milieux chez les Mammifères en lien avec la forte disponibilité en dioxygène du milieu aérien

- Le **document 6C** permet de comprendre le couplage entre circulation du milieu intérieur et mise en mouvement du fluide externe chez un Mammifère selon un système dit à **renouvellement des deux milieux**. On constate qu'entre l'inspiration et l'expiration, la pression partielle en dioxygène de l'air pulmonaire ne varie que de 3 kPa (20 à l'inspiration contre 17 à l'expiration). L'air alvéolaire présente une pression partielle en dioxygène stabilisée par le renouvellement du milieu à environ 13 kPa. Le sang appauvri en dioxygène arrive avec une pression partielle en dioxygène d'environ 5 kPa et repart des alvéoles à 12 kPa grâce à la diffusion du dioxygène rendue possible par le différentiel de  $P_{O_2}$  en faveur du sang. L'hématose permet donc d'augmenter la  $P_{O_2}$  du sang de 7 kPa, ce qui est **moindre par rapport aux branchies de Téléostéens**, malgré la bien plus forte disponibilité du dioxygène dans l'air. Cela est compensé par le fait que la **surface alvéolaire** chez les Mammifères est **proportionnellement bien plus importante** que la **surface lamellaire branchiale**.

### C. Un couplage de la respiration avec la circulation rendu particulièrement efficace grâce à des pigments respiratoires sanguins intracellulaires : les hémoglobines

#### 1. Une protéine quaternaire indispensable aux échanges gazeux respiratoires quel que soit le milieu de vie

- En l'absence d'hémoglobine, seuls 3 % du dioxygène effectivement capté par le sang humain au niveau des alvéoles serait capté (chiffres inconnus pour les Téléostéens mais nécessairement moindre, vu les  $P_{O_2}$  dont il est question dans le milieu aquatique), ce qui montre le caractère absolument indispensable de ce pigment. Que ce soit chez les **Téléostéens** ou chez les **Mammifères**, l'hémoglobine est une **protéine de structure quaternaire** constitué de **deux chaînes alpha** et **deux chaînes bêta** chacune reliée à un groupement **prosthétique ferreux** qu'on appelle **hème** et qui a la capacité de fixer le **dioxygène**. Chez tous les Vertébrés, ce pigment est **cellularisé** : il se trouve dans les **érythrocytes**<sup>6</sup> (= globules rouges).

#### Figure 11. Organisation de l'hémoglobine et modalités de fixation du dioxygène

*Organisation de l'Hb (quatre chaînes...), organisation de l'hème, formes tendue / relâchée.*

#### 2. Un fonctionnement allostérique assurant une efficace captation du dioxygène au niveau des échangeurs respiratoires et un efficace relargage de ce dioxygène au niveau des tissus

- L'hémoglobine a un **fonctionnement allostérique** : la fixation d'une molécule de dioxygène sur un site de fixation induit un changement de conformation des trois autres protomères de la protéine dont l'affinité pour le dioxygène augmente, ce qui facilite la **fixation du dioxygène** sur ces autres sous-unités ; inversement, la dissociation du dioxygène d'une sous-unité entraîne un **changement de conformation** des autres sous-unités dont l'affinité pour le dioxygène est alors diminuée et la dissociation de ce gaz facilitée. L'**affinité** de l'hémoglobine est par ailleurs liée à la **pression partielle en dioxygène** (**figure 12**) : les fortes pressions partielles favorisent la **fixation** (cas des **échangeurs respiratoires**) et les faibles pressions partielles favorisent la **dissociation** (cas des **tissus**), ce qui assure le transport efficace des gaz respiratoires jusqu'aux cellules.
- Les hémoglobines de **Téléostéens** et de **Mammifères** n'ont pas la même **affinité** pour le dioxygène, en lien avec les différents **milieux de vie** (valeurs données dans la **figure 12**).

#### Figure 12. Courbe de saturation en dioxygène de l'hémoglobine des Vertébrés

*Bien noter où sont les  $P_{O_2}$  tissulaires et les  $P_{O_2}$  des échangeurs respiratoires (valeurs appréciées, mais connaissez-vous des valeurs pour les Téléostéens ?).*

*Homme :  $P_{O_2}$  tissulaire 2,6-5,2 kPa,  $P_{O_2}$  poumons env. 13 kPa*

*Truite :  $P_{O_2}$  tissulaire 200 Pa,  $P_{O_2}$  branchies 300 Pa*

#### 3. Une participation au transport du dioxyde de carbone, par ailleurs majoritairement transporté sous forme dissoute ou ionisée

- Le **dioxyde de carbone** est essentiellement transporté par le **plasma sanguin**, soit sous forme **dissoute** (7 à 10 %), soit sous forme **ionique  $HCO_3^-$**  (60 à 70 %). Notons que la production d'ions hydrogénocarbonate **acidifie** le sang. Le reste est transporté par les hématies, le  $CO_2$  pouvant se fixer aux hémoglobines laissées vacantes par le dioxygène, sans que cela ne modifie toutefois la conformation de la protéine (fonctionnement à allure « michaelienne » = cinétique classique de saturation en fonction de la  $P_{CO_2}$ ). La **carbhémoglobine** et la d'autres protéines sanguines liées au  $CO_2$  (**formes carbaminées**) transporteraient environ 20 % du dioxygène.

#### 4. Une affinité pour l' $O_2$ (ou le $CO_2$ ) modulable par les conditions physico-chimiques du plasma

- L'activité de l'hémoglobine peut être modulée par
  - La température (affinité diminuée par l'augmentation de température)
  - Le pH

<sup>6</sup> Pour information, les érythrocytes des Vertébrés sont des cellules nucléées, à l'exception des érythrocytes mammaliens qui sont dépourvus de noyau (et qu'on appelle souvent hématies).

- Chez les Mammifères = **effet Bohr** (affinité pour le dioxygène de l'Hb diminuée par la baisse de pH souvent due à l'acidification) + **effet Haldane** (affinité de l'Hb pour le dioxyde de carbone augmentée par l'acidification). Ces mécanismes permettent de favoriser le transport de dioxyde de carbone quand sa concentration augmente (puisque l'acidité du sang est directement liée à la quantité d' $\text{HCO}_3^-$ , elle-même liée à la quantité de  $\text{CO}_2$ ).
- Chez les Téléostéens = **effet Root** : affinité pour le dioxygène de l'Hb ET palier de saturation en dioxygène diminués par la baisse de pH. Cette propriété permet par exemple, par une gestion contrôlée de l'acidité du sang au niveau de la vessie gazeuse, d'en assurer le gonflement ou le dégonflement par sécrétion de dioxygène.  
+ léger **effet Haldane** aussi favorisant la prise en charge du  $\text{CO}_2$

Figure 13 ? Courbes illustrant ces aspects possibles...

### Conclusion partielle

*L'entretien des gradients de pression partielles en dioxygène et dioxyde de carbone entre fluide externe et milieu intérieur est permis chez les Vertébrés par une mise en circulation corrélée, modulable et coordonnée des deux fluides. Le système à contre-courant des Téléostéens assure une captation plus importante du dioxygène que le système à renouvellement des deux milieux des Mammifères en lien avec la plus faible disponibilité en dioxygène du milieu aquatique par rapport au milieu aérien. Dans tous les cas, l'essentiel du dioxygène et une partie du dioxyde de carbone sont pris en charge au niveau sanguin par l'hémoglobine dont l'affinité pour le dioxygène dépend du milieu de vie et de la taille de l'animal, pouvant en outre varier en fonction des conditions physico-chimiques du plasma (pH notamment).*

### Conclusion générale<sup>7</sup>

*En milieu aquatique comme en milieu aérien, les Vertébrés réalisent leurs échanges gazeux respiratoires au moyen de surfaces d'échanges de taille importante et d'épaisseur fine, invaginées en milieu aérien (Mammifères), ce qui permet de protéger de la dessiccation, et évaginées en milieu aquatique (Téléostéens), ce qui permet de mettre à profit la portance du milieu. Les gradients de pression partielle sont maintenus grâce à un renouvellement des fluides externe et interne : la mise en mouvement du premier est unidirectionnelle (Téléostéens) dans l'eau, difficile à mettre en mouvement, et bidirectionnelle (Mammifères) dans l'air, moins dense et moins visqueux. Le couplage de la fonction respiratoire avec la mise en mouvement du milieu intérieur est permis par le système cardiovasculaire et l'efficacité du transport sanguin des gaz (notamment le dioxygène) est accrue par la présence d'hémoglobine dans les globules rouges. On notera l'importance du système de couplage ventilation-circulation interne à contre-courant chez les Téléostéens, adapté à la captation de dioxygène pour de faibles  $P_{\text{O}_2}$  typiques du milieu aquatique, plus performant que le système à renouvellement des deux milieux utilisé par les Mammifères en milieu aérien*

#### Schéma-bilan s'inspirant par exemple de la diapositive 15 de mon cours possible

*Le sujet invitait à se limiter aux seuls Mammifères terrestres mais il existe des Mammifères aquatiques (Pinnipèdes, Cétacés...) capables de rester en apnée lors de plongées pendant un temps important (70 min pour le Phoque de Weddel par exemple) tout en conservant une respiration aérienne : diverses adaptations permettent alors par exemple de limiter la consommation de dioxygène en plongée (redirection du flux sanguin et approvisionnement des seuls organes vitaux, diminution du rythme cardiaque...) ou encore de concentrer le dioxygène dans l'organisme (hémoglobines plus efficaces qu'en milieu terrestre, rétention d'hématies chargées en dioxygène au niveau de la rate...).*

Plein d'ouvertures possibles : végétaux (respiration, stomates...), autres systèmes à contre-courant, respiration placentaire (peut aussi faire partie du sujet, avec super système à contre-courant), trachées des insectes, poumons des oiseaux, Dipneustes...

<sup>7</sup> Il est toujours difficile de faire un vrai « bilan » avec un sujet comparatif, c'est-à-dire une vraie réponse au problème qui ne soit pas juste un résumé de la copie (et encore moins une redite du plan). Je n'estime pas être parvenu à un résultat génial, je suis preneur de tout autre solution pour conclure.