

Mystifications et idées reçues autour de l'excrétion et de la respiration

Marc-André Selosse

Ce petit billet d'humeur aborde des enseignements que nous avons tous reçus et les idées que nous propageons sans réellement nous poser la question, objectivement, de leur pertinence ou de leur logique. Je dois ma propre prise de conscience aux questions et aux remarques naïves mais riches de mes étudiants. Je ne suis pas sûr que les considérations qui suivent soient utiles à d'autres publics que les enseignants et certains scientifiques, aussi prennent-elles toute leur force dans les pages de cette revue. Je reviendrai, après l'énoncé d'idées reçues et leur analyse, sur ce qui me paraît fonder des réflexes d'enseignement pas très scientifiques, ni très pédagogiques. Je voudrais commencer par analyser deux idées reçues, non sans rapport l'une avec l'autre, pour illustrer mon propos.

Énonçons ces idées, à première vue exactes, mais que va mettre en doute notre analyse, au-delà du regard habituel :

- l'excrétion est la fabrication de déchets de l'organisme évacués par les liquides grâce à des organes complexes chargés de cette fonction, par exemple le rein ;
- le poumon est un organe, responsable de la fonction respiratoire.

1 L'excrétion, un phénomène d'abord gazeux

Nous conservons tous le souvenir d'enseignements sur l'excrétion (l'élimination de déchets du métabolisme) comme la fabrication de liquides évacuant les déchets de l'organisme. Néphrons, protonéphridies, néphridies, tubes de Malpighi, glande antennaire (ou glande verte) de l'écrevisse... Il s'agit surtout d'excrétion azotée, toujours associée à des structures complexes, au fonctionnement également complexe. Pourtant, ces dernières années, je me suis rendu compte à quel point l'excrétion est d'abord un phénomène gazeux et surtout très simple, ce que ne mentionnent même pas la plupart des enseignements.

► **Mots clés** : excrétion, déchets gazeux, nutrition, poumon, respiration, zoocentrisme.

■ **Marc-André Selosse** : professeur du Muséum national d'Histoire naturelle et professeur invité aux universités de Gdansk (Pologne) et Kunming (Chine). Ses recherches portent sur l'écologie et l'évolution des symbioses, en particulier mycorrhiziennes. Il enseigne dans diverses formations universitaires et à l'École Normale Supérieure et contribue à diverses formations des enseignants. Ses articles de recherche et de vulgarisation sont disponibles en ligne sur son site institutionnel (<http://isyeb.mnhn.fr/Marc-Andre-SELOSSE>). Professeur du Muséum national d'Histoire naturelle.

Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité (UMR 7205), CP39, 12 rue Buffon, 75005 Paris, France

ma.selosse@wanadoo.fr

Nous vivons en effet entourés de gaz et d'odeurs qui proviennent de l'excrétion des microbes, en particulier des bactéries. Prenons par exemple celles qui se servent de sulfate comme oxydant dans les milieux anaérobies : cela leur permet une respiration anaérobie, où les sulfates sont utilisés comme accepteur d'électron à la place de l'oxygène (la respiration n'utilise pas forcément l'oxygène, mais un accepteur d'électron exogène au métabolisme, d'origine externe). Ces bactéries, dites sulfatoréductrices, produisent le H_2S à l'odeur d'œuf pourri caractéristique. Dans ces mêmes milieux, les bactéries méthanogènes produisent du méthane comme sous-produit de l'oxydation de l'hydrogène par le CO_2 , ce qui libère l'énergie nécessaire à leur métabolisme. D'autres encore utilisent du nitrate comme accepteurs d'électrons pour leur respiration anaérobie et produisent des oxydes d'azote (les NO_x , comme le NO , le N_2O ou le NO_2), voire du diazote (N_2) : ce métabolisme appelé dénitrification renvoie dans l'atmosphère l'azote ionique contenu dans le milieu.

Le point commun à toutes ces bactéries est de produire des déchets métaboliques gazeux qui s'échappent tout naturellement de la cellule, en tendant à occuper le maximum de volume dans l'environnement, c'est-à-dire en fait dans l'atmosphère. Ils se diluent donc passivement et rapidement, évitant toute accumulation qui pourrait être toxique dans la cellule productrice. Malheureusement d'ailleurs, dans les exemples cités, cela contribue à l'effet de serre où le méthane et les NO_x sont très actifs... L'extension actuelle de l'irrigation et des cultures inondées ou très irriguées, comme dans le cas de la riziculture ou des cultures pour les biocarburants, ou encore du cheptel bovin dont le tube digestif contient de tels milieux anaérobies contribuent de façon accrue à l'effet de serre. Gênés par les gaz à effet de serre, nous n'envisageons pas si souvent leur origine... excrétoire !

Toujours en milieu anaérobie, les produits fermentaires sont aussi évacués sous forme gazeuse. Les écosystèmes fermentaires, comme l'attestent nos propres pets, sont riches en acides gras volatils très odorants : si l'alcool, l'acide lactique et l'acide acétique ne sont que partiellement volatils, qui empruntent partiellement la voie d'une diffusion en solution, d'autres acides gras au contraire sont rendus volatils par une chaîne carbonée plus longue et un moins grand nombre de fonctions oxygénées (qui assurent l'interaction avec l'eau). L'acide propionique est par exemple responsable de l'odeur corporelle de « mal-lavé » (quand il est produit par les propionibactéries de notre peau) ou de celle de fromages comme l'emmental ou le comté. L'acide butyrique s'exhale de la choucroute, de certains fromages gras, ou encore nos propres pets. Enfin, en un parallèle amusant, des bactéries oranges, bréviobactéries, présentes sur des fromages comme le munster, l'époisses ou le vieux Lille, mais aussi sur nos propres pieds, produisent... l'odeur de pieds, ou méthane-thiol (CH_3SH). En effet, métabolisant des acides aminés, ces bréviobactéries se trouvent confrontées à un excès d'acide aminés soufrés par rapport à leur besoins : elles les utilisent alors pour leur respiration, après en avoir détaché le groupement soufré qu'elles exhalent dans le milieu sous la forme odorante de méthane-thiol.

Dans le monde bactérien, mais aussi eucaryote, l'excrétion sous forme gazeuse n'est en rien une exception. Beaucoup de bactéries qui respirent, en particulier les mitochondries des cellules eucaryotes, produisent comme déchet respiratoire... du CO_2 . Les cyanobactéries photosynthétiques, en particulier les chloroplastes des eucaryotes

photosynthétiques, produisent un déchet métabolique extrêmement oxydant qu'il convient d'évacuer rapidement de la cellule, le dioxygène (O₂). Dans tous ces cas-là, extrêmement répandus jusque chez les animaux et les plantes, c'est encore un déchet gazeux qui est évacué !

Ainsi le monde vivant excrète-t-il le plus souvent sous forme de gaz qui ont l'intérêt de s'éliminer spontanément, sans organes spécialisés ! Les enseignements sur l'excrétion ne font pas seulement l'erreur de se concentrer sur l'expression liquide (aux mécanismes et aux structures complexes), mais bien plus, ils négligent ces formes d'excrétions gazeuses, simples et universelles. Tant et si bien que, en mastère qu'à l'université, beaucoup d'étudiants ne conçoivent pas la production d'oxygène par les végétaux ou de CO₂ par les animaux comme une excrétion. L'omission de l'expression gazeuse, alors que beaucoup d'heures ont souvent été consacrées dans les premières années universitaires à l'excrétion liquide, est un arbre qui masque la réalisation de la fonction. À force de s'intéresser aux structures (comme celles de l'excrétion) on finit par ignorer, et même taire, des fonctions particulières assurées sans structures associées...

Et pourtant ! Il n'y a dans l'excrétion gazeuse rien de difficile à comprendre ou à observer, puisqu'il suffit de se souvenir que les gaz sont :

- (1) diffusibles, ce qui veut dire qu'ils tendent à occuper le maximum de volume disponible et donc à s'échapper de leur lieu de production, et
- (2), pas chargés et de petite taille, capables de passer au travers des membranes biologiques...

... bref, aucun concept ni aucune explication vraiment spécifiques ne sont nécessaires pour comprendre les mécanismes de l'excrétion gazeuse.

2 *Sur les fonctions du poumon*

Je fais partie de ceux qui ont appris la « fonction respiratoire » en étudiant le poumon des vertébrés, avant que d'apprendre des structures pulmonaires plus complexes chez les oiseaux, ou encore le réseau trachéen des insectes. Ah, et les branchies aussi ! Derrière la diversité de ces structures se cache simplement le prélèvement d'oxygène et le rejet de CO₂. Mais au fait, cet échange que nous appelons « fonction respiratoire » au niveau de l'organisme et dont nous faisons volontiers une fonction à part entière, n'est-elle pas réductible à une acquisition et une évacuation bref, à d'autres fonctions ?

Le prélèvement d'oxygène est une forme de nutrition, si l'on accepte que la nutrition soit définie comme le prélèvement dans le milieu de ressources pour le métabolisme, c'est-à-dire le catabolisme et l'anabolisme. Certes, ici, il s'agit d'un gaz. Mais d'autres ressources gazeuses prélevées dans le milieu sont conçues comme des ressources nutritionnelles : qu'on pense par exemple au diazote dans la fixation de l'azote sur les racines des légumineuses... Par ailleurs, il ne s'agit pas d'une molécule qui deviendra de la biomasse ou qui donnera de l'énergie qu'elle contient, mais plutôt un comburant, l'agent qui permettra l'oxydation respiratoire. Mais enfin quand même, il s'agit bel et bien d'une ressource métabolique prélevée dans le milieu ! Une partie de la respiration peut donc être vue comme une nutrition : je ne me battrais pas pour défendre cette idée,

mais du moins est-elle cohérente avec la définition de la nutrition donnée plus haut.

Quid de l'émission de CO_2 ? Nous avons déjà vu qu'il s'agit d'une fonction d'excrétion, c'est-à-dire de l'élimination de déchets du métabolisme ! C'est encore une excrétion gazeuse : certes, un organe complexe est requis ici, à cause de l'épaisseur de l'organisme animal qui ne permet pas à la simple diffusion d'évacuer aisément les déchets. Un organisme massif nécessite des phénomènes convectifs (où la matière à transférer est mobilisée avec le milieu qui l'entoure), comme la circulation du sang ou le brassage de l'air pulmonaire, qui évacuent plus efficacement les déchets gazeux. En effet, la convection est un mécanisme de transfert plus actif que la diffusion (on souffle sur une soupe et on la tourne avec une cuillère pour en accélérer le refroidissement !). N'empêche qu'une partie de la fonction pulmonaire est en fait de l'excrétion. D'ailleurs, l'air que nous exhalons emporte aussi les déchets de la respiration microbienne de nos intestins, entraînés par le sang vers lequel ils diffusent vers les poumons : H_2 , CH_4 , acides gras volatils, etc.

Ainsi donc, existe-t-il vraiment une fonction respiratoire ? Ne peut-on pas, en fait, la réduire simplement en partie à une forme de nutrition, et en partie à une forme d'excrétion ? Ou même, si la fonction alimentaire inclut dans votre définition l'excrétion des déchets, à de la pure alimentation ? On y gagnerait en lisibilité de ce que sont les apports l'organisme d'une part (aliments solides et gazeux), et ses déchets d'autre part (en réconciliant les déchets carbonés et les déchets azotés dans le cas des animaux, qui tous doivent être renvoyés au milieu).

De fait, la branchie de poissons téléostéens et de certains gastéropodes libère souvent aussi l'ammonium issu du métabolisme : ce n'est pas une fonction d'excrétion en plus (de la respiration), mais simplement plus d'excrétion (azotée en sus de l'excrétion carbonée) ! La branchie est un organe en partie excréteur, bizarrement mal reconnu comme tel.

3 *Commentaires généraux*

Je ne pense pas que les lignes qui précèdent choquent l'entendement, ni encore moins qu'elles procèdent d'un raisonnement complexe. Il s'agit en fait ici de simplifier les choses et de les voir d'une façon plus générale. Comme le disait Darwin dans ses mémoires posthumes, « la science consiste à regrouper des faits, afin de pouvoir en tirer des lois ou des conclusions générales »... À mon sens, dans une biologie contemporaine, on ne peut plus dire :

- l'excrétion est la fabrication de déchets de l'organisme évacués par les liquides grâce à des organes complexes chargés de cette fonction, par exemple le rein. En effet, il y a d'autres moyens, gazeux et/ou sans organe.
- le poumon est un organe responsable d'une fonction vitale, la fonction respiratoire.

En effet, ce n'est pas là une fonction exclusive mais un mélange d'excrétion et de nutrition.

Si vous avez suivi mon raisonnement, vous vous demandez peut-être pourquoi nous

vivons entourés d'une vision acrobatique et fragmentaire de l'excrétion. Je voudrais faire remonter la conception ancienne qui sous-tend ces affirmations désuètes à deux problèmes : d'une part, à une biologie trop centrée sur les structures morpho-anatomiques, et d'autre part, au zoocentrisme. Bien sûr, il s'agit là de traits d'une biologie du passé, mais en ne réalisant pas son héritage, nous véhiculons encore et toujours trop une complexité vaine.

3a Une interprétation abusive des structures anatomiques

Chez les animaux, le rein ou les autres organes excréteurs sont particulièrement visibles ; dans le cadre d'une approche fonctionnelle, on leur cherche une fonction. Celle proposée est exacte, mais il ne faut pas ensuite figer trop strictement le lien un organe - une fonction. D'abord, un organe peut avoir des fonctions qui ne lui sont pas exclusives ; d'autre part il peut accomplir deux fonctions ou plus. Quant au poumon, la recherche trop systématique d'un lien un organe - une fonction amène à singulariser une fonction qui lui serait propre, la « respiration ». Dans l'application trop rigoureuse d'une partition des fonctions entre organes, on crée la fonction respiratoire sans envisager que le poumon exécute en fait une partie de deux fonctions (nutrition et excrétion) qui exigent en commun une grande surface d'échange entre le sang et l'air du milieu. La « respiration » ne tient pas comme fonction à part entière.

De plus, il faut être préparé à ce que certains organes partagent des fonctions avec d'autres... Pensons au système rénine-angiotensine qui implique les reins et le poumon : cette régulation endocrinienne et enzymatique fait intervenir ces deux organes dans l'homéostasie sodique (équilibre de la concentration en Na⁺) et la régulation de la tension artérielle. Ce système, à deux organes en interaction, s'ajoute aux autres fonctions de ceux-ci.

Je pense que la forme actuelle de l'enseignement de l'excrétion provient du temps où l'on observait les animaux et leurs structures, les organes, et où chaque structure devait recevoir une fonction. Je ne suis pas attaché à défendre cette interprétation, que je sou mets à la réflexion du lecteur au passage. Mais enfin le poumon n'est pas synonyme d'une fonction propre, sauf à propager une vision ancienne.

3b Des excès du zoocentrisme

Je suis en revanche plus sûr de ce qui suit : nous sommes trop zoocentriques. Ce qui précède sur les organes est un raisonnement purement zoologique, moins adéquat en qui concerne les végétaux (où les organes sont plus répétitifs et plus redondants en fonctions) et surtout les unicellulaires, qui constituent une partie majeure, même si négligée, du monde vivant. Et d'ailleurs, parmi ces derniers, on est bien obligé d'admettre que non seulement, la fonction existe sans organe, mais aussi qu'elle peut exister sans organe sans structure différenciée propre !

La notion d'organe est très inspirée par les modèles animaux et en tout cas par les pluricellulaires à organisation différenciée. Avec des plans d'organisation impliquant moins de tissus massifs, la diffusion gazeuse suffit : les plantes, aux amples surfaces d'échange, rejettent sans encombre ni dispositif spécialisé le dioxygène produit par leur photosynthèse ! On dit souvent que l'ammoniac est toxique – et c'est vrai pour

un pluricellulaire, mais quand un unicellulaire le produit, il s'échappe sans encombre sous forme gazeuse. Cela ne gêne bien sûr pas ses propres cellules voisines, absentes ou peu nombreuses, alors que ce serait impossible dans un pluricellulaire... Un vieux camembert où il n'y a plus guère de sucres à respirer exhale une odeur ammoniaquée : elle résulte de l'excrétion (gazeuse) d'ammoniac par les champignons qui utilisent pour leur catabolisme les acides aminés issus de l'hydrolyse des protéines du caillé, et rejettent l'excès d'azote sous cette forme odorante.

Les aspects classiquement traités dans l'excrétion visent de plus l'élimination de déchets azotés et phosphatés qui sont propres au monde animal. L'excrétion azotée et phosphatée exige de l'eau, certes, mais ne concerne nullement les autotrophes, qui acquièrent ces éléments à hauts coûts dans le milieu et ne les rejettent donc pas. Les hétérotrophes, en revanche, acquièrent une biomasse dont ils utilisent une partie pour leur catabolisme : il se retrouvent avec une pléthore d'azote et de phosphate issue de molécules dont le squelette carboné a été respiré ou fermenté. Les champignons et les animaux finissent par utiliser l'azote dans des molécules de structure, par exemple dans la matrice extracellulaire. Là où les plantes utilisent de la cellulose (faite de glucose) et de la lignine rigidifiante (polymère de phénylalanine désaminée), les champignons utilisent de la chitine (faite de N-acétyl-glucosamine) et de la mélanine rigidifiante (polymère de dérivés de la phénylalanine et de tyrosine encore aminée). Les animaux utilisent le collagène et d'autres mucoprotéines dans leur matrice extracellulaire. Bref, l'azote est moins coûteux aux hétérotrophes qui l'utilisent du coup dans leurs molécules de structure. Chez les animaux, l'excès d'azote et de phosphate va plus loin : en effet, leurs mouvements exigent vraiment beaucoup d'énergie, et donc de cataboliser une plus grande partie des molécules ingérées. L'azote et le phosphate liés aux molécules catabolisées finissent excrétés... Mais c'est une particularité de ce groupe : les champignons ou les amibes n'ont que peu ou pas d'excrétion azotée !

Finalement, le rejet de CO_2 est, chez les animaux, ce qu'ils ont de plus universel en matière d'excrétion, alors qu'on omet justement la nature excrétoire de ce rejet !

4 *Conclusions et perspectives*

À mon sens, une conception moderne de l'excrétion conduit à abandonner la respiration comme fonction à part entière (c'est une fonction hybride) et valorise conceptuellement, au contraire, l'excrétion gazeuse chez les animaux, tout comme dans de nombreux autres groupes. Il en va d'une vision globale du monde vivant, apte à y représenter toutes les facettes de la biodiversité, dont surtout la biodiversité microbienne. Toute autre option est maladroite : y compris celle qui consisterait à radicaliser la cas des microbes, comme un cas à part. D'abord, ils peuplent le monde ; ensuite ils peuplent les cellules des animaux et des plantes (mitochondries et chloroplastes) où ils... excrètent des gaz. Surtout, l'excrétion gazeuse microbienne fabrique notre atmosphère (dont son oxygène) et, en partie, l'effet de serre (CO_2 , NO_x , CH_4 ...).

Sachons nous échapper de concepts trop liés, historiquement, à la morpho-anatomie du monde animal et à la seule vision du monde animal, ou des pluricellulaires (qui nous inspire trop étroitement l'importance des organes). Il est temps de tirer partie et

conclusion de la biodiversité, fond de commerce de notre discipline qui inspire trop peu notre vision du vivant et de son fonctionnement.

Pédagogiquement, prendre en compte cette diversité et celle du monde microbien n'est pas forcément une complexification du message, bien au contraire ! Simples structurellement, les microbes n'apportent pas forcément plus de complexité que le monde animal (ou des plantes) à l'exécution des fonctions... En ce sens, ils ne sont pas un trop grand boulet pédagogique. Ils peuvent juste simplifier et recentrer notre vision du monde !

