

# **Chp 3**

## **Les échanges gazeux**

# **I – objectif de la respiration**

**Au niveau de l'organisme:**

**Échange gazeux par diffusion de  $O_2$  et de  $CO_2$  entre un organisme et son environnement**

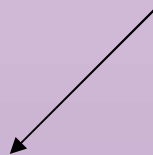
**Animaux = aérobie**

**besoin de  $O_2$**

- ↳ Alimentation des cellules en  $O_2$**
- ↳ Élimination du  $CO_2$  issu de la respiration cellulaire**

**Nécessaire aux activités**

**métaboliques**



**production d'énergie**

# **Cependant**

**Pas de mécanismes actifs de transport des gaz**

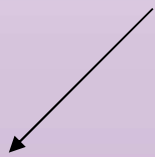


**Intérieur ↔ Extérieur**

**A l'intérieur: souvent**

**Transport sous forme dissoute**

 **Milieu liquide**



**Parfois pigment : augmentation de la charge en oxygène**

# Milieu extérieur

aérien

aquatique

Concentration en  $O_2$

élevée

faible

diffusion

rapide

lente

Densité/viscosité

faible

élevée

Masse à déplacer pour 1 l d'  $O_2$

6g

143kg

Disponibilité de l'  $O_2$

facile

difficile

**Mais**

**aérien**

**aquatique**

**Diffusion du CO<sub>2</sub>**

**faible**

**élevée**

**De plus**

**Élimination du CO<sub>2</sub>**

**+ facile**

**HCO<sub>3</sub>**

**milieu**

**aérien**

**milieu**

**aquatique**

**Favorable pour  
l'oxygénation**

**Favorable pour  
l'élimination  
du CO<sub>2</sub>**

# **Problème de la respiration aérienne:**

**- faible humidité**

 **déshydratation**

**- températures + variables**

**- faible portance**

## **Passage vie aquatique**

 **vie terrestre**

 **Adaptations**

## **II – absence d'appareil d'échange gazeux**

**organismes simples**

**peu épais**

**Diffusion des gaz respiratoires à travers les téguments unistratifiés**

**Pas de cellules spécialisées**

**Songaires**

**Cnidaires**

**Organismes  
aquatiques**



**circulation d'eau**



**Apport de particules alimentaires  
et de O<sub>2</sub>**

**Evacuation des déchets du  
métabolisme et du CO<sub>2</sub>**

**Pas d'appareil respiratoire**

**spécialisé**

 **triploblastiques acœlomates**

**Métabolisme peu actif**

**\* Lophotrochozoaires:**

**Plathelminthes**

**\* Ecdyzozoaires:**

**Némathelminthes**



**Malgré l'augmentation de volume  
liée à l'apparition du mésoderme**

**Passage direct dans le parenchyme**



# Souvent parasites : milieu aqueux

↳ **facilite les échanges gazeux  
(évite la déshydratation)**

**milieu pauvre en O<sub>2</sub>/air**



**Surface élevée/volume**

**grande taille** .....> **foliacée**

**si circulaire** .....> **petite  
taille**



### **III- les triploblastiques coelomates**

**épaississement du corps**

↳ **division des fonctions  
physiologiques**

**accroissement de la taille :**

↳ **nécessité d'appareil  
spécialisé dans les échanges gazeux**

**Appareil respiratoire**

→ **augmentation des  
prélèvements en  $O_2$**

→ **élimination des déchets  
 $CO_2$**

**Associé à un système de transport  
des gaz : appareil circulatoire**

↳ **Appareil respiratoire richement  
vascularisé**

**Appareil respiratoire :**

**Structure spécialisée dans les échanges gazeux entre le milieu intérieur de transport et le milieu extérieur**

**Parfois : Tégument unicellulaire non spécialisé sans protection**

**Zone de l'oxygénation du sang :**

**hématose**



**Appareil respiratoire :**

**Structure spécialisée dans les échanges gazeux entre le milieu intérieur de transport et le milieu extérieur**

**Parfois : Tégument unicellulaire non spécialisé sans protection**

**Zone de l'oxygénation du sang :**

**hématose**



**petite taille -----> régression de  
l'appareil respiratoire**

**Respiration cutanée suffisante**

**↳ Forte vascularisation des  
téguments externes**



## **A) Les annélides**

**Présence de l'appareil respiratoires variables selon la taille et le mode de vie**

**\* Organismes terrestres :  
respiration trans-tégumentaires  
circulation de surface  
importante**

**\* Organismes aquatiques  
présence de branchies**

**Expansions filiformes ou  
lamelleuses**

**Développement des parapodes :  
annélides polychètes**

**Modifiés en panache**

**associés à la capture des  
particules alimentaires**

**Annélides sédentaires:**



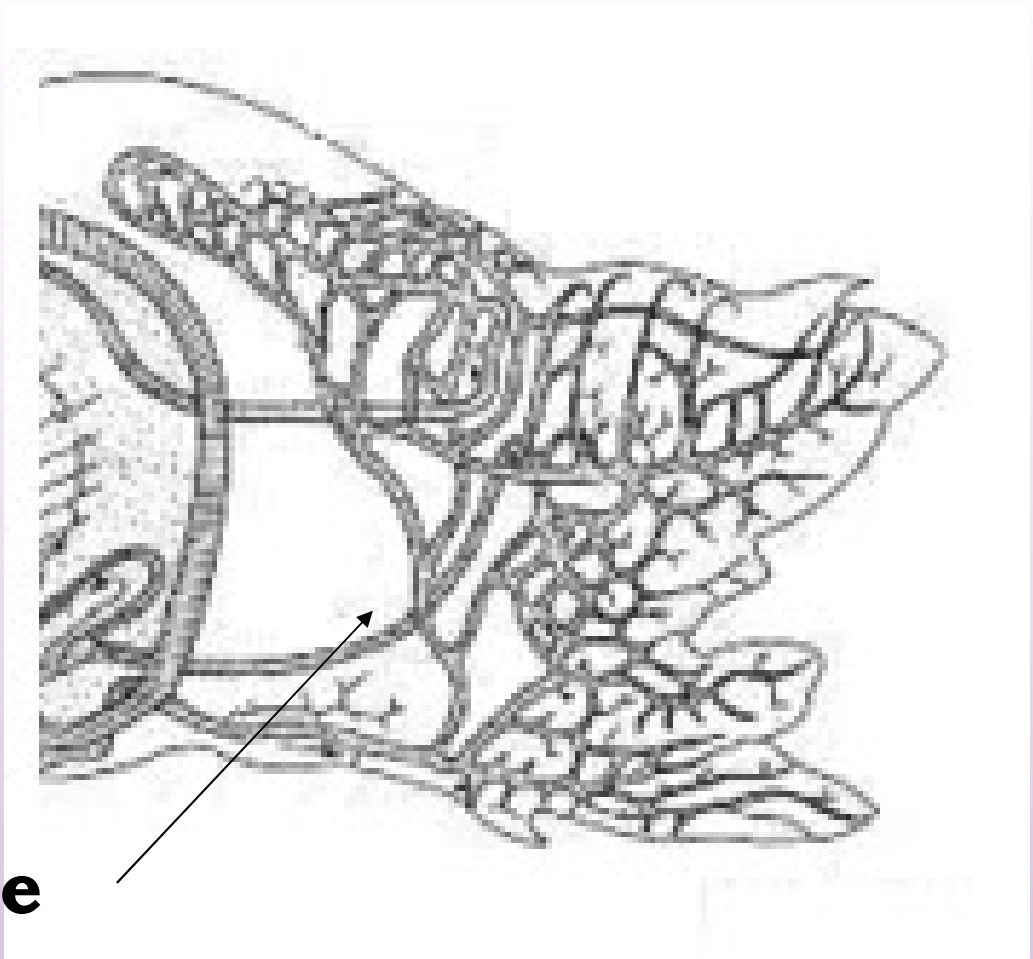
***Sabella pavonina***

**Circulation d'eau : courant externe**

**Renouvellement du milieu autour  
du panache**

**Associée aux organes de déplacement:**

**Annélides errantes**



**Parapode**

**richement vascularisé**

**Mouvement du corps**

**renouvellement de l'eau au <sup>16</sup>  
niveau des parapodes**



## **B) Les mollusques**

**Mise en place de structures  
spécifiques : les branchies**

**épithélium cilié : mouvements  
d'eau**

**Archétype : 2 paires de branchies  
bipectinées = cténidies**

**2 rangées d'expansions disposées  
en peigne dans la cavité palléale  
vers l'arrière**

**Réduction et modification selon les  
groupes**

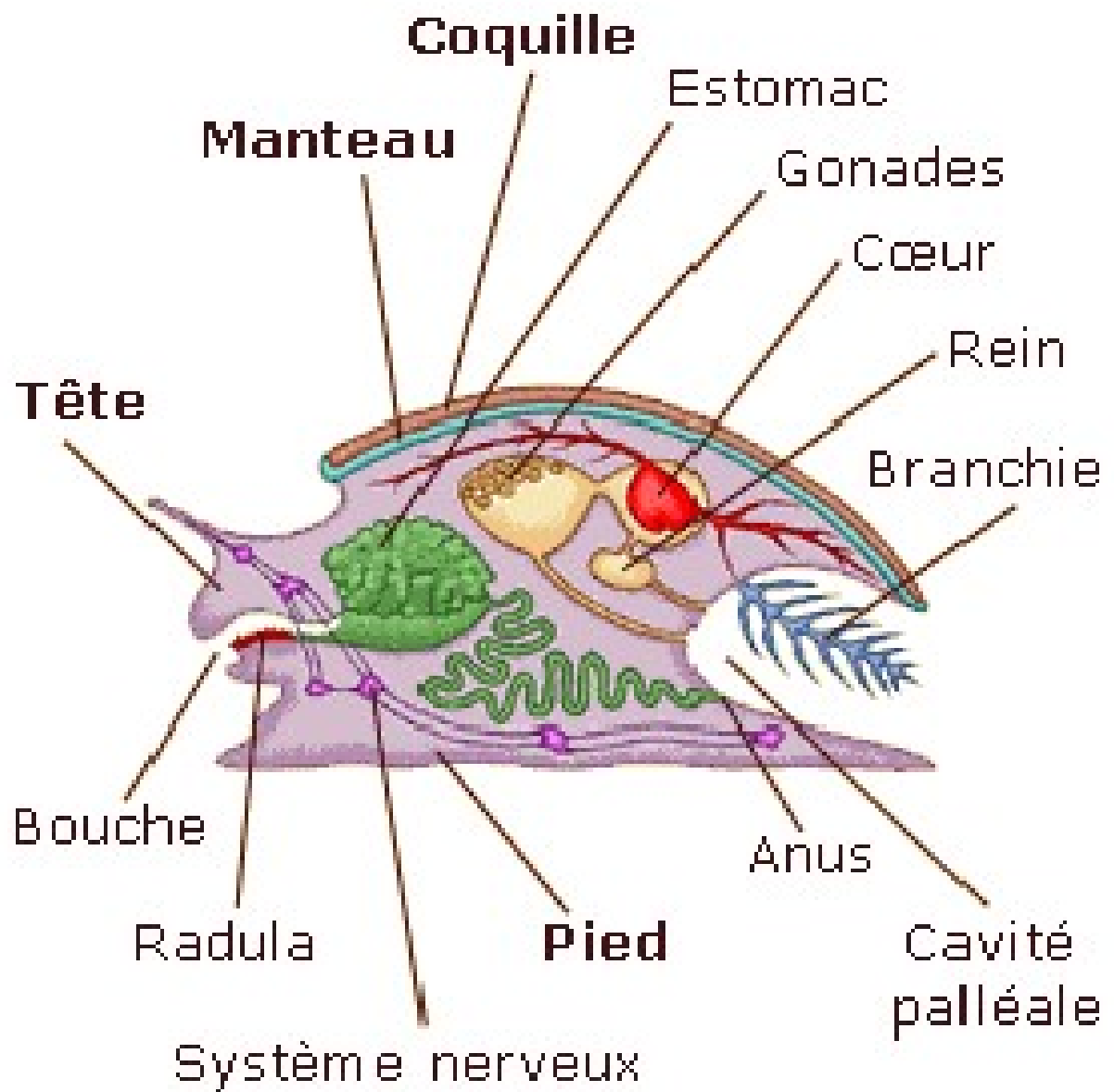
**terrestres**



**réduction**

**aquatiques**

**diversité selon  
le mode de vie**



# 1) gastéropodes terrestres

**Pas de développement branchiale**

**Mise en place d'une cavité**

**respiratoire en région dorsale**

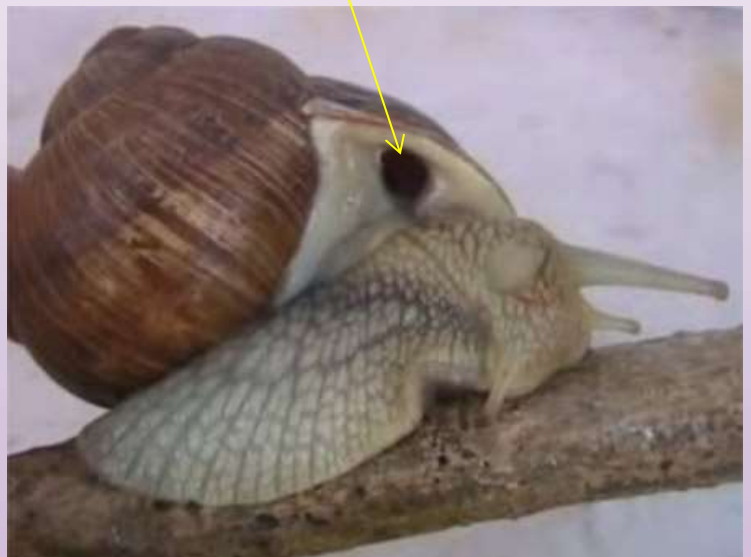
**Développement indépendant de la  
cavité palléale qui régresse**

**= poumon**

**Toit richement vascularisé**

**Ouverture par le pneumostome**

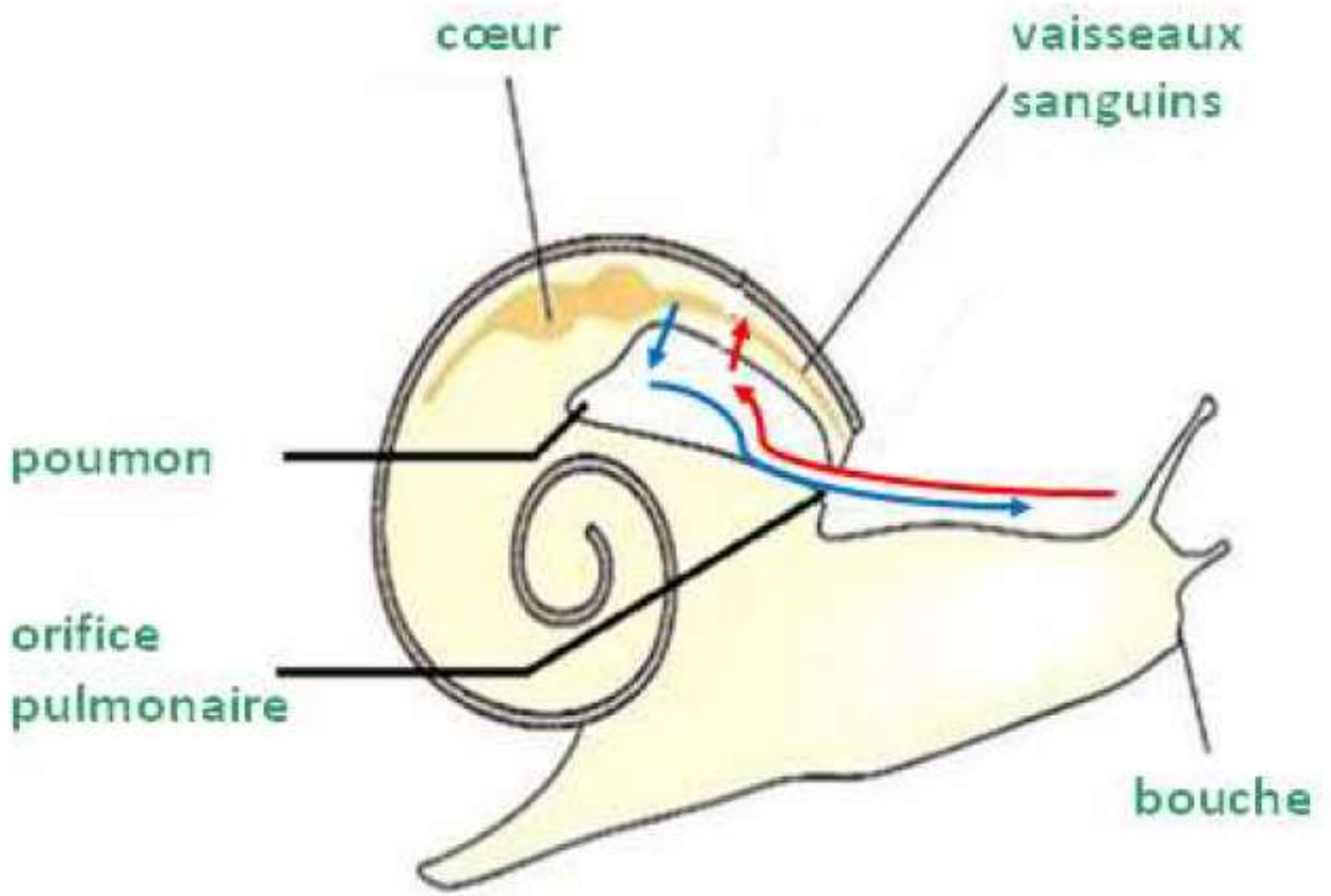
**Ex : escargot**





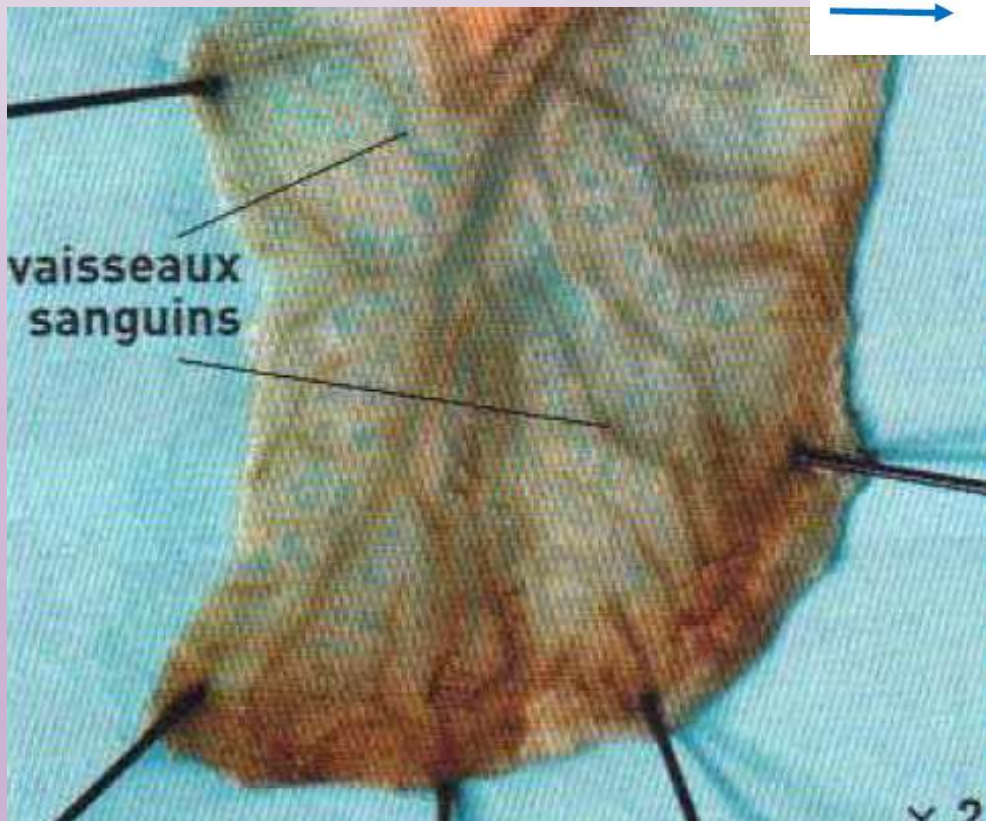
**Organismes parfois dépourvus de  
coquille**

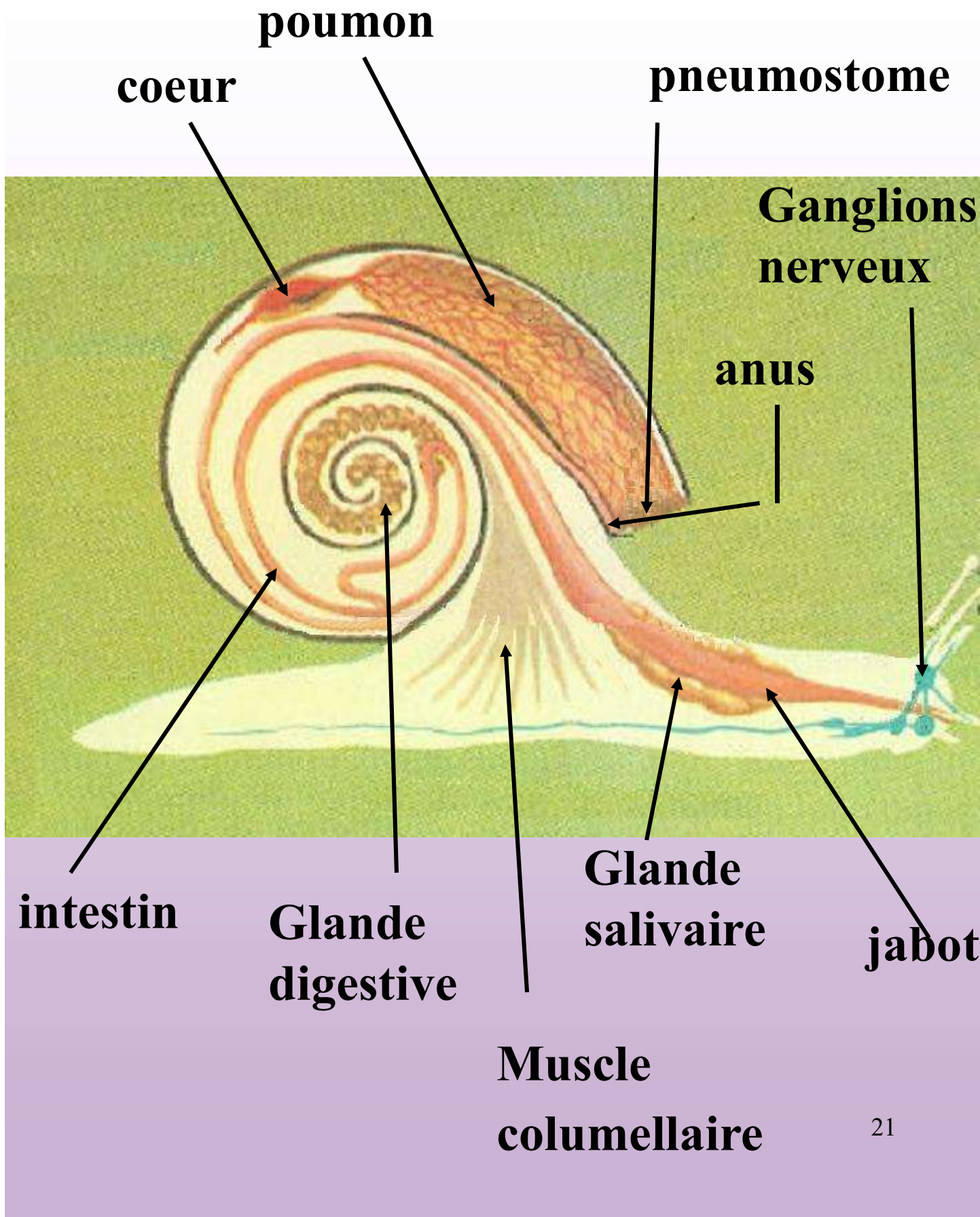
**limace**





 Trajet du dioxygène  
 Trajet du dioxyde de carbone





## **2) Mollusques aquatiques**

**Présence de branchies +/-  
développées selon le mode de vie**



**Critère de classification  
systématique**

**a) Les gastéropodes prosobranches  
proche de l'archétype  
+ torsion**



**Branchies vers l'avant**

**Régression des branchies**

**Les plus primitifs : 1 paire de  
branchies**

**Les plus évolués : 1 branchie**

## **b) Les gastéropodes**

**opisthobranches**

**détorsion secondaire**

↳ **cavité palléale vers l'arrière  
très ouverte**

**1 seule branchie**

↳ **Forme non primitive**

**Régression de la coquille**

**ex : aplysie**



## **disparition de la coquille**

↳ **régression de la cavité palléale**

↳ **branchies visibles**

**= excroissances ramifiées en  
position dorsale**

## **nudibranches**





## **c) Les bivalves**

**= lamellibranches**

- ↳ 1 paire de branchies en lamelles**
- \* Dans la cavité palléale**
  - limitée par les lobes du manteau**
- \* Fixée dorsalement de chaque côté de la masse viscérale et du pied**

**\* Formes différentes selon les groupes**



**Fondement de la systématique**

**Primitifs :**

- petites**
- suspendues en arrière**

**Evolution**

**développement en longueur  
et/ou en épaisseur**

## **Protobranches :**

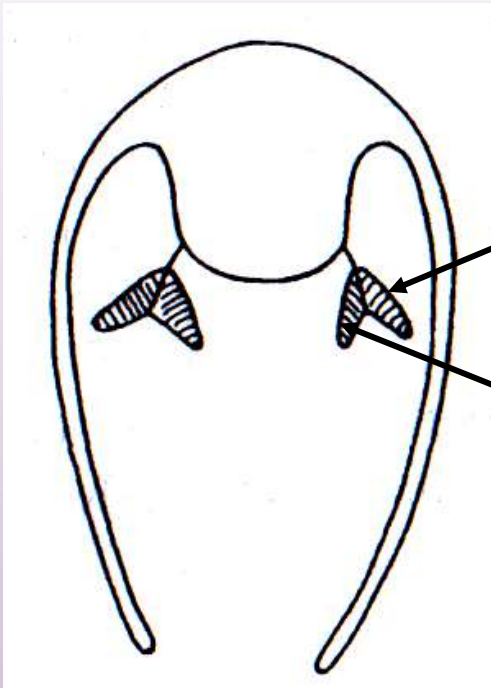
**\* branchies simples :**

**2 filaments ciliés**

**- externe**

**- interne**

**\* insertion en arrière de la cavité palléale**



**Filament externe**

**Filament interne**

**Ex : Nucula**

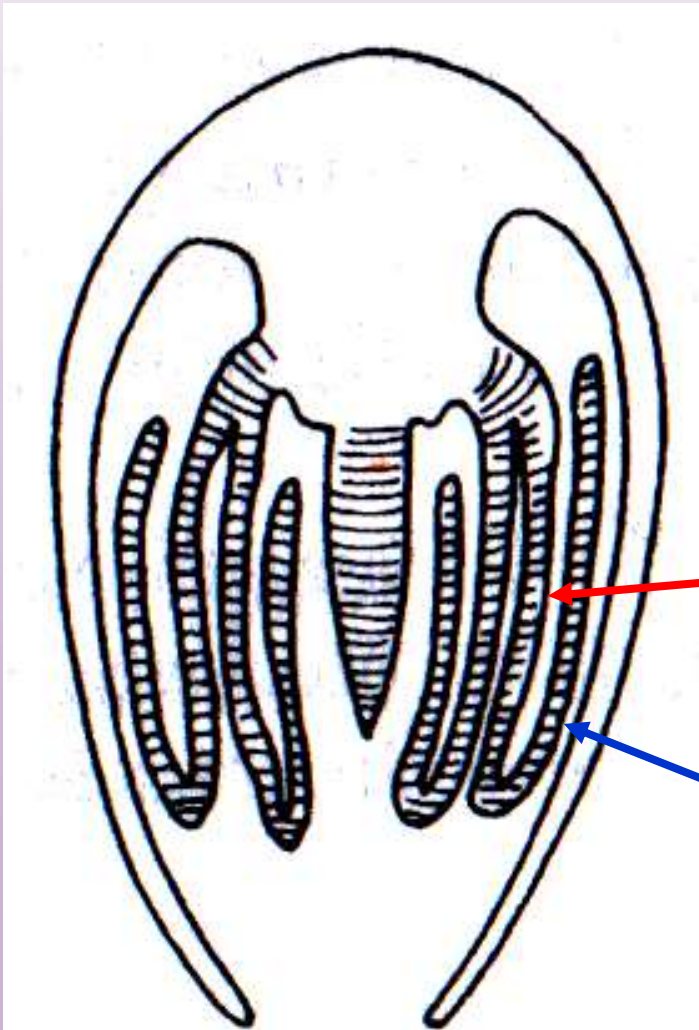


## **Autres lamellibranches:**

**branchies soudées sur toute la longueur** .....→ **rachis**

**\* branchies doubles : 2 filaments avec chacun:**

- **branche directe ou descendante**
- **branche indirecte ou ascendante**

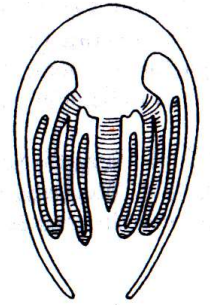


**branche directe**

**branche indirecte**

# \* Filibranche: pas de jonction

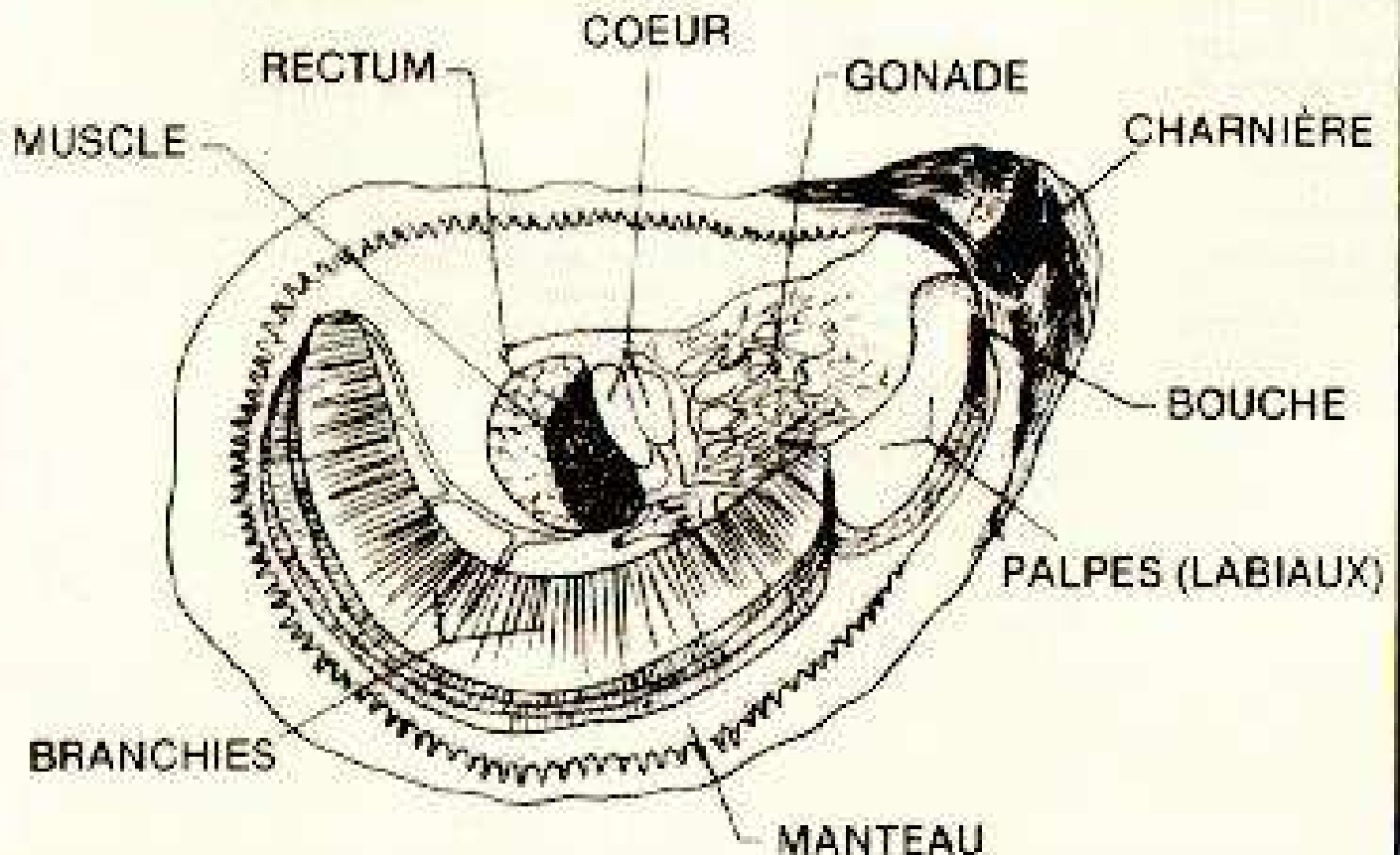
- entre les branches
- avec le manteau



**Ex : Mytilidae**



**Ostreidae**



## \* **Eulamelibranches :**

### **branches ascendantes**

#### **extrémités soudées**

- **au manteau : feuillet externe**
- **au pied : feuillet interne**

#### ↳ **Division de la cavité palléale**

- **compartiment ventral**
- **compartiment dorsal**

#### ↳ **grille**

- ↳ **filtration de l'eau**

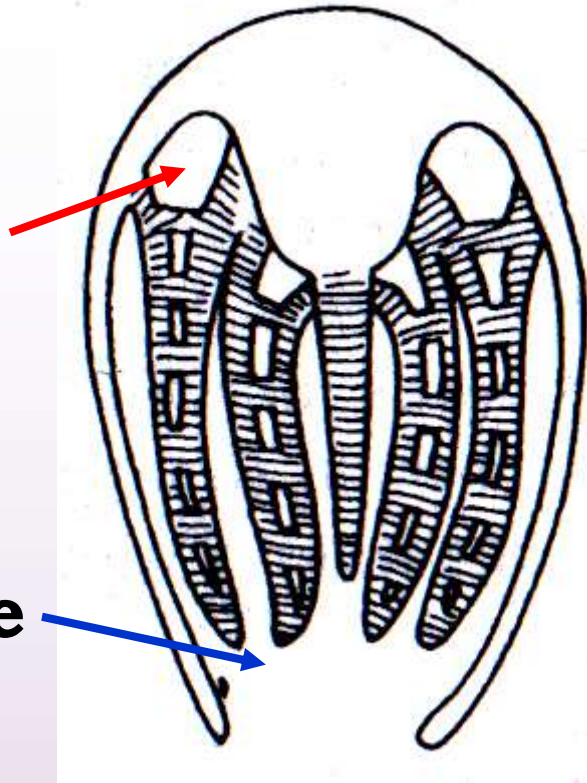
### **circulation**

#### ↳ **battements ciliaires**

- **branchiaux**
- **du manteau**

**\* Eulamellibranches :**

**région dorsale**



**région ventrale**

**entrée de l'eau dans la cavité  
palléale**

**région ventrale**

- **entrebâillement des valves**
- **siphon inhalant**

**passage en région dorsale**

**filtration à travers la**

**grille branchiale**

## \* Eulamellibranches :

### ↳ *Corbicularia fluminea*



### ↳ *Tridacna maxima*



**\* Évacuation de l'eau de la cavité palléale**

**région postéro-dorsale**

**polarisation du circuit d'eau**

**Parfois : sutures locales des bords  
du manteau**

**orifice exhalant postéro-dorsal**

**Ex : *Mytilus edulis***





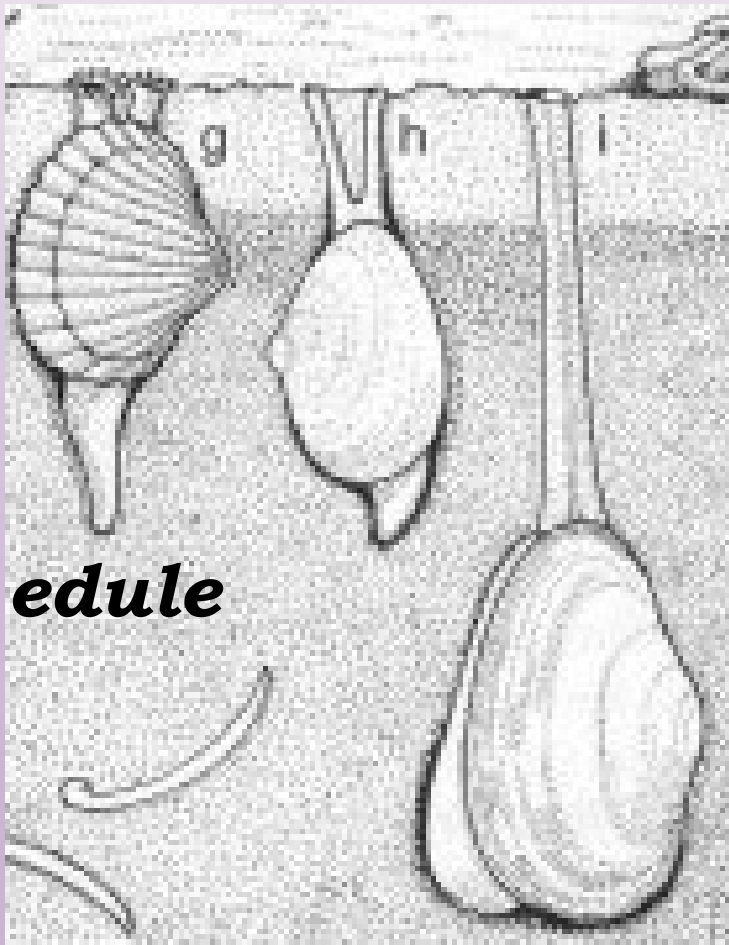
**Orifice exhalant prolongé d'une  
expansion tubulaire du manteau  
= siphon**

**Siphons inhalant + exhalant**

**\* bien développés**

**les espèces de sédiments en  
meubles**

***S. plana***

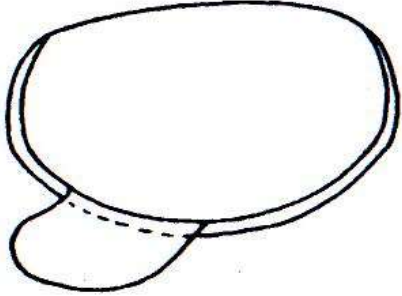


***C. edule***

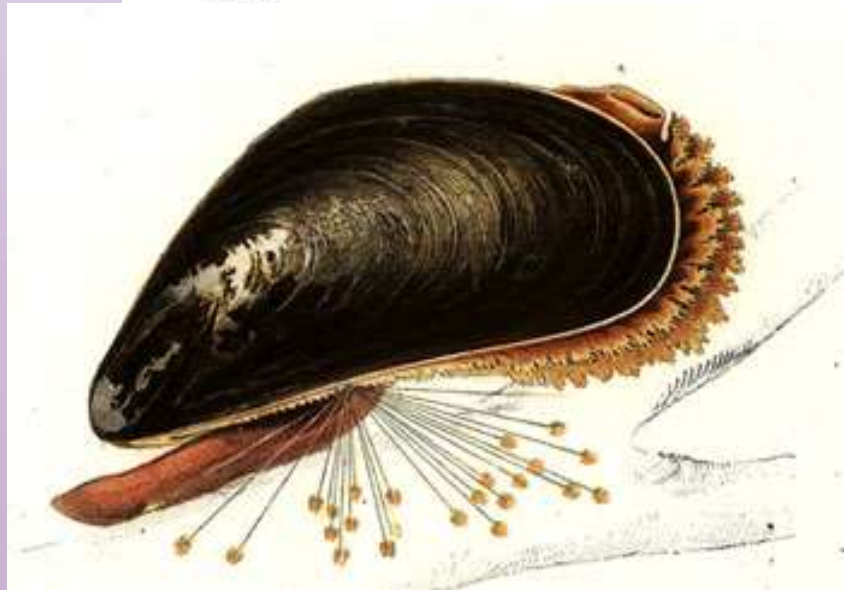
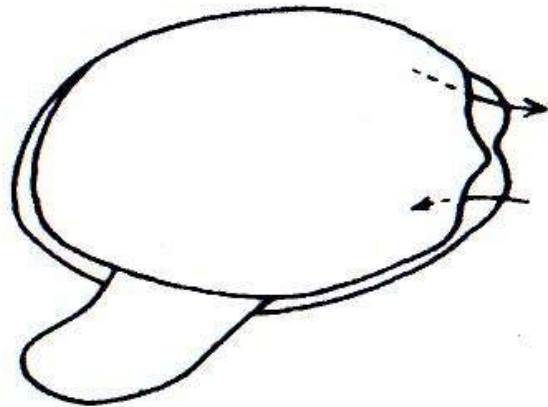
***M. arenaria***

# Siphons inhalant + exhalant

\* Absent : *Pecten maximus*

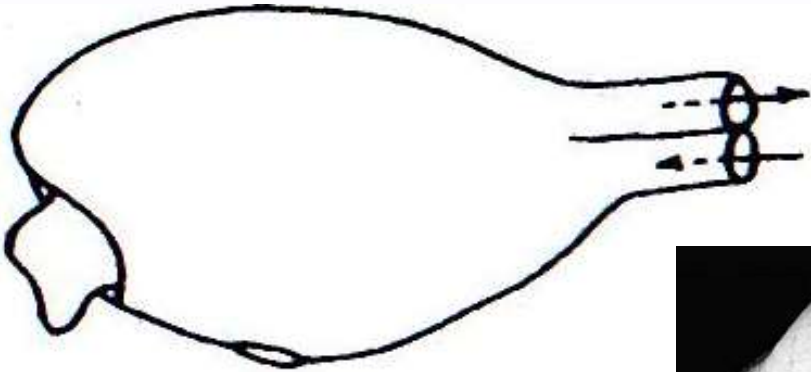


\* Peu développés :  
*Mytilus edulis*

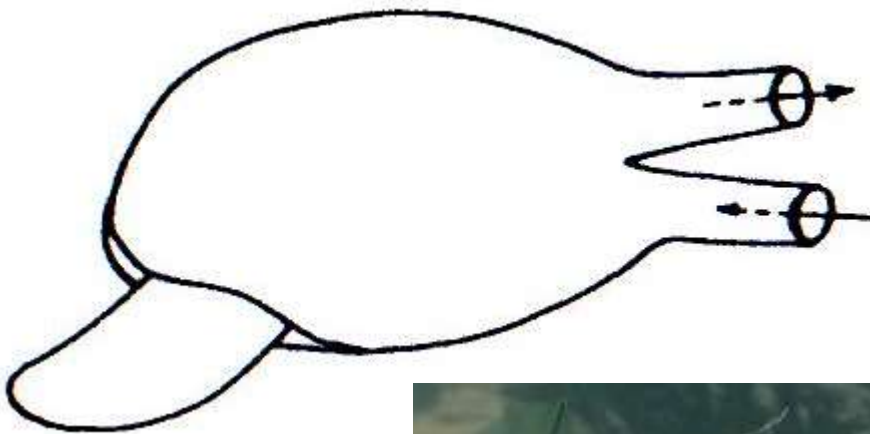


# Siphons inhalant + exhalant

\* Soudés



\* séparés



**\* Septibranches : branchies simplifiées**

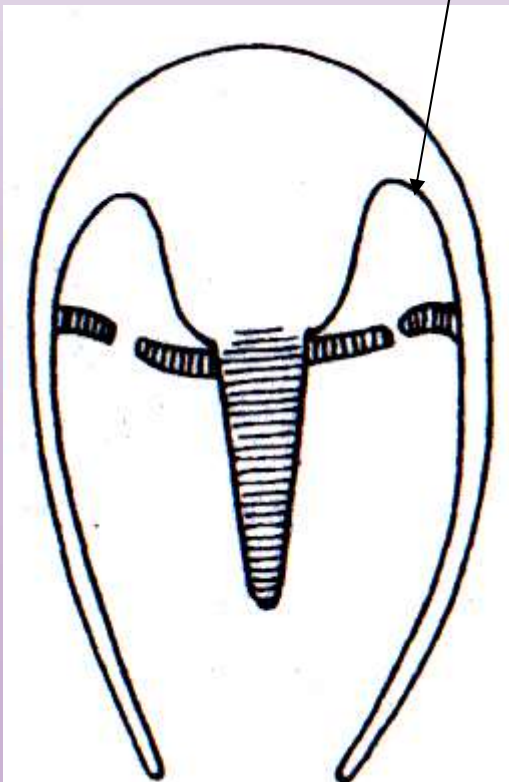
↳ **septum transversal entre le pied et le manteau**

- **structure musculaire**
- **orifice unique**

**Séparation dorso-ventrale maximale**

**hématose : zone dorsale du manteau**

**richement vascularisée**



*Poromya granulata*

## **C – les arthropodes**

**\* colonisation du milieu terrestre**

**\* maintient en milieu aquatique**



**diversité des appareils  
respiratoires**

**De plus :**

**- cycle de développement mixte  
terrestre/ aquatique**

**- organismes vivant dans la  
zone de balancement des marées**

# 1) organismes aquatiques

**respiration branchiale**

↳ **efficace pour capter le O<sub>2</sub>  
en faible pression dans l'eau**

**= expansions très fines du  
tégument**

**augmente la surface d'échange**

**4 critères**

- **relation directe**

**surface/consommation de O<sub>2</sub>**

- **barrière de faible épaisseur**

- **mouvements d'eau autour du**

**tégument**  $\implies$  **ventilation**

- **circulation sanguine**

$\implies$  **transport de O<sub>2</sub>**

# Exemple des crustacés

**cuticule épaisse**

↳ **empêche les échanges gazeux**

**Exception :**

**petite taille : cuticule mince**

**respiration transcutanée**

**ex : zooplancton**



# Cuticule

↳ **pas de cils**

↳ **pas de mouvements d'eau  
par battements ciliaires**

**Surface spécialisée : branchies  
internalisation**

**cavité branchiale**

↳ **protection de tissus fragiles**

**Importance des appendices**

↳ **modification**

↳ **échanges gazeux**



# a ) Les appendices des crustacés

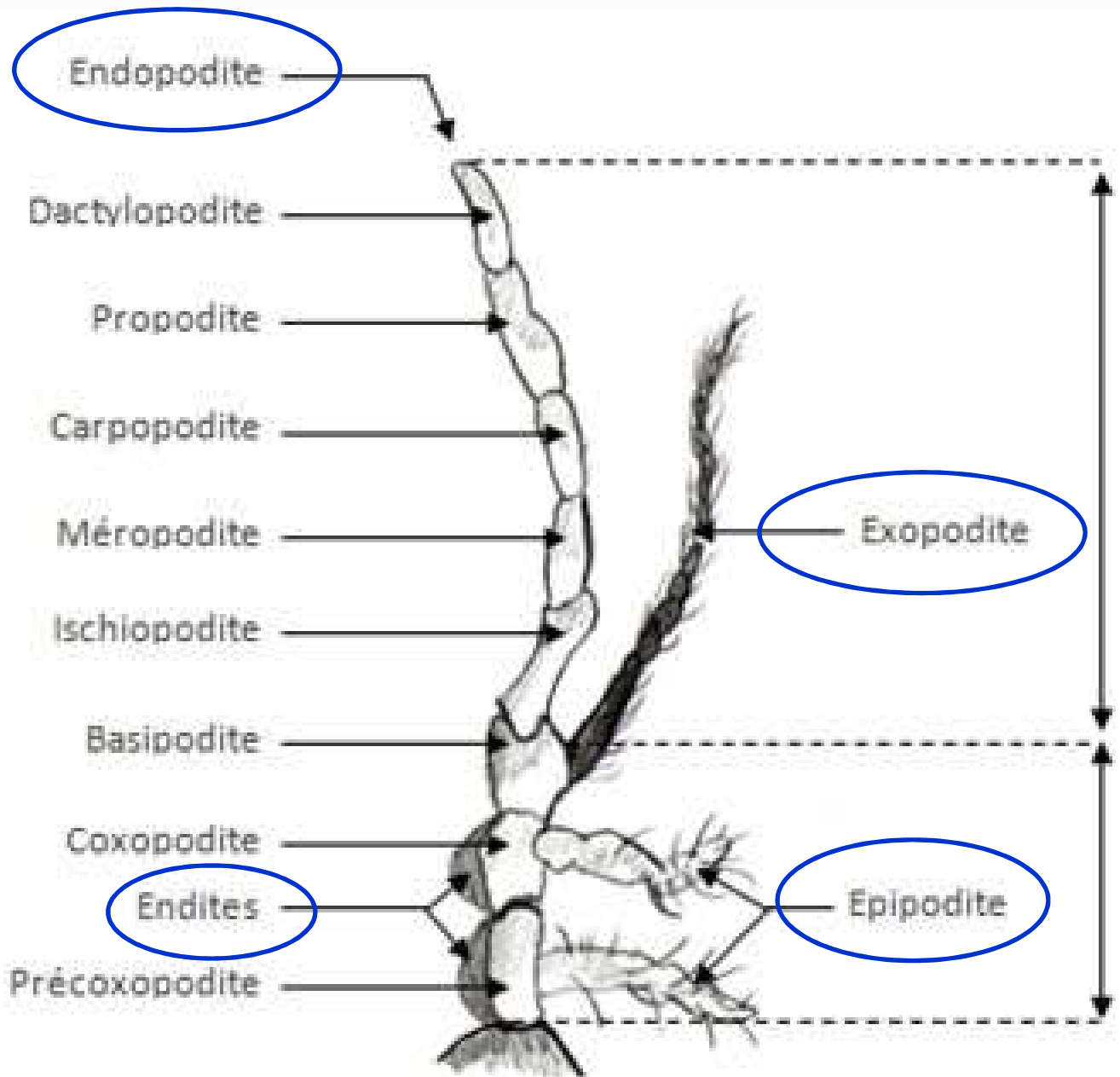


Schéma d'un appendice biramé

## **b ) 3 types de respiration:**

### **\* respiration palléale**

**Animaux enfermés dans une cavité**

**replis tégumentaire latéraux**

**↔ manteau des mollusques**

**Hématose : face interne du**

**manteau**

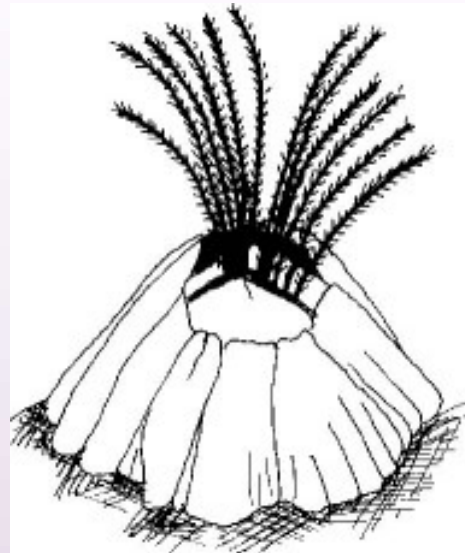
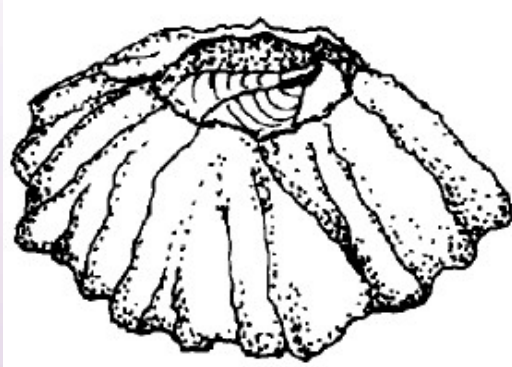
**richement vascularisé**

**rôle de branchie**

## **2 groupes de crustacés**

**- Animaux fixés :**

**cirripèdes**



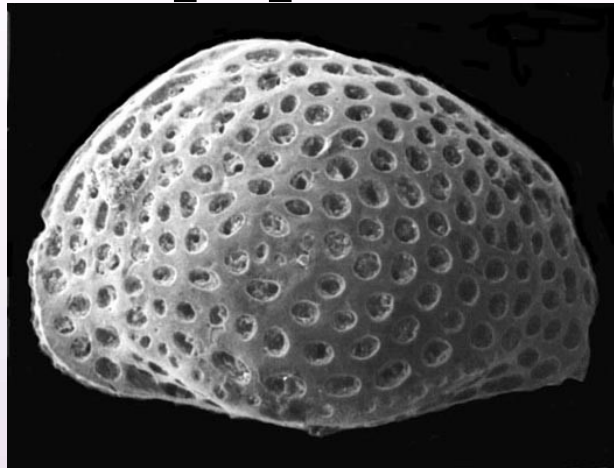
**Ventilation : mouvements  
thoraciques de va et vient**

**Echanges gazeux associés à la prise  
de nourriture**

**- crustacés primitifs :**

**ostracodes**

**Organismes microscopiques  
du plancton**



**Vascularisation du tégument de la  
face interne de la carapace**

↳ **branchie**



**Ventilation assurée par les  
exopodites de la Mx1**

**\* respiration branchiale**

**avec plus ou moins de protection**

**ex : amphipodes**

↳ **pas de protection**

**différenciation des épipodites**

**des pléopodes**

**Ventilation = mouvement des  
appendices**



**Ex : malacostracés**

**\* Branchies vraies**

**avec protection**

**cavité branchiale :**

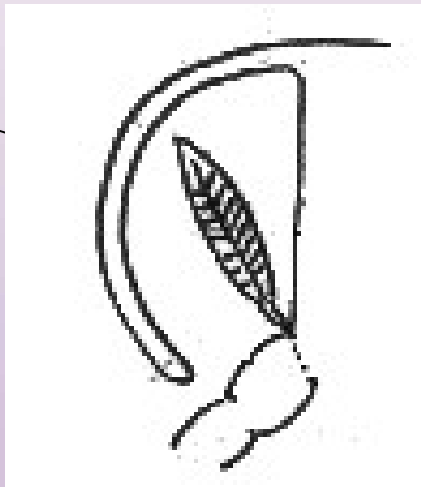
**De part et d'autre du corps**

**Limité par des branchéostèges :**

**Expansions latérales des**

**tergites de la carapace**

**Branchéostège**



**ex : décapodes**



**Ex : malacostracés**

**Différentes des appendices**

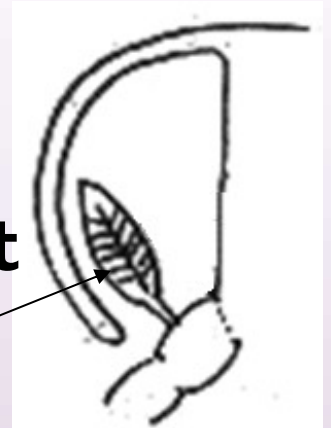
**locomoteurs**

**Mais associées par le**

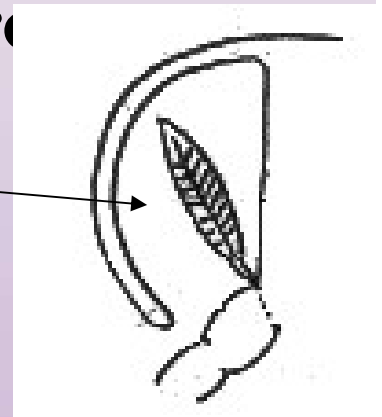
**fonctionnement**

**\* 3 niveaux d'insertion**

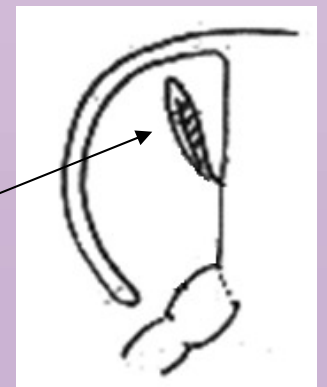
**Sur l'appendice directement  
podobranchies**



**Sur la membrane articulaire  
arthrobranchies**



**Sur le pleurite  
pleurobranchies**



## \* Structure de la branchie

- axe vascularisé : le raphé

vaisseaux efférents :

Bord interne

vaisseaux afférents :

Bord externe

- ensemble de ramifications :

surface d'échange

2 types de morphologie:

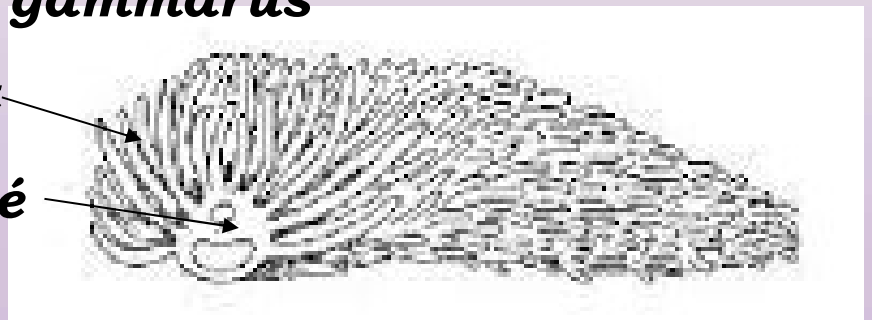
➤ trichobranchies :

ramifications en filaments de part et d'autre du raphé

ex : *Homarus gammarus*

filament

raphé

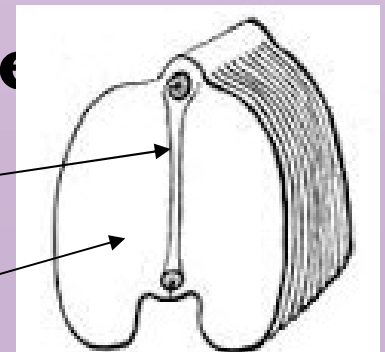


➤ phyllobranchies :

ramifications en lamelle

ex : *Cancer pagurus* raphé

lamelle

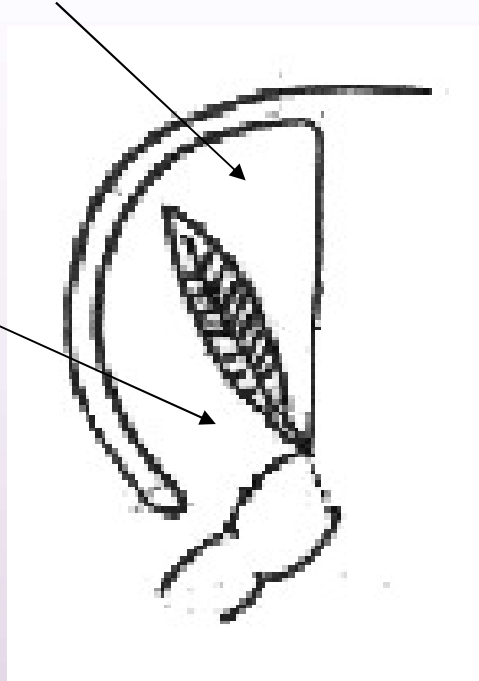




# **Subdivision de la cavité branchiale 2 compartiments**

**hypobranchial**

**épibranchial**



**Circulation d'eau : mouvements de  
l'exopodite du Mx2**

**Circulation afférente**

**compartiment hypobranchiale**

**Circulation efférente**

**compartiment épibranchiale**

**Inversion de mouvements de Mx2**

**nettoyage des branchies**

# c ) cas particulier de la zone de balancement des marées

passage du milieu aquatique au milieu aérien

Survie sans O<sub>2</sub>

fixation de O<sub>2</sub> de l'air

↓  
anoxie

↓  
décapode

↓  
rare

↓  
système mixte

Branchial

tégumentaire

pulmonaire

## \* **Respiration branchiale**

- **rétenion d'eau dans la cavité branchiale**

↳ **oxygénation par mouvements particulier du MX2 =**

**scaphognathite :**

↳ **forme concave de l'exopodite**

**Ex : *Carcinus maenas***



**- circulation de l'eau de la cavité  
branchiale**

↳ **système de pompage**

↳ **oxygénation dans  
des sillons latéraux**

**Ex : Ocypodidés**



**\* Respiration tégumentaire  
formes tropicales**

**Élargissement de surfaces**

**Amincissement de la cuticule**

**Vascularisation tégumentaire**

**ramifiée**

**- péréiopodes**

**ex : *Scopimera***

**60 % des besoins  
en  $O_2$**



**- abdomen**

**ex : *Coenobita***

**Irrigation de la  
face dorsale**



## **\* Respiration pulmonaire**

**crabe à vie terrestre**

↳ **réduction des branchies**

**- nombre**

**- volume**

↳ **développement d'organes  
respiratoires de substitution**

**Dans la cavité branchiale**

↳ **poumon**

**Branchéostège  $\longrightarrow$  bronchiostège**

**Face interne  $\longrightarrow$  rôle respiratoire  
microvillosités**

↳ **aspect spongieux**

# **Modification de la circulation sanguine**

↳ **dérivations des vaisseaux**

## **Ventilation**

↳ **musculature du  
Bronchiostège**

↓  
**Soulève la paroi**

↓  
**Appel d'air**

## **2) arthropodes terrestres**

**O<sub>2</sub> disponible  
mais besoin de maintenir  
l'humidité**

**2 types d'appareil respiratoire**

**a) Appareil tégumentaire**

**primitifs**

**absence de ventilation  
mauvaise maîtrise des  
pertes d'eau**

 **Milieux humides**



**Ex : chélicérates**

**au niveau abdominal**

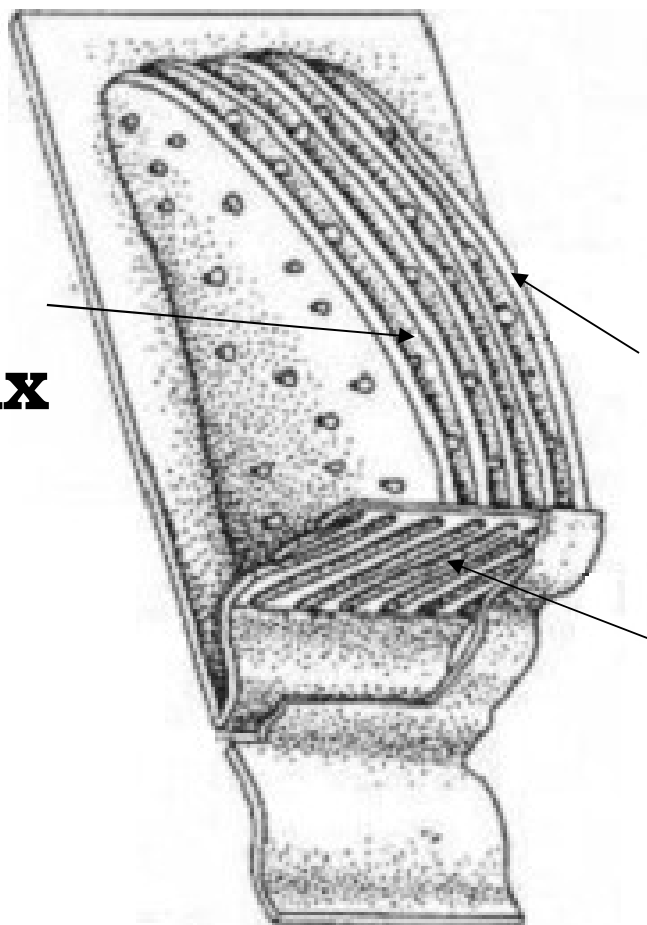
**phyllotrachées = poumons**

**Invagination tégumentaires en  
lamelles**

**Entre les lamelles : sinus veineux**

↳ **circulation sanguine**

**Sinus  
veineux**



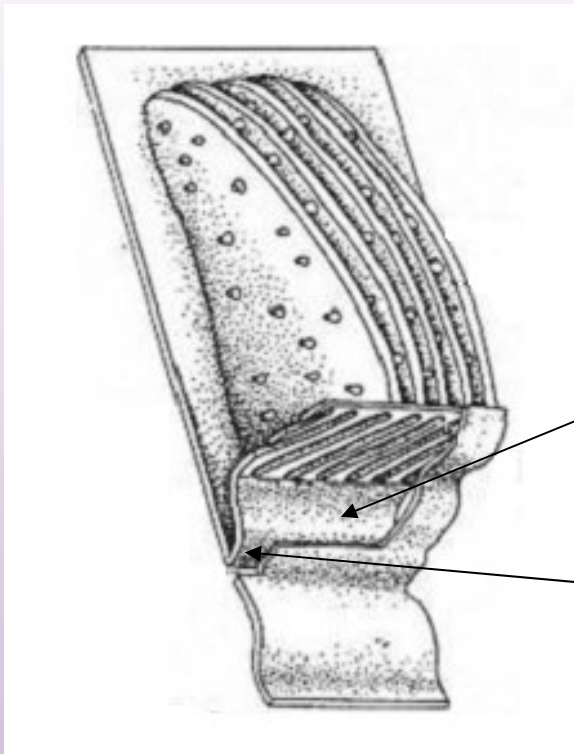
**Lamelle  
pulmonaire**

**Orifice de  
la lamelle**

## Cuticule mince

### Ouverture des lamelles : atrium

↳ en communication avec  
l'extérieur par un spiracle



atrium

spiracle

Échanges par diffusion simple

Parfois pulsations rythmiques dans  
lamelles



rythme cardiaque

**b) Appareil trachéen**  
**invaginations tubulaires**

**O<sub>2</sub> de l'air**

↳ **cellules consommatrices**

**Mécanisme de diffusion**

**pas besoin de circulation**  
**sanguine**

**sang : dépourvu de pigment**

**Prise d' O<sub>2</sub> : ouverture sur le milieu**  
**extérieur par un stigmate**

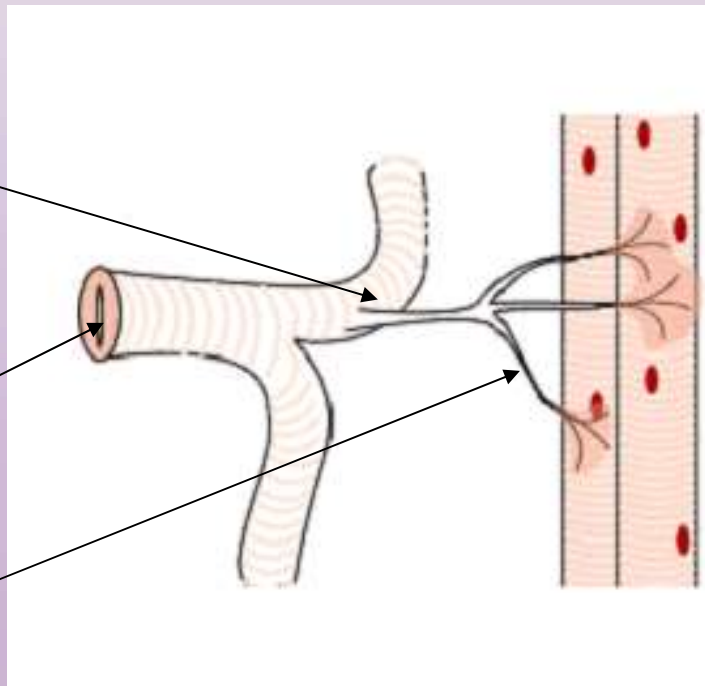




**trachée**

**stigmate**

**trachéole**



## \* Réseau de trachées

- indépendantes et peu ramifiées  
à disposition métamérique  
1 stigmate/trachée

ou

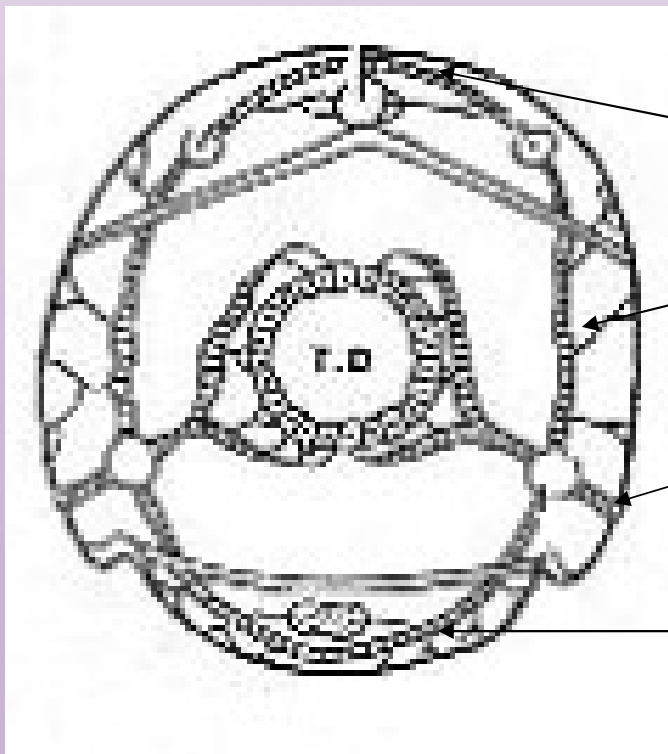
- ramifiées

augmente la distribution locale  
à disposition métamérique  
avec troncs longitudinaux

et transversaux

liens entre les réseaux de

ramifications



Réseau dorsal

Réseau latéral

stigmate

Réseau ventral

## **Superposition de réseaux :**

- \* ramifications dorsales**

  - muscles dorsaux + cœur**

- \* ramifications latérales**

  - viscères**

- \* ramifications ventrales**

  - muscles ventraux +**

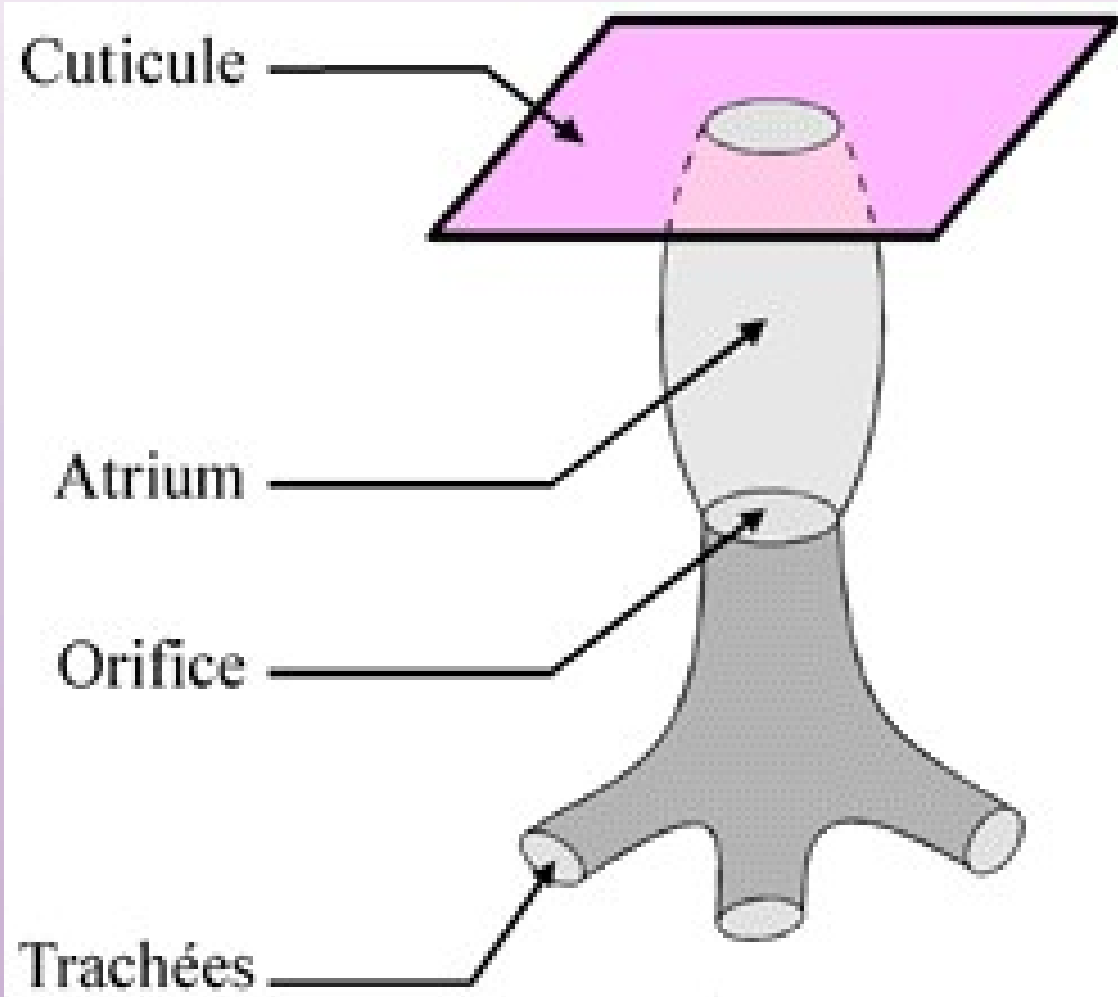
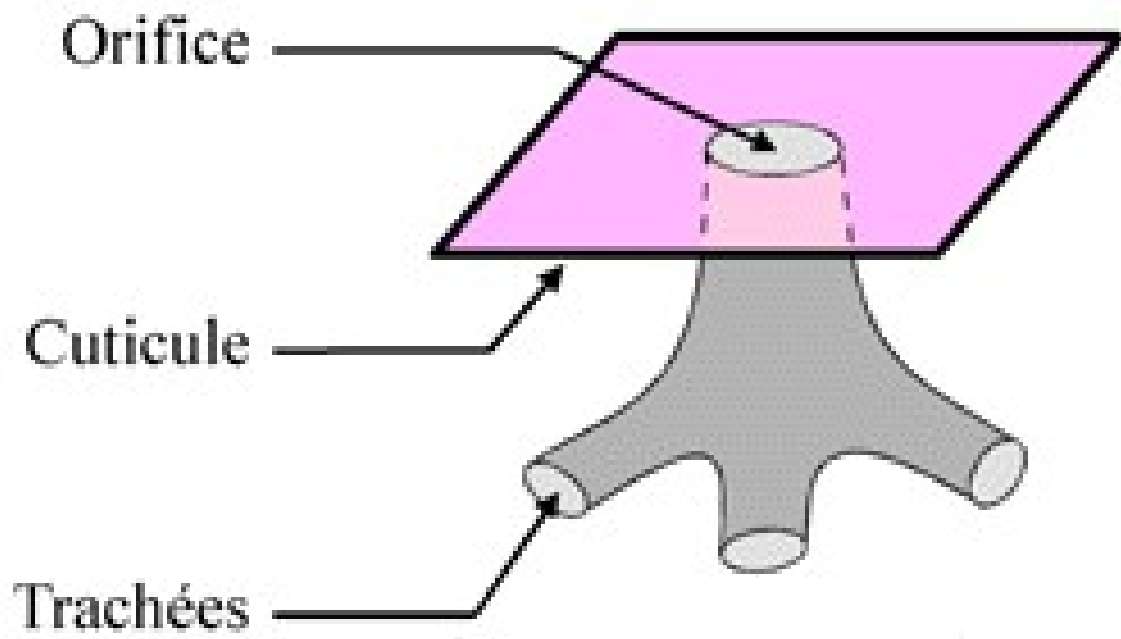
    - chaîne nerveuse**

## **Approvisionnement indépendant de la position des stigmates**

- \* Primitifs : ouverture directe**

- \* Évolués : ouverture dans atrium  
protection et isolation**

  -  **fermeture possible par une  
lèvre chitineuse**



## \* Trachée

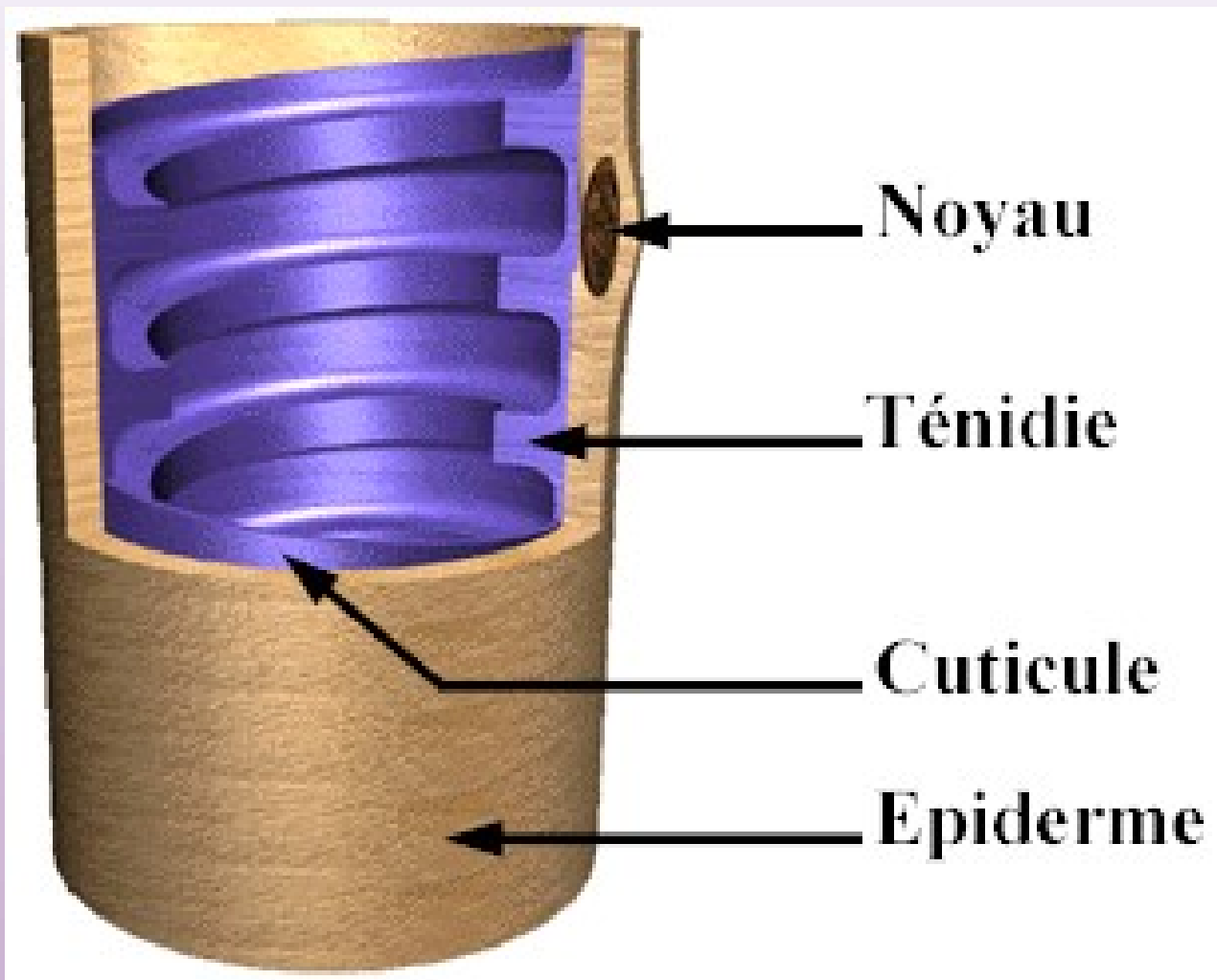
**invagination tubulaires**

**origine épidermique**

**lumière : recouverte de cuticule**

**anneaux épaissis : ténidies**

↳ **ouverture maintenue**





## \* Trachée

**invagination tubulaires**

**origine épidermique**

**lumière : recouverte de cuticule**

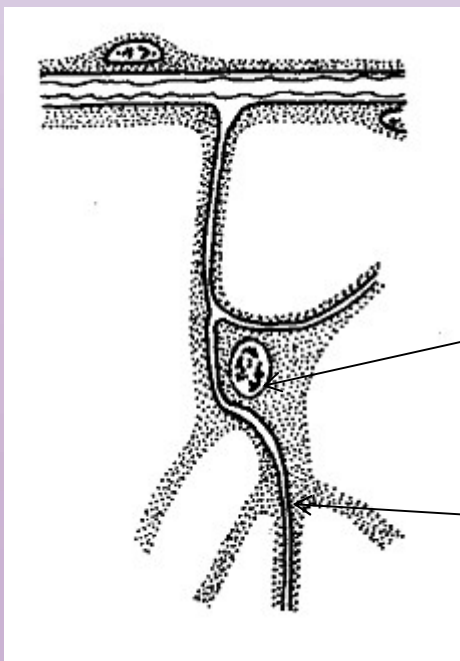
**anneaux épaissis : ténidies**

↳ **ouverture maintenue**

**Diminution du diamètre avec les  
ramifications**

**À l'extrémité : cellule trachéolaire  
forme étoilée**

**ramifiée en trachéoles**



↳ **Contact avec  
le tissus**

**cellule trachéolaire**

**trachéole**

**\* ventilation :**



**Amélioration de la circulation**

**Expiration active : contraction de  
muscles abdominaux  
dorso-ventraux**

**Inspiration passive :  
relâchement musculaire**

**Intensité des mouvements :**

**$f^n$ ( besoin en  $O_2$ )**

**Ex: besoin de l'abeille**

**Activité = 400 X repos**

**\* absorption de O<sub>2</sub> à chaque  
inspiration**

**mais**

**\* rejet du CO<sub>2</sub> cyclique  
cycle de 30s à quelques h**



**Stockage de l'excès de CO<sub>2</sub>  
dissout**

- dans l'hémolymphe**
- dans les tissus**

**ouverture des stigmates**



**pour l'expulsion**

**Décharge en CO<sub>2</sub>**

**c) Cas particulier : les insectes du milieu aquatique**

**Ex : insectes adultes aquatiques**

**modifications +/- importantes**

**$\alpha$  - avec ré-approvisionnement en surface**

**\* siphons respiratoires**

**- disparition des stigmates**

**sauf en région postérieure**

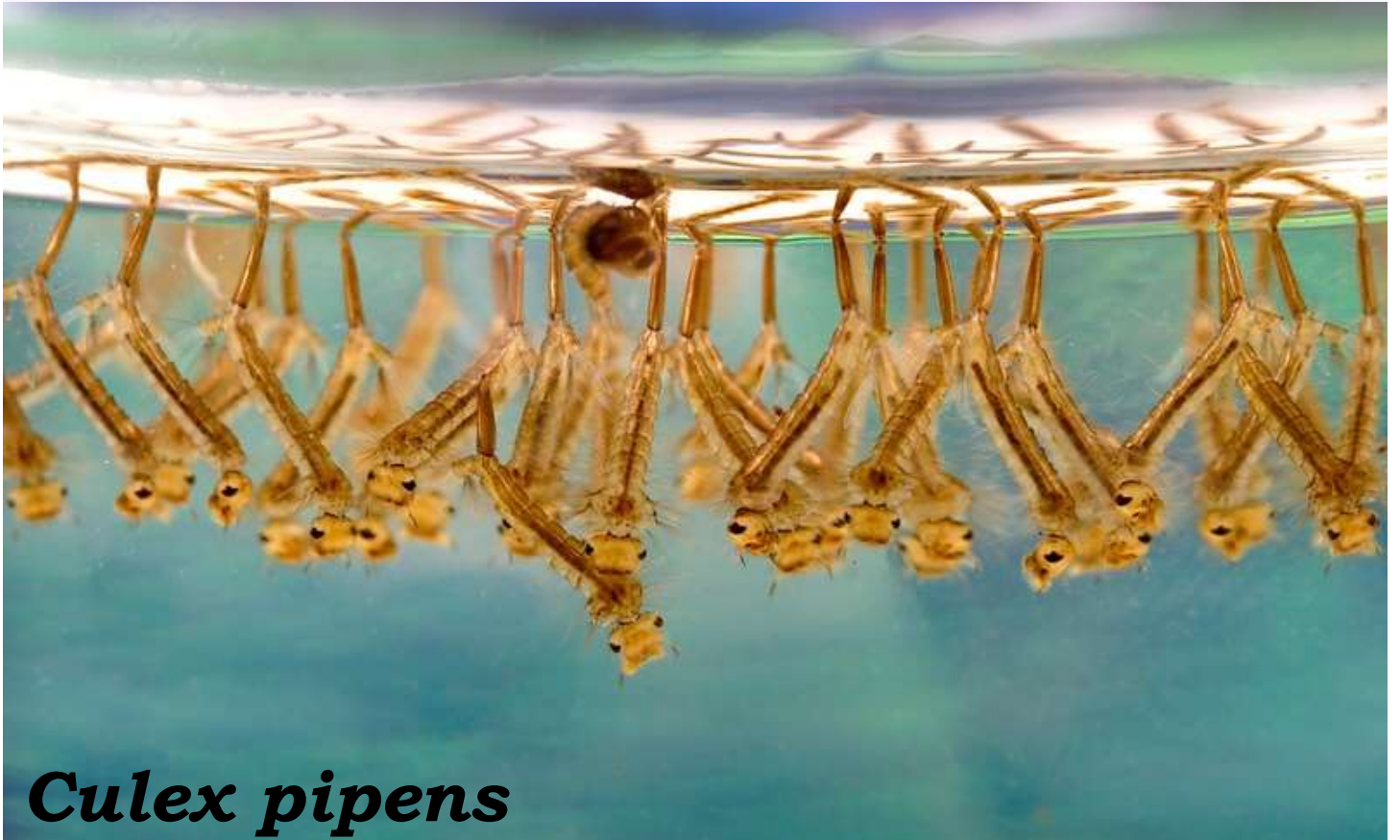


**• Prolongés par un siphon**

**ex : Hétéroptères adulte**

***Nepa cinerea***

- **Stigmates à l'extrémité  
du siphon**  
**ex : Culicides**  
**larves**



***Culex pipens***

- **Stigmates à l'extrémité  
du siphon**

**Diptères**

***Eristalis tenax***

**Ver à queue de rat**



**Siphons extensibles =**

**20 X longueur du corps**

- **Stigmates entourés de soies  
hydrophobes**



**Empêchent l'eau d'entrer**



**\* réserves immergées**

**formation d'une bulle d'air  
entraînée dans l'eau**

**utilisation de O<sub>2</sub> gazeux**

↳ **présence de stigmates**

**- sous les élytres**

**- à l'extrémité de l'abdomen**

**ex : Dytiscidae**

**- entre des soies hydrophobes**



**ex : Elmidae**

**sternum**



**branchie physique**



**Respiration**



**Pression partielle en  $O_2$**



**diffusion de  $O_2$  dissout**

**dans l'eau**



**dans la bulle**



**β) Utilisation de O<sub>2</sub> dissout  
ex : larves dont les adultes  
sont aériens**

**Ephémères**

**adulte**



**larve**



**systeme trachéen présent mais  
stigmates fermés  
nouveau type  
d'organisation respiratoire**

**- trachéo-branchies**

**expansions du tégument**

**morphologiquement proche**

**des branchies**

**renfermant des trachées**

**- branchies**

**pas de respiration aérienne**

 **système clos**

 **respiration trans-tégumentaire**

**branchies sanguines**

 **synthèse d'un pigment**

**respiratoire**

## **D – les échinodermes**

**Tous aquatiques**

**formation de sacs branchiaux :  
invaginations en zone centrale  
position ventrale**

**Emplies d'eau : communication  
avec l'extérieur par des fentes**

 **renouvellement de l'eau**

**Paroi mince :**

**épithélium cilié + conjonctif**

  **battements ciliaires  
courants d'eau**

**Échanges gazeux trans-**

**tégumentaires**

**Sacs brachiaux liés aux systèmes**

**- excréteur via le système**

**circulatoire**

**- reproducteur : expulsion des  
gamètes**

## IV – les pigments respiratoires

**plusieurs pigments**

**≠ phylogénie**

**Forte affinité pour O<sub>2</sub> en surface  
respiratoire**

**Faible affinité pour O<sub>2</sub> dans les  
organes**

**Hémoprotéines:**

**Fe<sup>2+</sup>**

- **Hémoglobine Hb**
- **Erythrocrurine**
- **Chlorocrurine**

**Protéines non hémiques**

- **Hémocyanine Hc**
- **Hémérythrine**

**Cu**

**Fe<sup>3+</sup>**

**Incolore**

**violet**

	<b>Hc</b>	<b>Hb</b>
<b>Affinité pour O<sub>2</sub></b>	<b>++</b>	<b>+ -</b>
<b>Efficacité</b>	<b>+ -</b>	<b>++</b>
<b>Efficacité à froid</b>	<b>++</b>	<b>+ -</b>
<b>Cellulaire</b>	<b>-</b>	<b>+</b>
<b>Annélides</b>	<b>+</b>	<b>+</b>
<b>Mollusques</b>	<b>+</b>	<b>+</b>
<b>Arthropodes</b>	<b>+</b>	<b>+</b>



**Erythrocruorine :**

**= hemoglobine dissoute**

**Hémolymphe**

**Sang / Coelome**

**Affinité à l'oxygène élevée**

**adaptation aux conditions**

**d'hypoxie**

**forte affinité pour O<sub>2</sub>**

**Annélides**

*L. terrestris*



**Arthropodes**

*D. magna*



**Chlorocruorine :**  
**= dissoute**  
**Hemolymph**

**Structure proche de**  
**l'érythrocrurine**  
**verte**

**Faible affinité pour l'O<sub>2</sub>**

**Polychètes marins**



**Insectes**

**Pas de fonction**  
**respiratoire**



**Hémocyanine:**

**incolore → bleue**

**non cellulaire  
dissoute**

**dans l'hémolymphe**

**Arthropodes**

**sclerification de la cuticule**

**activités immunitaires**

**activités de mue**

*L. polyphemus,*



**Mollusques**

*Helix pomatia*



PlanetScott.co



# Hémérythrine:

Embranchement des Siponcles

*Sipunculus sp.*



Embranchement des Priapulides



Un seul genre d'annélides

*Magelona sp.*



## **V – conclusion**

### **Apparition du mésoderme**

↳ **augmentation de la taille de l'organisme**

### **Échanges gazeux**

**transtégumentaire**

↳ **insuffisants**



**Nécessité de structures pour  
augmenter le rendement des  
échanges**

**pas de spécialisation cellulaire  
vraie**

**Mais spécialisation de  
l'organisation tissulaire**

# **Adaptation de l'appareil respiratoire au milieu**

- externalisation en milieu  
aquatique**
- internalisation en milieu  
aérien**

**Souvent**

**Nécessité de transport des gaz  
dans l'organisme**

**Association appareil respiratoire/  
appareil circulatoire**

**molécules de transport de gaz  
amélioration de l'efficacité**

**Diversification des molécules  
pas de relation phylogénétique**