

# CHAPITRE 50

## Régulation osmotique et système urinaire

### Aperçu du chapitre

- 50.1 Osmolarité et équilibre osmotique
- 50.2 Organes osmorégulateurs
- 50.3 Évolution du rein des vertébrés
- 50.4 Déchets azotés : ammoniacque, urée et acide urique
- 50.5 Rein mammalien
- 50.6 Contrôle hormonal des fonctions osmorégulatrices



### Introduction

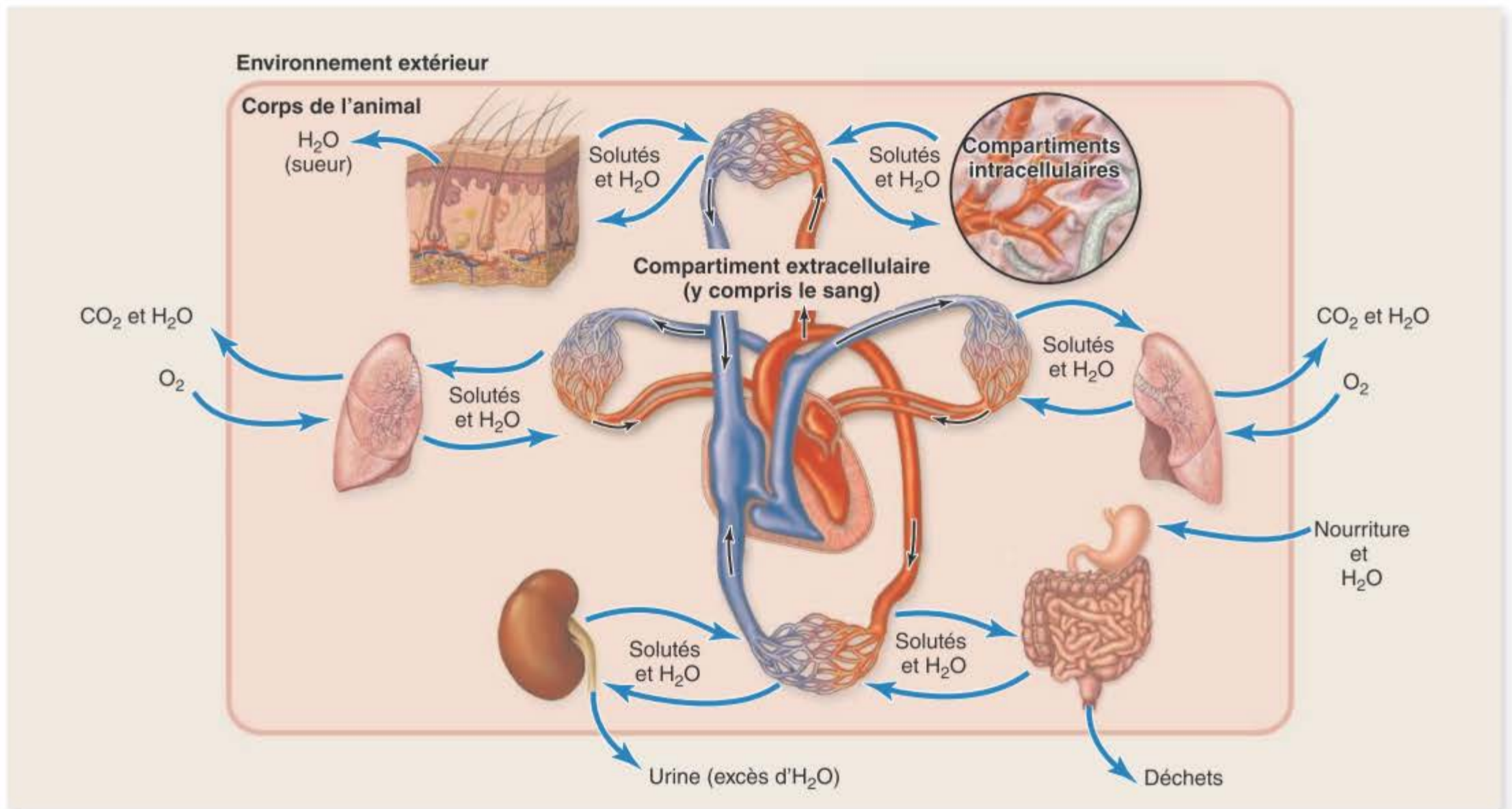
La majorité de votre poids corporel est en fait de l'eau, mais vous existez dans un environnement très déshydratant. Le rat kangourou de la photo vit dans un environnement désertique qui est encore plus déshydratant et pourtant il économise si bien son eau qu'il n'a jamais besoin de boire. En effet, il génère suffisamment d'eau comme sous-produit de l'oxydation de sa nourriture. Les poissons peuvent vivre en eau douce ou marine, relevant le défi de gagner ou de perdre de l'eau. La vie dans ces différents milieux est possible parce que des mécanismes *élaborés* permettent aux organismes de contrôler la pression osmotique de leur sang et de leurs liquides extracellulaires. La régulation du fluide interne et de sa composition est un exemple d'homéostasie, la capacité des organismes vivants à maintenir des conditions internes dans une plage optimale. Dans ce chapitre, nous décrivons les systèmes osmorégulateurs de divers animaux, notamment le système urinaire chez les mammifères. Ces systèmes d'organes maintiennent l'équilibre aqueux et ionique des fluides dans le corps.

### 50.1 Osmolarité et équilibre osmotique

#### Objectifs

1. Expliquer l'importance de l'équilibre osmotique.
2. Décrire comment les organismes sont classés sur base de leur mécanisme de régulation osmotique.

L'eau dans le corps d'un animal est distribuée entre les compartiments intracellulaires et extracellulaires (figure 50.1). Afin de maintenir l'équilibre osmotique, le compartiment extracellulaire de l'organisme animal (y compris le plasma sanguin) doit être à même d'échanger de l'eau avec son environnement, c'est-à-dire la prélever ou l'excréter. Les ions inorganiques doivent aussi pouvoir être échangés entre les fluides corporels extracellulaires et l'environnement extérieur pour maintenir l'homéostasie. De tels échanges d'eau et d'électrolytes entre le corps et l'environnement extérieur se font à travers des cellules épithéliales spécialisées et, chez la plupart des vertébrés, par un processus de filtration dans les reins.



**Figure 50.1** Les interactions entre les compartiments intracellulaire et extracellulaire de l'organisme et l'environnement extérieur. L'eau peut être prélevée ou perdue dans l'environnement. Les échanges d'eau et de solutés entre les fluides extracellulaires du corps et l'environnement ont lieu à travers des épithéliums de transport, et l'eau et les solutés peuvent être filtrés en dehors du sang par les reins. Au total, la quantité d'eau et de solutés qui entre et quitte le corps doit être équilibrée afin de maintenir l'homéostasie.

La plupart des vertébrés maintiennent une homéostasie qui concerne la concentration totale en solutés de leurs liquides extracellulaires et la concentration d'ions inorganiques spécifiques. Le sodium ( $\text{Na}^+$ ) est le cation majeur dans les fluides extracellulaires, et le chlore ( $\text{Cl}^-$ ) est l'anion majeur. Les cations divalents, le calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ) et le magnésium ( $\text{Mg}^{2+}$ ), le cation monovalent  $\text{K}^+$  ainsi que d'autres ions exercent également des fonctions importantes et doivent être maintenus à des concentrations constantes.

### La pression osmotique est une mesure de la différence de concentration

Vous avez appris au chapitre 5 que l'osmose est la diffusion de l'eau à travers une membrane semi-perméable ; le passage s'effectue toujours d'une solution plus diluée (avec une concentration moindre de solutés) vers une solution moins diluée (avec une concentration plus élevée de solutés). La pression osmotique d'une solution est une mesure de sa tendance à capter l'eau par osmose. Ce qui correspond à la pression requise pour équilibrer celle créée par le mouvement de l'eau.

Puisque la concentration totale en solutés d'une solution détermine son comportement osmotique, le nombre de moles de solutés par kilo d'eau s'appelle l'**osmolarité** de la solution. Notez que l'osmolarité peut différer de la concentration molaire si une substance se dissocie en solution en plus d'une particule osmotiquement active. Par exemple, une solution 1 molaire (M) de saccharose est également 1 osmolaire (Osm), mais une solution 1 M de  $\text{NaCl}$  est 2 Osm, puisqu'il se dissocie en deux ions osmotiquement actifs.

La **tonicité** d'une solution est une mesure de la capacité de la solution de changer le volume d'une cellule par osmose. Une cellule animale placée dans une solution *hypertonique* perd de l'eau en faveur de la solution environnante et se rétracte. Par contre, une cellule animale placée dans une solution *hypotonique* gagne de l'eau et gonfle. Si une cellule placée dans une solution *isotonique*, aucun mouvement aqueux ne survient. En clinique, des solutions isotoniques, comme une solution saline normale ou à 5 % de dextrose, sont utilisées pour baigner les tissus exposés et sont administrées comme liquides intraveineux.

### Les osmoconformes vivent dans les environnements marins

L'osmolarité des fluides corporels de la plupart des invertébrés marins est la même que celle de l'eau de mer, bien que les concentrations de solutés particuliers, comme le  $\text{Mg}^{2+}$ , ne soient pas égales. Puisque les liquides extracellulaires sont isotoniques à l'eau de mer, il n'existe pas de gradient osmotique et l'eau ne tend pas à quitter le corps ou à y entrer. De tels organismes sont qualifiés d'**osmoconformes** ; ils sont en équilibre osmotique avec leur environnement.

Parmi les vertébrés, seule la myxine, un précurseur des poissons, est un strict osmoconforme. Les requins et les groupes apparentés dans la classe des chondrichthyens (poissons cartilagineux) sont également isotoniques à l'eau de mer, même si leur taux sanguin de  $\text{NaCl}$  est plus bas que celui de l'eau de mer ; la différence dans l'osmolarité totale est compensée par la rétention d'urée dans leur plasma sanguin, comme cela est décrit à la section 50.4.

## Les osmorégulateurs contrôlent leur osmolarité

Tous les autres vertébrés sont des **osmorégulateurs**, c'est-à-dire des animaux qui maintiennent une osmolarité sanguine relativement constante malgré la concentration différente dans leur environnement immédiat. Le maintien d'une osmolarité des liquides corporels relativement stable a permis aux vertébrés d'exploiter une grande variété de niches écologiques. Atteindre une telle stabilité, cependant, requiert une régulation continue.

Chez les vertébrés dulcicoles, la concentration des fluides corporels en solutés est beaucoup plus élevée que celle de l'eau qui les entoure. En d'autres termes, ils sont hypertoniques par rapport à leur environnement. En raison de la pression osmotique plus élevée, l'eau a tendance à entrer dans leur corps. En conséquence, ils doivent empêcher autant que possible cet apport d'eau et éliminer l'excès d'eau qui parvient à entrer. De plus, ils tendent à céder des ions inorganiques à leur environnement ; leur corps doit donc récupérer activement ces ions.

Par contre, la plupart des vertébrés marins sont hypotoniques par rapport à leur environnement ; leurs liquides corporels n'ont qu'environ un tiers de l'osmolarité de l'eau de mer environnante. Ces animaux risquent donc de perdre de l'eau par osmose et doivent retenir l'eau pour éviter la déshydratation. Ils y parviennent en buvant l'eau de mer et en éliminant les ions en excès par leurs reins et leurs branchies.

Les liquides corporels des vertébrés terrestres contiennent plus d'eau que l'air ambiant. Dès lors, ils ont tendance à la perdre par évaporation à partir de la peau et des poumons. Les reptiles, les oiseaux et les mammifères, ainsi que les amphibiens lorsqu'ils vivent sur la terre ferme, sont confrontés à cette difficulté. Ces vertébrés ont acquis des systèmes urinaires et osmorégulateurs qui contribuent à la rétention de l'eau.

### Synthèse 50.1

Un équilibre osmotique doit être maintenu afin que les tissus puissent exercer leur fonction métabolique. Des mécanismes physiologiques aident la plupart des vertébrés à garder constantes l'osmolarité et la concentration ionique du sang. Les invertébrés marins sont osmoconformes ; leurs fluides corporels sont isotoniques par rapport à leur environnement. La plupart des vertébrés sont osmorégulateurs ; leurs fluides corporels sont hypertoniques ou hypotoniques par rapport à leur environnement.

- *Durant l'osmose, l'eau se déplace-t-elle vers les régions d'osmolarité plus élevée ou plus basse ?*

## 50.2 Déchets azotés : ammoniac, urée et acide urique

### Objectif

1. *Reconnaître la toxicité et solubilité relatives de différents types de déchets azotés.*

Le problème de la régulation de l'osmolarité est compliqué par les déchets métaboliques. Le catabolisme des acides aminés et des acides nucléiques aboutit à des sous-produits contenant de l'azote et, dès lors, appelés déchets azotés qui doivent être éliminés de l'organisme. Les différents types de déchets azotés produits par les vertébrés sont présentés à la figure 50.2.

### L'ammoniac est toxique et doit être éliminé rapidement

La première étape dans le métabolisme des acides aminés et des acides nucléiques est la soustraction du groupe amine ( $-NH_2$ ) et sa combinaison à  $H^+$  pour former de l'*ammoniac* ( $NH_3$ ) dans le foie. L'ammoniac est très toxique pour les cellules et n'est dès lors inoffensif que s'il est fortement dilué. L'excrétion d'ammoniac n'est pas difficile pour les poissons osseux et les têtards, qui l'éliminent en grande partie par diffusion à travers les branchies et dans une moindre mesure par excrétion dans une urine très diluée.

### L'urée et l'acide urique sont moins toxiques mais ont une solubilité différente

Chez les élastombrances, les amphibiens adultes et les mammifères, les déchets azotés sont éliminés sous forme d'*urée*, qui est beaucoup moins toxique. L'urée est soluble dans l'eau et peut ainsi être excrétée en grande quantité dans l'urine. Elle est transportée dans le courant sanguin à partir de son site de synthèse hépatique vers les reins où elle est excrétée dans l'urine.

Les reptiles, les oiseaux et les insectes excrètent des déchets azotés sous la forme d'*acide urique*, qui n'est que peu soluble dans l'eau. En raison de sa faible solubilité, l'acide urique précipite et son excrétion requiert donc très peu d'eau. L'acide urique forme le matériel pâteux et blanchâtre de la fiente des oiseaux, appelée *guano*. Cette synthèse d'acide urique requiert de l'énergie, mais elle est compensée par la conservation de l'eau.

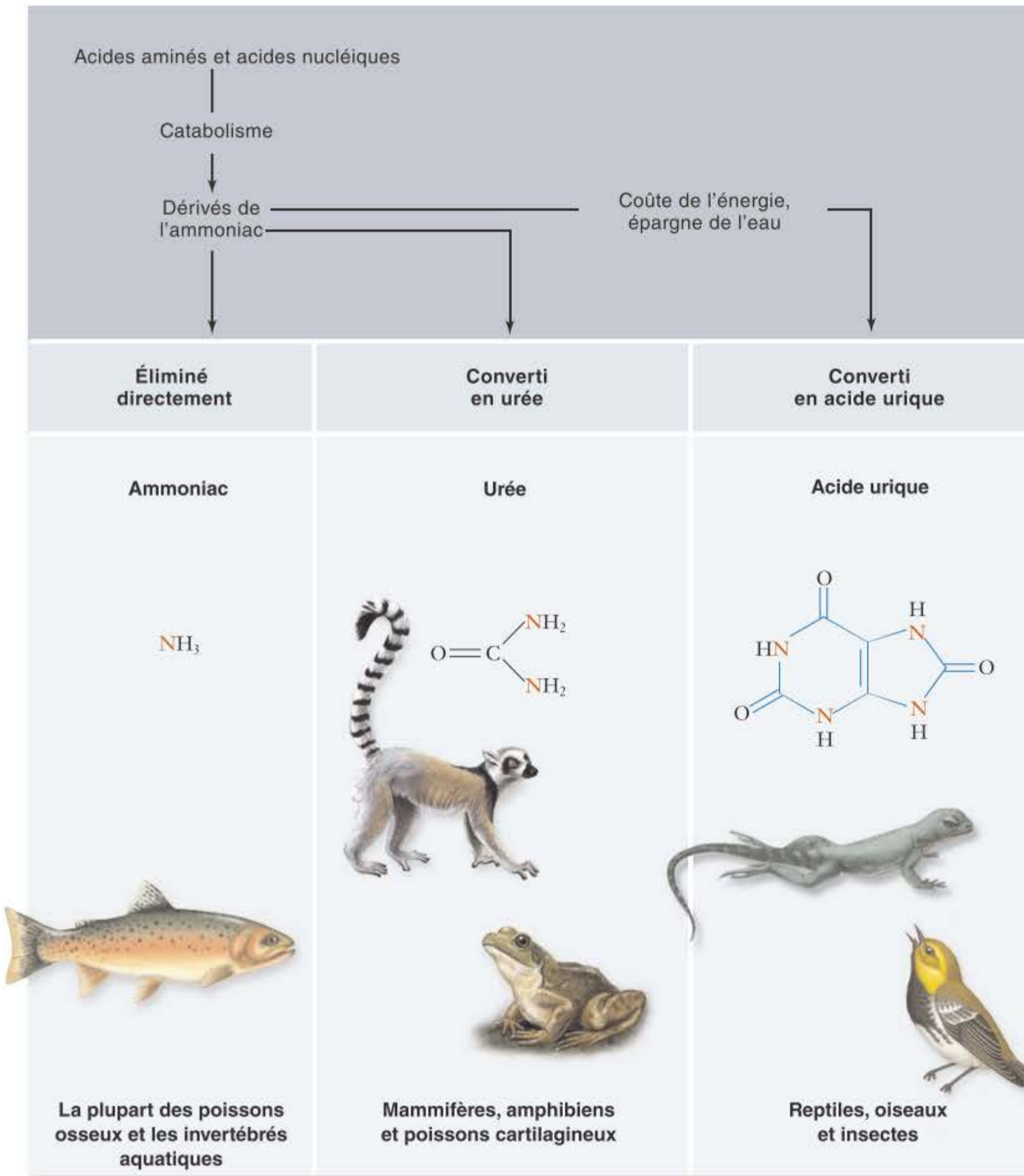
L'aptitude à synthétiser l'acide urique dans ces groupes d'animaux est également importante parce que leurs œufs sont enfermés dans des coquilles, et les déchets azotés s'accumulent dans l'œuf avec la croissance de l'embryon. L'acide urique se forme au cours d'un processus lent requérant une énergie considérable et qui aboutit à un composé qui cristallise et précipite. En tant que précipité, même s'il persiste dans l'œuf, il est incapable d'affecter le développement de l'embryon.

Les mammifères produisent également un peu d'acide urique, mais il s'agit d'un déchet provenant de la dégradation des nucléotides puriques et non des acides aminés. La plupart des mammifères sont pourvus d'une enzyme, l'*uricase*, qui convertit l'acide urique en un dérivé plus soluble, l'*allantoïne*. Seuls les humains, les grands singes et les chiens dalmatiens ne disposent pas de cette enzyme et doivent donc excréter l'acide urique. Chez l'homme, une accumulation excessive d'acide urique dans les articulations est responsable d'une maladie appelée *goutte*.

### Synthèse 50.2

La dégradation métabolique des acides aminés et des acides nucléiques produit comme dérivé de l'ammoniac. Les poissons osseux et les amphibiens à branchies excrètent l'ammoniac ; d'autres vertébrés convertissent les déchets azotés en urée (reptiles et oiseaux) et en acide urique (mammifères et amphibiens adultes), qui sont moins toxiques. La plupart des mammifères produisent une petite quantité d'acide urique qui est dégradé par l'*uricase*, sauf chez l'homme, les grands singes et le chien dalmatien.

- *Pourquoi les déchets azotés sont-ils problématiques ?*



**Figure 50.2 Déchets azotés.** Lorsque les acides aminés et les acides nucléiques sont métabolisés, le dérivé immédiat est l'ammoniac, qui est très toxique, mais peut être éliminé par les branchies chez les poissons téléostéens. Les mammifères convertissent l'ammoniac en urée, qui est moins toxique. Les oiseaux et les reptiles terrestres le transforment en acide urique, qui est insoluble dans l'eau. Au plan énergétique, la production d'acide urique est la plus coûteuse des trois, mais elle épargne plus d'eau.

## 50.3 Organes osmorégulateurs

### Objectifs

1. Décrire les organes osmorégulateurs des invertébrés.
2. Définir la réabsorption et la sécrétion.

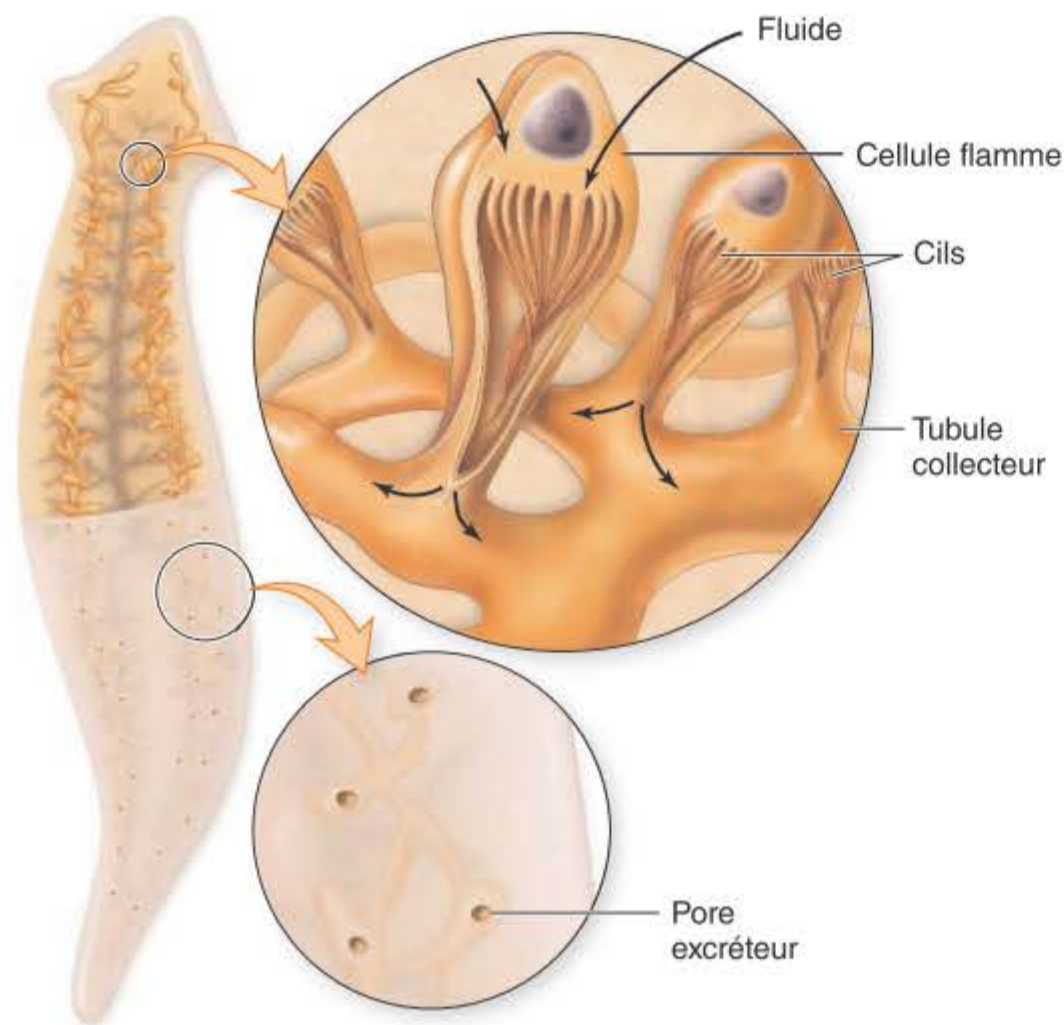
Les animaux ont acquis divers mécanismes pour faire face aux difficultés du maintien d'un équilibre hydrique. Chez de nombreux animaux, l'élimination de l'eau ou des sels est couplée à celle des déchets métaboliques et passe par un système excréteur. Les protistes utilisent à cet effet des vacuoles contractiles, comme le font les éponges. D'autres animaux multicellulaires disposent d'un système de tubules excréteurs qui expulsent le liquide et les déchets hors du corps. En outre, des systèmes plus élaborés

peuvent être trouvés chez les invertébrés. Chez les vertébrés, le système urinaire est très complexe.

### Les invertébrés utilisent des cellules spécialisées et des tubules

Chez les vers plats, ces tubules sont appelés **protonéphridies** ; ils se ramifient à travers tout le corps pour se terminer par les **cellules flamme**, qui ressemblent à des ampoules (figure 50.3). Alors que ces structures excrétrices simples s'ouvrent à l'extérieur du corps, elles ne s'ouvrent pas à l'intérieur du corps. Des cils à l'intérieur des cellules flamme attirent l'eau à partir du corps. L'eau et les métabolites sont alors réabsorbés, et les substances à excréter sont expulsées par les pores excréteurs.

D'autres invertébrés sont pourvus d'un système de tubules qui s'ouvrent à la fois à l'intérieur et à l'extérieur du corps. Chez le ver de



**Figure 50.3 La protonéphridie des vers plats.** Un système ramifié de tubules, des cellules flamme semblables à des ampoules et des pores extérieurs constituent la protonéphridie des vers plats. Les cils à l'intérieur des cellules flamme attirent les liquides du corps par leurs battements. Les substances sont alors expulsées à travers les pores qui s'ouvrent vers l'extérieur du corps.

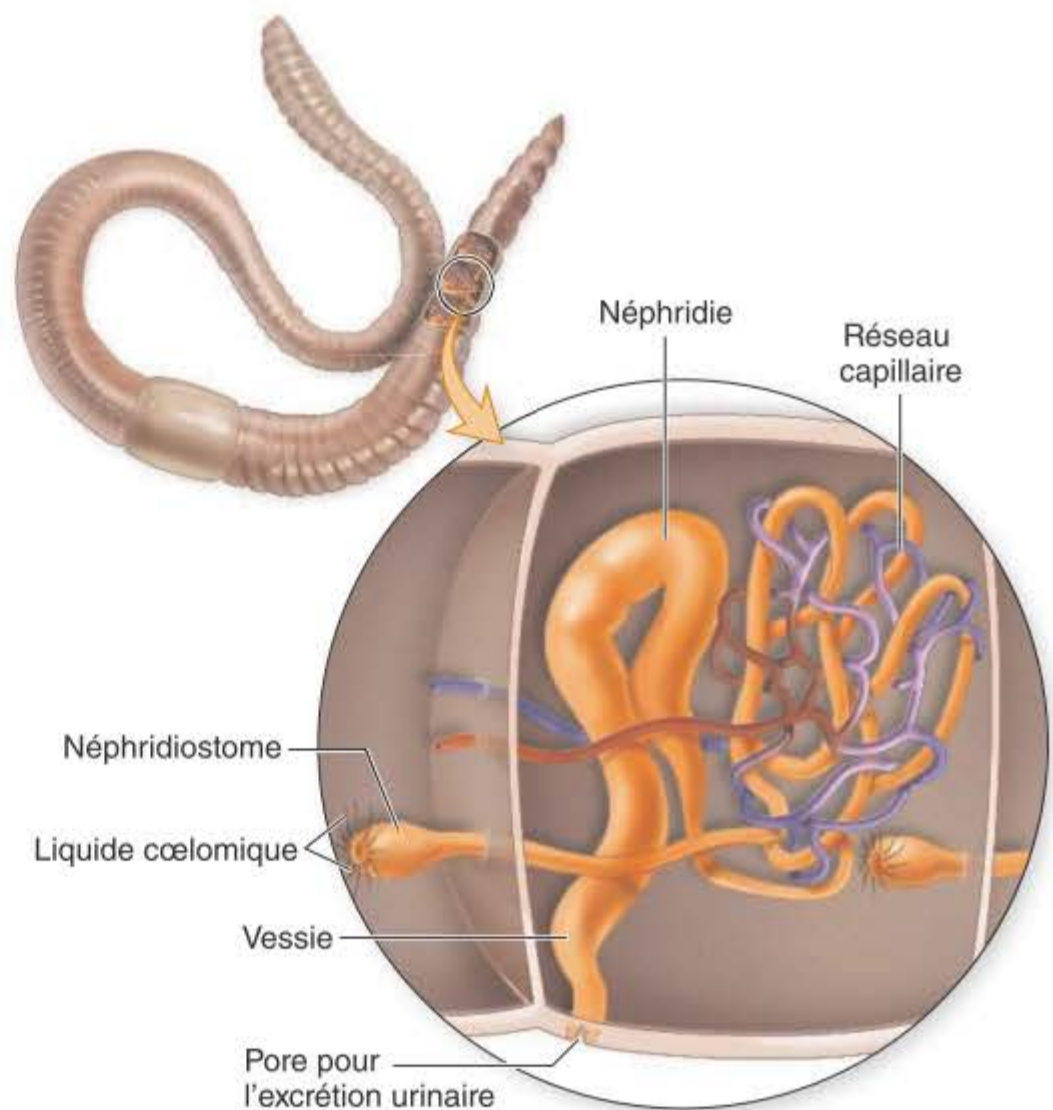
terre, ces tubules sont appelés *néphridies* (structures de couleur dans la figure 50.4). Les néphridies obtiennent le liquide de la cavité corporelle par un processus de filtration dans des structures en forme d'entonnoirs appelées *néphrostomes*. Le terme *filtration* convient puisque le fluide est formé sous pression et passe à travers de petites ouvertures qui excluent les molécules dépassant une certaine taille. Ce liquide filtré est isotonique avec le liquide du coelome, mais comme il passe par les tubules de la néphridie, du NaCl est repris par des processus de transport actif.

Un terme général pour cette récupération à partir des tubules en faveur des fluides corporels environnants est **réabsorption**. Puisque le sel est réabsorbé à partir du filtrat, l'urine excrétée est plus diluée que les liquides corporels, l'urine est donc hypotonique. Les reins des mollusques et les organes excréteurs des crustacés (appelés *glandes antennaires*) produisent aussi de l'urine par filtration et récupèrent certains ions par réabsorption.

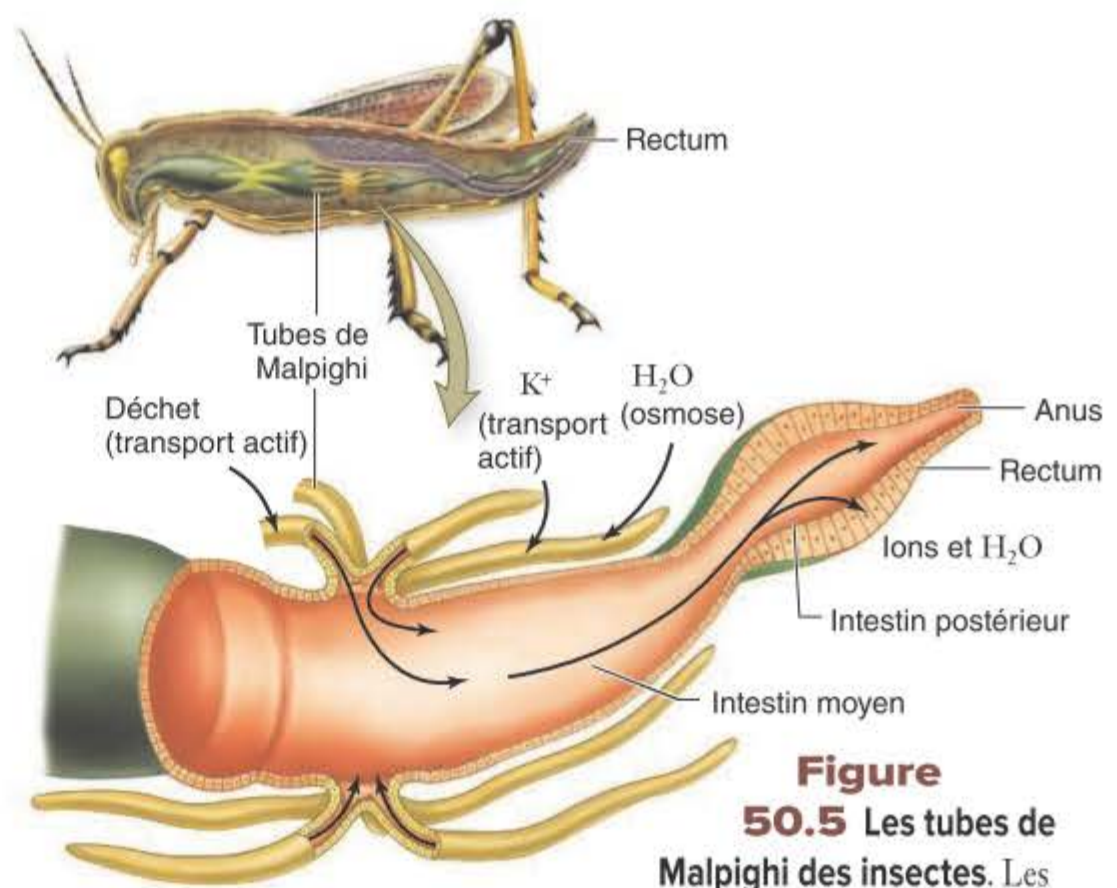
### Les insectes ont un système osmorégulateur unique

Les organes excréteurs chez les insectes sont les tubules de Malpighi (figure 50.5), qui sont des extensions du tractus digestif qui se ramifient en avant de l'intestin postérieur. L'urine n'est pas formée par filtration dans ces tubules puisqu'il n'y a pas de différence de pression entre le sang dans la cavité corporelle et le tubule. Au lieu de cela, les molécules de déchet et les ions potassium ( $K^+$ ) sont sécrétés dans les tubules par transport actif.

La **sécrétion** est l'opposé de la réabsorption : les ions ou molécules sont transportés dans le tubule à partir du fluide corporel. La sécrétion du  $K^+$  crée un gradient osmotique qui fait diffuser l'eau du système



**Figure 50.4 Les néphridies des annélides.** La plupart des invertébrés, comme l'annélide montré ici, ont des néphridies (*en orange*). Elles consistent en tubules qui reçoivent un filtrat de liquide coelomique, qui entre par les néphridiostomes en forme d'entonnoirs. Le sel peut être réabsorbé dans les tubules, et le liquide qui reste, l'urine, est éliminé par les pores dans l'environnement extérieur.



**Figure 50.5 Les tubes de Malpighi des insectes.** Les

tubes de Malpighi des insectes sont des extensions du tractus digestif qui collectent l'eau et les déchets à partir du système circulatoire. Le  $K^+$  est sécrété dans les tubes, attirant l'eau par pression osmotique. L'eau est réabsorbée en grande partie (*flèche*) à travers la paroi de l'intestin postérieur.

circulatoire ouvert dans les tubules. La plus grande partie de l'eau et du  $K^+$  est alors réabsorbée dans le système circulatoire à travers l'épithélium de l'intestin postérieur, laissant seulement de petites molécules et les déchets, que le rectum excrète avec les fèces. Les tubules de Malpighi constituent donc un moyen très efficace de conservation de l'eau.

## Le rein des vertébrés filtre et puis réabsorbe

Les reins des vertébrés, au contraire des tubules de Malpighi des insectes, produisent un liquide tubulaire en filtrant le sang sous pression. En plus des déchets et de l'eau, le filtrat contient de nombreuses petites molécules qui sont précieuses pour l'animal, entre autres, le glucose, les acides aminés et les vitamines. Ces molécules et la plus grande partie de l'eau sont réabsorbées dans le sang à partir des tubules, alors que les déchets restent dans le filtrat. Des déchets additionnels peuvent être sécrétés par les tubules et ajoutés au filtrat, et le produit final, l'urine, est alors éliminé du corps.

Il peut sembler bizarre que le rein des vertébrés doive filtrer presque tout du plasma sanguin (excepté les protéines, qui sont trop grandes pour passer le filtre) et ensuite dépenser de l'énergie pour récupérer ou réabsorber ce dont le corps a besoin. En fait, la réabsorption sélective fournit une grande souplesse, puisque divers groupes de vertébrés ont acquis la capacité de réabsorber des molécules différentes, particulièrement précieuses dans des habitats particuliers. Cette souplesse est un facteur important à la base la colonisation réussie d'environnements nombreux et variés par les vertébrés. Le reste de ce chapitre est consacré au rein des vertébrés et à son aptitude à éliminer des déchets, notamment des composés azotés.

### Synthèse 50.3

De nombreux invertébrés filtrent du liquide dans un système de tubules et réabsorbent ensuite les ions et l'eau, laissant les déchets en vue de leur excrétion. Les insectes produisent un fluide excrétoire en sécrétant du  $K^+$  et des déchets dans les tubules, où l'eau est attirée de manière osmotique. Le rein des vertébrés produit un filtrat qui passe dans des tubules où il subit divers changements avant de devenir de l'urine.

- *Au point de vue fonctionnel, en quoi les tubules de Malpighi et les reins se ressemblent-ils ?*

## 50.4 Évolution du rein des vertébrés

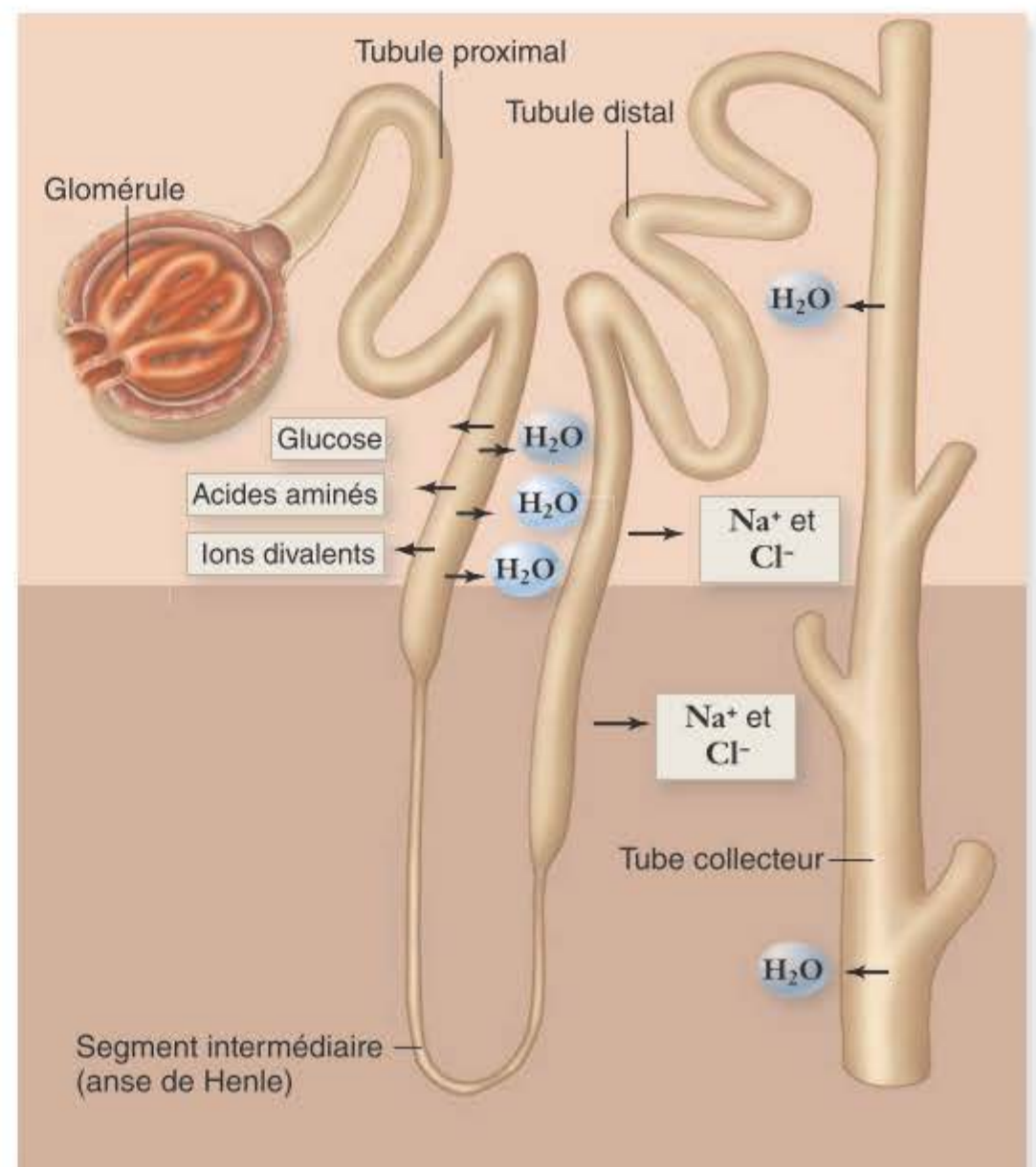
### Objectifs

1. Comparer les adaptations osmotiques des poissons dulcicoles et celles des poissons marins.
2. Expliquer la signification de l'anse de Henle dans les reins des mammifères et des oiseaux.

Le rein est un organe complexe fait de milliers d'unités fonctionnelles appelées **néphrons**, chacune ayant la forme d'une boucle qui pénètre profondément dans la médullaire rénale (montré schématiquement dans

la figure 50.5). La pression sanguine force le liquide sanguin à passer le filtre, une pelote de capillaires, appelé *glomérule*, situé au sommet de chaque néphron. Ce processus filtre le sang formant le filtrat tubulaire qui sera ensuite modifié par le reste du néphron. Le glomérule retient dans le sang les cellules, les protéines et d'autres grandes molécules utiles, mais permet à l'eau, aux petites molécules et aux déchets en solution de passer le filtre et de parcourir le tube recourbé du néphron. Au long de ce trajet, des nutriments utiles et des ions sont récupérés du filtrat par des mécanismes de transport actif et passif, laissant l'eau et les déchets métaboliques qui forment le liquide à excréter, l'urine. Les détails de ce processus sont décrits à la section 50.5.

Bien que la même structure de base ait été conservée dans les reins de tous les vertébrés, quelques adaptations ont été nécessaires. Puisque le filtrat glomérulaire à l'origine est isotonique par rapport au sang, tous les vertébrés peuvent produire une urine qui est isotonique par rapport au sang, en réabsorbant des ions et de l'eau en proportions égales. Ils peuvent aussi produire une urine qui est hypotonique par rapport au sang (plus diluée que le sang), en réabsorbant relativement moins d'eau. Seuls les oiseaux et les mammifères peuvent réabsorber



**Figure 50.6 Organisation du néphron d'un vertébré.** Le tubule du néphron est une structure de base qui a été conservée dans les reins des vertébrés. Les sucres, les acides aminés, l'eau, les ions monovalents importants et les ions divalents sont réabsorbés dans le tube proximal; l'eau et les ions monovalents comme le  $Na^+$  et le  $Cl^-$  sont réabsorbés dans l'anse de Henle; des quantités variables d'eau et d'ions monovalents ( $Na^+$  et  $Cl^-$ ) peuvent être réabsorbés dans le tube distal et dans le tube collecteur, selon les influences hormonales.

**Analyse de données** Chez un patient diabétique, la concentration de glucose dans le sang est plus élevée que ce qui peut être réabsorbé par les reins. Cela entraîne-t-il un gain ou une perte d'eau?

suffisamment d'eau à partir de leur filtrat glomérulaire pour produire une urine qui est hypertonique par rapport au sang (plus concentrée que le sang) en réabsorbant relativement plus d'eau.

### Les poissons dulcicoles doivent retenir des électrolytes mais éliminer l'eau

On pense que les reins ont évolué d'abord chez les poissons osseux, plus précisément chez les téléostéens vivant en eau douce. Puisque la concentration osmotique des fluides corporels d'un poisson dulcicole est plus forte que celle de l'eau environnante, ces animaux sont confrontés à deux problèmes sérieux. (1) L'eau environnante tend à diffuser dans leur corps et (2) les solutés tendent à s'échapper dans l'environnement.

Les poissons d'eau douce résolvent le premier problème en ne buvant pas d'eau et en excréant un grand volume d'urine diluée, qui est hypotonique par rapport à leurs fluides corporels. Ils résolvent le second en réabsorbant dans le sang les ions du filtrat glomérulaire lors de leur passage dans les tubules du néphron. De plus, ils absorbent activement dans leur sang les ions de l'eau environnante par les surfaces de leurs branchies, (figure 50.7 à gauche).

### Les poissons osseux marins doivent excréter des électrolytes et conserver l'eau

Bien que la plupart des groupes d'animaux paraissent avoir évolué d'abord dans la mer, les poissons osseux marins (téléostéens) ont probablement évolué à partir d'ancêtres dulcicoles, comme on l'a signalé au chapitre 34. Cette transition vers la mer les a confrontés à de nouvelles difficultés puisque leurs fluides corporels sont hypotoniques par rapport à l'eau de mer environnante. En conséquence, l'eau tend à diffuser hors de leur corps par osmose à travers les branchies, et ils perdent également de l'eau par leur urine. Pour compenser cette perte d'eau continue, les

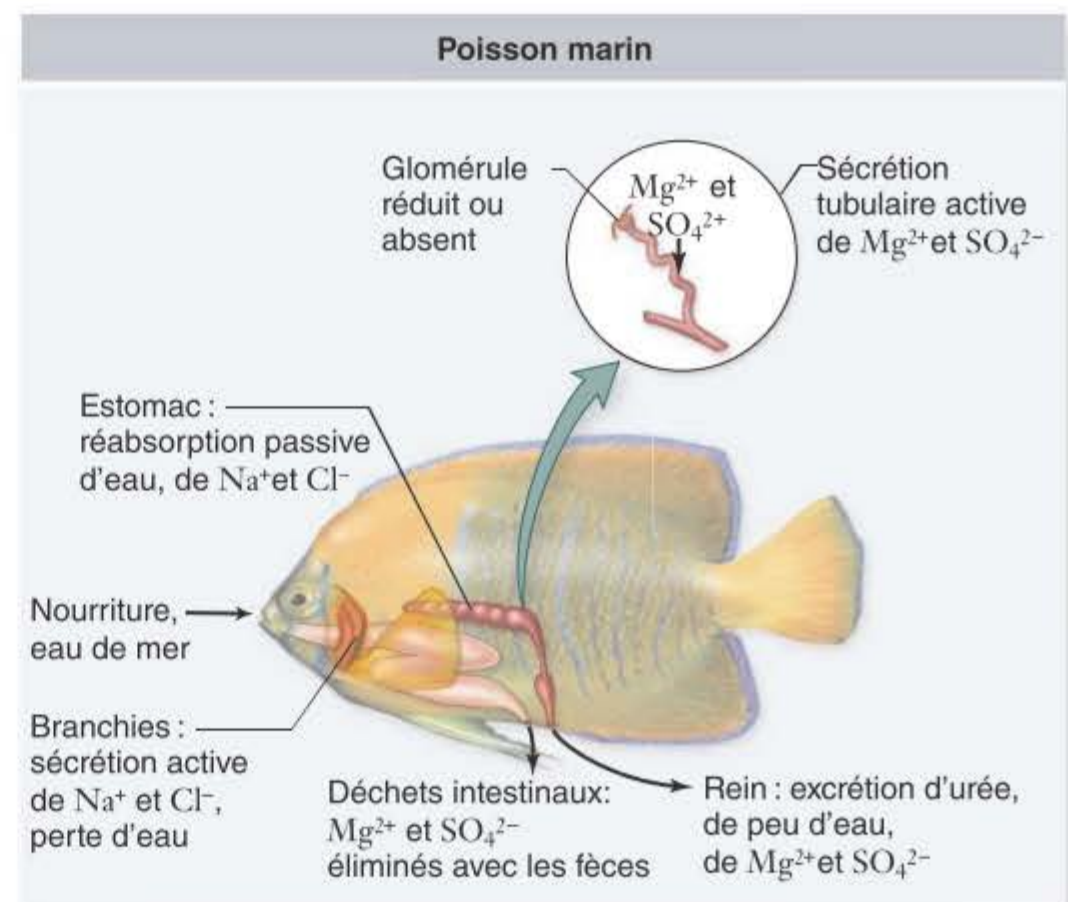
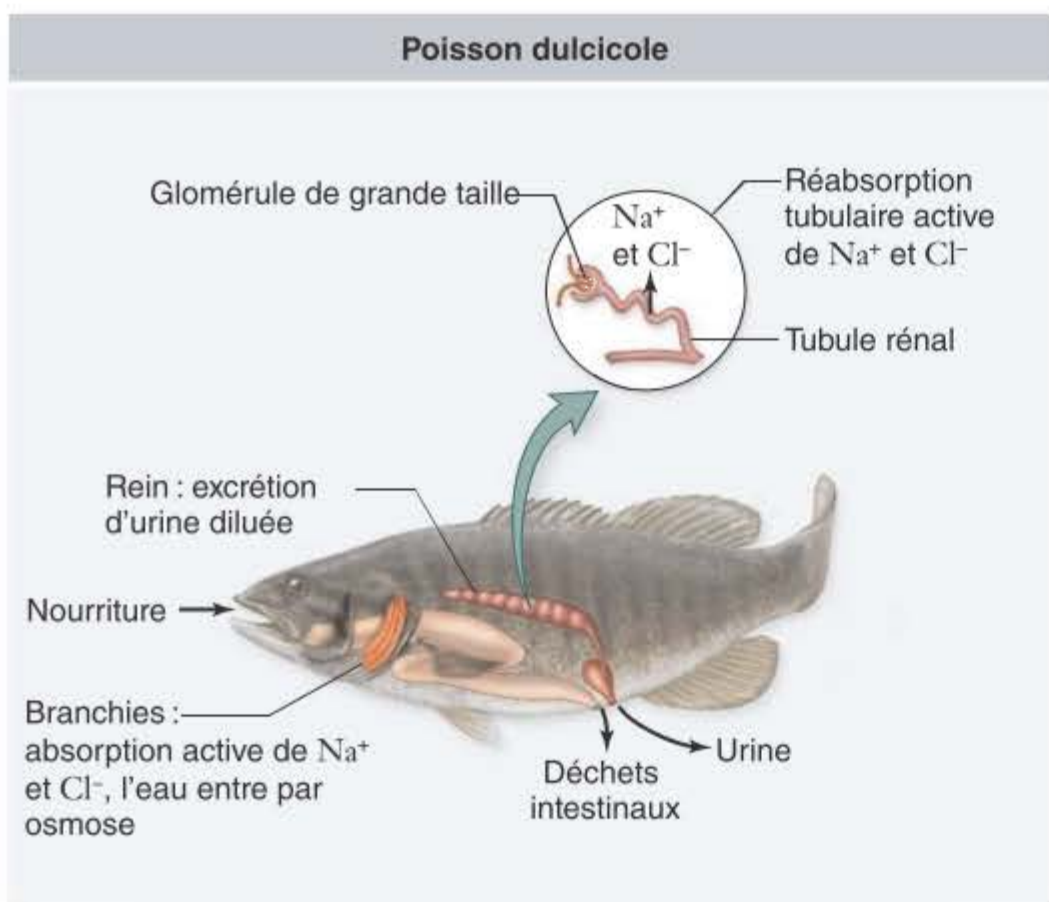
poissons marins boivent de grandes quantités d'eau de mer (figure 50.7, à droite).

De nombreux cations divalents (principalement le  $\text{Ca}^{2+}$  et le  $\text{Mg}^{2+}$ ) dans l'eau de mer qu'un poisson marin boit restent dans le tractus digestif et sont éliminés par l'anus. Certains, cependant, sont absorbés dans le sang, comme le sont les ions monovalents,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$ . La plupart des ions monovalents sont transportés activement en dehors du sang à travers les surfaces des branchies, tandis que les ions bivalents qui entrent dans le sang sont sécrétés dans les tubules du néphron et excrétés dans l'urine. Par ces deux mécanismes, les poissons osseux marins éliminent les ions qu'ils reçoivent de l'eau de mer qu'ils boivent. L'urine qu'ils excrètent est isotonique par rapport à leurs fluides corporels. Elle est plus concentrée que l'urine des poissons dulcicoles, mais pas aussi concentrée que celle des oiseaux et des mammifères.

### Les poissons cartilagineux éliminent les électrolytes et retiennent l'urée

Les élamobranques, notamment les requins et les raies, constituent la sous-classe de loin la plus prolifique dans la classe des chondrichthyens (poissons cartilagineux). Ils ont résolu le problème osmotique posé par leur environnement marin par un mécanisme différent de celui qu'utilisent les poissons osseux. Au lieu d'avoir des fluides corporels qui sont hypotoniques par rapport à l'eau de mer, ce qui les obligerait à boire continuellement l'eau de mer et à pomper activement les ions à l'extérieur, les élamobranques réabsorbent l'urée à partir des tubules de leur néphron et maintiennent un taux sanguin d'urée qui est 100 fois supérieur à celui des mammifères.

Cet apport d'urée rend leur sang presque isotonique par rapport à la mer environnante. Puisqu'il n'y a pas de mouvement hydrique net entre des solutions isotoniques, la perte d'eau est évitée. Aussi, ces poissons n'ont pas besoin de boire de l'eau de mer pour leur équilibre osmo-



**Figure 50.7** Les téléostéens dulcicoles et marins sont confrontés à des problèmes osmotiques différents. Alors que le téléostéen dulcicole est hypertonique par rapport à son environnement, le téléostéen marin est hypotonique par rapport à l'eau de mer. Pour compenser cette tendance à absorber de l'eau et à perdre des ions, un poisson dulcicole excrète une urine diluée, évite de boire de l'eau et réabsorbe des ions à travers les tubules du néphron. Pour compenser les pertes osmotiques d'eau, le téléostéen marin boit de l'eau de mer et élimine les ions en excès par un transport actif à travers les épithéliums des branchies et des reins.

tique, et leurs reins ainsi que leurs branchies n'ont pas à éliminer de grandes quantités d'ions. Les enzymes et les tissus des poissons cartilagineux ont évolué afin de tolérer de fortes concentrations d'urée.

## Les amphibiens et les reptiles ont des adaptations osmotiques à leur environnement

Les premiers vertébrés terrestres furent les amphibiens, et leurs reins sont restés identiques à ceux des poissons d'eau douce. Ce qui n'est pas surprenant, puisque les amphibiens passent une bonne partie de leur temps dans l'eau douce, et lorsqu'ils sont sur la terre ferme, ils restent en général dans des endroits humides. Les amphibiens produisent une urine très diluée et compensent leurs pertes de  $\text{Na}^+$  en résorbant activement l'ion de l'eau environnante à travers leur peau.

Les reptiles, par contre, vivent dans divers habitats. Ceux qui vivent surtout dans l'eau douce occupent un habitat similaire à celui des poissons dulcicoles et des amphibiens, et sont munis de reins semblables. Les reptiles marins, qui comprennent certains crocodiles, les tortues marines, les serpents marins et une espèce de lézard, ont des reins qui fonctionnent comme ceux de leurs congénères dulcicoles, mais ces animaux sont confrontés à des difficultés de type opposé ; ils ont tendance à perdre de l'eau et à emmagasiner les sels. Comme les poissons osseux marins, ils boivent l'eau de mer et excrètent une urine isotonique. Les téléostéens marins éliminent l'excès de sel par le transport à travers leurs branchies, tandis que les reptiles marins éliminent l'excès de sel par les glandes à sel situées près du nez ou des yeux.

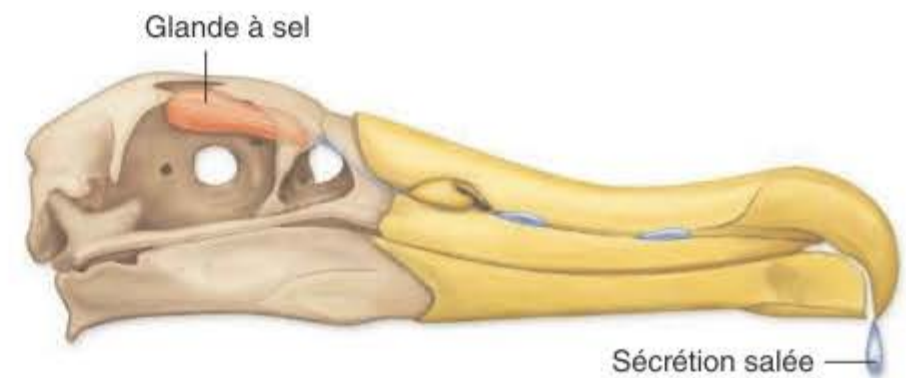
Les reins des reptiles terrestres réabsorbent aussi une partie importante du sel et de l'eau dans les tubules des néphrons, ce qui contribue quelque peu à maintenir le volume sanguin dans un environnement sec. Comme les poissons et les amphibiens, ils ne peuvent produire une urine plus concentrée que le plasma sanguin. Cependant, il n'y a pas de véritable excrétion d'urine ; lorsque celle-ci arrive dans le cloaque (la sortie commune des tractus digestif et urinaire), la réabsorption hydrique continue et les déchets sont excrétés avec les fèces.

## Les mammifères et les oiseaux sont capables d'excréter une urine concentrée et de retenir de l'eau

Les mammifères et les oiseaux sont les seuls vertébrés capables de produire de l'urine avec une concentration osmotique plus forte que celle de leurs fluides corporels. Ceci permet à ces vertébrés d'excréter leurs déchets dans un petit volume d'eau, ce qui favorise la rétention hydrique dans l'organisme.

Les reins humains peuvent produire une urine qui est 4,2 fois plus concentrée que le plasma sanguin, mais les reins de certains autres mammifères sont encore plus efficaces dans la conservation hydrique. Par exemple, les chameaux, les gerbilles et les souris à abajoues du genre *Perognathus* peuvent excréter une urine respectivement 8, 14 et 22 fois plus concentrée que leur plasma sanguin. Les reins des rats-kangourous (genre *Dipodomys*) sont si efficaces qu'ils ne doivent jamais boire d'eau ; ils peuvent obtenir toute l'eau dont ils ont besoin de la nourriture et de l'eau produite au cours de la respiration cellulaire aérobie.

L'urine hypertonique est produite par l'*anse de Henle*, un segment du néphron (voir figures 50.6 et 50.11), que l'on ne trouve que chez les mammifères et les oiseaux. Le degré de concentration dépend de la lon-



**Figure 50.8** Comment les oiseaux marins font face à l'excès de sel. Les oiseaux marins boivent l'eau de mer et excrètent alors le sel par des glandes à sel. Le liquide extrêmement salé excrété par ces glandes peut alors s'écouler par le bec.

gueur de la boucle ; la plupart des mammifères ont certains néphrons avec de courtes boucles, et d'autres avec des boucles beaucoup plus longues. Les oiseaux, cependant, ont relativement peu, ou pas du tout, de néphrons avec de longues boucles, ils ne peuvent donc produire une urine aussi concentrée que celle des mammifères. Au mieux, ils peuvent réabsorber suffisamment d'eau pour produire une urine dont la concentration est environ deux fois supérieure à celle du sang. Les oiseaux marins résolvent le problème de la perte d'eau en buvant l'eau salée et en excrétant alors l'excès de sel par les glandes à sel situées près des yeux (figure 50.8).

L'urine modérément hypertonique d'un oiseau arrive dans son cloaque, avec les matières fécales de son tractus digestif. Si nécessaire, un supplément d'eau peut être résorbé à travers la paroi du cloaque. Le produit final est une pâte blanche semi-solide, la boulette fécale, qui est excrétée.

### Synthèse 50.4

Les poissons dulcicoles doivent excréter une quantité importante d'urine très diluée, alors que les poissons osseux marins boivent l'eau de mer et excrètent une urine isotonique ; les poissons cartilagineux retiennent de l'urée, qui prévient la perte d'eau. Chez les mammifères et les oiseaux, l'anse de Henle permet la réabsorption de l'eau de l'urine, rendant celle-ci hypertonique par rapport à leurs fluides corporels.

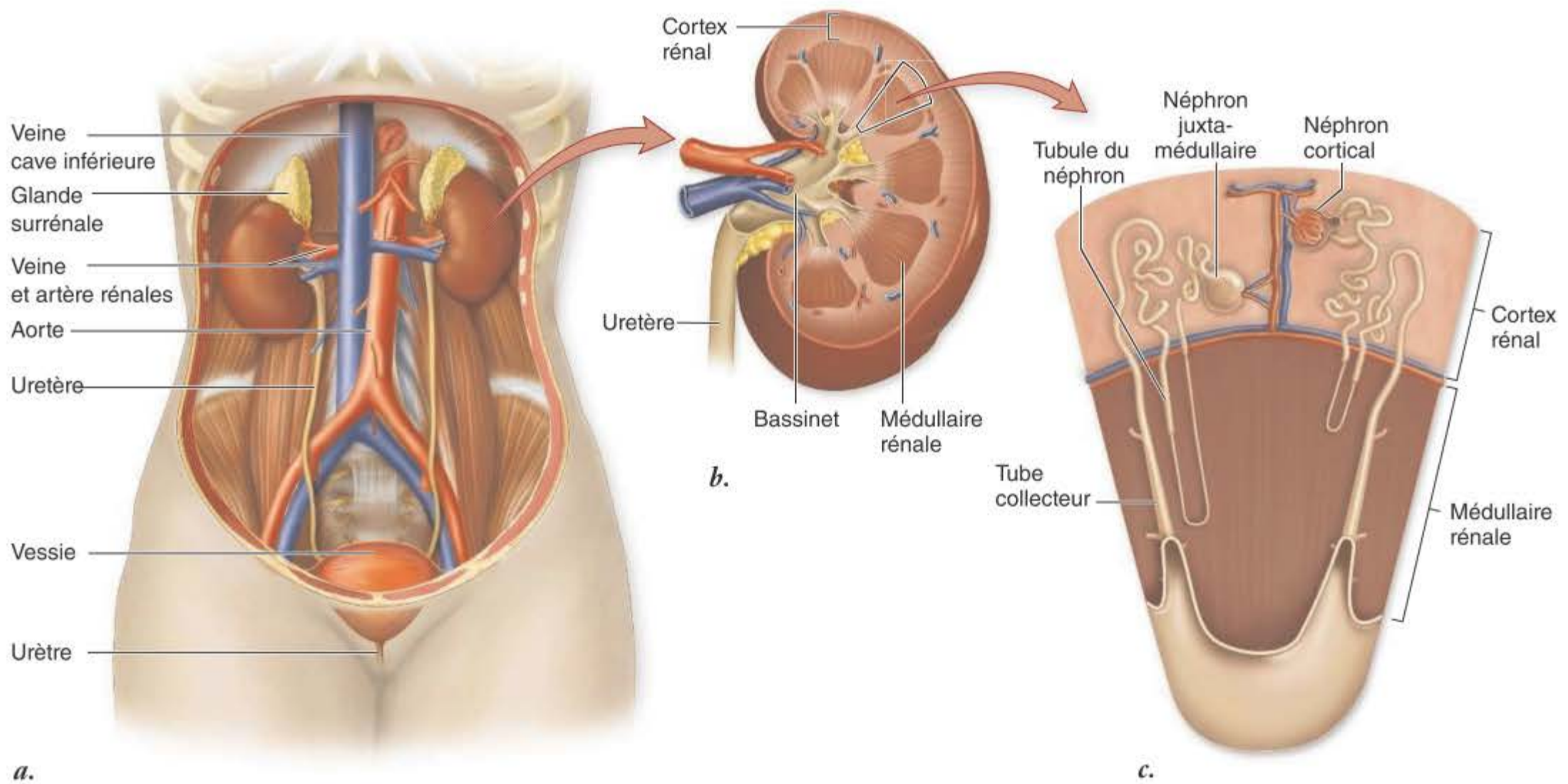
- Les mammifères et les oiseaux ont des néphrons avec une anse de Henle, mais les reptiles en sont dépourvus. Quelles sont les explications évolutives possibles ?

## 50.5 Rein mammalien

### Objectifs

1. Décrire les processus de filtration, de réabsorption et de sécrétion.
2. Nommer les composants principaux du rein.
3. Décrire les parties principales du néphron.

Chez l'homme, les reins sont des organes de la taille d'un poing, situés sous les dernières côtes. Chaque rein reçoit, de l'artère rénale, du sang à partir duquel l'urine est produite. L'urine est drainée dans chaque rein



**Figure 50.9** Le système urinaire humain. *a.* Les positions des organes du système urinaire. *b.* Une coupe de rein montrant la structure interne. *c.* La position des néphrons dans le rein des mammifères. Les néphrons corticaux sont situés surtout dans le cortex rénal, tandis que les néphrons juxtamédullaires ont de longues boucles qui s'étendent profondément dans la médulla rénale.

vers un uretère, qui la conduit jusqu'à la **vessie**. De la vessie, l'urine sort de l'organisme par l'**urètre** (figure 50.9)

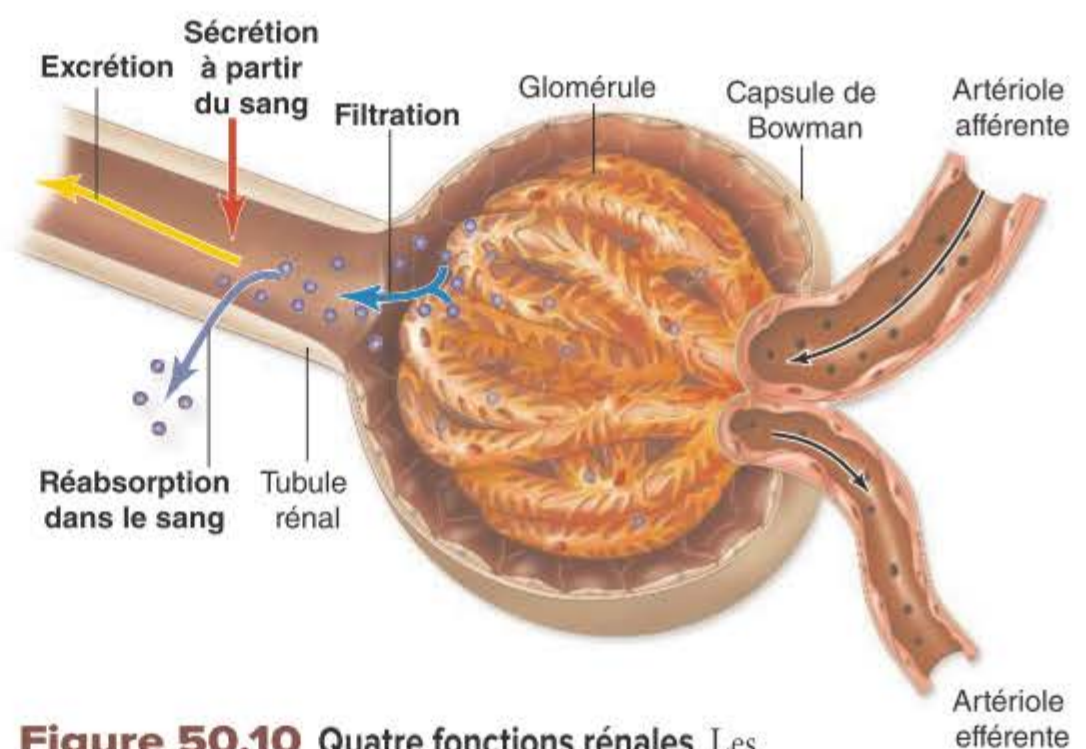
À l'intérieur du rein, l'embouchure de l'uretère est dilatée et forme une sorte d'entonnoir, le **bassin**, qui se prolonge par des extensions dont les extrémités ressemblent à des bols qui recueillent l'urine provenant du tissu rénal. Ce tissu est divisé en un **cortex rénal** externe et une **médulla rénale** interne.

Le rein exerce trois fonctions fondamentales résumées dans la figure 50.10.

1. **Filtration.** Le liquide du sang filtré passe dans le système tubulaire en laissant les cellules et les protéines de plus grande taille dans le sang ; le filtrat aqueux comprenant tous les solutés de sang est modifié par le reste du rein et constitue ensuite l'urine à excréter.
2. **Réabsorption.** La réabsorption, qui se déroule dans le système tubulaire, est le transfert sélectif de solutés importants, comme le glucose, des acides aminés et divers ions inorganiques, à partir du filtrat vers le fluide extracellulaire, puis dans le courant sanguin par les capillaires péri-tubulaires. Le processus de réabsorption peut utiliser des mécanismes actifs ou passifs selon la nature du soluté. L'eau peut aussi être réabsorbée, ce qui est nécessaire au contrôle des pertes aqueuses.
3. **Sécrétion.** La sécrétion est le transfert de substances à partir du sang dans le liquide extracellulaire, puis dans le filtrat parcourant le système tubulaire. Au contraire de la réabsorption, qui récupère des molécules pour l'organisme, la sécrétion ajoute des éléments à ce qui sera expulsé du corps et peut servir à éliminer des substances toxiques.

## Le néphron est l'unité de filtration du rein

À l'échelle microscopique, chaque rein contient environ un million de **néphrons** fonctionnels. Les reins de mammifères contiennent un mélange de **néphrons juxtamédullaires**, qui ont de longues boucles qui s'enfoncent profondément dans la médulla et des **néphrons corticaux** dont les boucles sont plus courtes. La signification physiologique de la longueur des boucles sera expliquée un peu plus loin.



**Figure 50.10** Quatre fonctions rénales. Les molécules passent dans l'urine par filtration à travers le glomérule et par sécrétion dans les tubules à partir des capillaires péri-tubulaires voisins. Les molécules présentes dans le filtrat peuvent revenir dans le sang par réabsorption dans les tubules vers les capillaires péri-tubulaires environnants. Le liquide quittant le rein est éliminé du corps par excrétion en passant par les tubules dans l'uretère, puis dans la vessie.

## La production du filtrat

Chaque néphron consiste en un long tubule associé à de petits vaisseaux sanguins (figure 50.11). Premièrement, le sang est amené par une *artériole afférente* dans une touffe capillaire dans le cortex rénal, le **glomérule**. Là, le sang est filtré sous l'effet de la pression sanguine qui force le liquide à passer à travers la paroi poreuse des capillaires. Les cellules sanguines et les protéines plasmatiques sont trop volumineuses pour passer dans le filtrat glomérulaire, mais de grandes quantités d'eau et de molécules dissoutes quittent le système vasculaire au cours de cette étape. Le filtrat entre immédiatement dans la première région des tubules du néphron. Cette région, la **capsule de Bowman**, enveloppe le glomérule comme un ballon mou entoure votre main quand vous y enfoncez le poing. La capsule comporte des fentes par lesquelles le filtrat glomérulaire peut gagner le système tubulaire des néphrons.

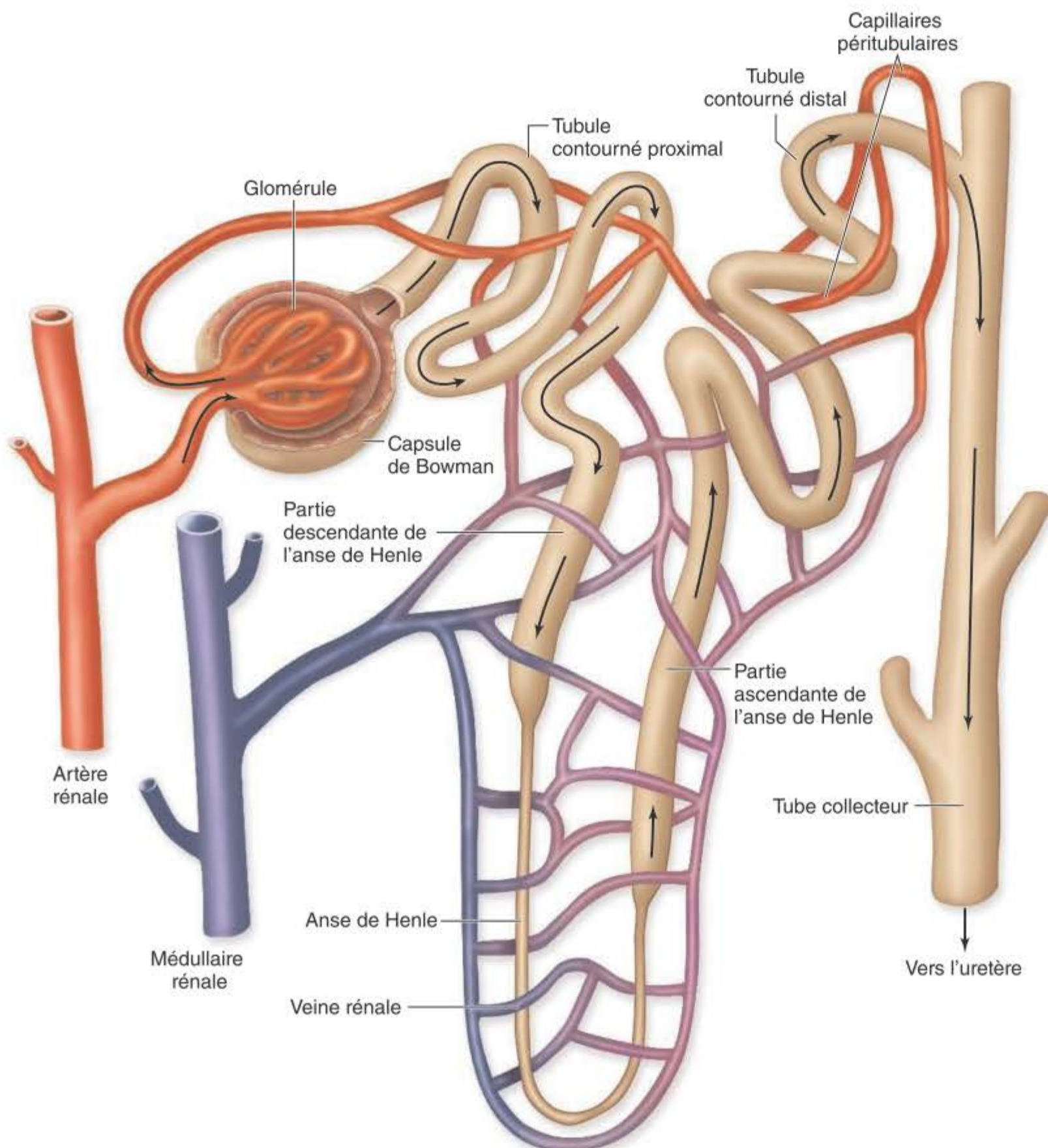
Les composants sanguins qui n'ont pas traversé le filtre glomérulaire passent dans l'*artériole efférente*, celle-ci aboutit à un second lit capillaire qui entoure les tubules et forme l'ensemble des **capillaires périrubulaires**. Il s'agit là d'un des divers sites de l'organisme où deux lits capillaires se suivent en série. Dans les néphrons juxtamedullaires, une artériole efférente et des capillaires périrubulaires alimentent également les capillaires **vasa recta** qui entourent l'anse de Henle. Comme ce

sera décrit plus loin, les capillaires périrubulaires sont nécessaires aux processus de réabsorption et de sécrétion.

Après son passage dans la capsule de Bowman, le filtrat entre dans la portion du néphron appelée **tubule contourné proximal**, situé dans le cortex. Dans un néphron cortical, le liquide coule dans une anse de Henle qui ne s'enfonce que modérément dans la médulla avant de remonter dans le cortex. S'il s'agit d'un néphron juxtamedullaire, l'anse de Henle s'étend plus profondément dans la médulla avant de remonter dans le cortex. L'eau peut être réabsorbée plus abondamment par les néphrons juxtamedullaires que par les néphrons corticaux. Le liquide passe alors plus profondément dans la médulla et revient dans le cortex par l'**anse de Henle**. Comme mentionné plus tôt, seuls les reins des mammifères et des oiseaux ont des anses de Henle, et c'est pourquoi seuls ces animaux sont capables de concentrer leurs urines.

## Collecte de l'urine

Après avoir quitté la boucle, le liquide atteint le **tubule contourné distal** dans le cortex ; il est ensuite drainé dans le **tube collecteur**. Celui-ci descend dans la médulla, où il fusionne avec d'autres tubules collecteurs et vide son contenu, appelé maintenant urine, dans le bassinet.



**Figure 50.11** Un néphron dans un rein de mammifère.

Le tubule du néphron est entouré de capillaires périrubulaires dans le cortex, et leurs extensions dans la médulla, les vaisseaux droits, entourent l'anse de Henle. Ce lit capillaire emporte les molécules et les ions qui sont réabsorbés à partir du filtrat.

## L'eau, certains nutriments et des ions sont réabsorbés ; d'autres molécules sont sécrétées

La plus grande partie de l'eau et des solutés qui constitue le filtrat glomérulaire doit retourner dans le sang par réabsorption, sinon l'animal urinerait tellement qu'il en mourrait. Chez un homme, par exemple, 2000 L de sang passent par les reins chaque jour, et 180 litres d'eau quittent le glomérule et constituent le filtrat glomérulaire.

### Eau

Puisque notre volume sanguin total n'est que d'environ 5 L et que nous ne produisons que 1 à 2 L d'urine, il est évident que chaque litre de sang est filtré de nombreuses fois par jour et que la plus grande partie de l'eau filtrée est réabsorbée. L'eau est réabsorbée du filtrat par le tubule contourné proximal, lorsqu'elle passe dans la partie descendante de l'anse de Henle et dans le tube collecteur. La réabsorption sélective dans le canal collecteur dépend du gradient osmotique produit par l'anse de Henle, comme décrit plus loin.

### Glucose et autres nutriments

La réabsorption du glucose, des acides aminés et de nombreuses autres molécules dont le corps a besoin dépend d'un transport actif et d'un transport actif secondaire (cotransport) par molécules porteuses. Comme dans tous les transports assurés par des molécules porteuses, un taux maximal de transport est atteint chaque fois que le transporteur est saturé (voir chapitre 5).

Pour les transporteurs rénaux du glucose dans le tubule contourné proximal, la saturation est atteinte lorsque la concentration de glucose dans le sang (et donc dans le filtrat glomérulaire) est d'environ 180 mg/100 mL. Si une personne a une glycémie supérieure à cette valeur, comme c'est le cas chez les diabétiques non traités, le glucose non transporté est éliminé dans l'urine. C'est ainsi que la présence de glucose dans l'urine sert au diagnostic du diabète sucré.

### Sécrétion des déchets

La sécrétion de molécules étrangères et de déchets particuliers de l'organisme nécessite le transport de ces molécules à travers les membranes des capillaires sanguins et des tubules rénaux dans le filtrat. Ce processus est similaire à la réabsorption, mais il se déroule dans la direction opposée.

Certaines molécules sécrétées sont éliminées dans l'urine si rapidement qu'elles peuvent quitter le sang au cours d'un seul passage par les reins. Cette élimination rapide explique pourquoi la pénicilline, qui est sécrétée par les néphrons, doit être administrée à très hautes doses et plusieurs fois par jour.

## L'excrétion des toxines et des ions en excès maintient l'homéostasie

Une fonction majeure du rein est l'élimination des substances potentiellement nocives que l'animal mange ou boit. De plus, l'urine contient des déchets azotés, comme l'urée et l'acide urique, qui sont des produits du catabolisme des acides aminés et des acides nucléiques. L'urine peut aussi contenir un excès de  $K^+$  et de  $H^+$  et d'autres ions qui sont éliminés du sang.

La concentration urinaire de  $H^+$  en général assez élevée (pH 5 à 7) contribue à maintenir l'équilibre acide-base du sang dans un intervalle

étroit (pH 7,35 à 7,45). De plus, l'excrétion d'eau dans l'urine contribue au maintien du volume sanguin et de la pression (voir chapitre 50) ; plus grand est le volume d'urine excrétée, plus faible sera le volume du sang.

L'objectif de la fonction rénale est dès lors l'homéostasie ; les reins sont impliqués de manière critique dans le maintien de la stabilité du milieu interne. Lorsqu'une maladie altère la fonction rénale, elle augmente la concentration sanguine de déchets azotés, cause des déséquilibres électrolytiques et acide-base tout en perturbant la régulation de la pression sanguine. De tels changements, potentiellement mortels, illustrent l'importance centrale des reins dans la physiologie de l'organisme.

## Chaque partie du néphron mammalien exerce une fonction de transport spécifique

Comme décrit précédemment, chez un homme, approximativement 180 L de filtrat glomérulaire isotonique entrent dans la capsule de Bowman chaque jour. Après être passé dans les tubules du néphron, ce volume de liquide serait perdu comme urine s'il n'était en grande partie réabsorbé dans le sang. Il est évidemment impossible de produire une telle quantité d'urine, puisque l'eau n'est à même de passer à travers une membrane cellulaire que par osmose ; or l'osmose n'est pas possible entre deux solutions isotoniques. Dès lors, un certain mécanisme est nécessaire pour créer un gradient osmotique entre le filtrat glomérulaire et le sang et permettre ainsi la réabsorption.

### Tubule contourné proximal

Pratiquement, toutes les molécules de nutriments du filtrat sont réabsorbées dans le sang systémique par le tubule contourné proximal. De plus, environ deux tiers du NaCl et de l'eau ayant filtré dans la capsule de Bowman sont immédiatement réabsorbés à travers la paroi du tubule contourné proximal.

Cette réabsorption est dirigée par le transfert actif du  $Na^+$  du filtrat dans les capillaires entourant les tubules. Le  $Cl^-$  suit le  $Na^+$  passivement à cause de l'attraction électrique, et l'eau suit les deux par osmose. Puisque le NaCl et l'eau sont prélevés en quantité proportionnelle, le filtrat dans le tubule reste isotonique par rapport au plasma sanguin.

Bien qu'un tiers seulement du volume initial de filtrat reste dans le tubule du néphron après la réabsorption initiale du NaCl et de l'eau, il représente encore un volume considérable (60 L sur les 180 L du filtrat de départ). Il est évident qu'aucun animal ne supporterait d'excréter un tel volume d'urine, si bien que la plus grande partie de cette eau doit aussi être réabsorbée. Elle l'est principalement à travers la paroi du tube collecteur.

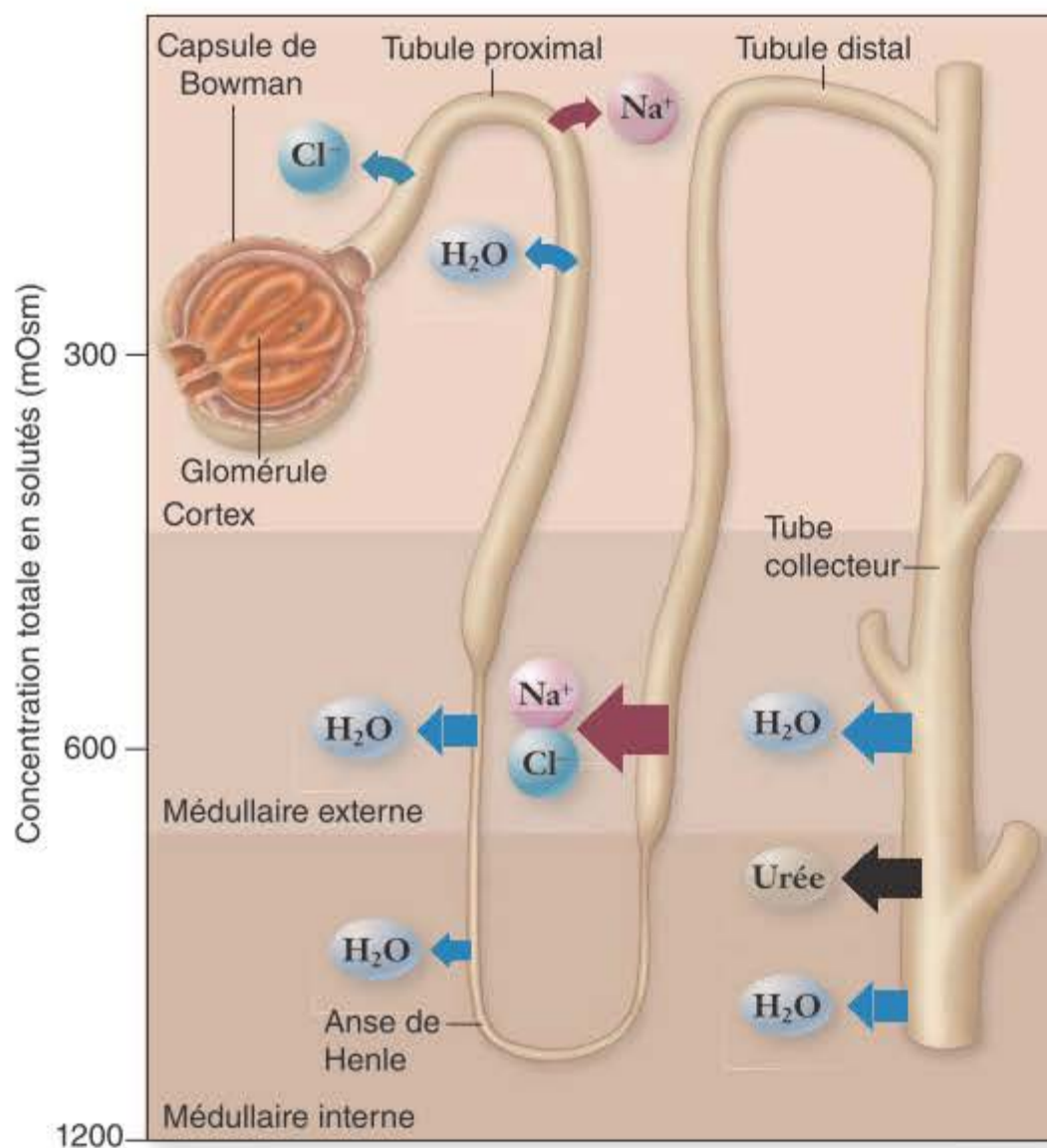
### Anse de Henle

La fonction de l'anse de Henle est de créer un gradient d'osmolarité croissant du cortex à la médullaire. Ce qui permet à l'eau d'être réabsorbée par osmose dans le tube collecteur quand, au-delà de l'anse de Henle, il traverse la médullaire. Les segments descendant et ascendant de l'anse de Henle diffèrent par leur structure et leur perméabilité aux ions et à l'eau. Ainsi, se crée un gradient d'osmolarité croissante du cortex à la médullaire (figure 50.12). La structure de l'anse constitue un autre exemple de système à contre-courant (voir chapitre 42), intervenant cette fois pour augmenter l'osmolarité du liquide interstitiel. Pour comprendre le fonctionnement de l'anse de Henle, il est plus facile de partir du segment ascendant.

1. Le segment ascendant entier est imperméable à l'eau. La portion épaisse du segment ascendant transporte activement le  $Na^+$

hors du tubule, le  $\text{Cl}^-$  suivant passivement. La partie mince du segment ascendant est perméable aux ions  $\text{Na}^+$  et au  $\text{Cl}^-$ , qui sortent par diffusion.

2. Le segment descendant de la boucle est mince et perméable à l'eau mais pas au  $\text{NaCl}$ . En raison de la perte de  $\text{Na}^+$  et de  $\text{Cl}^-$  par le segment ascendant, l'osmolarité du liquide interstitiel est plus élevée que dans l'anse descendante, et l'eau est transférée par osmose hors du segment descendant. Ceci augmente l'osmolarité du liquide dans le tubule de telle manière qu'au moment où celui-ci s'incurve, il perdra du  $\text{NaCl}$  par diffusion dans le segment mince de l'anse ascendante comme décrit plus tôt.
3. La perte d'eau à partir du segment descendant multiplie la concentration qui peut être atteinte à chaque niveau de la boucle par la résorption active du  $\text{Na}^+$  (avec le  $\text{Cl}^-$  suivant passivement) dans le segment ascendant. Plus longue est l'anse de Henle, plus longue est la région d'interaction entre les segments descendant et ascendant, et plus grande est la concentration totale qui peut être atteinte. Dans un rein humain, la concentration du filtrat entrant dans l'anse est de 300 milliosmoles (mOsm), et cette concentration est multipliée jusqu'à atteindre plus de 1 200 mOsm au fond des anses de Henle les plus longues dans la médullaire rénale.



**Figure 50.12** La réabsorption du sel et de l'eau dans le rein des mammifères. La récupération active du  $\text{Na}^+$  dans les tubules proximaux est suivie du mouvement passif du  $\text{Cl}^-$  et de l'eau. L'absorption active du  $\text{NaCl}$  dans le segment ascendant de l'anse de Henle crée un gradient osmotique requis pour la réabsorption de l'eau dans le segment descendant de l'anse de Henle et dans le tube collecteur. Les deux segments de l'anse forment un système à contre-courant multiplicateur qui augmente le gradient osmotique. Les changements de l'osmolarité du cortex vers la médullaire sont indiqués dans la partie gauche de la figure.

4. Le  $\text{NaCl}$  pompé hors du segment ascendant de l'anse est réabsorbé du liquide interstitiel environnant dans les boucles des vaisseaux droits (*vasa recta*), ce qui permet au  $\text{NaCl}$  de diffuser du sang quittant la médullaire vers le sang entrant dans la médullaire. Ainsi, les vaisseaux droits participent à un échange à contre-courant semblable à celui qui a été décrit pour le flux à contre-courant du sang dans les branchies des grands vertébrés aquatiques pour l'échange de la chaleur (voir chapitre 42) et pour celui de l'eau et du sang dans les branchies pour augmenter l'échange d'oxygène (voir chapitre 48). Dans le cas des vaisseaux droits, cet échange évite que le courant sanguin dans les capillaires ne détruise le gradient osmotique établi par l'anse de Henle sans affecter la capacité du tube collecteur de réabsorber l'eau sélectivement.

Puisque le liquide coule dans des directions opposées dans les deux segments de l'anse, l'action de l'anse de Henle dans la production d'une médullaire rénale hypertonique est appelée système à contre-courant multiplicateur. Le gradient osmotique qui est établi est plus prononcé que ce qui pourrait être produit par le seul transport actif de sels hors du système tubulaire.

La forte concentration en solutés de la médullaire rénale est surtout le résultat de l'accumulation de  $\text{NaCl}$  par le système à contre-courant multiplicateur, mais l'urée contribue également à l'osmolarité totale de la médullaire. Ceci est dû au fait que le segment descendant de l'anse de Henle et le tubule conducteur sont perméables à l'urée, qui quitte ces régions du néphron par diffusion.

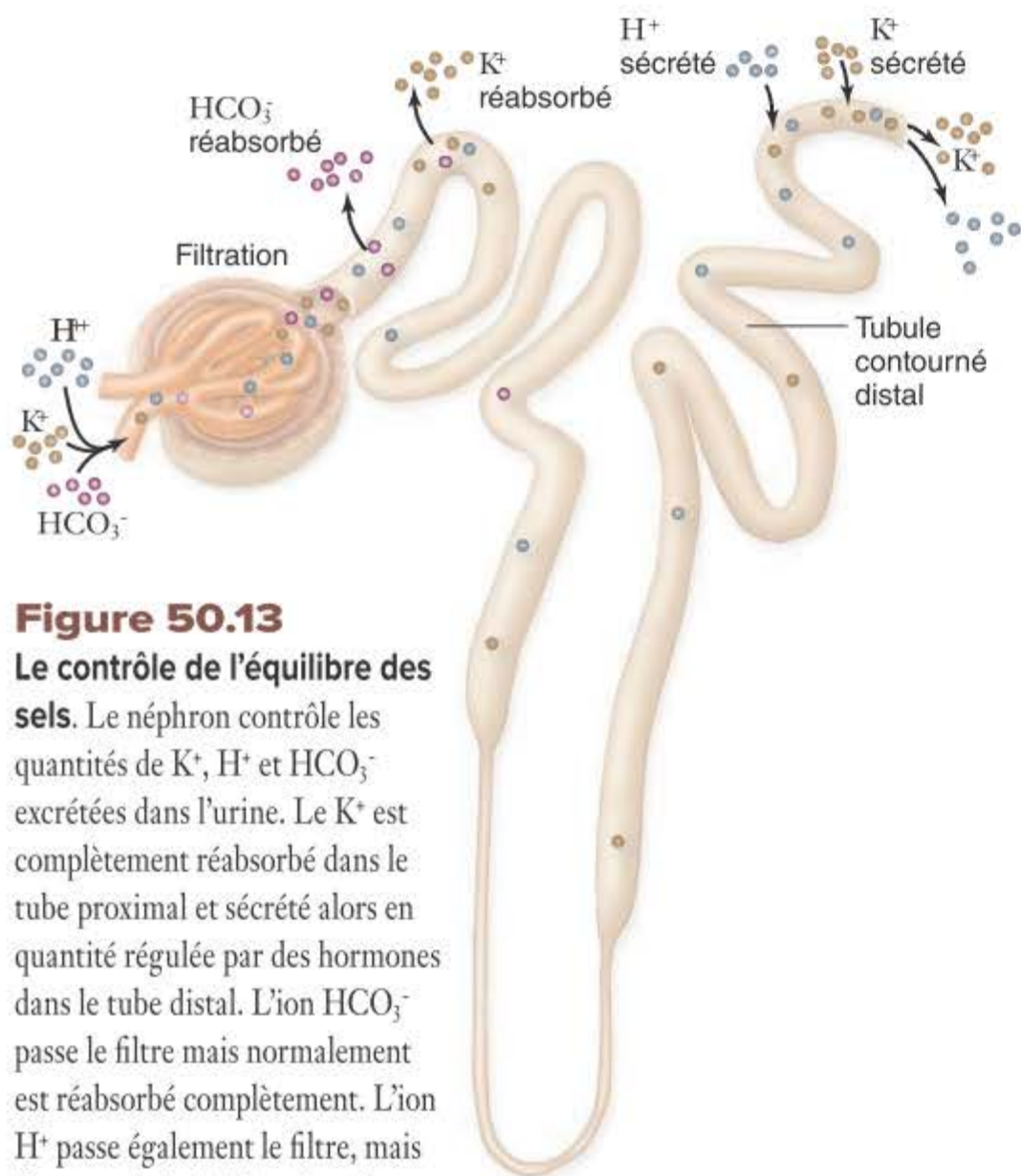
#### **Tubule contourné distal et tube collecteur**

Puisque le  $\text{NaCl}$  a été pompé hors du segment ascendant, le filtrat qui arrive au tubule contourné distal et entre dans le tube collecteur dans le cortex est hypotonique (environ 100 mOsm). Le tube collecteur transportant ce liquide dilué plonge maintenant dans la médullaire. En raison de l'hypertonie du liquide interstitiel de la médullaire rénale, il se forme un gradient osmotique important qui attire l'eau hors du tube collecteur dans les vaisseaux sanguins environnants.

Le gradient osmotique est normalement constant, mais la perméabilité à l'eau du tubule contourné distal et du tube collecteur est ajustée par une hormone, l'hormone antidiurétique (ADH, ou *vasopressine*), décrite aux chapitres 45 et 49. Lorsqu'un animal a besoin de conserver de l'eau, le lobe postérieur de l'hypophyse sécrète plus d'ADH, et cette hormone augmente le nombre de canaux hydriques dans la membrane plasmique des cellules du tube collecteur. Ce qui accroît la perméabilité des tubules collecteurs à l'eau permettant une réabsorption aqueuse plus importante et une excrétion moindre dans l'urine. L'animal excrète ainsi une urine hypertonique.

En plus de réguler l'équilibre hydrique, les reins contrôlent l'équilibre électrolytique sanguin par réabsorption et sécrétion. Par exemple, les reins réabsorbent du  $\text{K}^+$  dans le tubule proximal et sécrètent ensuite dans le tubule contourné distal la quantité de  $\text{K}^+$  nécessaire pour maintenir l'homéostasie (figure 50.13). Les reins maintiennent aussi l'équilibre acide-base par l'excrétion d'ions  $\text{H}^+$  dans l'urine et en réabsorbant du bicarbonate ( $\text{HCO}_3^-$ ).

La réabsorption du  $\text{NaCl}$  dans le tubule contourné distal et dans le tube collecteur dépend des besoins de l'organisme et est sous le contrôle de l'aldostérone. L'ADH et l'aldostérone agissent sur le tubule contourné distal et le tube collecteur, bien que le rôle de l'aldostérone soit plus significatif sur le  $\text{NaCl}$ . Nous approfondissons ce sujet du contrôle hormonal de l'excrétion dans la section suivante.



**Figure 50.13**  
**Le contrôle de l'équilibre des sels.** Le néphron contrôle les quantités de  $K^+$ ,  $H^+$  et  $HCO_3^-$  excrétées dans l'urine. Le  $K^+$  est complètement réabsorbé dans le tube proximal et sécrété alors en quantité régulée par des hormones dans le tube distal. L'ion  $HCO_3^-$  passe le filtre mais normalement est réabsorbé complètement. L'ion  $H^+$  passe également le filtre, mais il est aussi sécrété dans le tube distal, d'où le pH acide de l'urine finale.

### Synthèse 50.5

Le liquide et certains solutés passent du sang dans le système tubulaire rénal par filtration (passive) et sécrétion (transport) ; des solutés importants et de l'eau reviennent dans le sang par le processus de réabsorption. Le rein mammalien est divisé en cortex et médullaire et contient environ un million de néphrons. Les différentes parties d'un néphron sont le glomérule et la capsule de Bowman, le tubule contourné proximal, l'anse de Henle, le tubule contourné distal et le tube collecteur.

- *Le mannitol est filtré, mais ne peut être réabsorbé. Comment cela affecte-t-il le volume d'urine produite ?*

## 50.6 Contrôle hormonal des fonctions osmorégulatrices

### Objectifs

1. Expliquer les actions de l'ADH, de l'aldostérone et de l'ANP.
2. Décrire la relation entre le contrôle de l'osmolarité sanguine et la pression sanguine.

Chez les mammifères et les oiseaux, la quantité d'eau excrétée dans l'urine et, donc, la concentration de l'urine varient selon les besoins changeants de l'organisme. Agissant par des mécanismes décrits ci-après, les reins excrètent une urine hypertonique lorsque l'organisme doit conserver de l'eau. Si un animal boit un excès d'eau, les reins excrètent une urine hypotonique.

En conséquence, le volume du sang, la pression sanguine et l'osmolarité du plasma sanguin sont maintenus relativement constants par les reins, quelle que soit la quantité d'eau que vous buviez. Les reins maintiennent aussi les concentrations plasmatiques de  $K^+$  et de  $Na^+$  ainsi que le pH sanguin dans des limites étroites. Ces fonctions homéostatiques des reins sont coordonnées surtout par des hormones.

### L'hormone antidiurétique permet la conservation de l'eau

L'hormone antidiurétique (ADH), ou *vasopressine*, est produite par l'hypothalamus et sécrétée par le lobe postérieur de l'hypophyse. Le stimulus principal pour la sécrétion d'ADH est une augmentation de l'osmolarité du plasma sanguin. L'osmolarité plasmatique augmente lorsqu'une personne est déshydratée ou lorsque son alimentation est riche en sel. Des osmorécepteurs dans l'hypothalamus répondent à une augmentation de l'osmolarité sanguine en envoyant davantage de signaux nerveux au centre intégrateur (également dans l'hypothalamus), qui, à son tour, déclenche une sensation de soif et une augmentation de la sécrétion d'ADH (figure 50.14).

L'ADH agit sur la paroi des tubules contournés distaux et des tubules collecteurs rénaux ; elle la rend plus perméable à l'eau. Les canaux hydriques, appelés aquaporines (voir chapitre 5), sont contenus dans les membranes de vésicules intracellulaires dans l'épithélium des tubules contournés distaux et des tubules collecteurs. Sous l'effet de l'ADH, la membrane des vésicules fusionne avec la membrane plasmique, comme dans le processus d'exocytose. Les aquaporines sont alors en place et permettent à l'eau de s'écouler hors des tubules et des collecteurs en réponse à l'environnement hypertonique de la médulla. Cette eau est réabsorbée dans le courant sanguin.

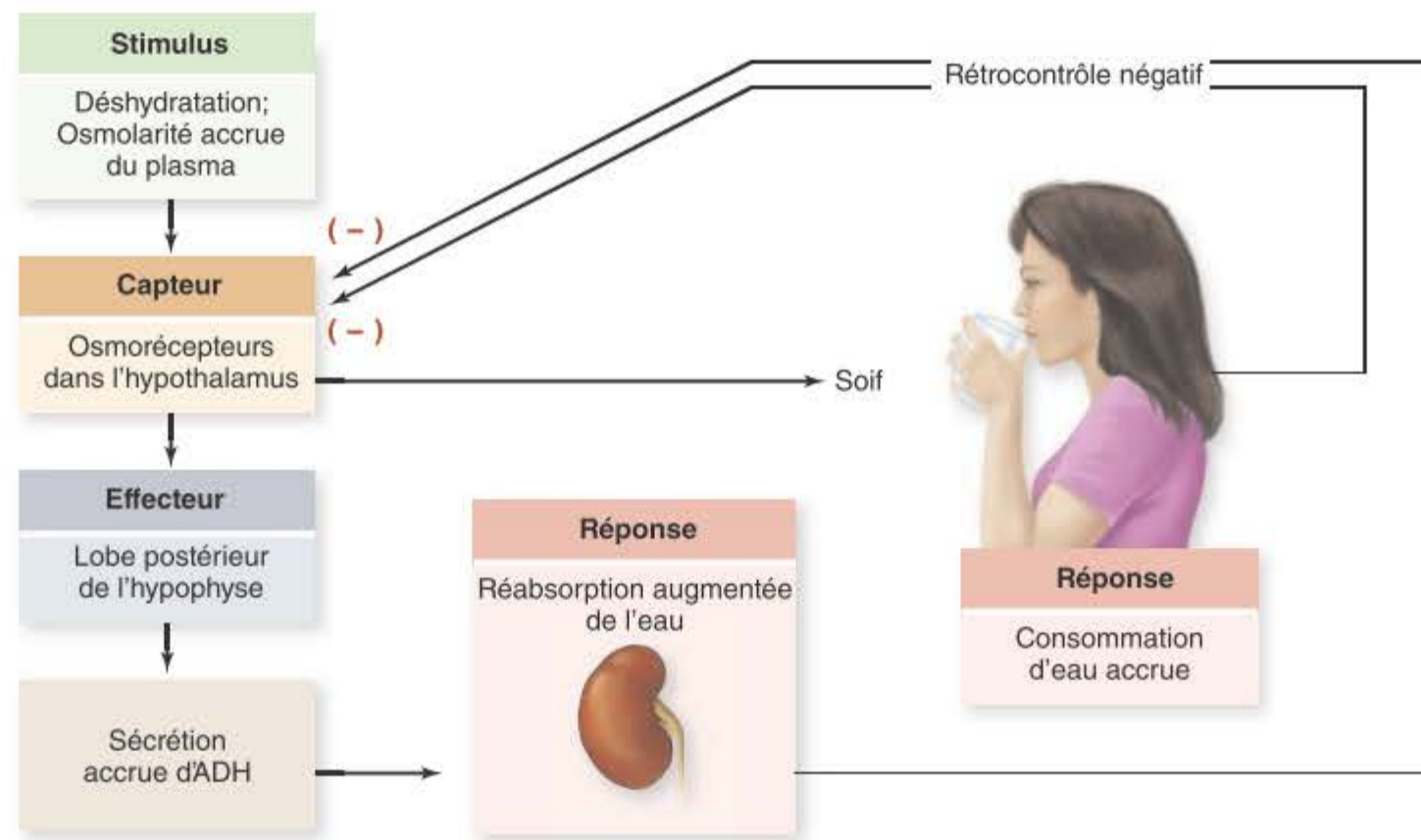
Lorsque la sécrétion d'ADH diminue, la membrane plasmique s'invagine pour former de nouvelles vésicules contenant les aquaporines, ce qui en prive la membrane plasmique du tubule contourné distal et du tube collecteur, les rendant moins perméables à l'eau. Celle-ci est excrétée en plus grande quantité dans l'urine.

Sous les conditions de sécrétion maximale d'ADH, une personne n'excrète par jour que 600 millilitres d'urine hautement concentrée. Une personne qui est déficiente en ADH à la suite d'une lésion hypophysaire souffre d'un syndrome appelé *diabète insipide* et excrète en permanence un grand volume d'urine diluée. Une telle personne court le risque de devenir gravement déshydratée et de succomber à la suite d'une chute de la pression sanguine.

L'homéostasie par l'intervention de l'ADH est aussi affectée par des substances communes comme l'éthanol et la caféine, les deux inhibant la sécrétion d'ADH. C'est l'origine de la déshydratation qui est un effet secondaire de l'abus d'alcool.

### L'aldostérone et le peptide atrial natriurétique contrôlent la concentration de l'ion sodium

L'ion sodium est le soluté majeur dans le plasma sanguin. Lorsque la concentration sanguine de  $Na^+$  chute, l'osmolarité sanguine chute égale-



**Figure 50.14** L'hormone antidiurétique stimule la réabsorption de l'eau par les reins. Cette action complète une boucle de rétrocontrôle négatif et contribue à maintenir l'homéostasie du volume sanguin et l'osmolarité.

ment, ce qui inhibe la sécrétion d'ADH et permet donc à l'eau de rester dans les tubules collecteurs et d'être excrétée dans l'urine. En conséquence, le volume et la pression artérielle diminuent.

Une diminution du  $\text{Na}^+$  extracellulaire entraîne également un afflux osmotique d'eau dans les cellules, ce qui compense partiellement la chute de l'osmolarité plasmatique, mais réduit encore davantage le volume et la pression du sang. Si le manque de  $\text{Na}^+$  est sévère, le volume sanguin peut tomber si bas que la pression sanguine devient insuffisante pour la survie. Le sel est donc nécessaire à la vie. De nombreux animaux ont faim de sel et le recherchent activement ; les cervidés, par exemple, sont friands des blocs de sel à lécher.

Une chute de la concentration sanguine de  $\text{Na}^+$  est compensée normalement par les reins sous l'influence hormonale de l'aldostérone, qui est sécrétée par le cortex surrénal. L'aldostérone stimule la réabsorption du  $\text{Na}^+$  dans les tubules contournés distaux et les tubules collecteurs, ce qui réduit son excrétion dans l'urine. En fait, dans des conditions de sécrétion maximale d'aldostérone, le  $\text{Na}^+$  peut être complètement absent de l'urine. Le  $\text{Na}^+$  réabsorbé est suivi par le  $\text{Cl}^-$  et l'eau ; l'effet net de l'aldostérone est donc de favoriser la rétention de sel et d'eau. Elle contribue ainsi au maintien du volume sanguin, de l'osmolarité et de la pression.

La sécrétion d'aldostérone en réponse à un taux bas de  $\text{Na}^+$  sanguin est indirecte. Puisque la chute du  $\text{Na}^+$  sanguin s'accompagne d'une réduction du volume sanguin, le flux de sang passant par un groupe de cellules appelé appareil juxtaglomérulaire est réduit. Celui-ci est situé dans le rein entre le tubule contourné distal et l'artériole afférente (figure 50.15).

L'appareil juxtaglomérulaire répond en sécrétant dans le sang une enzyme, la *rénine* (figure 50.16) ; elle catalyse la production d'un polypeptide, l'angiotensine I, à partir de la protéine l'angiotensinogène. L'angiotensine I est ensuite convertie par une autre enzyme en angiotensine II, qui induit une vasoconstriction et la sécrétion d'aldostérone par le cortex surrénal. Ainsi, l'homéostasie du volume et de la pression du

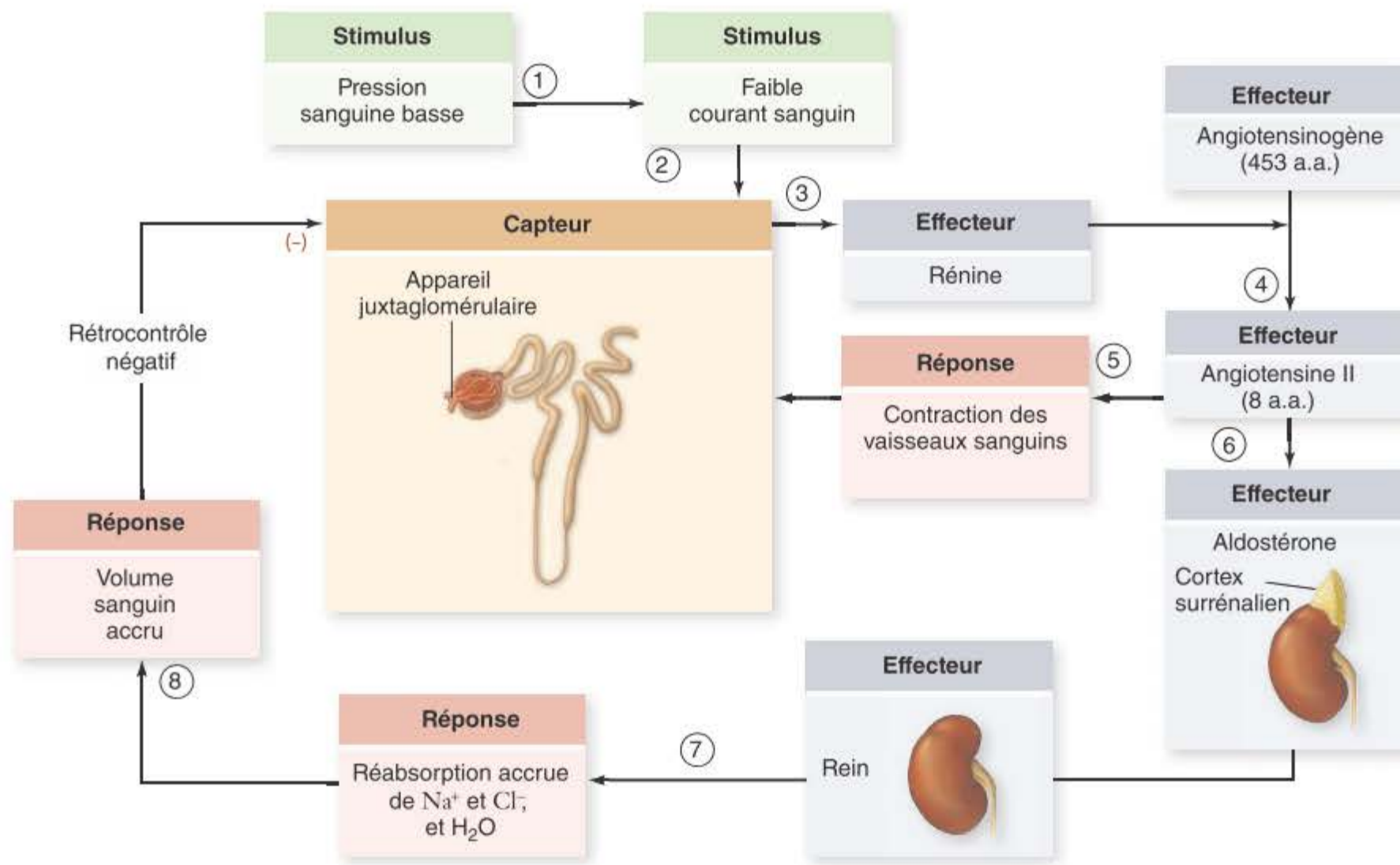
sang peut être assurée par l'activation de ce système rénine-angiotensine-aldostérone. En plus de stimuler la réabsorption du  $\text{Na}^+$ , l'aldostérone favorise la sécrétion de  $\text{K}^+$  dans les tubules contournés distaux et les tubes collecteurs. En conséquence, l'aldostérone abaisse le taux sanguin de  $\text{K}^+$ , contribuant ainsi au maintien d'un taux stable de  $\text{K}^+$  dans le sang s'il fallait faire face à des changements dans l'apport alimentaire de  $\text{K}^+$ . Les gens qui ont perdu la capacité de produire de l'aldostérone sont voués à la mort, s'ils ne sont pas traités, à cause de la perte urinaire excessive de sel et d'eau et de l'accumulation de  $\text{K}^+$  dans le sang.

L'action de l'aldostérone en favorisant la rétention d'eau et de sel s'oppose à celle d'une autre hormone, le *peptide atrial natriurétique (ANP)*, mentionné au chapitre 49. L'ANP est sécrété par l'oreillette cardiaque droite en réponse à une augmentation du volume sanguin, qui étire l'oreillette. Dans ces conditions, la sécrétion d'aldostérone par le cortex surrénal diminue et la sécrétion d'ANP augmente, ce qui entraîne l'excrétion urinaire de sel et d'eau et réduit le volume sanguin.

### Synthèse 50.6

L'ADH stimule l'insertion des canaux hydriques dans les cellules du tubule contourné distal et du tube collecteur, les rendant plus perméables à l'eau et augmentant sa réabsorption. L'aldostérone induit la réabsorption de  $\text{Na}^+$ , de  $\text{Cl}^-$  et de l'eau dans le tubule contourné distal et le tube collecteur, ainsi que la sécrétion de  $\text{K}^+$  dans les tubules. L'ANP diminue la réabsorption de  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$ . Lorsque l'osmolarité sanguine augmente, la libération d'ADH augmente la rétention d'eau et la pression sanguine s'élève ; si l'osmolarité sanguine chute, la libération d'ADH est inhibée, moins d'eau est retenue, et la pression sanguine chute.

- Quel serait l'effet d'un produit qui bloque les canaux hydriques d'aquaporine ?



**Figure 50.15** Une diminution du volume sanguin active le système rénine-angiotensine-aldostérone. (1) Une diminution du volume sanguin et du taux sanguin de Na<sup>+</sup> font baisser la pression sanguine. (2) Lorsque l'appareil juxtaglomérulaire perçoit une diminution du courant sanguin, il déclenche (3) la sécrétion de rénine dans le sang, qui produit de l'angiotensine I à partir de l'angiotensinogène. (4) L'angiotensine I est convertie en une forme plus active, l'angiotensine II. (5) L'angiotensine II stimule la constriction des vaisseaux sanguins et (6) la sécrétion d'aldostérone par le cortex surrénalien. (7) L'aldostérone stimule la réabsorption du Na<sup>+</sup> dans les tubules contournés distaux. (8) La réabsorption accrue de Na<sup>+</sup> est suivie par la réabsorption de Cl<sup>-</sup> et d'eau. (9) Ce qui augmente le volume sanguin. Une augmentation du volume sanguin peut aussi déclencher la sécrétion du peptide atrial natriurétique, qui inhibe la libération d'aldostérone. Ces deux systèmes collaborent pour maintenir l'homéostasie.

**Figure 50.16** Une diminution de l'apport sanguin au rein peut causer de l'hypertension.

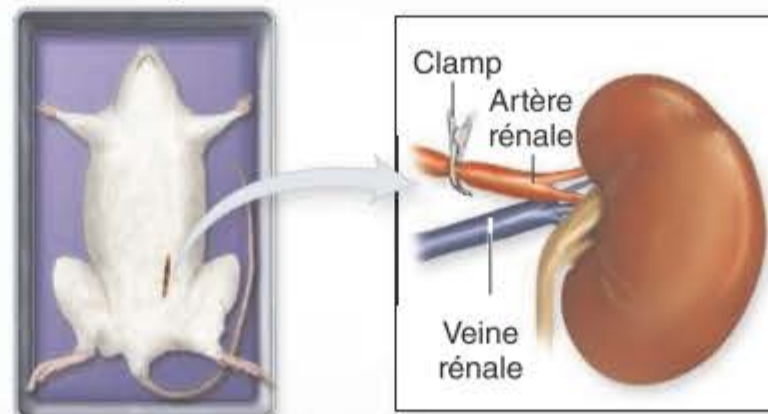
### RÉFLEXION SCIENTIFIQUE

**Question :** quelle est la relation entre l'athérosclérose et une pression sanguine élevée ?

**Hypothèse :** les plaques d'athérosclérose dans l'artère rénale réduiront l'apport sanguin au rein et, en conséquence, la pression de filtration. Le système répondra en augmentant la pression sanguine.

**Prédiction :** si le débit sanguin de l'artère rénale est réduit, cela imitera l'effet des plaques et devrait causer une augmentation de la pression sanguine.

**Test :** clamber une artère rénale pour limiter l'apport sanguin, et mesurer la pression sanguine pendant que l'artère est clampée et après que le clamp a été enlevé.



**Résultat :** clamber l'artère rénale fait augmenter la pression sanguine. Cette augmentation est corrigée lorsque le clamp est enlevé.

**Conclusion :** restreindre l'apport sanguin au rein déclenche une réponse homéostatique qui élève la pression sanguine.

**Expériences supplémentaires :** si l'augmentation de la pression sanguine implique le système rénine-angiotensine, quels changements peut-on attendre dans le taux et la fonction de ces protéines ?



## 50.1 Osmolarité et équilibre osmotique

*La pression osmotique est une mesure de la différence de concentration.*

La pression osmotique est la propension d'une solution à capter l'eau par osmose. L'osmolarité est définie comme le nombre de moles de soluté par litre de solution. Des cellules dans une solution hypertonique perdent de l'eau, et des cellules dans une solution hypotonique en gagnent. Dans une solution isotonique, les cellules sont à l'équilibre.

*Les osmoconformes vivent dans les environnements marins.*

Les osmoconformes sont en équilibre osmotique avec leur environnement. La plupart des invertébrés marins sont osmoconformes.

*Les osmorégulateurs contrôlent leur osmolarité.*

Les tissus des vertébrés dulcicoles sont hypertoniques par rapport à leur environnement, et ceux des vertébrés marins sont hypotoniques ; les deux doivent maintenir leur osmolarité. Les vertébrés terrestres sont tous des osmorégulateurs et ont acquis des adaptations leur permettant de retenir l'eau.

## 50.2 Déchets azotés : ammoniac, urée et acide urique

*L'ammoniac est toxique et doit être éliminé rapidement.*

Lorsque des animaux catabolisent des acides aminés et des acides nucléiques, ils produisent des déchets azotés toxiques (figure 50.2).

Chez les poissons et les amphibiens à branchies, l'ammoniac est éliminé rapidement par un rinçage aqueux abondant ou lors de son passage dans les branchies.

*L'urée et l'acide urique sont moins toxiques mais ont une solubilité différente.*

Les mammifères convertissent l'ammoniac en urée, qui est moins toxique. L'urée nécessite moins d'eau, mais requiert de l'énergie pour sa production. Les oiseaux et les reptiles terrestres convertissent l'ammoniac en acide urique. Celui-ci est moins toxique ; il faut moins d'eau pour l'éliminer, mais il est plus coûteux en énergie.

## 50.3 Organes osmorégulateurs

*Les invertébrés utilisent des cellules spécialisées et des tubules.*

Les vers plats utilisent des protonéphridies tubulaires connectées à des cellules flamme qui attirent le liquide du corps (figure 50.3). D'autres invertébrés ont des néphridies ouvertes à l'intérieur et à l'extérieur du corps pour la filtration et la réabsorption (figure 50.4).

*Les insectes ont un système osmorégulateur unique.*

Les insectes ont des tubules de Malpighi par lesquels l'acide urique et des déchets sont sécrétés dans l'organe excréteur ; l'eau et les sels sont réabsorbés avant l'excrétion (figure 50.5).

*Le rein des vertébrés filtre et puis réabsorbe.*

Le rein des vertébrés produit de l'urine par filtration, sécrétion et réabsorption sélective de l'eau et des solutés importants.

## 50.4 évolution du rein des vertébrés

Le rein est constitué d'un cortex, d'une zone médullaire et de nombreuses unités appelées néphrons qui régulent les liquides de l'organisme (figure 50.6).

*Les poissons dulcicoles doivent retenir des électrolytes mais éliminer l'eau.*

Les poissons dulcicoles maintiennent leur hypertonie en excréant de grandes quantités d'urine diluée et hypotonique et en réabsorbant des ions (figure 50.7)

*Les poissons osseux marins doivent excréter des électrolytes et conserver l'eau.*

Les poissons de mer maintiennent une hypotonie en buvant de grandes quantités d'eau de mer et en excréant ou en transportant activement des ions à travers les branchies. Leur urine est isotonique par rapport au sang.

*Les poissons cartilagineux éliminent les électrolytes et retiennent l'urée.*

Les poissons cartilagineux sont isotoniques par rapport à leur environnement, car ils conservent l'urée et excrètent activement des électrolytes. Ils produisent également de l'urine isotonique.

*Les amphibiens et les reptiles ont des adaptations osmotiques à leur environnement.*

Les amphibiens et les reptiles d'eau douce agissent comme les poissons d'eau douce ; les reins des reptiles marins fonctionnent comme ceux des poissons osseux marins. Les reptiles terrestres sont incapables de produire de l'urine hypertonique.

*Les mammifères et les oiseaux sont capables d'excréter une urine concentrée et de retenir de l'eau.*

Les mammifères et les oiseaux peuvent excréter de l'urine hypertonique et retenir de l'eau. Le degré de concentration de l'urine dépend de la longueur de l'anse de Henle.

## 50.5 Rein mammalien (figure 50.10)

*Le néphron est l'unité de filtration du rein.*

Le sang est filtré à travers les capillaires du glomérule sous l'effet de la pression sanguine. Le filtrat traverse la capsule de Bowman, le tubule contourné proximal, l'anse de Henle, le tubule contourné distal et le tube collecteur (figure 50.11). Le sang passe de l'artériole afférente dans le glomérule, l'artériole efférente, les capillaires péri-tubulaires et les vaisseaux droits.

*L'eau, certains nutriments et des ions sont réabsorbés ; d'autres molécules sont sécrétées.*

Le glucose, les acides aminés et de nombreuses autres molécules sont réabsorbés par transport actif. L'eau est réabsorbée osmotiquement dans le tubule contourné proximal et le tube collecteur. Des molécules étrangères et certains déchets sont sécrétés à partir des capillaires sanguins dans les tubules par un transport actif.

*L'excrétion des toxines et des ions en excès maintient l'homéostasie.*

Le rein élimine de nombreuses substances potentiellement nocives, notamment les déchets azotés, les ions en excès et les toxines. Les reins sont donc essentiels à l'homéostasie.

*Chaque partie du néphron mammalien exerce une fonction de transport spécifique.*

La réabsorption des nutriments et du NaCl se produit dans le tubule proximal. L'anse de Henle crée un gradient d'osmolarité croissant du cortex à la médulla. Le gradient permet la réabsorption sélective de l'eau à partir du canal collecteur. Une anse de Henle plus longue produit une urine plus concentrée (figure 50.12).

## 50.6 Contrôle hormonal des fonctions osmorégulatrices

*L'hormone antidiurétique permet la conservation de l'eau.*

L'ADH, produite par l'hypothalamus, augmente la perméabilité du tube collecteur (figure 50.14), permettant une plus forte réabsorption aqueuse.

*L'aldostérone et le peptide atrial natriurétique contrôlent la concentration de l'ion sodium.*

Des taux bas de Na<sup>+</sup> inhibent la sécrétion d'ADH, et l'aldostérone stimule la capture du Na<sup>+</sup> par le tubule contourné distal. L'ANP s'oppose à l'action de l'aldostérone.



## COMPRÉHENSION

- Lequel de ces ions n'est pas maintenu de manière homéostatique chez les vertébrés ?
  - $\text{Cl}^-$
  - $\text{Na}^+$
  - $\text{Ca}^{2+}$
  - $\text{F}^-$
- Supposons que votre superviseur a décidé de vous faire étudier les capacités de filtrage des tubes de Malpighi. Parmi les créatures suivantes laquelle choisiriez-vous pour votre travail ?
  - Les fourmis
  - Les oiseaux
  - Les mammifères
  - Les vers de terre
- Le sang d'un requin est isotonique par rapport à l'eau de mer environnante en raison de la réabsorption de \_\_\_\_ dans son sang.
  - l'ammoniac
  - l'acide urique
  - l'urée
  - le NaCl
- Une fonction importante du système excréteur est d'éliminer l'excès d'azote produit par les processus métaboliques. Lequel des animaux suivants est le plus efficace dans la préparation de l'azote en vue de son excrétion ?
  - Grenouille
  - Poissons d'eau douce
  - Iguane
  - Chameau
- Laquelle de ces fonctions est exercée par les reins ?
  - les reins éliminent du corps les substances nocives
  - les reins récupèrent l'eau nécessaire à l'organisme
  - les reins régulent les taux de sel dans le sang
  - les reins exercent ces trois fonctions.
- Les humains excrètent leurs déchets azotés en excès sous forme
  - de cristaux d'acide urique.
  - de composants contenant des protéines.
  - d'ammoniac.
  - d'urée.
- Un osmorégulateur maintiendrait ses fluides internes à une concentration qui est \_\_\_\_ par rapport à son environnement.
  - isotonique
  - hypertonique
  - hypotonique
  - hypertonique, hypotonique ou isotonique

## APPLICATION

- En comparant les systèmes excréteurs des invertébrés et des vertébrés, vous concluez que
  - les deux filtrent les fluides du corps puis réabsorbent l'eau et des solutés.
  - utilisent tous deux un système tubulaire pour traiter le filtrat.
  - les deux réabsorbent les ions et l'eau pour contrôler l'équilibre osmotique.
  - seuls les vertébrés filtrent les fluides et réabsorbent l'eau et des ions.
- Une infection virale qui interfère spécifiquement avec la réabsorption des ions à partir du filtrat glomérulaire attaquerait les cellules situées dans le
  - la capsule de Bowman.
  - le glomérule.
  - les tubules rénaux.
  - le canal collecteur.

- Les diurétiques sont les médicaments qui peuvent être utilisés pour traiter l'hypertension artérielle en augmentant le débit urinaire. Les mécanismes possibles d'action dans le rein comprennent
  - l'augmentation de la sécrétion d'ADH.
  - l'inhibition de la réabsorption de NaCl à partir de l'anse de Henle ou du tube contourné proximal.
  - l'augmentation de la perméabilité du tube collecteur.
  - l'augmentation de la réabsorption de NaCl dans le tubule proximal.
- La caféine inhibe la sécrétion d'ADH. Avant un examen, vous prenez un grand café. Pendant l'examen, vous pouvez vous attendre à
  - une réabsorption aqueuse plus importante à partir du canal collecteur.
  - une réabsorption aqueuse moindre à partir du canal collecteur.
  - une augmentation de la réabsorption du glucose par le tubule contourné proximal.
  - une diminution de la réabsorption du glucose par le tubule contourné proximal.
- Vous et votre partenaire cherchez à établir la voie qui contrôle la réabsorption des ions sodium lorsque la pression artérielle diminue. Lequel des énoncés suivants est la séquence correcte des événements ?
  - L'aldostérone est libérée.
  - Les tubules rénaux réabsorbent le  $\text{Na}^+$ .
  - La rénine est libérée.
  - L'appareil juxtaglomérulaire détecte une baisse de la pression artérielle.
  - L'angiotensine II est produite.
  - 1, 3, 5, 2, 4
  - 4, 2, 3, 1, 5
  - 4, 3, 5, 1, 2
  - 2, 4, 3, 1, 5
- Vous étudiez la fonction rénale chez différentes espèces de mammifères qui se trouvent dans des environnements très différents. Vous examinez des espèces vivant dans un environnement désertique et vous les comparez à d'autres vivant dans un environnement tropical. On s'attendrait à ce que les espèces du désert aient
  - des anses de Henle plus courtes que celles des espèces tropicales.
  - des anses de Henle plus longues que celles des espèces tropicales.
  - des tubules contournés proximaux plus courts que ceux des espèces tropicales.
  - des tubules contournés distaux plus longs que ceux des espèces tropicales.

## RÉVISION

- Indiquez quelles sont les parties du néphron qui constituent des cibles pour les hormones suivantes et décrivez quand et comment les hormones exercent leurs activités.
  - Hormone antidiurétique
  - Aldostérone
  - Peptide atrial natriurétique
- Le médecin traitant de John se demande si les reins de son patient fonctionnent normalement à la suite de troubles vasculaires. Il veut déterminer si le volume sanguin qui passe par les reins (le débit sanguin rénal) est normal. Calculez ce que serait un débit rénal « normal » sur base des informations suivantes.
 

John pèse 90 kg. Considérez qu'un volume sanguin normal est de 80 mL/kg de poids corporel, et qu'un cœur normal pompe le volume sanguin total une fois par minute (débit cardiaque). Considérez également que le débit sanguin rénal normal atteint 21 % du débit cardiaque.