

DIFFUSION

Pourquoi l'étude de la diffusion ?

C'est un moyen d'échange des molécules :

- au sein d'un même compartiment,
- d'un compartiment à l'autre à travers une membrane.

C'est un mode de transport passif, lié à l'agitation moléculaire (thermique) au même titre que d'autres types de transports (facilité ou actif).

C'est aussi un phénomène perturbateur du "rangement moléculaire" (l'entropie).

1 Diffusion des gaz à travers une membrane

Considérons une enceinte constituée des deux compartiments séparés par une paroi percée d'un orifice O. Ils contiennent un gaz parfait (les molécules n'ont pas d'interactions entre elles) à des concentrations telles que $C_1 > C_2$, à la même température.

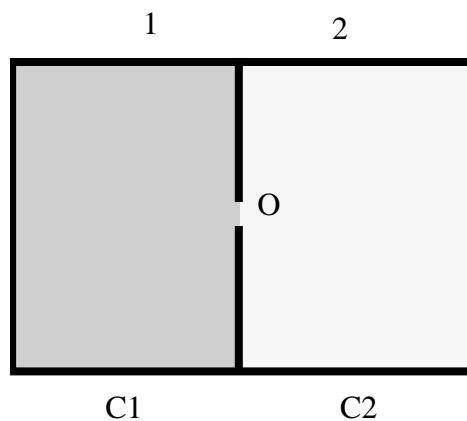


Fig 1

Dans chaque compartiment, chaque molécule subit une série de translation successives effectuées au hasard, au gré de leurs chocs respectifs. Autour de l'orifice O, un certain nombre de translations entraîne les molécules à changer de compartiment. Il va donc se produire un double flux de particules (de 1 vers 2 et de 2 vers 1). Dans chaque direction, le flux est proportionnel à la concentration de molécules dans le compartiment d'origine, soit :

$$\text{de 1 vers 2 : } \frac{dn_1}{dt} = kC_1$$

$$\text{de 2 vers 1 : } \frac{dn_2}{dt} = kC_2$$

Les propriétés de diffusion sont indépendantes du compartiment, donc les "k" sont les mêmes, et

par conséquent, le flux net de diffusion est égal à la différence des flux, soit :

$$\frac{dn_0}{dt} = k(C_1 - C_2)$$

Le coefficient k dépend de :

la nature de l'orifice O (avec la surface, structure),

la nature du gaz (avec la taille, la polarité des molécules),

la température (avec la temp.).

Si le gaz est parfait (aucunes interactions entre les molécules), k est indépendant de la concentration. Dans tous les cas, **le gaz diffuse du compartiment ayant la plus forte concentration vers celui ayant la plus faible concentration, jusqu'à équilibre des concentrations**. Il faut noter que lorsque cet équilibre est atteint, il existe toujours des échanges, mais en quantités identiques entre les compartiments (bilan global nul).

Remarques :

- 1 si la paroi est percée de plusieurs trous (membrane poreuse), k représente la perméabilité de la membrane.
- 2 à la place de la concentration, on peut prendre la pression.

2 Diffusion d'un soluté dans un solvant liquide

Elle intervient constamment : diffusion des métabolites, des macromolécules d'un compartiment liquidien (intra- ou extra-cellulaire) à un autre, d'une cellule à une autre, à l'intérieur du cytoplasme.

Elle est à la base de techniques physico-chimiques : chromatographie, électrophorèse, ultracentrifugation à l'équilibre.

L'expérience montre que la répartition d'un soluté, introduit dans un solvant, tend à devenir homogène. Il y a donc transport de soluté depuis la région où il a été déposé jusqu'aux régions où il n'était pas distribué, donc des régions les plus concentrées vers les régions les moins concentrées, de façon à réaliser une égalité des concentrations. Cette évolution est irréversible.

2.1. Mise en évidence expérimentale des phénomènes régis par les lois de FICK

Considérons un tube cylindrique (seul le paramètre des abscisses, x, est à prendre en compte) séparé en deux par une glissière. Le soluté est contenu dans le premier compartiment. Les fonctions

de concentration en fonction de x et de gradient de concentration sont tracées à droite.

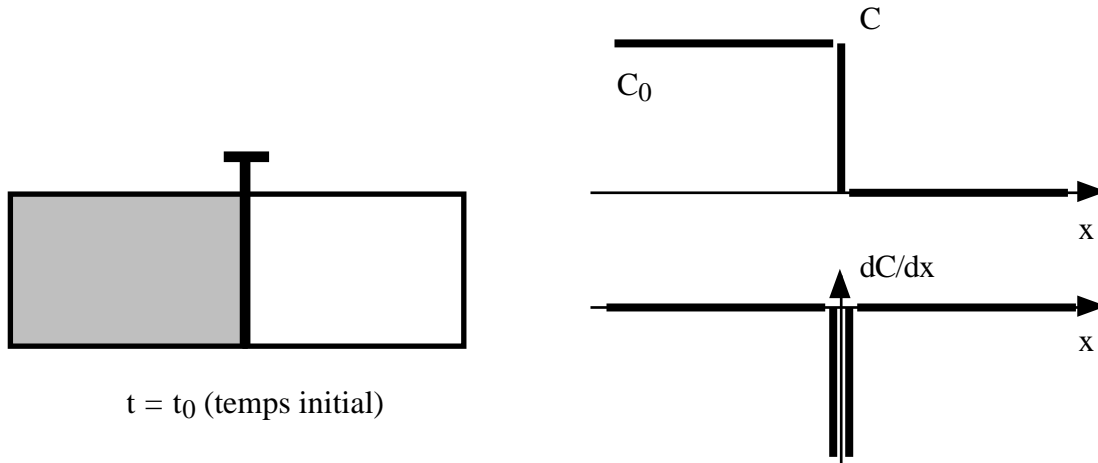


Fig 2

Quand on ouvre la glissière centrale les molécules diffusent progressivement de la façon indiquée sur les graphes, en fonction de x. En outre, à chaque instant, les courbes évoluent car les fonctions dépendent de x et de t.

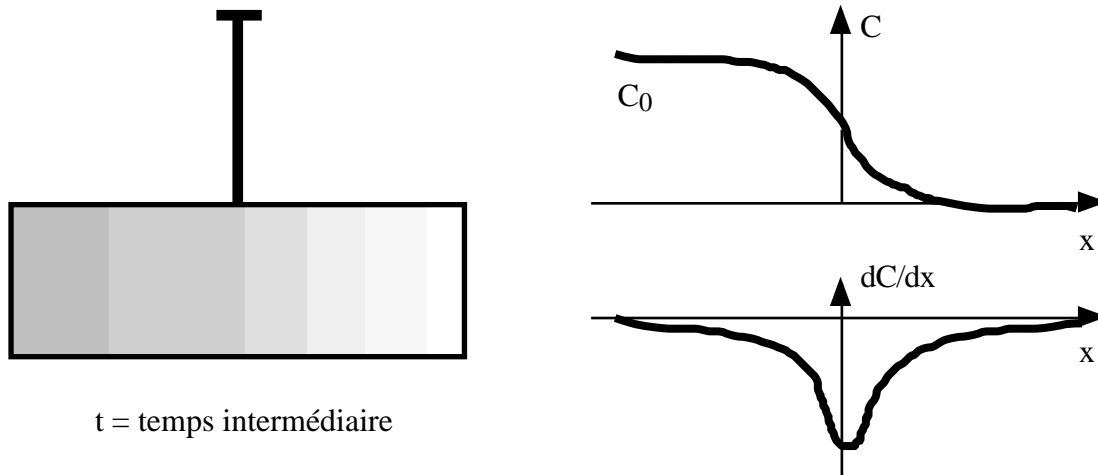


Fig 3

L'équation complète de la concentration est :

$$C(x,t) = \frac{C_0}{2} \left[1 - \frac{1}{\sqrt{2}} \int_0^Z e^{-\frac{s^2}{2}} ds \right]$$

avec : $Z = \frac{x}{\sqrt{2Dt}}$ pour $t > 0$

et celle du gradient est :

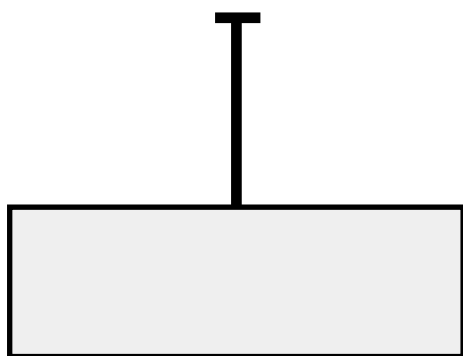
$$\frac{dC}{dx} = \frac{C_0}{\sqrt{2}} e^{-\frac{Z^2}{2}}$$

A un temps intermédiaire, on remarque l'allure sigmoïde décroissante de C(x,t_i) en fonction de x et l'allure en cloche (courbe de Gauss) de sa dérivée (fonction gradient de concentration).

En laissant évoluer la concentration, on aboutit à un équilibre qui se traduit par une concentration homogène dans les deux compartiments :

$$C(x,t) = \frac{V_1}{V_1 + V_2} C_0$$

, accompagné d'un gradient nul quelque soit x.



t_f tend vers l'infini
équilibre

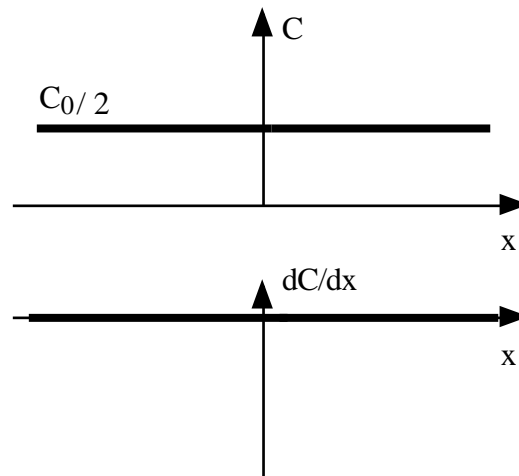


Fig 4

2.2 Première loi de Fick

Elle permet de décrire un flux de matière, J , (= débit massique ou volumique, nombre de particules, molaire, moléculaire, atomique, subatomique ou photonique, par unité de temps à travers une surface) en fonction des paramètres :

- surface offerte à la diffusion, S ,
- gradient de concentration en fonction de la distance, $\frac{dC}{dx}$, où $\frac{dC}{dx}$ indique une dérivée partielle (c.a.d. que la fonction est dérivée par rapport à x seulement, en considérant t constant),
- coefficient de diffusion, caractéristique des interactions soluté-solvant, D .

$$J = -D S \frac{dC}{dx}$$

Evidemment, les unités doivent rester cohérentes :

MKS, D en m^2/s , S en m^2 , x en m , C en $\text{mole}/m^3 \implies J$ en mole/s

ou bien en unités usuelles, D en cm^2/s , S en cm^2 , x en cm , C en $mg/cm^3 \implies J$ en mg/s .

On remarque la présence du signe “-” dans la formule. Il indique que, physiquement, le flux de diffusion se fait toujours dans le sens contraire du gradient, donc de la zone la plus concentrée en soluté vers celle la moins concentré en soluté.

Tableau illustrant l'évolution de D en fonction des molécules :

Molécules	Masse Molaire M (g)	Coeff. Diffusion D.10 ⁵ cm ² /s
H ₂	2	5,2
O ₂	32	1,98
NaCl	58,5	1,39
Lactose	342	0,48
Myoglobine	17500	0,11
Hémoglobine	68000	0,063
Autre Macromol.	2946000	0,018

On constate que D diminue lorsque M augmente (donc quand la taille de la molécule augmente). En fait, D est une fonction des caractéristiques du milieu (température, T) et du soluté (coefficient de friction, f). Soit :

$$D = \frac{k T}{f} \quad \text{formule d'Einstein où } k \text{ est la constante de Boltzmann : } R = k N.$$

La diffusion (D) augmente lorsque la température augmente (plus d'agitation moléculaire) ou lorsque f diminue (moins de frottements). Par ailleurs, Stokes a relié le coefficient de friction, f, avec le coefficient de viscosité du milieu, η , et le rayon, r, de la particule supposée sphérique. Soit :

$$f = 6 \eta r$$

où l'on voit que f augmente quand la viscosité du milieu augmente ou que la particule est plus grande.

La formule d'Einstein devient :

$$D = \frac{k T}{6 \eta r}$$

Dans le cas où la particule est sphérique (approximativement vrai pour les grosses molécules), on a :

$$m = V = \frac{M}{N}, \text{ soit}$$

$$r = \sqrt[3]{\frac{3M}{4 N}} \quad \text{d'où il vient :}$$

$$D = \frac{A T}{\sqrt[3]{M}} \quad \text{avec} \quad A = \frac{k}{6} \sqrt[3]{\frac{4 N}{3}}$$

Une fois A évalué, on a pu calculer les masses molaires des macromolécules par la méthode de diffusion.

2.3 Deuxième loi de Fick

Nous avons vu (première loi) que les mouvements de soluté prélèvent la matière à un endroit pour la transporter en un autre. Ceci implique, qu'en tout point, la concentration évolue avec le temps. Pour trouver cette fonction, la deuxième loi de Fick nous fournit une relation entre variation temporelle et variation spatiale :

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2}$$

La résolution du système composé par les deux lois de Fick devrait nous donner la solution $C(x,t)$. En pratique, la solution analytique n'est trouvable que dans des cas particuliers tels que le dispositif vu au § 2.1 avec :

$$C(x,t) = \frac{C_0}{2} \left[1 - \frac{1}{\sqrt{2Dt}} \int_0^x e^{-\frac{s^2}{4Dt}} ds \right]$$

avec : $Z = x (2Dt)^{-\frac{1}{2}}$ pour $t > 0$.

2.4 Hypothèse simplificatrice : le régime stationnaire.

Un régime est dit stationnaire lorsque ses paramètres sont indépendants du temps. Dans notre cas, cela signifie qu'un équilibre de diffusion s'est établi, tel que la concentration est à une valeur fixe, ne dépendant que de la position, pas de l'instant. De même, le flux de diffusion est fixé en tout point, quelque soit le moment. Mathématiquement, on peut écrire :

$$\frac{\partial C}{\partial t} = 0$$

$$\frac{\partial^2 C}{\partial x^2} = 0$$

et donc : ce qui conduit à :

$$C(x) = A x + B$$

et une réécriture de la première loi :

$$J = -D S \frac{\partial C}{\partial x}$$

où J représente les variations (globales) de concentration d'un compartiment à l'autre.

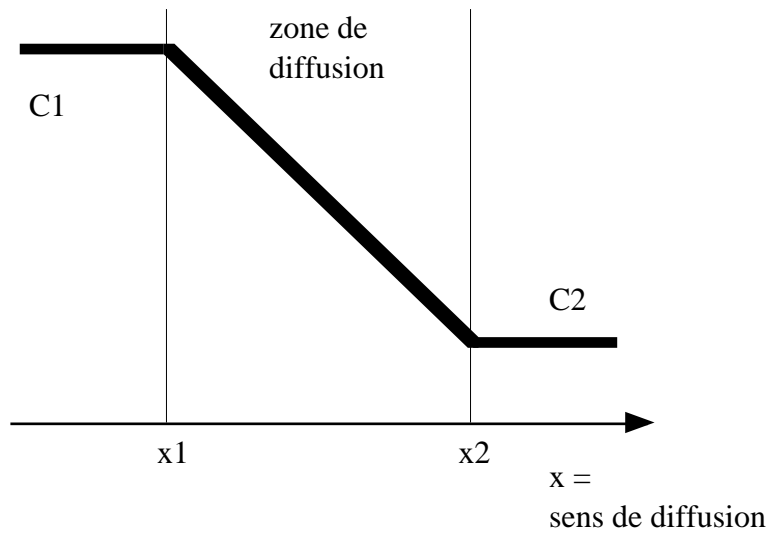


Fig 5

$$= -D S \frac{C_2 - C_1}{x_2 - x_1}$$

et
dans la zone de diffusion.

Cette simplification permettra de comprendre l'essentiel des phénomènes de diffusion.

3 Applications de la diffusion

3.1 Diffusion à travers une membrane

Ce qui a été expliqué au paragraphe précédent s'applique aussi bien à un mélange de gaz qu'à un mélange de liquides (soluté-solvant). Dans tous ces cas, on suppose que les interactions de type soluté-soluté, soluté-solvant ou solvant-solvant sont du même ordre ; cette hypothèse est correcte dans le cas des liquides lorsque la dilution du soluté est très grande (infinie !). Ceci revient à considérer la diffusion d'un gaz pur dans lui-même, ce qui existe évidemment en raison de l'agitation moléculaire.

Dans un cas réel, la communication entre deux compartiments contenant des solutions "idéales" à concentrations C_1 et C_2 sera assurée par une membrane poreuse traversée par un flux net de 1 vers 2, si on a $C_1 > C_2$. On aura :

$$= \frac{dn}{dt} = K(C_1 - C_2)$$

où K représente le coefficient de perméabilité, dépendant de la membrane et du soluté. Dans le cas d'une solution biologique, il faudra considérer les K_i selon le type de chaque molécule. Il contient le paramètre D , donc plus la molécules sera grosse, moins elle diffusera. Dès que sa taille atteint celle des pores (supposons les cylindriques), la molécule ne traverse plus la membrane. Cet effet de diffusion transmembrananaire différentielle s'appelle la **dialyse**. Elle peut permettre d'isoler des

macromolécules à des fins d'analyse, de purification ou de préparation. Ce principe sera appliqué au rein artificiel.

3.2. Rein artificiel

Un des rôles majeurs du rein est l'échange des molécules solubles avec l'extérieur : certains ions sont réabsorbés ou excrétés (Na^+), d'autres molécules (produits du catabolisme comme l'urée, la créatinine) sont éliminées. Lors d'une insuffisance rénale grave, cette fonction devient insuffisante et il faut la remplacer. On utilise le rein artificiel dont le principe repose sur la dialyse, d'où le nom de séances de dialyse. Du sang est prélevé en continu à un patient, pour être purifié et réinjecté au immédiatement au patient. Ce processus dure quelques heures (env. 3-4).

Le rein artificiel fonctionne sur le principe suivant. Deux compartiments sont séparés par une membrane dialysante : dans l'un, on fait circuler le sang qui contient eau, ions, micromolécules (urée, glucose, ...), macromolécules (protéines) et cellules (GR, GB, plaquettes) ; dans l'autre, circule le liquide de dialyse dont la concentration en ions et micromolécules est fixée (par renouvellement ou par utilisation d'un très grand volume liquidien). Ne peuvent être échangé que les ions et les micromolécules.

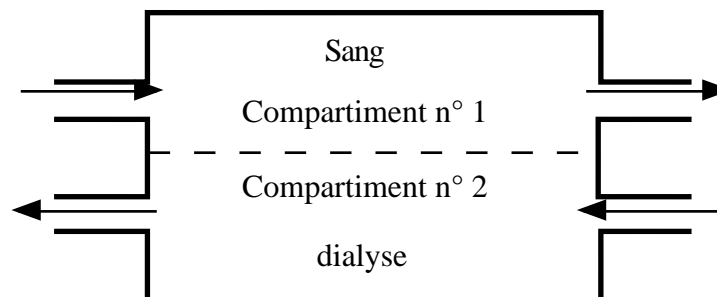


Fig 6

La composition du compartiment de dialyse est ajustée à trois types de valeur :

- idéale de façon à maintenir une concentration correcte
- en excès pour compenser des pertes (absence de réabsorption)
- en défaut pour compenser des accumulations (absence d'élimination).

Le but du rein artificiel est donc d'éliminer des produits toxiques présents dans le sang (urée, créatinine) et de corriger sélectivement la concentration anormale d'autres éléments (Na , Cl , ...).

Par exemple, on peut créer un liquide dialyse ayant la composition suivante :

CATIONS	Dialysat mEq/l	Sang mEq/l	ANIONS	Dialysat mEq/l	Sang mEq/l
Ca ⁺⁺	3	3,5	Cl ⁻	100,5	114
Mg ⁺⁺	1,5	1,5	CH ₃ COO ⁻	38	38
K ⁺	2	2	SO ₄ ^{- -}	0	152
Na ⁺	132	145	HPO ₄ ⁻	0	152
Glucose	0	5,55 mol/m ³			

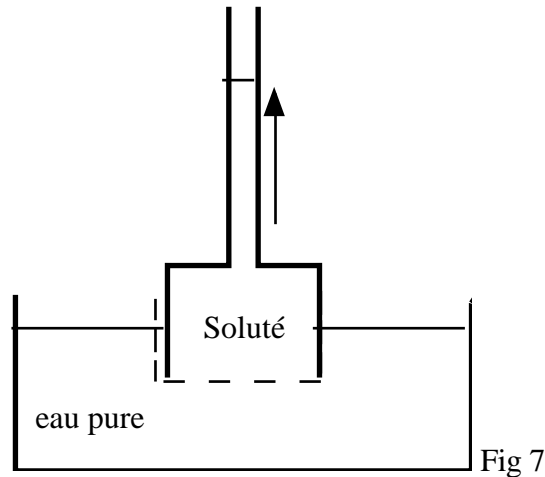
On rappelle que la concentration équivalente (mEq/l) est le produit : molarité x charge.

Le premier rein artificiel a été construit par KOLFF qui faisait baigner un tube de cellophane dans un bain de dialyse non renouvelé. On a également proposé, pour les cas d'urgence les dialyses péritonéales : le liquide de dialyse est injecté dans le péritoine, sac abdominal péri-intestinal, puis retiré après un temps supposé suffisant pour les échanges.

Ensuite les échangeurs ont été constitué par des plaques avec un liquide dialyse circulant et renouvelé. A noter que sang et dialysat circulent à contre sens l'un de l'autre (contre-courant) pour accroître l'efficacité des échanges. Aujourd'hui, les reins artificiels sont constitués par de tout petit cylindres (20 cm long et 5 cm Ø), parcourus par plusieurs milliers de fibres creuses et poreuses de qq microns de diamètre, réalisant qq m² d'échange, à contre courant.

OSMOSE

1 Mise en évidence du phénomène



En construisant un dispositif tel celui de la figure 7 où une membrane perméable à l'eau sépare deux compartiments, l'un contenant de l'eau pure et l'autre une solution de glucose, on observe une montée de l'eau dans le compartiment contenant le glucose jusqu'à un niveau donné (endosmose). Après une stabilisation de ce niveau, l'eau commence à redescendre jusqu'à égalité des niveaux des deux compartiments (exosmose).

L'interprétation du phénomène est qu'il se développe une pression qui pousse le solvant dans le compartiment contenant le soluté. Lorsque cette *pression osmotique* est équilibrée par la pression hydrostatique développée par la hauteur de la colonne d'eau dans le tube ($h \cdot g$), la montée s'arrête. Ensuite, l'eau redescend car la membrane n'est pas totalement imperméable au glucose et la concentration en glucose tend à s'égaliser dans les deux compartiments, supprimant la poussée.

La pression osmotique est, par définition, la pression qu'il faudrait exercer sur une solution pour l'amener à un état d'équilibre (= absence de flux net) avec le solvant dont elle est séparée par une membrane à perméabilité sélective, soit :

$$= h \cdot g$$

Deux solutions dont les pressions osmotiques sont égales sont dites "*isotoniques*". En cas d'inégalité, elles sont "*hypertonique*" et "*hypotonique*" l'une par rapport à l'autre : une solution étant choisie comme référence et la membrane étant précisée.

Dans l'organisme, les secteurs cellulaire, interstitiel, intravasculaire, sont autant de compartiments séparés par des membranes à perméabilité sélective, généralement différente d'un type de séparation à l'autre. Chaque cellule, chaque compartiment cellulaire (noyau, vacuole,

lysosome, ...) sont des compartiments microscopiques où vont intervenir les phénomènes osmotiques.

2 Loi expérimentale suivie par la pression osmotique

Elles sont établies par Pfeffer dans deux conditions :

- la membrane de l'osmomètre est strictement héli-perméable, seule l'eau peut la traverser. On la réalise à l'aide d'un vase poreux recouvert d'un gel de ferrocyanure de cuivre.
- les solutions sont diluées. On peut les considérer comme idéales (les molécules de soluté sont trop éloignées les unes des autres pour avoir des interactions).

La loi de Pfeffer s'écrit : $\pi = n.R.T$

étant la pression osmotique,

R, la constante des gaz parfaits,

T, la température absolue,

n, l'osmolarité (nombre de moles de particules par unité de volume).

En écrivant : $n = N/V$, on retrouve une analogie fonctionnelle avec la loi de Mariotte (dite des gaz parfaits) : $P.V = N.R.T$.

Comme dans le cas des gaz parfaits, il s'agit de particules "actives" par rapport à un milieu ambiant. Il s'ensuit que lorsque la molécule se dissocie en deux, elle crée deux espèces qui ne traversent pas la membrane. Par exemple,



donc une solution molaire contient 1 mole/litre de NaCl qui libère deux osmoles par litre (1 osmole Na^+ et une osmole Cl^-).

3 Les types de membrane

Il existe essentiellement deux types de membranes à considérer.

La membrane strictement héli-perméable : seule l'eau peut la traverser. Toute particule du soluté intervient dans le calcul de la pression osmotique. On parle aussi de membrane idéale.

La membrane dialysante : elle laisse passer l'eau et les micromolécules. Seules les macromolécules ne peuvent la traverser, elles contribuent donc de façon unique à la création de la pression osmotique : on parle de pression oncotique :

$$\pi = n_p.R.T$$

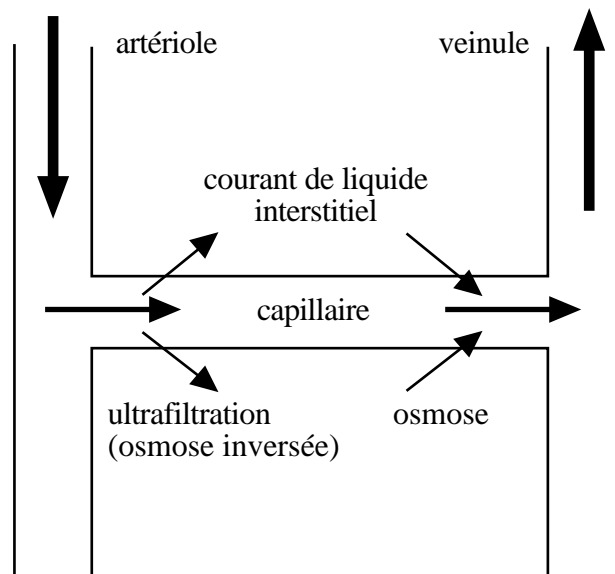
En première approximation, la paroi d'un capillaire est considérée comme une paroi dialysante et de même pour les membranes de cellophane utilisées dans les reins artificiels.

Toutes les membranes réelles ont un comportement intermédiaire. Elles laissent passer l'eau et d'autres substances, s'approchant plus ou moins d'un des deux types décrits. Ainsi, on verra l'existence de membranes semi-perméables biologiques, laissant passer l'eau et l'urée

4 Pression oncotique et équilibre de Starling

Le secteur interstitiel contient peu de protéines et ne développe donc pas de pression oncotique. Il y a donc une tendance à voir passer le plasma du secteur interstitiel vers le secteur vasculaire. Or, dans les capillaires du côté artériel, la pression hydrostatique est supérieure à la pression oncotique. Celle-ci compense donc le flux d'origine oncotique et il entraîne même un flux net d'eau et de microélectrolytes du capillaire dans le milieu interstitiel. C'est le phénomène d'osmose inverse, ou d'ultrafiltration. Pour se convaincre de son existence, on peut imaginer l'osmomètre dans lequel on verse de l'eau par le compartiment contenant la solution : l'eau monte dans le tube et la pression hydrostatique fait renverser le flux d'osmose pour rester à l'équilibre.

Dans les capillaires veineux, la pression hydrostatique est inférieure à la pression oncotique et le flux résultant s'inverse par rapport au versant artériel. Sur un plan global, ces deux flux s'équilibrent dans le temps : le volume interstitiel reste constant mais avec un renouvellement permanent. Ce phénomène physico-chimique, portant sur l'eau, contribue aux échanges des petites molécules entre les secteurs corporels par convection à travers les membranes.



Normalement, les chiffres de pression sont de cet ordre :

$$P_a = 32 \text{ mmHg} \quad \& \quad a = 25 \text{ mmHg}$$

$$P_v = 18 \text{ mmHg} \quad \& \quad v = 25 \text{ mmHg}$$

On constate que les gradients de pression qui déterminent les flux sont identiques, c'est à dire que la pression de filtration, $P_f = P_a - a$, est égale à la pression de résorption, $P_r = v - P_v$. Cet état s'appelle **équilibre de Starling**.

Il peut être perturbé lorsque la concentration de protéines diminue, on a alors une baisse de la pression oncotique. Si, par exemple, a passe de 25 à 21 mmHg, P_f augmente (9 mmHg) et P_r diminue (3 mmHg), l'équilibre $P_f = P_r$ est rompu et $P_f > P_r$, entraînant une accumulation d'eau dans le secteur interstitiel (œdème).

La baisse anormale de la pression oncotique peut être causée par :

- carence d'apport (famine),
- excès d'élimination (urinaire dans le syndrome néphrotique),
- défaut de synthèse (insuffisance hépatique, cirrhose).

L'équilibre peut être rompu par une augmentation de la pression veineuse. Si, par exemple, P_v passe de 18 à 22 mmHg, P_f reste inchangée tandis que P_r diminue (3 mmHg), on se retrouve dans la situation précédente où $P_f > P_r$.

On observe cette situation en cas d'obstacle à la circulation veineuse :

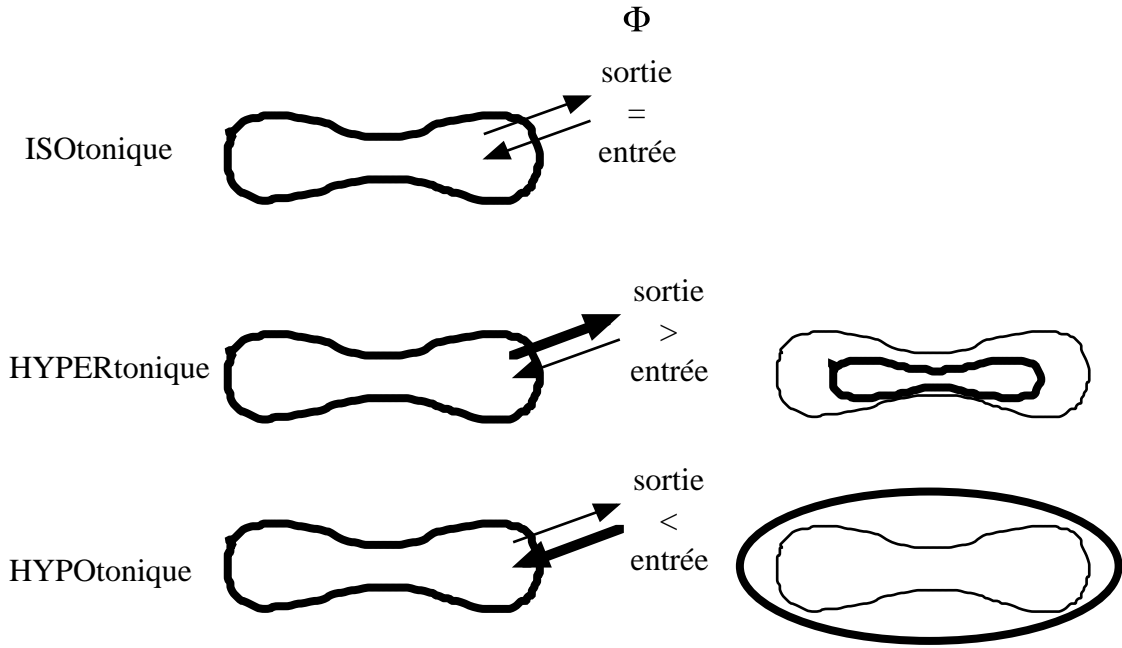
- compression veineuse par une tumeur,
- obstruction de la veine par un caillot de phlébite,
- insuffisance cardiaque (cœur droit, œdème hépatique ; cœur gauche, œdème pulmonaire).

En théorie, il serait nécessaire de considérer les variations de P_a . Le cas de l'abaissement est rencontré dans l'insuffisance cardiaque ; on observe alors un blocage de la pompe cardiaque qui entraîne en amont une augmentation de la pression veineuse et c'est ce paramètre qui prime (œdèmes). A l'inverse, la pression artérielle peut augmenter (HTA) mais ce phénomène se déroule essentiellement au niveau des grosses et moyennes artères et ne parvient au niveau capillaire qu'à un stade très avancé de la pathologie.

5 Pression osmotique et volume cellulaire, cas du globule rouge

Expérience : On souhaite étudier le comportement du globule rouge (GR) selon l'osmolarité de son milieu. Pour cela, des GR sont placés dans une solution de NaCl isotonique au plasma (9‰ ou 9 g/l, ou $9 \times 2 / 58,5$ osmoles/l, 308 mosm/l). On n'observe pas de changement de forme des GR. Si la solution de NaCl est hypertonique au plasma ($C > 9‰$), les GR se rétractent, si la solution est hypotonique au plasma, les GR se dilatent. En diminuant encore la concentration, on constate un

éclatement des GR (hémolyse).



Les flux osmotiques d'eau, en entrée et en sortie, créent des modifications de pression à l'intérieur du GR qui entraînent à leur tour des modifications de la tension de la membrane du GR (voir cours sur la circulation, chapitre tension artérielle). Lorsque les forces de tension, résistant à l'augmentation de pression sont insuffisantes, la membrane se rompt.

Dans une telle expérience, la membrane du GR se comporte de façon semi-perméable, en ne laissant passer que l'eau, pas le NaCl. On a utilisé jadis ce type de test pour évaluer certaines pathologies (microsphérocytose = cellules sous forme de petites sphères) :

C NaCl (g/l)	% hémolyse		
	0	50	100
GR normal	> 5	4,1	< 3
Microsphérocytose	> 6,5	5,5	< 4,2

Pour mieux caractériser la membrane, l'expérience est recommencée en utilisant de l'urée à la place du NaCl. Sur les bases précédentes, on prépare une concentration supposée isoosmolaire à 18 g/l d'urée ($M = 60$). Dès l'immersion des GR, on constate une hémolyse totale. L'interprétation du phénomène conduit à conclure que l'urée passe à travers la membrane. Le milieu extérieur ne présente alors aucune osmolarité vis à vis du milieu intérieur du GR : il existe donc un flux massif d'eau vers l'intérieur, ce qui distend la membrane jusqu'à la rupture.

En pratique, on voit donc que les membranes biologiques sont imperméables aux petits ions mais pas à une petite molécules telles que l'urée, elles ne sont donc pas tout à fait imperméables : on parle donc de membranes semi-perméables biologiques contre lesquelles on évaluera une pression osmotique efficace. L'osmolarité efficace correspondante est calculée par différence de toutes les concentrations de particules moins celle d'urée.

$$= (n_{\text{total}} - n_{\text{urée}}).RT$$

Pour les curieux : comment la membrane peut-elle être imperméable au Na^+ ($M=23$) et pas à l'urée ($M=60$) ?

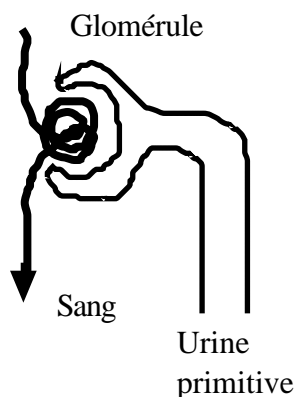
Réponse : par solvatation.

L'urée n'est pas très polaire et est en solution sous forme simple : $\text{CO}-(\text{NH}_2)_2$. L'ion Na^+ crée autour de lui un champ électrique intense qui organise les molécules d'eau autour de lui (solvatation). Ainsi, la particule en mouvement n'est pas Na^+ mais $\text{Na}^+(\text{H}_2\text{O})_n$. Comme n varie de 6 à 9, voit que la masse se présentant devant un pore de membrane est au moins de $23+6 \times 18 = 131$ g.

6 Energie et osmose

6.1 Ultrafiltration rénale

Dans le rein, il existe une structure, le glomérule, au sein de laquelle se forme l'urine primitive.

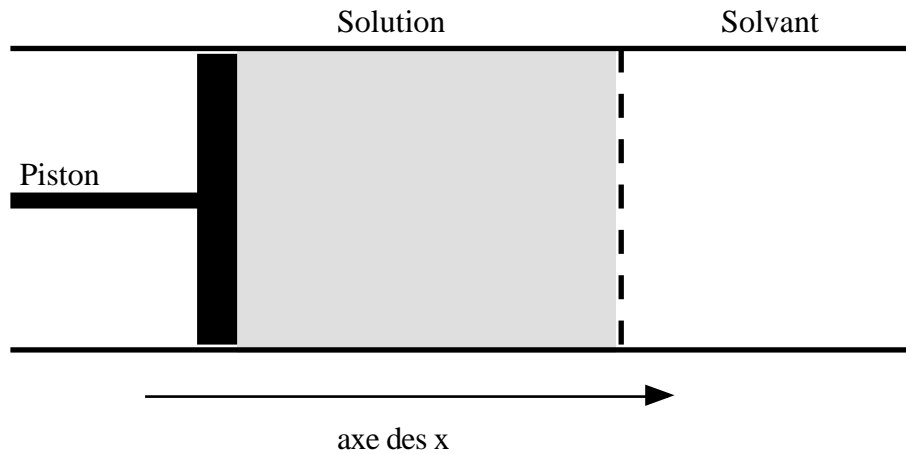


On assimile l'ensemble des membranes séparant le sang et l'urine primitive à une seule membrane dialysante. A l'état normal, il n'y a pas de protéines dans les urines, donc le sang exerce une pression oncotique qui a tendance à faire un appel d'eau vers le plasma. Si la pression hydrostatique est suffisante, l'eau est chassée du plasma vers le glomérule (ultrafiltration). Si la pression chute, on peut aller vers l'anurie (phénomène connu en réanimation).

La pression hydrostatique est maintenue par le travail de la pompe cardiaque. Nous verrons en hydrodynamique comment on peut évaluer la consommation énergétique myocardique. Ce travail ne suffit pas à former l'urine qui sera excrétée. En effet, l'urine primitive formée est, au protéines près, de même composition que le plasma. Une succession d'absorptions et d'excrétions intratubulaires vont aboutir à un volume restreint d'urine finale, contenant les substances à évacuer sous une haute concentration. Ces modifications de concentration impliquent une consommation d'énergie que nous allons modéliser.

6.2 Modélisation du travail osmotique - cas réversible

Imaginons un système ne fonctionnant que sur le mode osmotique. De nouveau, nous aurons deux compartiments séparés par une membrane (semi-perméable), l'un contenant une solution (N moles de particules dans un volume V) et l'autre de l'eau pure. Il existe donc une pression osmotique qui sera équilibrée par une pression physique, P, exercée par l'intermédiaire d'un piston.



Si la force exercée sur le piston équilibre la pression osmotique, le flux net d'eau à travers la membrane est nul. Si la force est insuffisante, on observe un flux osmotique ; si elle est trop importante, on observe une ultrafiltration. Dans ces deux cas, le piston se déplace et la mise en jeu d'énergie dans le phénomène d'osmose est alors facile à calculer puisqu'elle est équivalente au travail de la force appliquée sur le piston. Si on suppose le phénomène comme réversible, cette énergie (ce travail) vaut :

$$dW = F \, dl,$$

or $F = P \, S$ avec P la pression exercée et S la surface du piston.

En raisonnant sur un phénomène réversible et en partant de l'équilibre, on a égalité entre pression osmotique et pression hydrostatique, donc :

$$F = P \, S = \frac{N}{V} RT \, S$$

et le système reçoit : $dW = \frac{N}{V} RT \, S \, dl$ avec $S \, dl = -dV$.

Le signe moins signifie que le volume diminue quand le piston progresse de dl. L'équation devient :

$$dW = -NRT \, \frac{dV}{V}$$

Quand le système évolue du volume V_1 au volume V_2 , on a :

$$W_{1-2} = -NRT \int_{V_1}^{V_2} \frac{dV}{V} = -NRT \, \text{Ln} \frac{V_2}{V_1}.$$

Comme $n = N/V$, on a : $\frac{n_1}{n_2} = \frac{V_2}{V_1}$, d'où :

$$W_{1-2} = NRT \ln \frac{n_2}{n_1}$$

C'est l'expression du travail osmotique nécessaire pour concentrer (ou diluer) une solution d'une valeur d'osmolarité à une autre. On constate que si $n_2 > n_1$, le travail est positif, donc fourni au système.

6.3 Application au travail de la concentration de l'urine dans le rein

Le modèle que nous venons de voir s'applique tout particulièrement au problème du dessalement de l'eau de mer. Si la solution passe d'une concentration de 27 g/l à 35 g/l de NaCl, à partir de 100 litres d'eau de mer, on produira 23 litres d'eau douce en consommant une énergie de $5,94 \cdot 10^4$ J. Sur cet exemple, on peut montrer qu'il faut 12% plus d'énergie pour produire le deuxième volume de 2,3 l que pour le premier volume.

En réalité, au lieu d'un piston, la pression est générée par une pompe et le flux d'ultrafiltration est compensé en permanence par un renouvellement de l'eau salée, ce qui permet d'éviter le phénomène d'enrichissement osmolaire qui provoque un besoin énergétique croissant pour une production volumique identique.

Dans la préparation de l'urine, on peut modéliser la part osmotique du travail rénal selon le schéma suivant :

- on isole de façon fictive le volume de plasma contenant les N osmoles qui seront excrétées dans l'urine,
- les reins concentrent ce volume jusqu'à atteindre l'osmolarité finale de l'urine par un processus réversible. Dans ce cas, le travail est indépendant du "chemin" utilisé et est donc identique à celui utilisé avec le modèle du piston.

En prenant l'exemple d'une osmole passant de l'osmolarité $n_s = 301$ mosm/l dans le plasma à $n_u = 1,914$ osm/l dans l'urine, on peut estimer le travail osmotique avec l'hypothèse évidente que tout se passe à 37°C, donc 310 K. On a alors :

$$W = 1 \cdot 8,32 \cdot 310 \cdot \ln(1914 / 301) = 4800 \text{ J.}$$

En conclusion, le fonctionnement des organismes repose sur des échanges intra- et inter-cellulaires de matière ou d'énergie. En prenant en compte le phénomène de diffusion, lié essentiellement à l'agitation thermique, nous venons de décrire l'aspect passif des transports

transmembranaires. Ces phénomènes ne demandent pas d'autre énergie que celle liée au maintien de la température du milieu ou celle imposée par le travail osmotique. Même s'ils rendent compte d'aspects physiologiques, ils ne sont pas obligatoirement prépondérant et les transport actifs, qui consomment un surcroît d'énergie, sont ceux qui régulent l'essentiel des fonctions.

Comme la température, plus généralement les échanges de chaleur, joue un grand rôle, nous allons voir comment se déroulent les échanges de chaleur et comment est régulée la température dans l'organisme.