

# L'osmorégulation et l'excrétion

# 44



## VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ Figure 44.1 Comment l'albatros hurleur peut-il ne boire que de l'eau de mer sans être malade ?

## CONCEPTS CLÉS

- 44.1 L'osmorégulation établit un équilibre entre l'apport et la perte d'eau et de solutés
- 44.2 Les animaux produisent des déchets azotés qui reflètent leur phylogénèse et leur habitat
- 44.3 Les divers systèmes urinaires constituent des variations sur le thème des tubules
- 44.4 La structure du néphron est adaptée au traitement par étapes du filtrat sanguin
- 44.5 Des circuits hormonaux influent en même temps sur la fonction rénale, l'équilibre hydrique et la pression artérielle

## Une question d'équilibre

Large de 3,5 m lorsqu'il plane au-dessus de la mer, l'albatros hurleur (*Diomedea exulans*) possède la plus grande envergure de tous les oiseaux vivants. Mais l'albatros a une autre caractéristique remarquable : il reste au large à longueur d'année, jour et nuit, et ne retourne sur terre que pour se reproduire. Un humain qui ne boirait que de l'eau de mer mourrait de déshydratation. L'albatros, lui, le fait sans aucun problème (figure 44.1).

Qu'il soit humain ou albatros, un animal doit entretenir l'équilibre hydrique de ses tissus. Cela signifie que les concentrations relatives d'eau et de solutés dans son corps doivent se maintenir dans des limites relativement étroites. Cela signifie aussi que des ions tels le sodium et le calcium doivent demeurer dans des concentrations qui permettent l'activité normale des muscles, des neurones et des autres cellules du corps. L'homéostasie commande donc une **osmorégulation**, un terme général qui désigne les processus par lesquels les animaux régulent les concentrations de solutés et équilibrent les apports et les pertes d'eau.

Différents mécanismes d'osmorégulation apparus au cours de l'évolution témoignent des contraintes que l'environnement peut imposer à un animal à cet égard. Par exemple, les animaux qui vivent dans l'environnement aride d'un désert peuvent rapidement se déshydrater. Il en va de même des albatros et des autres animaux marins. Dans les habitats propices à la déshydratation, la survie des animaux repose entièrement sur la conservation de l'eau et, dans le cas de plusieurs oiseaux et poissons marins, sur l'élimination des sels excédentaires. En revanche, les animaux d'eau douce vivent dans un environnement externe qui menace d'envahir et de diluer leurs liquides corporels. Ils



présentent donc des adaptations qui conservent les solutés et absorbent les sels.

En même temps qu'ils doivent maintenir leur équilibre hydrique, les animaux doivent également débarrasser leur organisme de l'ammoniac, un métabolite toxique produit par la dégradation des déchets *azotés* (contenant de l'azote), qui proviennent principalement des protéines et des acides nucléiques. Au cours de l'évolution sont apparus divers mécanismes d'**excrétion**, un processus par lequel l'organisme élimine les métabolites azotés et autres déchets métaboliques. Étant donné que l'excrétion et l'osmorégulation sont liées du point de vue structural et fonctionnel chez beaucoup d'animaux, le présent chapitre sera consacré à ces deux processus.

## CONCEPT 44.1

### L'osmorégulation établit un équilibre entre l'apport et la perte d'eau et de solutés

La thermorégulation dépend de l'équilibre entre les gains et les pertes de chaleur (voir le concept 40.3). De la même manière, la régulation de la composition chimique des liquides corporels repose sur l'équilibre entre l'apport et la perte d'eau et de solutés. Si un animal absorbe trop d'eau, ses cellules gonflent et éclatent; s'il perd trop d'eau, elles se ratatinent (deviennent crénelées) et meurent. Le mouvement de l'eau et des solutés (chez les animaux comme chez tous les autres organismes) obéit au gradient de concentration du ou des solutés qui traversent la membrane plasmique.

### L'osmose et l'osmolarité

L'eau pénètre dans la cellule et en sort par osmose. L'osmose se produit quand deux solutions séparées par une membrane n'ont pas la même concentration totale de solutés (**figure 44.2**). L'unité de mesure de la concentration de solutés est l'**osmolarité**, c'est-à-dire le nombre de moles de solutés par litre de solution. Par exemple, l'osmolarité du sang humain est d'environ 300 milliosmoles par litre (mOsm/L), tandis que celle de l'eau de mer s'élève à quelque 1 000 mOsm/L.

Lorsque deux solutions ont la même osmolarité, elles sont dites *isoosmotiques*. Si on les sépare par une membrane à perméabilité

sélective, les molécules d'eau traversent continuellement la membrane à la même vitesse dans les deux directions. Il n'y a donc aucun mouvement *net* d'eau par osmose entre deux solutions isoosmotiques. En revanche, quand deux solutions n'ont pas la même osmolarité, celle qui a la concentration la plus grande de solutés est dite *hyperosmotique*, tandis que la solution plus diluée est dite *hypoosmotique*. L'eau passe par osmose d'une solution hypoosmotique à une solution hyperosmotique, ce qui réduit la différence de concentration, tant celle des solutés que celle de l'eau libre (voir la figure 44.2).

Dans le présent chapitre, nous emploierons les termes *isoosmotique*, *hypoosmotique* et *hyperosmotique*, qui se rapportent spécifiquement à l'osmolarité, et non les termes *isotonique*, *hypotonique* et *hypertonique*, qui s'appliquent plutôt à la réaction des cellules (qui gonflent ou qui rétrécissent) quand elles sont placées dans des solutions dont les concentrations en solutés sont connues.

### Les mécanismes de l'osmose au service des habitats

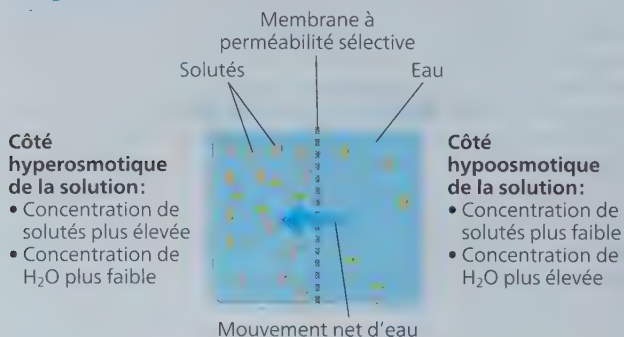
Un animal peut maintenir son équilibre hydrique de deux manières. La première est le fait des **osmotolérants**, c'est-à-dire les animaux qui sont isoosmotiques avec l'environnement. Tous les osmotolérants sont des animaux marins. Comme leur osmolarité interne est la même que celle du milieu, les osmotolérants n'ont pas tendance à acquérir ni à perdre de l'eau. Beaucoup d'osmotolérants vivent dans une eau dont la composition est très stable. C'est pourquoi leur osmolarité interne varie très peu.

La seconde manière de maintenir l'équilibre hydrique est propre aux **osmorégulateurs**, c'est-à-dire les animaux qui régulent leur osmolarité interne, quelle que soit celle de leur environnement. L'osmorégulation permet aux animaux de vivre dans des milieux où les osmotolérants sont incapables de survivre, notamment les habitats d'eau douce et les milieux terrestres, ou de se déplacer entre un habitat marin et un habitat d'eau douce (**figure 44.3**).

Pour survivre dans un milieu hypoosmotique, un osmorégulateur doit éliminer l'eau en excès. Dans un environnement hyperosmotique, un osmorégulateur doit, à l'inverse, absorber de l'eau pour compenser la perte osmotique. L'osmorégulation permet à de nombreux animaux marins de maintenir une osmolarité interne différente de celle de l'eau de mer.

La plupart des animaux, qu'ils soient osmotolérants ou osmorégulateurs, ne peuvent supporter les changements importants de l'osmolarité externe. Ils sont donc dits *sténohalins* (du grec

▼ **Figure 44.2** La concentration de solutés et l'osmose.



▼ **Figure 44.3** Le saumon rouge (*Oncorhynchus nerka*), un osmorégulateur qui migre entre les rivières et l'océan.



*stenos*, «étroit», et *halos*, «sel»). En revanche, les animaux *euryhalins* (du grec *eury*s, «large») peuvent résister à des fluctuations importantes de l'osmolarité externe (cette catégorie comprend des osmotolérants et des osmorégulateurs). Les osmotolérants euryhalins, comme les balanes et les moules, sont des organismes qui vivent dans les estuaires en étant exposés alternativement à l'eau douce et à l'eau salée. Parmi les osmorégulateurs euryhalins, citons le bar d'Amérique (*Morone saxatilis*) et diverses espèces de saumons (voir la figure 44.3).

Nous allons maintenant nous pencher de plus près sur certaines adaptations d'osmorégulation qui ont évolué chez les animaux marins, les animaux dulcicoles et les animaux terrestres.

### Les animaux marins

La plupart des invertébrés marins sont osmotolérants. Leur osmolarité est la même que celle de l'eau de mer. Ils n'ont donc pas de difficulté à maintenir leur équilibre hydrique. Toutefois, ils transportent activement des solutés *spécifiques* qui établissent dans leur hémolymphe (liquide circulatoire) des concentrations différentes de celles de l'océan. Par exemple, les mécanismes d'homéostasie du homard (*Homarus americanus*) maintiennent une concentration d'ions magnésium ( $Mg^{2+}$ ) de moins de 9 mmol/L, ce qui est bien en deçà de celle de l'océan (50 mmol/L).

Les vertébrés marins peuvent vivre dans un environnement très déshydratant grâce à deux mécanismes d'osmorégulation apparus au cours de l'évolution. L'un de ces mécanismes s'observe chez les «poissons osseux», qui incluent les actinoptérygiens et les crossoptérygiens, et l'autre, chez les requins marins et la plupart des autres chondrichthyens (animaux cartilagineux; voir le concept 34.3).

Les poissons osseux marins tels que la morue de l'Atlantique (*Gadus morhua*) de la **figure 44.4a** perdent constamment de l'eau par osmose. Pour compenser ces pertes, ils boivent de grandes quantités d'eau de mer. Ils utilisent leurs branchies et leurs reins pour se débarrasser des sels ingérés en excès en même temps que l'eau.

Comme nous l'avons mentionné plus tôt, l'osmorégulation s'accompagne souvent de l'élimination des déchets azotés, tels que l'urée. L'élimination de cette substance est importante, car sa présence en fortes concentrations cause la dénaturation

(dépliage) des protéines et perturbe ainsi les fonctions cellulaires. Pourtant, les tissus des requins contiennent une forte concentration d'urée: pourquoi n'est-elle pas toxique pour eux? La réponse réside dans une molécule organique appelée oxyde de triméthylamine (TMAO), qui est produite par les tissus du requin et protège les protéines contre les effets dommageables de l'urée.

Chez les requins, le TMAO participe également à l'osmorégulation. Comme chez les poissons osseux, la concentration de sel du milieu interne des requins est beaucoup plus faible que celle de l'eau de mer. Par conséquent, le sel a tendance à diffuser de l'eau vers le corps, et en particulier dans les branchies. Ensemble, toutefois, les sels, l'urée, le TMAO et les autres composés présents dans les liquides corporels du requin donnent une osmolarité qui est, en fait, légèrement supérieure à 1 000 mOsm/L. C'est pourquoi l'eau pénètre *lentement* dans le corps des requins par osmose, ainsi que par les aliments (les requins ne boivent pas).

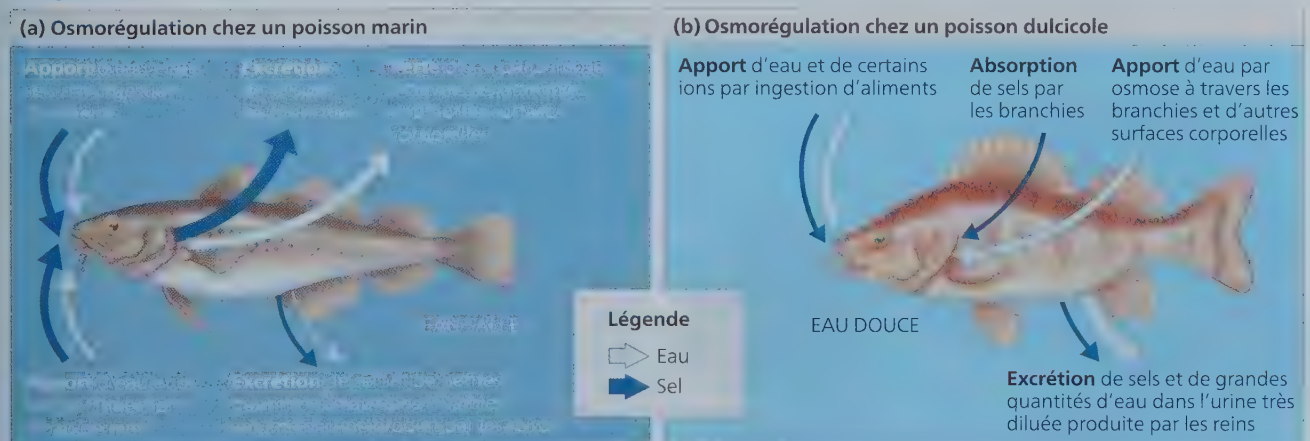
Cette faible entrée d'eau est excrétée dans l'urine produite par les reins en même temps qu'une partie des sels qui diffuse dans le corps du requin. Le reste est expulsé par la glande rectale ou disséminé dans les selles.

### Les animaux dulcicoles

Les problèmes d'osmorégulation des animaux dulcicoles sont tout à l'opposé de ceux auxquels se heurtent les animaux marins. Les liquides corporels des animaux dulcicoles doivent être hyperosmotiques, car les cellules animales ne peuvent pas tolérer des concentrations de sel aussi faibles que celles des lacs ou des rivières. L'osmolarité de leurs liquides internes étant beaucoup plus élevée que celle de leur milieu, les animaux dulcicoles acquièrent constamment de l'eau par osmose et perdent des sels par diffusion. Beaucoup d'animaux dulcicoles, dont des poissons osseux comme la perchaude (*Perca flavescens*) de la **figure 44.4b**, maintiennent leur équilibre hydrique en ne buvant presque pas d'eau et en excréant des quantités importantes d'urine très diluée. Les sels perdus par diffusion et dans l'urine sont remplacés par ceux contenus dans les aliments et ceux absorbés à travers leurs branchies.

Les saumons et les autres poissons euryhalins qui passent de l'eau douce à l'eau salée vivent des changements rapides et importants sur le plan de l'osmorégulation. Quand ils se trouvent dans les rivières et les ruisseaux, les saumons assurent

▼ **Figure 44.4** Comparaison de l'osmorégulation chez les poissons osseux marins et dulcicoles.



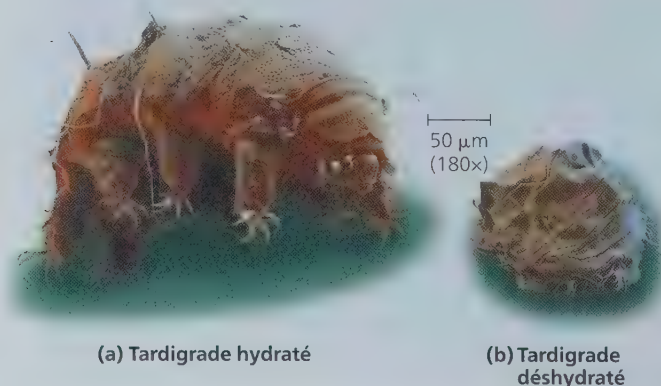
leur osmorégulation comme les autres poissons dulcicoles, c'est-à-dire en produisant une quantité importante d'urine diluée et en absorbant par leurs branchies le sel du milieu dilué. Quand ils migrent dans l'océan, les saumons s'acclimatent (voir le concept 40.2). Ils se mettent à produire davantage de cortisol, une hormone stéroïde qui augmente le nombre et la taille des cellules spécialisées sécrétrices de sel. Grâce à ce mécanisme d'acclimatation, entre autres, le saumon vivant dans l'eau salée excrète le sel excédentaire par les branchies et n'excrète que de petites quantités d'urine, comme les poissons qui passent leur vie entière dans l'eau salée.

### Les animaux vivant dans des habitats aquatiques précaires

La déshydratation extrême, ou *dessiccation*, condamnerait la plupart des animaux à une mort certaine. Cependant, certains invertébrés aquatiques vivant dans des étangs temporaires ou dans des pellicules d'eau entourant des particules de sol peuvent perdre presque toute leur eau et survivre dans un état d'inactivité lorsque leur habitat se dessèche. Cette adaptation remarquable s'appelle **anhydrobiose** (« vie sans eau »). Parmi les exemples les plus frappants figurent les tardigrades (embranchement proche des arthropodes), de minuscules invertébrés qui mesurent moins de 1 mm de long (**figure 44.5**). Dans leur phase active et hydratée, l'eau représente environ 85 % de leur masse, mais ils peuvent se déshydrater jusqu'à ce qu'elle ne représente plus que 2 % de leur masse. Ils survivent alors dans un état d'inactivité, secs comme de la poussière, pendant une décennie ou plus. Il suffit qu'il y ait de nouveau un peu d'eau pour que les tardigrades réhydratés se déplacent et se nourrissent.

Les animaux capables d'anhydrobiose doivent posséder des adaptations qui protègent leurs membranes cellulaires. Les chercheurs commencent à peine à comprendre comment les tardigrades arrivent à survivre une fois qu'ils sont desséchés. Les études sur certains vers ronds (nématodes, voir le concept 33.4) capables d'anhydrobiose montrent que les sujets déshydratés contiennent des quantités importantes de glucides (jusqu'à 15 % de la masse sèche). En particulier, un disaccharide appelé *tréhalose* semble protéger les cellules en remplaçant l'eau qui hydrate habituellement les lipides membranaires et les protéines, et les autres macromolécules. De nombreux insectes qui survivent à

▼ **Figure 44.5 L'anhydrobiose.** Les tardigrades (MEB) vivent dans des étangs temporaires et dans des gouttelettes d'eau présentes sur le sol ou sur des plantes.



la congélation en hiver utilisent aussi le tréhalose pour protéger leurs membranes, tout comme le font les plantes résistantes à la dessiccation.

Depuis peu, les scientifiques appliquent à la préservation des matières biologiques les connaissances qu'ils ont acquises dans leur étude de l'anhydrobiose. Auparavant, on conservait les échantillons de protéines, d'ADN et de cellules dans des congélateurs ultrafroids ( $-80^{\circ}\text{C}$ ), une pratique qui demandait beaucoup d'énergie et d'espace. La fabrication de matériaux inspirés des structures protectrices que possèdent les espèces capables d'anhydrobiose permet aujourd'hui d'entreposer ces échantillons dans des chambres compactes à température ambiante.

### Les animaux terrestres

La menace posée par la déshydratation est le problème de régulation le plus important que les végétaux et les animaux terrestres doivent affronter. Les adaptations qui réduisent la perte d'eau sont essentielles à la survie sur la terre ferme. Tout comme les plantes terrestres ont une cuticule cireuse qui contribue à leur survie, la plupart des animaux terrestres ont des surfaces corporelles qui aident à prévenir la déshydratation. On peut donner comme exemples la chitine (un polysaccharide) de l'exosquelette des insectes que recouvrent des couches cireuses (lipides), la coquille des escargots terrestres, ou encore les couches de cellules épidermiques mortes kératinisées qui recouvrent la plupart des vertébrés terrestres, dont les humains, et qui forment une couche cornée imperméable constituée de protéines et de lipides. De nombreux animaux terrestres, surtout ceux qui vivent en milieu désertique, ont un mode de vie nocturne. Ce faisant, ils réduisent les pertes d'eau par évaporation en profitant des températures plus basses et de l'humidité relative plus élevée de l'air pendant la nuit.

Malgré ces adaptations, les sources de pertes d'eau demeurent nombreuses chez la plupart des animaux terrestres : ils en perdent en effet au niveau des surfaces humidifiées des organes d'échanges gazeux, de même qu'à travers la peau, dans leur urine et dans leurs excréments. Ces animaux maintiennent leur équilibre hydrique en buvant et en consommant des aliments hydratés, et en produisant de l'eau par des moyens métaboliques comme la respiration cellulaire.

Certains animaux du désert sont si bien adaptés à la réduction des pertes d'eau qu'ils peuvent y survivre sans même boire. Les chameaux (*Camelus spp.*), par exemple, tolèrent une augmentation de  $7^{\circ}\text{C}$  de leur température corporelle, ce qui réduit considérablement la quantité d'eau perdue par la transpiration. Ils peuvent également perdre 25 % de leur eau corporelle et survivre. (En comparaison, un humain qui perdrait la moitié de cette quantité mourrait d'insuffisance cardiaque.) Dans la rubrique **Habilités scientifiques**, vous vous pencherez sur l'équilibre hydrique d'une autre espèce vivant dans le désert : la souris d'Hermannsburg (*Pseudomys hermannsburgensis*).

### L'énergétique de l'osmorégulation

Le maintien d'une différence d'osmolarité entre le corps d'un animal et son milieu externe a toujours un coût énergétique. Étant donné que le phénomène de la diffusion tend à égaliser les concentrations, les osmorégulateurs doivent en effet dépenser de l'énergie pour maintenir les gradients osmotiques grâce auxquels l'eau entre et sort du corps. Pour ce faire, ils font appel

## Décrire et interpréter des données quantitatives

### ■ COMMENT LA SOURIS D'HERMANNSBURG MAINTIEN-ELLE L'HOMÉOSTASIE OSMOTIQUE ? ■

La souris d'Hermannsburg (*Pseudomys hermannsburgensis*) est un mammifère du désert australien qui peut survivre indéfiniment en mangeant des graines sèches et sans boire d'eau. Pour étudier les adaptations de cette espèce à l'environnement aride du désert, des chercheurs ont réalisé une expérience de laboratoire dans laquelle ils contrôlaient l'accès à l'eau. Dans le présent exercice, vous allez analyser une partie des données de cette expérience.

**■ MÉTHODE ■** Les chercheurs ont capturé neuf souris, les ont gardées dans une pièce dont les conditions étaient contrôlées et les ont nourries de graines séchées à l'air (10 % d'eau au poids). Dans le groupe A de l'étude, les souris pouvaient accéder à de l'eau et s'abreuver librement; dans le groupe B, les souris n'ont pas reçu d'eau à boire durant 35 jours, ce qui est comparable aux conditions de leur habitat naturel. À la fin de l'expérience, les chercheurs ont mesuré l'osmolarité et la concentration d'urée de l'urine et du sang de chaque souris de deux groupes. Ils avaient également pesé les souris trois fois par semaine.

### ■ RÉSULTATS ■

Accès à l'eau	Osmolarité moyenne (mOsm/L)		Concentration moyenne d'urée (mmol/L)	
	Urine	Sang	Urine	Sang
<b>Groupe A : illimité</b>	490	350	330	7,6
<b>Groupe B : aucun</b>	4 700	320	2 700	11

Dans le groupe A, les souris buvaient l'équivalent d'environ 33 % de leur masse corporelle par jour. La variation de la masse corporelle au cours de l'étude a été négligeable chez toutes les souris.



**Source des données:** R. E. MacMillen, R. V. Baudinette et A. K. Lee, Water economy and energy metabolism of the sandy inland mouse, *Leggadina hermannsburgensis*, *Journal of Mammalogy* 53 : 529-539 (1972).

### INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

- Examinez les données des deux groupes de souris et, dans vos mots, décrivez les différences quant aux éléments suivants : (a) l'osmolarité de l'urine, (b) l'osmolarité du sang, (c) la concentration d'urée dans l'urine et (d) la concentration d'urée dans le sang. (e) Cet ensemble de données témoigne-t-il d'une régulation de l'homéostasie ? Expliquez votre réponse.
- (a) Calculez le rapport osmolarité urinaire/osmolarité sanguine pour les souris qui ont pu boire à volonté. (b) Calculez ce même rapport pour les souris qui n'avaient pas accès à de l'eau. (c) Quelle conclusion pourriez-vous tirer de ces rapports ?
- Si la quantité d'urine produite était différente entre les deux groupes de souris, en quoi cela changerait-il vos calculs ? Expliquez votre réponse.

au transport actif et modifient au besoin les concentrations de solutés dans leurs liquides corporels.

Le coût énergétique de l'osmorégulation dépend de plusieurs facteurs : l'écart entre l'osmolarité de l'animal et celle de l'environnement, la facilité avec laquelle l'eau et les solutés traversent la surface de l'animal et la quantité de travail nécessaire pour pomper les solutés et effectuer le transport membranaire. L'osmorégulation compte pour près de 5 % du métabolisme au repos de nombreux poissons. Chez les artémies (*Artemia salina*), de petits crustacés vivant dans des lacs très salés, le gradient entre les osmolarités interne et externe est très grand. Aussi le coût de l'osmorégulation est-il extrêmement élevé : il peut compter pour 30 % du métabolisme au repos.

L'adaptation des liquides corporels à la salinité de l'habitat d'un animal diminue l'énergie que celui-ci doit déployer pour maintenir l'équilibre hydrique et ionique dans son organisme. Les liquides corporels de la plupart des animaux dulcicoles (dont l'osmolarité varie entre 0,5 et 15 mOsm/L) ont une concentration de solutés inférieure à celle des liquides corporels de leurs plus proches parents qui vivent dans l'eau salée (1 000 mOsm/L). Par exemple, la concentration de solutés des liquides corporels

des mollusques marins est d'environ 1 000 mOsm/L, tandis que celle des mollusques d'eau douce n'est que de 40 mOsm/L. Dans chaque cas, les mécanismes qui diminuent la différence osmotique entre les liquides corporels et le milieu externe réduisent le coût énergétique de l'osmorégulation.

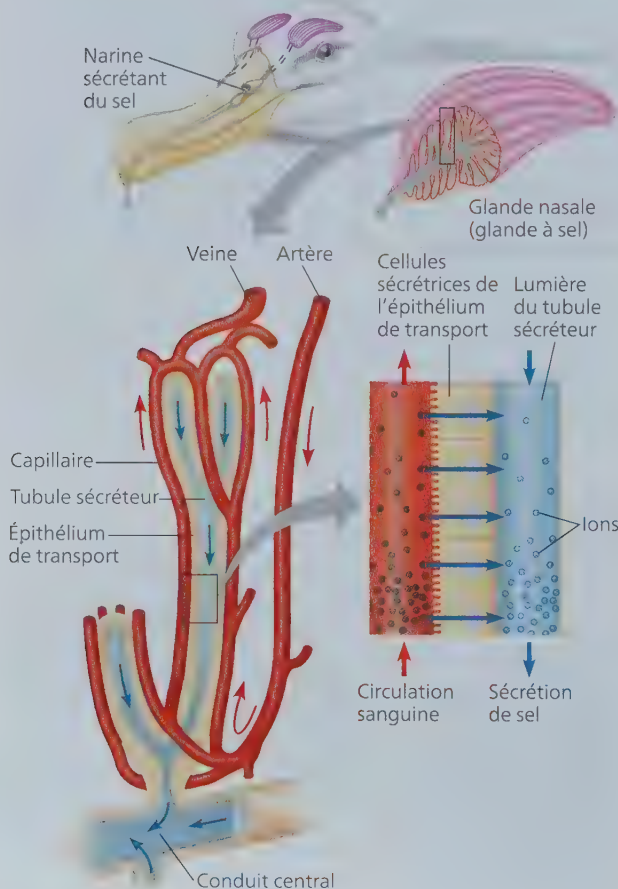
### Les épithéliums de transport dans l'osmorégulation

La fonction première de l'osmorégulation est de maintenir les concentrations de solutés dans les cellules, mais la plupart des animaux le font indirectement en ajustant la composition du liquide interstitiel dans lequel baignent leurs cellules. Chez les insectes et d'autres animaux dotés d'un système cardiovasculaire ouvert, ce liquide s'appelle *hémolymphe*. Chez les vertébrés et d'autres animaux dotés d'un système cardiovasculaire clos, les cellules baignent dans un liquide interstitiel dont la composition dépend indirectement de celle du sang. Le maintien de la composition des liquides dépend de structures spécialisées qui vont des cellules qui régulent le mouvement des solutés aux organes complexes comme les reins, chez les vertébrés.

Chez la plupart des animaux, un ou plusieurs types d'**épithéliums de transport** (une ou plusieurs couches de cellules épithéliales spécialisées, régulant le mouvement des solutés) sont des composants essentiels de l'osmorégulation et de l'élimination des déchets métaboliques. Les épithéliums de transport déplacent des solutés particuliers en quantités contrôlées et dans une direction précise. Les épithéliums de transport sont organisés en réseaux tubulaires comprenant une grande surface d'échange. Certains épithéliums de transport sont en communication directe avec l'environnement externe, tandis que d'autres tapissent des voies reliées à l'extérieur par une ouverture à la surface du corps.

Ce n'est que récemment qu'on a commencé à élucider le mystère de l'épithélium de transport qui permet à l'albatros et à d'autres oiseaux marins de survivre en buvant uniquement de l'eau salée. Pour étudier la question, des chercheurs ont donné à boire uniquement de l'eau de mer à des oiseaux marins en captivité. Ils ont alors constaté que l'urine de ces oiseaux contient très peu de sel, mais que le liquide qui dégoutte le long de leur bec est une solution concentrée de sel (NaCl). Cette solution est produite par une paire de glandes à sel nasales remplies d'épithéliums de transport (**figure 44.6**). Ces glandes à sel, qu'on trouve

▼ **Figure 44.6** La sécrétion de sel dans les glandes nasales d'un oiseau marin. Un épithélium de transport achemine le sel du sang vers les tubules sécréteurs, qui se vident dans les conduits centraux abouchés aux narines.



également chez les tortues de mer (superfamille des *Chelonioidea*) et les iguanes marins (*Amblyrhynchus cristatus*), utilisent le transport actif des ions pour sécréter un liquide beaucoup plus salé que l'eau de mer. Par conséquent, même si l'ingestion d'eau de mer introduit beaucoup de sel dans leur organisme, les oiseaux marins sont en mesure d'en arriver à un gain net d'eau. Par contre, l'humain qui boit une certaine quantité d'eau de mer doit utiliser un *plus grand* volume d'eau pour excréter la charge saline, avec pour résultat qu'il se déshydrate.

Souvent, les épithéliums de transport qui assurent le maintien de l'équilibre hydrique contribuent également à l'élimination des déchets métaboliques. Nous allons maintenant examiner cette double fonction en étudiant l'exemple du ver de terre ainsi que les systèmes excréteurs des insectes et le rein des vertébrés.

## RETOUR SUR LE CONCEPT 44.1

1. Le passage de sel dans le sang d'un poisson dulcicole à partir de l'eau de son milieu nécessite une dépense énergétique sous forme d'ATP. Pourquoi ?
2. Pourquoi aucun animal dulcicole n'est-il osmotolérant ?
3. **ET SI ?** ► Des chercheurs ont constaté qu'un chameau exposé au soleil avait besoin de beaucoup plus d'eau lorsque sa nourriture était rasée, même si sa température corporelle demeurait la même. Que pouvez-vous en déduire au regard de la relation entre l'osmorégulation et l'isolation fournie par la nourriture ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## CONCEPT 44.2

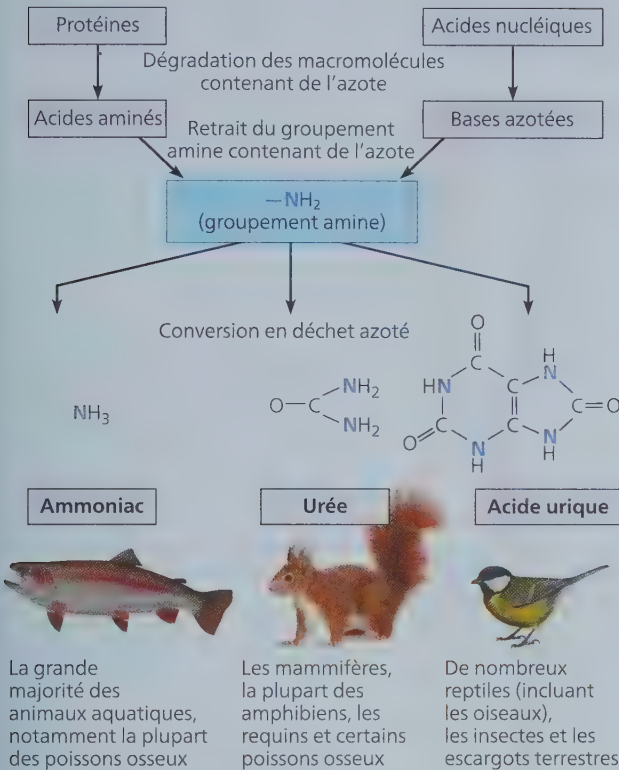
### Les animaux produisent des déchets azotés qui reflètent leur phylogenèse et leur habitat

Comme la plupart des déchets métaboliques des animaux doivent être dissous dans de l'eau quand ils sont éliminés du corps, leur type et leur quantité ont une incidence importante sur l'équilibre hydrique. À cet égard, les déchets les plus déterminants sont les produits azotés issus de la dégradation des acides nucléiques et des protéines. Quand les protéines et les acides nucléiques sont hydrolysés pour fournir de l'énergie aux cellules, ou encore quand ces composés sont convertis en glucides ou en lipides, des enzymes retirent l'azote qu'ils renferment et forment avec celui-ci de l'**ammoniac** ( $\text{NH}_3$ ). L'ammoniac est une molécule extrêmement toxique, notamment parce que son ion, l'ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ), peut contrecarrer la phosphorylation oxydative. Certains animaux peuvent excréter l'ammoniac directement, mais de nombreuses espèces le convertissent d'abord en des composés organiques moins toxiques.

### Les formes de déchets azotés

Les animaux excrètent des déchets azotés sous la forme d'ammoniac, d'urée ou d'acide urique (**figure 44.7**). La toxicité et le coût énergétique de ces déchets varient considérablement d'un animal à l'autre.

▼ **Figure 44.7** Les diverses formes de déchets azotés chez les animaux.



### L'ammoniac

Les animaux excréant de l'ammoniac ont besoin d'avoir accès à beaucoup d'eau, car l'ammoniac ne peut être toléré qu'à de très faibles concentrations. C'est pourquoi l'excrétion d'ammoniac est surtout courante chez les espèces aquatiques. Les molécules extrêmement solubles de l'ammoniac, qui s'interconvertissent en NH<sub>3</sub> et en NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, traversent facilement la membrane plasmique et sont aisément éliminées par diffusion dans l'eau environnante. Chez de nombreux invertébrés, la diffusion de l'ammoniac se fait sur toute la surface corporelle.

### L'urée

L'excrétion de l'ammoniac convient à de nombreuses espèces aquatiques, mais elle ne réussit pas aussi bien aux animaux terrestres. En effet, l'ammoniac est si toxique qu'il ne peut être transporté dans le corps et excrété de celui-ci que dans des volumes importants de solutions très diluées. Or, la plupart des animaux terrestres et de nombreuses espèces marines n'ont pas accès à assez d'eau pour excréter quotidiennement de l'ammoniac. Par conséquent, ils excrètent surtout un déchet azoté différent : l'**urée**. Chez les vertébrés, l'urée est une substance produite dans le foie par un cycle métabolique combinant l'ammoniac au dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>).

L'avantage principal de l'urée est sa très faible toxicité. Les animaux peuvent transporter et stocker l'urée en toute sécurité à de fortes concentrations. De plus, la quantité d'eau nécessaire pour l'excrétion de l'azote est considérablement réduite : en effet, la perte d'eau est beaucoup plus faible (environ 10 fois

moins) quand une quantité donnée d'azote est excrétée sous forme de solution concentrée d'urée que sous forme de solution diluée d'ammoniac. Le principal désavantage de l'urée réside dans le fait que les animaux doivent dépenser de l'énergie pour la produire à partir de l'ammoniac. Sur le plan bioénergétique, on pourrait présumer que les animaux qui passent une partie de leur vie dans l'eau et une autre partie sur la terre ferme recourent tour à tour à l'excrétion d'ammoniac (pour économiser de l'énergie) et à l'excrétion d'urée (pour réduire la perte d'eau). De fait, de nombreux amphibiens sécrètent principalement de l'ammoniac quand ils sont au stade aquatique de têtard, puis produisent de l'urée une fois qu'ils sont adultes et qu'ils évoluent sur la terre ferme.

### L'acide urique

Les insectes, les escargots terrestres et de nombreux reptiles, incluant les oiseaux, excrètent de l'**acide urique** comme principal déchet azoté. Les excréments des oiseaux, ou *guano*, sont un mélange d'acide urique blanc et de matières fécales brunes. L'acide urique est relativement peu toxique et est presque insoluble dans l'eau. Il peut donc être sécrété comme une pâte semi-solide, ce qui limite la perte d'eau. Cependant, l'acide urique est encore plus coûteux à produire que l'urée sur le plan énergétique ; il nécessite une quantité considérable d'ATP pour sa synthèse à partir de l'ammoniac.

Même s'ils ne sont pas de grands producteurs d'acide urique, les humains et quelques autres animaux en émettent une petite quantité par dégradation de la purine. Les maladies qui altèrent ce processus mettent en évidence les problèmes que peut représenter un produit métabolique insoluble. Par exemple, il existe une anomalie génétique qui prédispose les chiens dalmatiens à la formation de calculs d'acide urique dans la vessie. Chez l'humain, les hommes adultes sont particulièrement sujets à la goutte, une inflammation douloureuse des articulations causée par des dépôts d'acide urique sous forme de cristaux d'urate. Une alimentation qui contient trop de produits animaux riches en purine peut accroître le risque de goutte. Il semble que certains dinosaures aient été touchés par ce type d'inflammation : l'analyse d'os fossilisés de *Tyrannosaurus rex* a révélé la présence des caractéristiques articulaires de la goutte.

### L'influence de l'évolution et de l'environnement sur les déchets azotés

**ÉVOLUTION** De par la sélection naturelle, le type et la quantité de déchets azotés produits par une espèce sont fonction de son environnement. Dans un habitat, un des facteurs clés de l'adaptation est la disponibilité de l'eau. Par exemple, les tortues terrestres (de la famille des testudinidés, qui habitent souvent dans des zones sèches) excrètent surtout de l'acide urique, tandis que les tortues aquatiques sécrètent de l'urée et de l'ammoniac.

Dans certains cas, l'environnement immédiat de l'œuf d'un animal est le facteur qui influe sur le type de déchets azotés excrétés. Par exemple, les déchets solubles peuvent diffuser vers l'extérieur des œufs sans coquille, comme ceux des amphibiens, ou bien être transportés par le sang de la mère de l'embryon chez les mammifères. Toutefois, les œufs à coquille des oiseaux et des autres reptiles sont perméables aux gaz, mais non aux liquides : les déchets azotés solubles produits par l'embryon seraient donc emmagasinés dans l'œuf et s'accumuleraient, atteignant des

concentrations toxiques (l'urée est beaucoup moins toxique que l'ammoniac, mais elle finit par devenir nuisible à de très fortes concentrations). L'évolution a donc favorisé la production d'acide urique insoluble parce qu'il ne reste pas en solution : il précipite, et il peut être stocké dans l'œuf en tant que solide extraembryonnaire inoffensif.

Quel que soit le type de déchets azotés produits, la quantité dépend de l'allocation énergétique. Ainsi, les endothermes, qui utilisent de l'énergie à une vitesse élevée, consomment plus d'aliments que les ectothermes et produisent davantage de déchets azotés. La quantité de déchets azotés est également fonction du régime alimentaire. Les prédateurs, qui tirent la majeure partie de leur énergie des protéines, doivent excréter plus d'azote que les animaux qui dégradent surtout des lipides ou des glucides pour obtenir leur énergie.

Maintenant que nous avons exploré les diverses formes de déchets azotés et les liens qu'on peut établir avec l'habitat et la consommation d'énergie, nous examinerons les mécanismes et les systèmes qui permettent aux animaux d'excréter les déchets azotés et les autres déchets.

#### RETOUR SUR LE CONCEPT 44.2

1. Quel avantage l'acide urique offre-t-il comme déchet azoté dans les milieux arides ?
2. **ET SI ?** ► Supposons qu'un oiseau et un humain souffrent de la goutte. Pourquoi la diminution de l'apport alimentaire en purine aidera-t-elle davantage l'humain que l'oiseau ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

#### CONCEPT 44.3

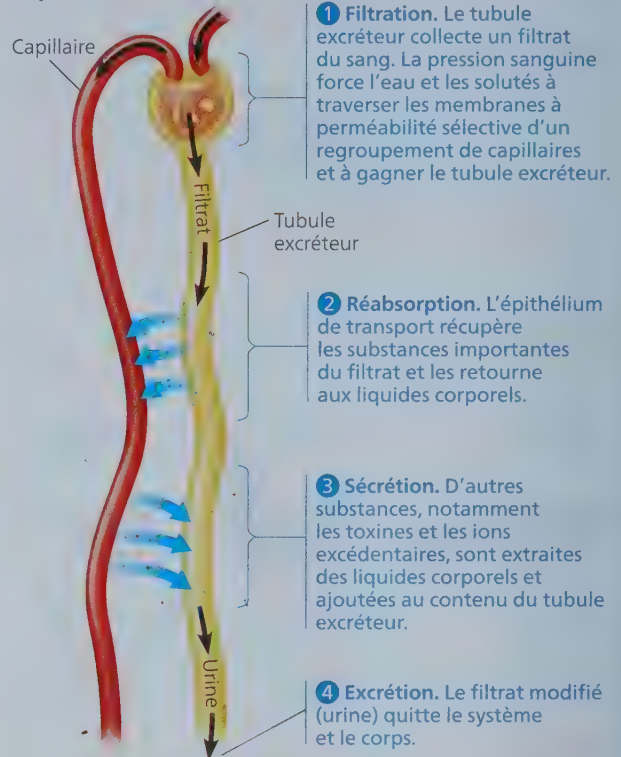
### Les divers systèmes urinaires constituent des variations sur le thème des tubules

Même si les problèmes de l'équilibre hydrique sur la terre ferme, dans l'eau salée et dans l'eau douce sont très différents, leurs solutions dépendent toutes de la régulation du mouvement des solutés entre les liquides internes et le milieu externe. La majeure partie de ces fonctions sont exécutées par les systèmes excréteurs (ou systèmes urinaires) : ceux-ci jouent un rôle essentiel dans l'homéostasie, parce qu'ils éliminent les déchets métaboliques et régulent la composition des liquides corporels en limitant les pertes de solutés particuliers.

#### Les processus d'excrétion

Une très grande variété d'espèces animales produisent un déchet liquide appelé urine grâce à un processus en plusieurs étapes qu'illustre la **figure 44.8**. À la première étape, le liquide corporel (sang, lymphe, liquide interstitiel, liquide coelomique ou hémolymphe) entre en contact avec la membrane à perméabilité sélective d'un épithélium de transport. Dans la plupart des cas, la pression hydrostatique (pression sanguine chez de nombreux animaux) enclenche un processus de **filtration**. Les cellules, les protéines et les autres macromolécules ne peuvent pas traverser

▼ **Figure 44.8** Les étapes clés des fonctions importantes des systèmes urinaires. La plupart des systèmes urinaires produisent un filtrat par un processus de filtration sous pression des liquides corporels, puis en modifient le contenu. Ce schéma représente le système urinaire des vertébrés.



la membrane épithéliale et sont donc retenues dans le liquide corporel. Par contre, l'eau et les petits solutés, notamment les sels, les monosaccharides, les acides aminés et les déchets azotés, traversent la membrane et forment une solution appelée **filtrat**.

Le filtrat est converti en un déchet liquide grâce au transport spécifique des substances qui sont retenues dans le filtrat ou qui en sortent. Le processus de **réabsorption** sélective récupère les petites molécules essentielles ainsi que l'eau du filtrat et les retourne aux liquides corporels. Le transport actif permet de réabsorber les solutés précieux, notamment du glucose, certains ions, des vitamines, des hormones et des acides aminés. Les solutés superflus et les déchets sont laissés dans le filtrat ou y sont ajoutés par une **sécrétion** sélective, laquelle fait également appel au transport actif. Le transport membranaire des divers solutés détermine à son tour le mouvement osmotique de l'eau qui pénètre dans le filtrat ou en sortira. Dans la dernière étape – l'**excrétion** –, le filtrat traité est expulsé du corps sous forme d'urine.

#### Les systèmes urinaires: un aperçu

Les systèmes qui effectuent les fonctions excrétoires de base varient énormément selon les groupes d'animaux. Cependant, ils forment généralement un réseau complexe de tubules qui fournissent de grandes surfaces permettant l'échange efficace et rapide d'eau et de solutés, notamment des déchets azotés. Nous

allons maintenant examiner les systèmes urinaires des vers plats, des vers de terre, des insectes et des vertébrés. Ces exemples témoignent de la diversité évolutive des réseaux de tubules.

### La protonéphridie

Comme le montre la **figure 44.9**, les vers plats (embranchement des plathelminthes) et les animaux acelomates n'ont ni coelome ni cavité corporelle, mais un système urinaire constitué d'organes appelés **protonéphridies**. Une protonéphridie est un réseau de tubules qui se terminent en cul-de-sac. Ouverts sur l'extérieur, les tubules se ramifient dans tout le corps. Des cellules bulbeuses, qui portent le nom de *cellules-flammes*, referment les branches de chaque protonéphridie. Chaque cellule-flamme possède une touffe de cils vibratiles qui forment saillie dans le tubule.

Durant la filtration, le battement des cils attire l'eau et les solutés du liquide interstitiel et les fait circuler à travers les replis de la membrane de la cellule-flamme jusqu'au réseau tubulaire. (Les cils vibratiles en action ressemblent à une flamme vacillante, d'où l'appellation *cellule-flamme*.) Ensuite, le filtrat traité est propulsé dans les tubules jusqu'à ce que ceux-ci se vident sous forme d'urine dans l'environnement externe par des ouvertures appelées *néphridiopores*. Comme l'urine excrétée par les vers plats d'eau douce a une faible concentration de solutés, sa production équilibre l'entrée d'eau du milieu environnant par osmose.

On trouve aussi des protonéphridies chez les rotifères, certains annélides, les larves des mollusques et les amphioxus, qui sont des cordés invertébrés (voir la figure 34.4). Chez les vers plats d'eau douce, l'osmorégulation est la principale fonction des protonéphridies: la plupart des déchets métaboliques sont

excrétés à travers la surface corporelle ou dans la cavité gastrovasculaire, puis éliminés par la bouche (voir la figure 33.10). En revanche, chez les vers plats parasites qui sont isoosmotiques par rapport aux liquides environnants de leur hôte, les protonéphridies servent surtout à excréter les déchets azotés. La sélection naturelle a fait en sorte que les protonéphridies se soient adaptées selon les milieux.

### Les métanéphridies

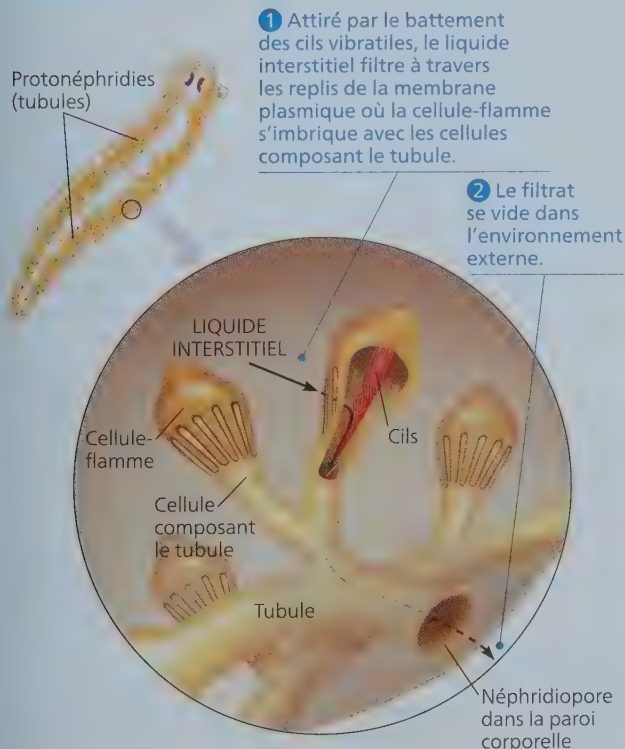
La plupart des annélides, notamment le ver de terre (*Lumbricus terrestris*), ont des **métanéphridies**. Ce sont des organes excréteurs qui recueillent le liquide directement du coelome (**figure 44.10**). Chaque segment du ver de terre possède sa propre paire de métanéphridies. Celles-ci sont immergées dans le liquide coelomique et enveloppées d'un réseau de capillaires. L'ouverture interne d'une métanéphridie est entourée d'un entonnoir cilié, le néphrostome. Sous l'effet du battement des cils, le liquide pénètre dans un tubule collecteur, lequel comprend une vessie communiquant avec l'extérieur grâce au néphridiopore.

Les vers de terre vivent dans la terre humide, de sorte qu'ils subissent généralement une entrée nette d'eau par osmose à travers la cuticule et l'épiderme. Les métanéphridies équilibrent l'apport hydrique en produisant de l'urine diluée (hypoosmotique par rapport aux liquides corporels). L'élaboration d'un filtrat hypoosmotique permet à l'épithélium de transport de réabsorber la plupart des solutés et de les ramener au sang par les capillaires, tout en laissant dans le tubule les déchets azotés, qui seront évacués vers l'extérieur. Les métanéphridies du ver de terre ont donc des fonctions tant excrétrices qu'osmorégulatrices.

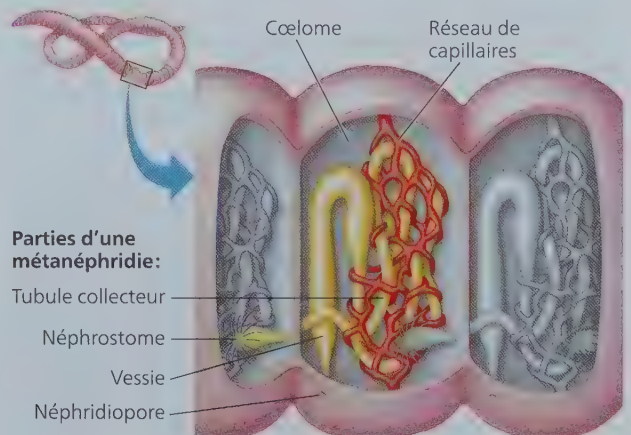
### Les tubes de Malpighi

Le système urinaire des insectes et des autres arthropodes terrestres est constitué d'organes appelés **tubes de Malpighi**, qui retirent les déchets azotés et jouent un rôle dans l'osmorégulation (**figure 44.11**). Chaque tube est ainsi constitué que l'une de ses extrémités est en cul-de-sac et immergée dans l'hémolymphe, tandis que l'autre extrémité débouche dans le tube

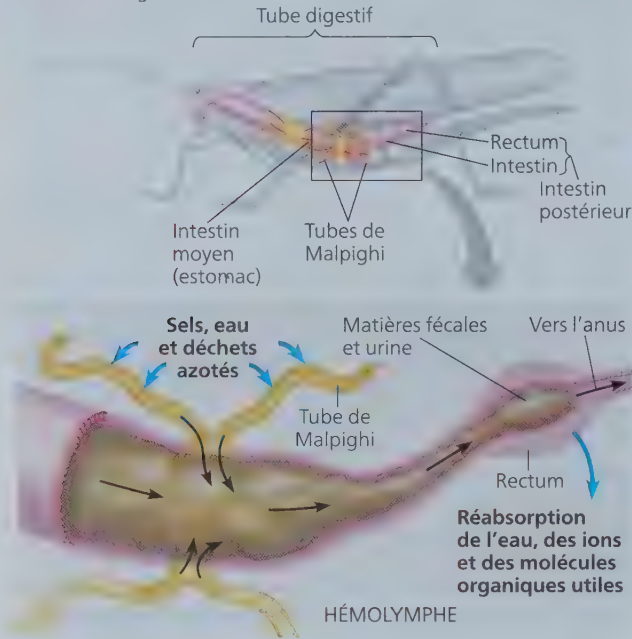
▼ **Figure 44.9** Les protonéphridies chez un ver plat.



▼ **Figure 44.10** Les métanéphridies du ver de terre (*Lumbricus terrestris*). Chaque segment du ver de terre est doté d'une paire de métanéphridies, qui drainent le liquide coelomique du segment antérieur adjacent. (Seulement une métanéphridie de chaque paire est illustrée ici.)



▼ **Figure 44.11 Les tubes de Malpighi des insectes.** Les tubes de Malpighi sont des poches excroissantes du tube digestif. Ils sont le siège de l'élimination des déchets azotés et jouent un rôle dans l'osmorégulation.



digestif. L'étape de filtration qui caractérise certains systèmes excréteurs est absente. Elle est remplacée par la sécrétion de certains solutés par l'épithélium de transport tapissant les tubes de Malpighi, notamment des déchets azotés, qui passent de l'hémolymphe dans la cavité du tubule. L'eau suit les solutés par osmose.

Pendant que la solution passe des tubules au rectum, la plupart des solutés sont réabsorbés et retournés à l'hémolymphe, tandis que l'eau est réabsorbée par osmose. Les déchets azotés (surtout de l'acide urique insoluble) sont éliminés sous forme de résidus presque secs avec les excréments. Remarquablement efficace sur le plan de la conservation de l'eau, le système urinaire des insectes est l'une des adaptations qui a le plus contribué à l'énorme succès de ces animaux sur la terre ferme.

### Les reins

Chez les vertébrés et quelques autres cordés, un organe compact appelé **rein** exerce des fonctions d'osmorégulation et d'excrétion. À l'instar des organes excréteurs de la plupart des animaux, les reins se composent de tubules. Les tubules de ces organes sont disposés selon une structure précise et étroitement associés à un dense réseau de capillaires. Le système urinaire des vertébrés comporte aussi des conduits et d'autres structures de transport de l'urine hors des tubules et du rein, et aussi hors de l'organisme.

Habituellement, les reins des vertébrés ne sont pas segmentés. Cependant, chez les myxines (famille des myxinidés), des vertébrés sans mâchoires (voir le concept 34.2), les reins comportent des tubules excréteurs disposés en segments. Comme les myxines et d'autres vertébrés ont un ancêtre commun appartenant aux cordés, il est possible que les structures excrétrices des ancêtres des vertébrés aient aussi été segmentées.

Nous terminons cette introduction au sujet des systèmes excréteurs en explorant l'anatomie du rein et des structures qui lui sont associées chez les mammifères (**figure 44.12**). Prenez le temps de vous familiariser avec les termes et les schémas de cette figure avant d'aborder le traitement du filtrat dans les reins, sujet de la prochaine section de ce chapitre.

## RETOUR SUR LE CONCEPT 44.3

1. Comparez les différentes façons dont les déchets métaboliques entrent dans le système urinaire des vers plats, des vers de terre et des insectes.
2. Où et comment le filtrat se forme-t-il dans le rein des vertébrés, et par quelles voies ses constituants quittent-ils le rein ?
3. **ET SI ?** ► L'insuffisance rénale est souvent traitée par hémodialyse, qui consiste à faire passer le sang du corps dans une machine qui le filtre puis à le faire circuler le long d'une membrane semi-perméable. Un liquide appelé dialysat circule en sens opposé de l'autre côté de la membrane. Comme le dialysat remplace la réabsorption et la sécrétion des solutés dans un rein fonctionnel, sa composition de départ est capitale. Quelle composition initiale de solutés serait adéquate ?

*Voir les réponses proposées à l'appendice A.*

## CONCEPT 44.4

### La structure du néphron est adaptée au traitement par étapes du filtrat sanguin

Dans le rein humain, le filtrat se forme lorsque le liquide passe de la circulation sanguine à la lumière de la capsule glomérulaire. Les capillaires glomérulaires et les cellules spécialisées de la capsule glomérulaire retiennent les éléments figurés du sang et les macromolécules (comme les protéines plasmatiques), mais ils sont perméables à l'eau et aux petits solutés. Par conséquent, le filtrat de la capsule glomérulaire contient des ions, du glucose, des acides aminés, des vitamines, des déchets azotés et d'autres petites molécules. Étant donné que ces molécules circulent librement entre les capillaires glomérulaires et la capsule glomérulaire, les concentrations de ces substances dans le filtrat initial sont les mêmes que dans le plasma sanguin.

Dans des conditions normales, environ 1 600 L de sang passent chaque jour dans les deux reins : c'est un volume qui équivaut à environ 300 fois le volume total de sang dans le corps. En traitant cet énorme volume de sang, les néphrons et les tubules rénaux collecteurs produisent environ 180 L de filtrat initial. Presque tous les monosaccharides, les vitamines et les autres nutriments organiques de ce filtrat, ainsi que près de 99% de son eau, sont réabsorbés et passent dans le sang, ce qui ne laisse que 1,5 L d'urine environ à transporter vers la vessie puis à excréter.

### Du filtrat à l'urine : une étude détaillée

Pour mieux comprendre la transformation du filtrat en urine, nous allons suivre le filtrat sur son trajet dans le néphron

(figure 44.13, p. 1086). Les chiffres encerclés correspondent aux étapes de la transformation dans l'épithélium de transport à mesure que le filtrat avance dans le cortex rénal et la médulla.

**1 Tubule contourné proximal.** La réabsorption dans le tubule contourné proximal est essentielle à la recapture des ions, de l'eau et des nutriments utiles présents dans l'énorme volume du filtrat initial. Le NaCl (sel) du filtrat entre dans les cellules de l'épithélium de transport par diffusion facilitée et cotransport, puis il est transporté activement vers le liquide interstitiel (voir le concept 7.4). Ce transfert de charge positive hors du tubule engendre le transport passif de Cl<sup>-</sup>.

À mesure que le sel passe du filtrat au liquide interstitiel, l'eau suit par osmose, de sorte que le volume du filtrat diminue considérablement. Le sel et l'eau qui sortent du filtrat passent du liquide interstitiel aux capillaires péri-tubulaires par diffusion. Le glucose, les acides aminés, les ions potassium (K<sup>+</sup>) et d'autres substances essentielles passent également, par transport actif ou passif, du filtrat au liquide interstitiel, puis dans les capillaires péri-tubulaires.

Le traitement du filtrat dans le tubule contourné proximal favorise le maintien d'un pH relativement stable dans les liquides corporels. Les cellules de l'épithélium de transport sécrètent des ions H<sup>+</sup> dans la lumière du tubule, mais elles synthétisent et sécrètent aussi de l'ammoniac, qui agit comme tampon pour neutraliser les ions H<sup>+</sup> sous la forme d'ions ammonium (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>). Plus le filtrat est acide, plus les cellules de l'épithélium de transport produisent de plus grandes quantités d'ammoniac, de sorte que l'urine d'un mammifère contient toujours un peu d'ammoniac provenant de cette source (même si la plupart des déchets azotés sont excrétés sous forme d'urée). En outre, le tubule contourné proximal réabsorbe par diffusion facilitée environ 90% des ions bicarbonate (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>), qui jouent un rôle important dans le sang : en tant que substance tampon, ils contribuent à maintenir un pH équilibré dans les liquides corporels.

Pendant que le filtrat passe dans le tubule contourné proximal, les substances à excréter deviennent plus concentrées. Beaucoup de déchets quittent les liquides corporels durant la filtration non sélective et demeurent dans le filtrat pendant que l'eau et les sels sont réabsorbés. L'urée, par exemple, est retournée dans le sang beaucoup plus lentement que le sel et l'eau. En outre, certaines substances sont sécrétées activement dans le filtrat en provenance de tissus voisins. Par exemple, les médicaments et les toxines que le foie a déjà traités passent des capillaires péri-tubulaires au liquide interstitiel, puis ils sont activement sécrétés par l'épithélium de transport dans la lumière du tubule contourné proximal.

**2 Partie descendante de l'anse du néphron.** Après avoir quitté le tubule contourné proximal, le filtrat entre dans l'anse du néphron, où son volume diminuera au fil des différentes étapes du mouvement de l'eau. Dans la première partie de l'anse du néphron, c'est-à-dire la partie descendante, de nombreux canaux formés d'**aquaporine** rendent l'épithélium de transport tout à fait perméable à l'eau. Par contre, il n'y a presque pas de canaux pour le sel et les autres petits solutés. La perméabilité à ces substances est donc très faible.

Pour que l'eau sorte du tubule par osmose, le liquide interstitiel dans lequel baigne le tubule doit être hyperosmotique par rapport au filtrat. L'osmolarité du liquide interstitiel augmente graduellement à mesure qu'on avance de la face externe

du cortex rénal vers la médulla rénale interne. C'est pourquoi le filtrat qui se déplace du cortex vers la médulla, dans la partie descendante de l'anse du néphron, continue de perdre de l'eau au profit du liquide interstitiel, dont l'osmolarité est croissante, ce qui augmente la concentration en solutés du filtrat. L'osmolarité la plus élevée (environ 1 200 mOsm/L) est observée dans la courbure de l'anse du néphron.

**3 Partie ascendante de l'anse du néphron.** Le filtrat atteint le fond de l'anse, puis remonte vers le cortex rénal dans la partie ascendante de l'anse du néphron. Contrairement à l'épithélium de transport de la partie descendante, l'épithélium de transport de la partie ascendante est dépourvu d'aquaporines. Par conséquent, la membrane épithéliale qui fait face au filtrat dans la partie ascendante est imperméable à l'eau.

La partie ascendante possède deux régions spécialisées : le segment grêle près du fond de l'anse et le segment large conduisant au tubule contourné distal. À mesure que le filtrat monte dans le segment grêle, le Na<sup>+</sup> et le Cl<sup>-</sup>, devenus très concentrés dans la partie descendante, traversent le tubule par diffusion facilitée et se retrouvent dans le liquide interstitiel. Cette perte aide à maintenir l'osmolarité du liquide interstitiel présent dans la médulla rénale.

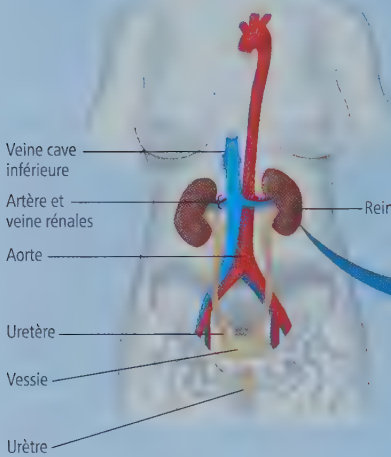
Le retrait du Na<sup>+</sup> et du Cl<sup>-</sup> du filtrat se poursuit dans le segment large de la partie ascendante ; cependant, dans cette région, l'épithélium procède au transport actif du Na<sup>+</sup> et du Cl<sup>-</sup> vers le liquide interstitiel. En perdant du sel sans perdre d'eau, le filtrat se dilue progressivement, à mesure qu'il remonte vers le cortex rénal dans la partie ascendante de l'anse du néphron.

**4 Tubule contourné distal.** Le tubule contourné distal joue un rôle clé dans la régulation de la concentration du K<sup>+</sup> ainsi que du Na<sup>+</sup> et du Cl<sup>-</sup> dans les liquides corporels : il fait varier la quantité de K<sup>+</sup> sécrétée dans le filtrat et la quantité de Na<sup>+</sup> et de Cl<sup>-</sup> réabsorbée du filtrat par cotransport ou par transport actif. Le tubule contourné distal participe également à la régulation du pH, et ce, par la sécrétion contrôlée de H<sup>+</sup> et par la réabsorption des ions bicarbonate (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>).

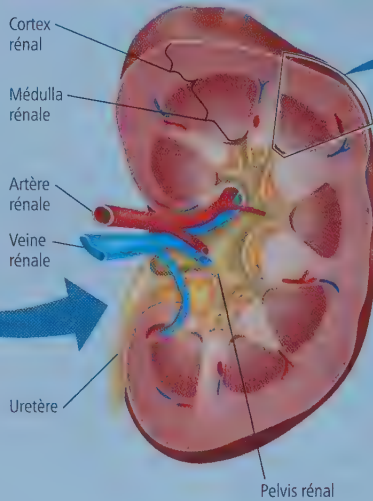
**5 Tubule rénal collecteur.** Le tubule rénal collecteur transforme le filtrat en urine, qu'il transporte à travers la médulla rénale jusqu'au pelvis rénal (voir la figure 44.12). Pendant que le filtrat passe sur l'épithélium de transport du tubule rénal collecteur, la régulation hormonale de la perméabilité et du transport détermine la concentration de l'urine.

Quand les reins conservent l'eau, les canaux d'aquaporines du tubule rénal collecteur permettent aux molécules d'eau de traverser l'épithélium. En même temps, l'épithélium demeure imperméable au Na<sup>+</sup> et au Cl<sup>-</sup> et, dans le cortex rénal, à l'urée. Ainsi, à mesure que le tubule rénal collecteur traverse le gradient d'osmolarité dans le rein, le filtrat se concentre de plus en plus en perdant de l'eau par osmose au profit du liquide interstitiel hyperosmotique. Dans la médulla rénale interne, l'épithélium du tubule rénal collecteur devient perméable à l'urée. En raison de sa concentration élevée dans le filtrat à ce moment, une certaine partie de l'urée diffuse hors du tubule vers le liquide interstitiel. Avec le Na<sup>+</sup> et le Cl<sup>-</sup>, cette urée interstitielle contribue de manière importante à l'osmolarité élevée du liquide interstitiel présent dans la médulla rénale. Et c'est cette osmolarité élevée du liquide interstitiel qui permet au rein de conserver de l'eau en excréant une urine hyperosmotique par rapport aux liquides corporels en général.

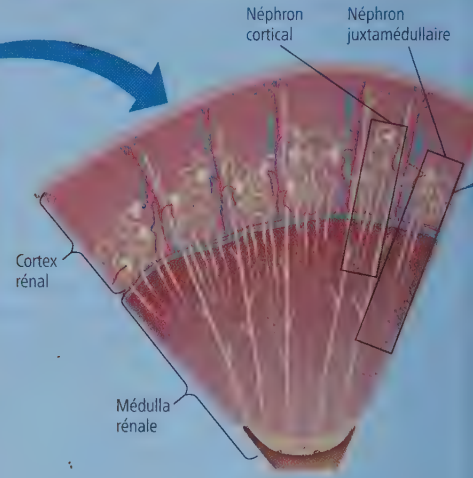
Les organes excréteurs



La structure du rein



Les néphrons



Chez l'humain, le système urinaire comprend une paire de **reins**, en forme de haricot et mesurant environ 10 cm de longueur, ainsi que des structures spécialisées dans le transport et le stockage de l'urine. L'urine produite par chaque rein s'écoule dans un conduit appelé **uretère**; les deux uretères se déversent dans un sac commun, la **vessie**. Durant la miction, l'urine est expulsée de la vessie par l'**urètre**, un conduit qui s'ouvre à l'extérieur du corps, chez la femme, par un petit orifice situé entre le clitoris et le vagin, et chez l'homme, à l'extrémité du pénis. Des sphincters (des muscles) à proximité de la jonction de l'urètre et de la vessie régulent la miction.

Chaque rein possède une enveloppe externe, le **cortex rénal**, et une enveloppe interne, la **médulla rénale**. Ces deux régions sont desservies en sang par une artère rénale et drainées par une veine rénale. Le cortex et la médulla abritent des tubules excréteurs densément alignés ainsi que des vaisseaux sanguins associés. Les tubules excréteurs transportent et traitent le filtrat provenant du sang qui entre dans le rein. Presque tout le liquide de ce filtrat est réabsorbé dans les vaisseaux sanguins avoisinants et sort du rein par la veine rénale. Le reste du liquide quitte les tubules excréteurs sous forme d'urine, puis il est recueilli dans le **pelvis rénal** (aussi appelé bassin), à l'intérieur, et quitte le rein par l'uretère.

Enchevêtrés dans le cortex rénal et la médulla rénale, les **néphrons** sont les unités fonctionnelles du rein des vertébrés. Un rein humain contient environ 1 million de néphrons, dont 85 % sont des **néphrons corticaux**, qui s'avancent peu dans la médulla. Le reste est constitué de **néphrons juxtamédullaires**, qui, eux, descendent profondément dans la médulla. Les néphrons juxtamédullaires sont essentiels à la production d'une urine hyperosmotique par rapport aux liquides corporels, une adaptation importante pour la conservation de l'eau chez les mammifères.

Quand il produit une urine diluée plutôt qu'une urine concentrée, le tubule rénal collecteur réabsorbe activement les sels sans permettre à l'eau de suivre par osmose. L'épithélium est alors dépourvu de canaux d'aquaporines, et du Na<sup>+</sup> et du Cl<sup>-</sup> sortent du filtrat par transport actif. Comme nous le verrons, la présence d'aquaporines dans l'épithélium du tubule rénal collecteur est régulée par des hormones qui maintiennent la pression artérielle, le volume sanguin et l'osmolarité.

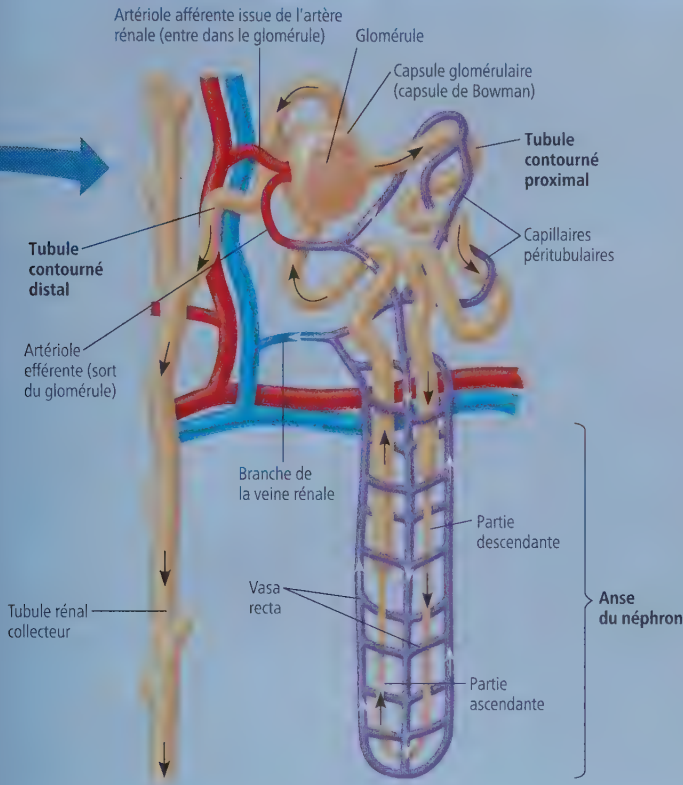
Les gradients de solutés et la conservation de l'eau

La capacité du rein mammalien de conserver l'eau est une adaptation essentielle à la vie terrestre. L'osmolarité du sang humain est de l'ordre de 300 mOsm/L, mais le rein peut excréter une

urine jusqu'à 4 fois plus concentrée (dont l'osmolarité atteint 1 200 mOsm/L). Quelques mammifères peuvent faire encore mieux. Par exemple, la souris sauteuse australienne (*Notomys sp.*), qui vit dans un milieu très sec, produit parfois de l'urine dont la concentration atteint 9 300 mOsm/L. Cette urine est donc 9 fois plus concentrée que l'eau de mer et 25 fois plus concentrée que les liquides corporels de l'animal.

Dans les reins des mammifères, le maintien des gradients osmotiques et la production d'urine hyperosmotique ne sont possibles qu'au prix d'une dépense considérable d'énergie pour assurer le transport actif ou le cotransport des solutés contre les gradients de concentration. En fait, on peut considérer le néphron, et particulièrement l'anse du néphron, comme une machine minuscule consommatrice d'énergie, dont la fonction est de créer une zone de forte osmolarité dans le rein afin

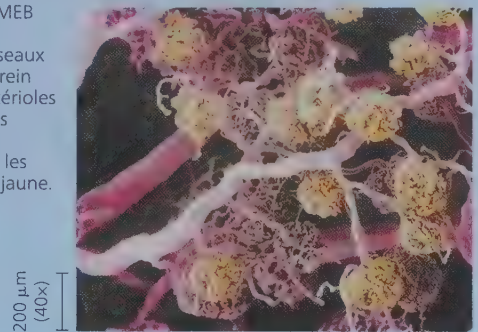
## La structure du néphron



Chaque néphron comprend un seul long tubule et une boule de capillaires appelée **glomérule**. L'extrémité fermée du tubule forme un réceptacle sphérique et creux, la **capsule glomérulaire** (ou capsule de Bowman), qui entoure le glomérule. Le filtrat se forme quand la pression artérielle pousse le sang dans le glomérule, plus précisément dans la cavité de la capsule glomérulaire rénale. À partir de la capsule glomérulaire rénale, le filtrat traverse trois régions du néphron : le **tubule contourné proximal**, l'**anse du néphron** (ou anse de Henle), qui est une boucle en forme d'épingle à cheveux constituée d'une partie descendante et d'une partie ascendante, et le **tubule contourné distal**. Celui-ci se déverse dans un **tubule rénal collecteur**, qui reçoit le filtrat de plusieurs néphrons. Le filtrat s'écoule des nombreux tubules rénaux collecteurs dans le pelvis rénal, compartiment en forme d'entonnoir qui débouche dans l'uretère.

Chaque néphron est approvisionné en sang par une **artériole afférente**, une branche d'une artère interlobulaire elle-même issue d'une artère rénale, qui se ramifie pour former les capillaires du glomérule. À leur sortie de la capsule glomérulaire, les capillaires convergent en une **artériole efférente**. Ce vaisseau se subdivise à son tour en un réseau secondaire de capillaires, les **capillaires péri-tubulaires**, qui s'enchevêtrent avec les tubules contournés proximal et distal du néphron. D'autres capillaires se dirigent vers le bas pour former les **vasa recta**, des capillaires en forme d'épingle à cheveux qui desservent la médulla rénale et longent l'anse des néphrons juxtamédullaires.

► Dans cette MEB de bouquets denses de vaisseaux sanguins d'un rein humain, les artérioles et les capillaires péri-tubulaires sont en rose et les glomérules en jaune.



d'extraire l'eau de l'urine contenue dans le tubule rénal collecteur. Les solutés primaires de ce gradient d'osmolarité sont le  $\text{Na}^+$  et le  $\text{Cl}^-$ , réabsorbés dans la médulla rénale par l'anse du néphron, et l'urée, qui passe à travers l'épithélium des tubules rénaux collecteurs dans la médulla rénale interne.

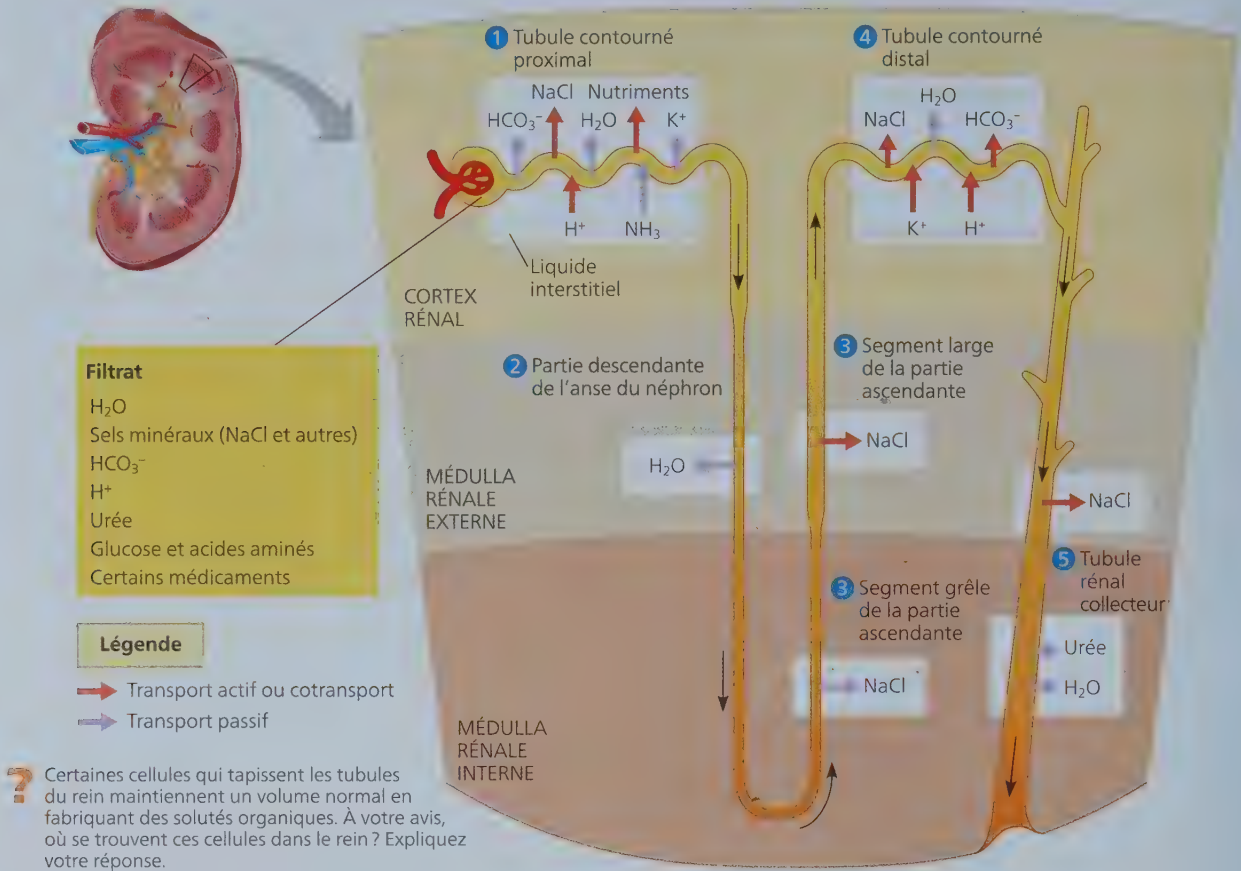
### La concentration de l'urine par le rein des mammifères

Afin de mieux comprendre comment la physiologie du rein mammalien permet de conserver l'eau, examinons à nouveau le trajet du filtrat dans le tubule excréteur, mais en insistant cette fois sur la façon dont les néphrons juxtamédullaires maintiennent un gradient d'osmolarité dans les tissus entourant l'anse du néphron et utilisent ce gradient pour excréter une urine hyperosmotique (**figure 44.14**). Quand le filtrat sort de

la capsule glomérulaire et se dirige vers le tubule contourné proximal, son osmolarité est environ celle du sang. À mesure que le filtrat s'écoule dans le tubule contourné proximal (à l'intérieur du cortex rénal), une grande quantité d'eau et de sel est réabsorbée; ainsi, le volume de filtrat diminue substantiellement, mais, en raison de la perte de sel, son osmolarité reste à peu près la même.

À mesure que le filtrat s'écoule du cortex rénal à la médulla rénale par la partie descendante de l'anse du néphron, l'eau sort du tubule par osmose. L'osmolarité du filtrat augmente alors à mesure que les solutés, dont le  $\text{NaCl}$ , se concentrent. La diffusion de sel vers l'extérieur du tubule atteint un maximum lorsque le filtrat quitte la courbure et entre dans la partie ascendante de l'anse du néphron, qui, rappelons-le, est perméable au sel mais pas à l'eau. Le  $\text{NaCl}$  diffuse de la partie ascendante,

▼ **Figure 44.13** Le néphron et le tubule rénal collecteur: les fonctions des diverses régions de l'épithélium de transport. Les éléments numérotés du schéma renvoient aux chiffres encadrés et mis en évidence dans le texte du début de la présente section.



ce qui aide à maintenir une osmolarité élevée dans le liquide interstitiel de la médulla rénale.

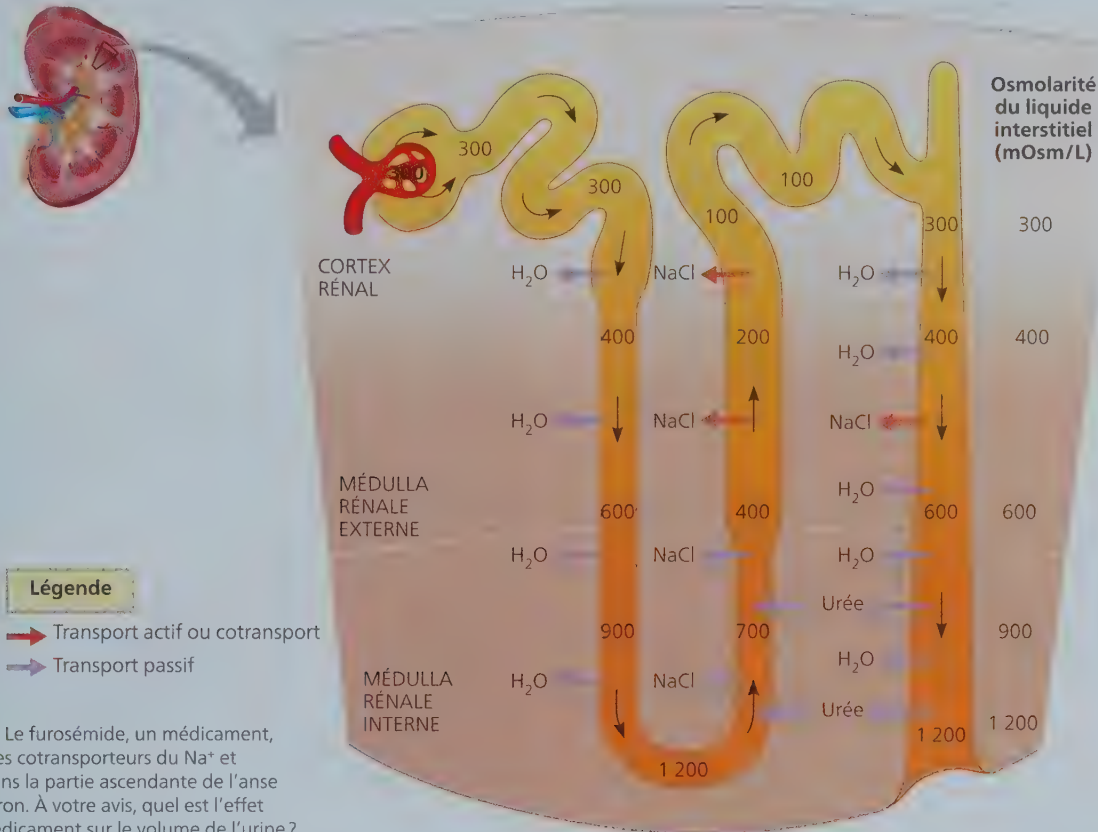
L'anse du néphron et les capillaires voisins fonctionnent comme un échangeur à contre-courant qui produit un gradient osmotique très élevé entre la médulla et le cortex. Rappelez-vous que les systèmes à contre-courant de certains endothermes réduisent la perte de chaleur et que les échanges gazeux à contre-courant dans les branchies optimisent l'absorption des molécules d'oxygène (O<sub>2</sub>) (voir les figures 40.13 et 42.21). Ces systèmes font intervenir un mouvement passif le long d'un gradient de concentration d'O<sub>2</sub> ou d'un gradient thermique. Dans le cas de l'anse du néphron, le système à contre-courant fait intervenir un mécanisme de transport actif et, par le fait même, entraîne une dépense d'énergie. Le transport actif du NaCl du filtrat dans le haut de la partie ascendante de l'anse maintient une forte concentration de NaCl à l'intérieur du rein, ce qui lui donne la capacité de produire une urine concentrée. Ces systèmes à contre-courant qui dépendent de l'énergie pour créer des gradients de concentration s'appellent **systèmes à contre-courant multiplicateurs**.

Qu'est-ce qui empêche les capillaires des vasa recta d'éliminer le gradient d'osmolarité en ramenant dans la circulation veineuse principale la forte concentration de NaCl présente dans le liquide interstitiel de la médulla rénale? En examinant

la figure 44.12, on constate que les vasa recta constituent aussi un échangeur à contre-courant: ils comportent des vaisseaux ascendant et descendant qui transportent le sang dans des directions opposées, au fil du gradient d'osmolarité du rein. À mesure que le vaisseau descendant transporte le sang vers la médulla rénale interne, l'eau quitte le sang vers le liquide interstitiel, et le NaCl contenu dans ce dernier diffuse vers le sang. Ces flux sont inversés quand le sang retourne au cortex rénal par le vaisseau ascendant: l'eau retourne dans le sang et le NaCl diffuse hors de celui-ci. Les vasa recta peuvent donc fournir au rein des nutriments et d'autres substances importantes transportées par le sang, et ce, sans nuire au gradient d'osmolarité dans la médulla interne et externe.

Le processus d'échange à contre-courant de l'anse du néphron et des vasa recta facilite le maintien du gradient osmotique prononcé entre la médulla et le cortex du rein. Cependant, tout gradient osmotique sera éventuellement annulé par la diffusion, à moins que de l'énergie ne soit dépensée pour le protéger. Dans le rein, cette dépense se fait principalement dans le segment large de la partie ascendante de l'anse du néphron. C'est là que le NaCl est transporté activement hors du tubule. Même avec les avantages de l'échange à contre-courant, ce processus (ainsi que d'autres systèmes de transport actif rénal) consomme une quantité importante d'ATP. Aussi, au regard de leur taille, les reins

▼ **Figure 44.14 La concentration de l'urine par le rein humain.** Deux solutés contribuent à l'augmentation de l'osmolarité du liquide interstitiel : le NaCl (l'écriture abrégée désigne collectivement le Na<sup>+</sup> et le Cl<sup>-</sup>) et l'urée. L'anse du néphron maintient le gradient de NaCl entre le filtrat et le liquide interstitiel, dont la concentration augmente continuellement depuis le cortex rénal jusqu'à la médulla rénale. L'urée s'ajoute au liquide interstitiel de la médulla rénale par diffusion hors du tubule rénal collecteur (bien que la majeure partie de l'urée du filtrat reste dans le tubule rénal collecteur et est excrétée). Le filtrat traverse trois fois le cortex et la médulla du rein : d'abord vers le bas, jusqu'au fond de l'anse du néphron, puis vers le haut, jusqu'au tubule contourné distal, puis de nouveau vers le bas, dans le tubule rénal collecteur. À mesure que le filtrat s'écoule dans le tubule rénal collecteur, longeant un liquide interstitiel dont l'osmolarité est croissante, de plus en plus d'eau sort du tubule par osmose. Ce mécanisme concentre les solutés, notamment l'urée, qui restent dans le filtrat et seront excrétés dans l'urine.



**ET SI ?** ► Le furosémide, un médicament, bloque les cotransporteurs du Na<sup>+</sup> et du Cl<sup>-</sup> dans la partie ascendante de l'anse du néphron. À votre avis, quel est l'effet de ce médicament sur le volume de l'urine ?

présentent un métabolisme dont la vitesse est bien supérieure à celle de la plupart des autres organes.

Au moment où il atteint le tubule contourné distal, le filtrat est hypoosmotique par rapport aux liquides corporels en raison du transport actif de NaCl hors du segment large de la partie ascendante de l'anse du néphron. Ensuite, il redescend vers la médulla rénale, cette fois dans le tubule rénal collecteur, qui est perméable à l'eau mais pas au sel. Par conséquent, l'osmose fait en sorte que de l'eau sorte du filtrat à mesure que celui-ci passe du cortex à la médulla du rein et qu'il traverse des zones dont le liquide interstitiel est d'osmolarité croissante. Ce processus permet de concentrer le sel, l'urée et d'autres solutés dans le filtrat. Une partie de l'urée est réabsorbée dans la portion inférieure du tubule rénal collecteur et vient participer à l'osmolarité interstitielle élevée de la médulla rénale interne. (Cette urée est récupérée par diffusion dans le segment grêle de la partie ascendante de l'anse du néphron, mais sa réabsorption continue par l'épithélium de transport du tubule rénal collecteur maintient une concentration interstitielle d'urée élevée.) Quand le rein concentre l'urine au maximum, l'urine a une osmolarité

atteignant celle du liquide interstitiel de la médulla rénale interne, qui peut s'élever à 1 200 mOsm/L. Même si elle est *isoosmotique* par rapport au liquide interstitiel de la médulla rénale interne, l'urine est en fait *hyperosmotique* par rapport au sang et au liquide interstitiel du reste du corps. Cette osmolarité élevée permet aux solutés qui restent dans l'urine d'être excrétés hors du corps avec une perte minimale d'eau.

## L'évolution a amené les reins des vertébrés à s'adapter à des habitats différents

**ÉVOLUTION** Les vertébrés occupent des habitats qui s'étendent des forêts pluviales aux déserts et des étendues d'eau parmi les plus salées aux eaux pures des lacs de haute montagne. Lorsqu'on compare des vertébrés vivant dans des habitats différents, on observe des variations adaptatives de la structure et de la fonction de leurs néphrons. Chez les mammifères, par exemple, le néphron juxtamédullaire est une adaptation essentielle qui permet aux animaux terrestres d'éliminer les sels et les déchets azotés sans gaspiller l'eau. La longueur de l'anse des

néphrons varie également d'une espèce à l'autre; de même que le nombre relatif de néphrons juxtamedullaires et corticaux; ces différences contribuent à une meilleure adéquation entre l'osmorégulation et l'habitat de chaque espèce.

### Les mammifères

Les mammifères qui excrètent l'urine la plus hyperosmotique, notamment le souris sauteuse australienne, les rats-kangourous d'Amérique du Nord (*Dipodomys spp.*) et d'autres mammifères du désert, ont beaucoup de néphrons juxtamedullaires dont l'anse est exceptionnellement longue. Cette caractéristique structurale permet de maintenir un gradient osmotique important dans le rein et force l'urine à se concentrer quand elle passe du cortex rénal à la médulla rénale dans les tubules rénaux collecteurs.

En revanche, les castors (*Castor spp.*), les rats musqués (*Ondatra zibethicus*) et d'autres mammifères aquatiques qui passent la plupart de leur temps dans l'eau douce et qui ont rarement à affronter des problèmes de déshydratation possèdent surtout des néphrons corticaux; cette structure réduit considérablement leur capacité à concentrer l'urine. Les mammifères terrestres qui vivent dans des conditions d'humidité moyenne ont des néphrons munis d'une anse de longueur moyenne et la capacité de fabriquer une urine de concentration moyenne par rapport à celle que produisent les mammifères vivant dans l'eau douce ou dans le désert.

### Étude de cas : la fonction rénale chez le vampire commun

Le vampire commun (*Desmodus rotundus*) d'Amérique du Sud présenté à la **figure 44.15** illustre bien la polyvalence du rein mammalien. Cette espèce de chauve-souris se nourrit la nuit du sang de grands oiseaux et de mammifères. Elle utilise ses dents acérées pour faire une petite incision dans la peau de sa victime, puis aspire le sang qui s'écoule de la plaie (la proie n'est habituellement pas blessée sérieusement). Des agents anticoagulants contenus dans sa salive permettent au sang de rester liquide.

Étant donné qu'il cherche souvent un animal pendant des heures et qu'il doit parcourir de grandes distances, le vampire a avantage à consommer autant de sang que possible quand il trouve une proie. Mais, après s'être alimenté, il est parfois trop lourd pour s'envoler. Cependant, ses reins excrètent de grandes quantités d'urine diluée pendant qu'il boit du sang, ce qui lui permet de perdre jusqu'à 24 % de sa masse corporelle par heure. Une fois qu'il a perdu suffisamment d'eau pour prendre son envol, le vampire revient à son perchoir, dans une cave ou un arbre creux, et y passe la journée.

► **Figure 44.15**  
Le vampire commun (*Desmodus rotundus*), une chauve-souris aux prises avec des défis d'excrétion bien particuliers.



Mais une fois perché, il doit affronter un problème de régulation très différent : sa nourriture contient surtout des protéines, et la digestion de celles-ci produit de grandes quantités d'urée. Or, les chauves-souris ne peuvent diluer ce composé, car elles n'ont généralement pas accès à de l'eau dans leur aire de repos. C'est pourquoi leurs reins, contrairement à la normale, produisent de petites quantités d'urine extrêmement concentrée (jusqu'à 4 600 mOsm/L). Cette adaptation leur permet d'éliminer le surplus d'urée tout en conservant autant d'eau que possible. La capacité du vampire commun à passer de la production de grandes quantités d'urine diluée à celle de petites quantités d'urine hyperosmotique, et vice versa, constitue un facteur essentiel de son adaptation à une source d'alimentation inhabituelle.

### Les oiseaux et les autres reptiles

La plupart des oiseaux, y compris l'albatros (voir la figure 44.1) et l'autruche (*Struthio camelus*) (**figure 44.16**), vivent dans des environnements très propices à la déshydratation. Les oiseaux, avec les mammifères, sont les seuls à posséder des reins dotés de néphrons juxtamedullaires, contrairement aux autres animaux. Toutefois, leurs néphrons possèdent une anse beaucoup plus courte que celle des néphrons mammaliens. Leurs reins ne peuvent donc concentrer l'urine autant que ceux des mammifères. Même s'ils peuvent produire une urine hyperosmotique afin de conserver de l'eau, les oiseaux excrètent l'azote sous forme d'acide urique, qui peut être rejeté sous une forme pâteuse, ce qui réduit le volume d'urine.

Les reins des autres reptiles se composent uniquement de néphrons corticaux. Leur urine peut être isoosmotique ou hypoosmotique par rapport aux liquides corporels. Toutefois, l'épithélium de leur cloaque, à partir duquel l'urine et les fèces sont excrétées, conserve des liquides en réabsorbant une partie de l'eau présente dans ces déchets. En outre, comme les oiseaux, la plupart des reptiles terrestres excrètent les déchets azotés sous forme d'acide urique.

▼ **Figure 44.16** L'autruche (*Struthio camelus*) est un animal bien adapté à son environnement aride.



## Les poissons dulcicoles et les amphibiens

Les poissons dulcicoles sont hyperosmotiques par rapport à leur milieu et, de ce fait, excrètent de grands volumes d'urine très diluée. Leurs reins pourvus d'un très grand nombre de néphrons corticaux produisent un filtrat très rapidement. Les poissons d'eau douce gardent les sels en réabsorbant les ions du filtrat contenu dans leurs tubules contournés distaux, et ne retiennent pas l'eau.

Les reins des amphibiens fonctionnent à peu près comme ceux des poissons d'eau douce. Quand les grenouilles se tiennent dans l'eau douce, leurs reins excrètent une urine diluée, alors que leur peau et l'épithélium de leur vessie concentrent certains sels extraits de l'eau. Sur la terre ferme, quand la déshydratation constitue le principal défi au regard de l'osmorégulation, elles conservent leurs liquides corporels en réabsorbant de l'eau à travers l'épithélium de leur vessie.

## Les poissons osseux marins

Comparativement aux poissons dulcicoles, les poissons marins ont moins de néphrons, et ces derniers sont plus petits et dépourvus de tubules contournés distaux. En outre, les reins de la plupart des poissons marins possèdent de petits glomérules, et quelques-uns n'en ont pas du tout. Par conséquent, les reins des poissons marins ont des vitesses de filtration faibles et excrètent très peu d'urine.

Les reins des poissons marins servent surtout à débarrasser l'organisme des ions bivalents (qui portent deux charges positives ou négatives), notamment les ions calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ), magnésium ( $\text{Mg}^{2+}$ ) et sulfate ( $\text{SO}_4^{2-}$ ), que les poissons absorbent en buvant constamment de l'eau de mer. Les poissons marins éliminent ces ions en les sécrétant dans les tubules contournés proximaux des néphrons et en les évacuant avec l'urine. Chez ces poissons, l'osmorégulation relève également des *cellules à chlorures* situées dans les branchies. En établissant des gradients ioniques qui permettent la sécrétion de sel ( $\text{NaCl}$ ) dans l'eau de mer, les cellules à chlorures maintiennent des concentrations appropriées d'ions monovalents (charge de  $1+$  ou de  $1-$ ) comme le  $\text{Na}^+$  et le  $\text{Cl}^-$ .

L'établissement de gradients ioniques ainsi que le mouvement transmembranaire des ions sont essentiels à l'équilibre sodique et hydrique des poissons osseux marins, mais ce processus ne leur est pas spécifique; on l'observe également chez beaucoup d'autres organismes et ce n'est pas le seul mécanisme permettant l'homéostasie. Comme le montrent les exemples de la **figure 44.17**, l'osmorégulation par les cellules à chlorures n'est qu'un des nombreux processus physiologiques qui sont alimentés par le mouvement des ions à travers une membrane.

### RETOUR SUR LE CONCEPT 44.4

1. Que nous indiquent le nombre de néphrons et leur longueur au sujet de l'habitat d'un poisson? Quelle corrélation existe-t-il avec la production d'urine?
2. Certains médicaments rendent l'épithélium du tubule rénal collecteur moins perméable à l'eau. Comment ce changement se répercute-t-il sur la fonction rénale?

3. **ET SI ?** ► Comment une diminution de la pression artérielle dans l'artériole qui mène au glomérule influe-t-elle sur la vitesse de filtration du sang dans la capsule glomérulaire? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

### CONCEPT 44.5

## Des circuits hormonaux influent en même temps sur la fonction rénale, l'équilibre hydrique et la pression artérielle

L'une des caractéristiques les plus importantes du rein mammalien est sa capacité à adapter le volume ainsi que l'osmolarité de l'urine, et ce, en fonction de l'équilibre hydrique et électrolytique, et aussi de la vitesse de production de l'urée. Quand il absorbe beaucoup de sel et qu'il n'a pas accès à une grande quantité d'eau, un mammifère peut excréter de l'urée et du sel et perdre très peu d'eau en produisant un faible volume d'urine hyperosmotique. Inversement, s'il absorbe peu de sel mais beaucoup d'eau, il peut éliminer l'eau excédentaire et ne perdre que peu de sel en produisant un volume important d'urine hypoosmotique. À ce moment, l'urine très diluée peut atteindre  $70 \text{ mOsm/L}$ , soit moins du quart de celle du sang humain.

Comment une régulation aussi efficace du volume et de l'osmolarité de l'urine est-elle possible? Comme nous allons le voir dans la dernière section de ce chapitre, le maintien et le rétablissement de l'équilibre hydrique et sodique relèvent de deux mécanismes de régulation qui répondent ensemble aux divers stimulus.

## La régulation homéostatique du rein

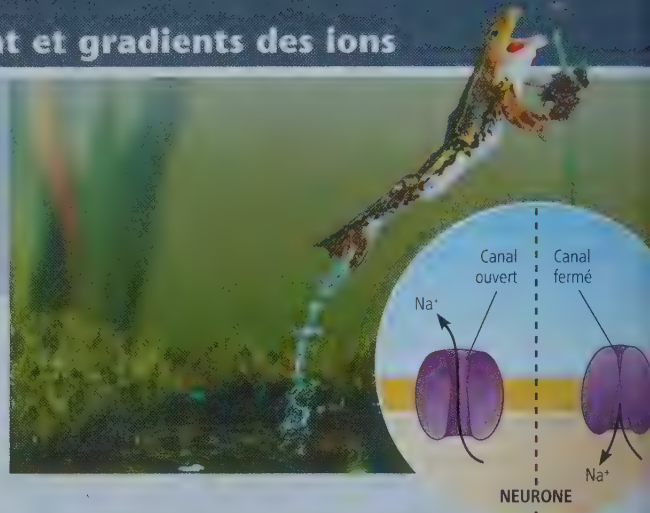
C'est une combinaison de mécanismes nerveux et hormonaux qui assure la fonction osmorégulatrice du rein mammalien. Par leurs effets sur le volume et l'osmolarité de l'urine, ces mécanismes contribuent à l'homéostasie de la pression sanguine et du volume sanguin.

### L'hormone antidiurétique

L'**hormone antidiurétique (ADH)**, pour *antidiuretic hormone*), aussi appelée *vasopressine*, joue un rôle important dans le rein. Les molécules d'ADH libérées par le lobe postérieur de l'hypophyse (neurohypophyse) se lient aux récepteurs membranaires des cellules des tubules rénaux collecteurs et les activent. L'activation de ces récepteurs amorce une cascade de transduction du signal qui orchestre l'insertion d'aquaporines dans la membrane des tubules (**figure 44.18**). Plus il y a d'aquaporines, plus la réabsorption de l'eau est importante et plus le volume d'urine diminue. (Le terme *diurèse* signifie « élimination urinaire »; c'est parce que l'ADH diminue la production d'urine qu'on l'appelle hormone antidiurétique.)

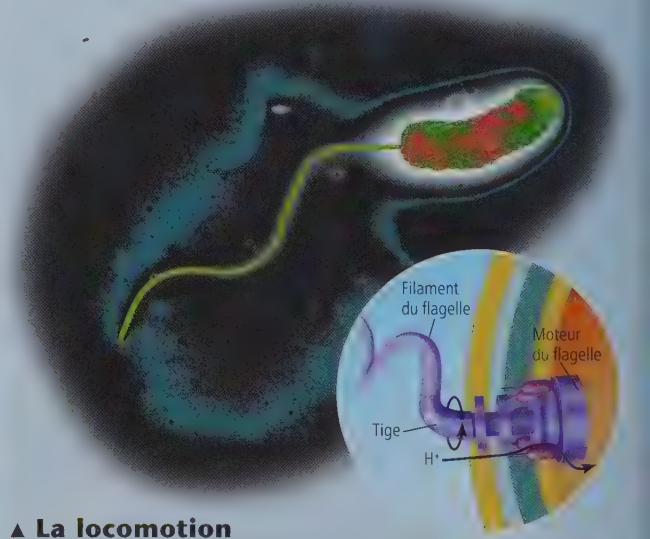
Pour comprendre le rôle de l'ADH, observons ce qui se produit quand l'osmolarité du sang augmente, par exemple après un repas riche en sel ou après une transpiration abondante (**figure 44.19**). Lorsque l'osmolarité du sang dépasse la valeur de

Le transport des ions à travers la membrane plasmique d'une cellule est une activité fondamentale chez tous les animaux et, plus généralement, chez tous les organismes vivants. En produisant des gradients ioniques, le transport des ions fournit l'énergie nécessaire pour alimenter toutes sortes de processus, telles la régulation des sels et des gaz dans les liquides corporels, la perception de l'environnement et la locomotion.



### ▲ Le traitement de l'information

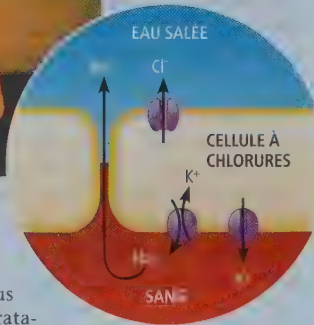
Dans les neurones, c'est grâce à l'ouverture et à la fermeture des canaux à sodium (ou à d'autres ions) que de l'information peut être transmise sous forme de potentiels d'action. Ces signaux permettent au système nerveux de recevoir de l'information, de procéder à son traitement et de produire les réponses appropriées, comme le saut que fait cette grenouille pour attraper sa proie. (Voir les concepts 48.3 et 50.5.)



### ▲ La locomotion

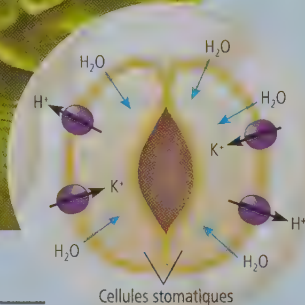
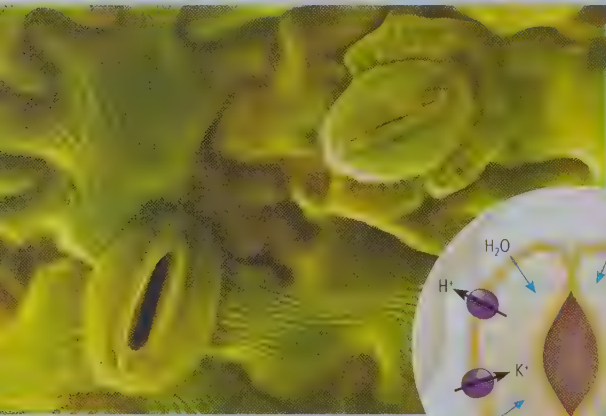
C'est grâce à un gradient d'ions  $H^+$  que le flagelle permet à une bactérie de se propulser. Une chaîne de transport d'électrons génère ce gradient en établissant une concentration de protons plus élevée à l'extérieur de la cellule. Les protons qui entrent à nouveau dans la cellule produisent une force qui alimente la rotation du moteur du flagelle. Ce moteur fait alors tourner la tige recourbée du flagelle, ce qui met en mouvement le filament qui propulse la cellule. (Voir le concept 9.4 et la figure 27.7.)

**FAITES DES LIENS** ► Expliquez pourquoi l'ensemble des forces qui alimentent le déplacement des ions à travers la membrane plasmique d'une cellule est décrit comme un gradient électrochimique (électrique et chimique). (Voir le concept 7.4.)



### ▲ L'osmorégulation

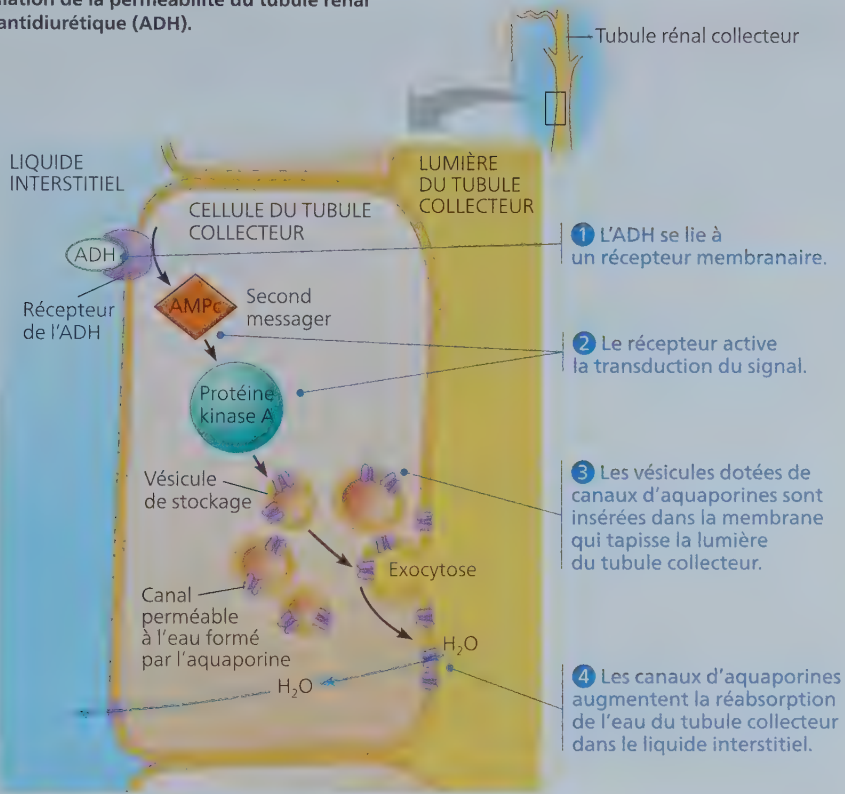
Chez les poissons osseux marins, la sécrétion de sel ( $NaCl$ ), un processus essentiel pour prévenir la déshydratation, obéit aux gradients des ions. À l'intérieur des branchies se trouvent des pompes, des cotransporteurs et des canaux de cellules à chlorures qui, ensemble, font passer le sel du sang à travers l'épithélium jusqu'à l'eau salée environnante. (Voir la figure 44.4.)



### ▲ Les échanges gazeux

Ce sont également des gradients de gaz qui permettent l'ouverture et la fermeture des stomates des plantes par les cellules stomatiques. Quand les protons sortent de la cellule par transport actif, ils génèrent une différence de potentiel électrique (un potentiel membranaire) qui transporte des ions  $K^+$  à l'intérieur des cellules. L'absorption d'ions  $K^+$  par les cellules stomatiques déclenche une entrée d'eau par osmose qui modifie leur forme : les cellules s'arquent, ce qui provoque l'ouverture des stomates. (Voir le concept 36.4.)

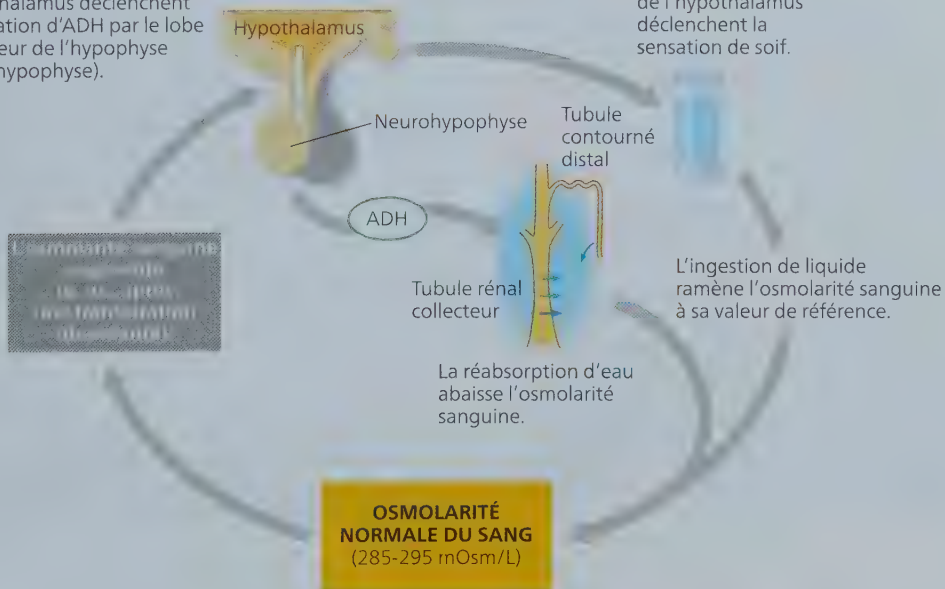
▼ **Figure 44.18** La régulation de la perméabilité du tubule rénal collecteur par l'hormone antidiurétique (ADH).



▼ **Figure 44.19** La régulation de la rétention liquidienne dans le rein humain. Les osmorécepteurs de l'hypothalamus surveillent l'osmolarité du sang selon son effet sur la diffusion nette d'eau qui entre dans les cellules réceptrices ou en sort. Quand l'osmolarité du sang augmente, des signaux émis par ces osmorécepteurs déclenchent la libération d'ADH par le lobe postérieur de l'hypophyse (neurohypophyse) et provoquent la soif. La réabsorption de l'eau dans le tubule rénal collecteur ainsi que l'absorption d'eau ramènent l'osmolarité du sang à sa valeur de référence, ce qui inhibe la sécrétion d'ADH.

Les osmorécepteurs de l'hypothalamus déclenchent la libération d'ADH par le lobe postérieur de l'hypophyse (neurohypophyse).

Certains neurones de l'hypothalamus déclenchent la sensation de soif.



référence (chez l'humain : entre 285 et 295 mOsm/L), les cellules osmoréceptrices de l'hypothalamus augmentent la quantité d'ADH libérée dans la circulation sanguine par le lobe postérieur de l'hypophyse. Il s'ensuit une augmentation de la réabsorption de l'eau, ce qui a pour effet de concentrer l'urine, de réduire le volume de celle-ci et d'abaisser l'osmolarité sanguine vers sa valeur de référence. Par un mécanisme de rétro-inhibition, l'osmolarité décroissante du sang réduit l'activité des osmorécepteurs dans l'hypothalamus, et la sécrétion d'ADH diminue.

Qu'arrive-t-il si, au lieu d'ingérer du sel ou de transpirer profondément, vous buvez une grande quantité d'eau ? L'osmolarité sanguine baissera en deçà de sa valeur de référence, ce qui réduira de beaucoup la sécrétion d'ADH. En présence d'une faible concentration d'ADH, la perméabilité des tubules contournés distaux et des tubules rénaux collecteurs diminue, de sorte que la réabsorption de l'eau est alors réduite, ce qui amènera votre organisme à produire davantage d'urine diluée.

Contrairement à la croyance populaire, les boissons caféinées n'accroissent guère plus la production d'urine qu'un volume d'eau comparable. Dans plusieurs études effectuées auprès de buveurs de café et de thé, la caféine a eu un effet diurétique négligeable.

En temps normal, l'osmolarité du sang, la libération d'ADH et la réabsorption de l'eau dans le rein sont interreliées par un mécanisme de rétroaction qui contribue à l'homéostasie. Tout ce qui perturbe ce mécanisme peut également altérer l'équilibre hydrique. Par exemple, l'alcool peut modifier l'équilibre hydrique en inhibant la libération d'ADH, ce qui cause une perte excessive d'eau dans l'urine et déshydrate l'organisme (certains symptômes de la « gueule de bois » sont probablement associés à cette déshydratation).

Certaines mutations qui inhibent la production d'ADH ou inactivent le gène de son récepteur perturbent l'homéostasie parce qu'elles limitent l'insertion d'aquaporines supplémentaires dans la membrane des tubules rénaux collecteurs. La maladie qui en résulte peut entraîner une grave déshydratation et un déséquilibre des solutés, car l'urine produite est anormalement abondante et très diluée. Ces symptômes sont à l'origine du nom de cette maladie : le *diabète insipide* (une expression formée de mots grecs signifiant « qui traverse » et « qui n'a pas de goût »). Des mutations du gène même de l'aquaporine pourraient-elles causer le diabète insipide ? La **figure 44.20** décrit une expérience sur cette question.

## Le système rénine-angiotensine-aldostérone

La libération d'ADH est activée par l'augmentation de l'osmolarité sanguine, comme lorsque l'organisme est déshydraté ou ne reçoit pas suffisamment d'eau. Toutefois, si l'organisme perd à la fois trop de sels et d'eau (à cause d'une importante blessure, par exemple, ou d'une diarrhée grave), le volume sanguin diminuera *sans* augmentation de l'osmolarité. Étant donné que cela n'aura pas d'effet sur la libération d'ADH, comment l'organisme réagira-t-il ? Il aura recours à un mécanisme de régulation endocrinien appelé **système rénine-angiotensine-aldostérone (SRAA)**, qui participe aussi à la fonction rénale. En présence d'une baisse du volume sanguin ou de la pression sanguine, le SRAA augmente la réabsorption d'eau et de Na<sup>+</sup>.

Le SRAA fait intervenir l'**appareil juxtaglomérulaire (AJG)**, un tissu constitué de cellules de l'artériole afférente qui irrigue de sang le glomérule et les tissus voisins du tubule contourné distal. Lorsque la pression sanguine (artérielle) ou le volume sanguin dans l'artériole glomérulaire afférente chute (par exemple, à la suite d'une déshydratation), l'AJG libère dans le sang une enzyme appelée *rénine*. Cette dernière active un ensemble d'étapes qui convertissent une protéine plasmatique appelée angiotensinogène en un peptide qui porte le nom d'*angiotensine II* (**figure 44.21**).

L'angiotensine II agit comme une hormone et provoque une vasoconstriction qui fait augmenter la pression sanguine et diminuer l'apport sanguin aux capillaires des reins (et d'autres organes). L'angiotensine II stimule en outre les glandes surrénales, qui libèrent l'*aldostérone*. Cette hormone agit sur le tubule contourné distal des néphrons et sur le tubule rénal collecteur, qui se mettent alors à réabsorber davantage de sodium (Na<sup>+</sup>) et d'eau, de sorte que le volume sanguin et la pression artérielle augmentent.

Comme l'angiotensine II contribue à l'augmentation de la pression artérielle, on fait souvent appel à des médicaments inhibiteurs de la production d'angiotensine II pour traiter l'hypertension artérielle (élévation chronique de la pression artérielle). Plusieurs de ces médicaments sont des inhibiteurs spécifiques de l'enzyme de conversion de l'angiotensine, laquelle catalyse l'une des étapes de la production de l'angiotensine II.

Le SRAA fonctionne selon un mécanisme de rétroaction complexe : une chute de la pression sanguine et du volume sanguin déclenche la libération de rénine qui, elle, stimule la production d'angiotensine II et d'aldostérone. Sous l'effet de ces deux substances, la pression sanguine et le volume sanguin augmentent, ce qui donne le signal que la libération de rénine par l'AJG peut diminuer.

## Le maintien de l'équilibre entre eau et solutés

L'ADH et le SRAA agissent de concert pour augmenter la réabsorption de l'eau dans le rein. Toutefois, si l'ADH agissait seule, elle pourrait abaisser la concentration sanguine de Na<sup>+</sup> en stimulant la réabsorption de l'eau dans les reins, mais le SRAA aide à maintenir l'osmolarité des liquides corporels en stimulant la réabsorption de Na<sup>+</sup>.

Une autre hormone, un peptide appelé **facteur natriurétique auriculaire (FNA)**, s'oppose à l'action du SRAA. Le FNA est libéré par la paroi des oreillettes, lorsqu'elle est étirée par suite d'une augmentation du volume sanguin et de la pression sanguine. Il inhibe la réabsorption de Na<sup>+</sup> par les tubules rénaux collecteurs (d'où la dénomination de ce facteur, *natrium* signifiant « sodium » en latin) ainsi que la libération de rénine de l'AJG. De plus, ce facteur réduit la libération d'aldostérone par les glandes surrénales. Il s'ensuit une diminution du volume sanguin et de la pression sanguine. Ainsi, l'ADH, le SRAA et le FNA font partie d'un mécanisme complexe de vérification et de maintien de l'équilibre hydrique, qui régule la capacité du rein à contrôler l'osmolarité du sang, la concentration de sels, le volume sanguin et la pression artérielle.

La soif joue un rôle vital dans le maintien de l'équilibre des solutés et de l'eau. Récemment, des chercheurs ont découvert

## Des mutations de l'aquaporine peuvent-elles causer le diabète insipide ?

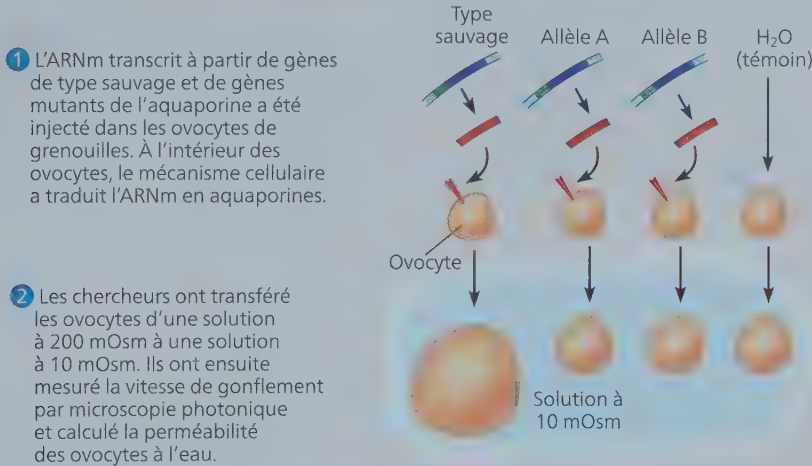
■ **HYPOTHÈSE** ■ Des chercheurs ont étudié un patient qui souffrait de diabète insipide. Ce patient possédait un gène normal pour le récepteur de l'ADH, mais deux allèles mutants (A et B) du gène de l'aquaporine-2. Le tableau ci-dessous indique les modifications de séquences qui en résultent et permet de comparer l'alignement des séquences d'acides aminés (chez l'humain et chez d'autres espèces).

Provenance de la séquence du gène d'aquaporine-2	Acides aminés 183-191* dans la protéine encodée	Acides aminés 212-220* dans la protéine encodée
Grenouille ( <i>Xenopus laevis</i> )	MNPARSFAP	GIFASLIYN
Lézard ( <i>Anolis carolinensis</i> )	MNPARSFGP	AVVASLLYN
Poulet ( <i>Gallus gallus</i> )	MNPARSFAP	AAAASIIYN
Humain ( <i>Homo sapiens</i> )	MNPARSLAP	AILGSLLYN
Acides aminés conservés	MNPARSxxP	xxxxSxxYN
Gène du patient: allèle A	MNPACSLAP	AILGSLLYN
Gène du patient: allèle B	MNPARSLAP	AILGPLLYN

\* La numérotation est basée sur la séquence de l'aquaporine-2 chez l'humain.

Chaque mutation a modifié la séquence de protéines à une position hautement conservée. Les chercheurs ont émis l'hypothèse selon laquelle ces modifications causent une dysfonction.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Pour vérifier leur hypothèse, les chercheurs ont utilisé des ovocytes de grenouilles, car ces cellules expriment l'ARN messager étranger et il est possible de prélever les ovocytes en grand nombre chez une femelle adulte.



### ■ RÉSULTATS ■

Provenance de l'ARNm injecté	Vitesse de gonflement (µm/s)
Type sauvage	196
Allèle A	17
Allèle B	18
Aucun (témoin, H <sub>2</sub> O)	20

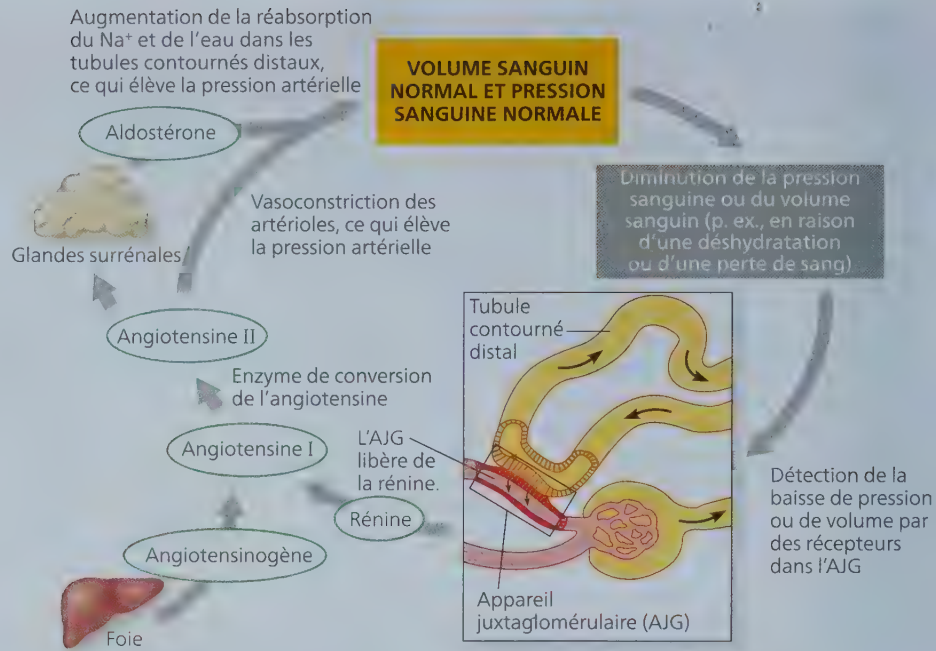
■ **CONCLUSION** ■ Étant donné que chaque mutation a pour conséquence une incapacité de l'aquaporine d'agir comme canal perméable à l'eau, la maladie du patient peut être attribuée à ces mutations.

**Source des données :** P. M. Deen et coll., Requirement of human renal water channel aquaporin-2 for vasopressin-dependent concentration of urine, *Science* 264 : 92-95 (1994).

**ET SI ?** ► À votre avis, si vous mesuriez les taux d'ADH chez des patients ayant des récepteurs d'ADH mutants et chez des patients ayant des aquaporines mutantes, que constateriez-vous comparativement à des sujets de type sauvage ?

► **Figure 44.21** La régulation du volume sanguin et de la pression artérielle par le système rénine-angiotensine-aldostérone (SRAA).

**HABILETÉS VISUELLES** ► Mettez en évidence chaque flèche associée à la sécrétion d'une hormone.



que des neurones de l'hypothalamus participent à la régulation de la soif. Dans une expérience réalisée sur des souris, ils ont constaté que la stimulation d'un certain groupe de neurones causait d'intenses manifestations de soif, même lorsque les souris étaient parfaitement hydratées, tandis que la stimulation d'un second groupe de neurones incitait les souris à cesser de boire, même lorsqu'elles étaient déshydratées. Les études en cours sur ce sujet tentent de déterminer les voies moléculaires et cellulaires qui relient ces deux groupes de neurones aux réponses comportementales.

## RETOUR SUR LE CONCEPT 44.5

1. Comment l'alcool influe-t-il sur la régulation de l'équilibre hydrique dans le corps ?
2. En quoi peut-il être dangereux de boire une très grande quantité de liquide en un très court laps de temps ?
3. **ET SI ?** ► Le syndrome de Conn est causé par une tumeur du cortex surrénal qui est responsable de la sécrétion irrégulière de grandes quantités d'aldostérone. À votre avis, quel est le principal symptôme de ce syndrome ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

# RÉVISION DU CHAPITRE 44



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux **animations**, aux **exercices** et à la plateforme d'**anatomie interactive**.

## Résumé des concepts clés

### CONCEPT 44.1

#### L'osmorégulation établit un équilibre entre l'apport et la perte d'eau et de solutés (p. 1074 à 1078)

Animal	Entrée/sortie	Urine
<b>Poisson d'eau douce.</b> Vit dans une eau moins concentrée que ses liquides corporels; a tendance à acquérir de l'eau et à perdre du sel.	Ne boit pas. Gain de sel (transport actif par les branchies) Absorption de H <sub>2</sub> O ↓ ↓ Perte de sel Perte de H <sub>2</sub> O	 ▶ Volume urinaire élevé ▶ Urine moins concentrée que les liquides corporels
<b>Poisson marin.</b> Vit dans une eau plus concentrée que ses liquides corporels; a tendance à perdre de l'eau et à acquérir du sel.	Boit de l'eau. Gain de sel Perte de H <sub>2</sub> O ↓ ↓ Perte de sel (transport actif par les branchies)	 ▶ Volume urinaire faible ▶ Urine légèrement moins concentrée que les liquides corporels
<b>Vertébré terrestre.</b> Vit sur la terre ferme; a tendance à rejeter de l'eau dans l'environnement.	Boit de l'eau. Gain de sel (par la bouche) ↓ ↓ Perte de H <sub>2</sub> O et de sel	 ▶ Volume urinaire moyen ▶ Urine plus concentrée que les liquides corporels

- Les cellules équilibrent les apports et les pertes d'eau par divers mécanismes d'**osmorégulation**, un processus basé sur le mouvement régulé des solutés entre le liquide interstitiel et l'environnement externe ainsi que sur le mouvement de l'eau, qui suit par osmose.
- Les **osmotolérants** sont isoosmotiques par rapport à leur environnement marin et ne régulent pas leur **osmolarité**. En revanche, les **osmorégulateurs** contrôlent les entrées et les sorties d'eau dans un milieu hypoosmotique ou hyperosmotique, respectivement. Les animaux terrestres combattent la déshydratation grâce à des organes d'excrétion conservant l'eau. Les animaux vivant dans des habitats aquatiques précaires peuvent entrer dans un état de dormance appelé **anhydrobiose** lorsque leurs habitats s'assèchent.
- Les **épithéliums de transport** contiennent des couches de cellules épithéliales spécialisées qui régulent le mouvement des solutés nécessaires à l'élimination des déchets et à l'osmorégulation.

? Dans quelles conditions environnementales l'eau se déplace-t-elle dans une cellule par osmose ?

### CONCEPT 44.2

#### Les animaux produisent des déchets azotés qui reflètent leur phylogénèse et leur habitat (p. 1078 à 1080)

- Le métabolisme des protéines et des acides nucléiques produit de l'**ammoniac**. La plupart des animaux aquatiques évacuent l'ammoniac. Les mammifères et la plupart des amphibiens adultes convertissent l'ammoniac en **urée**, moins toxique. Celle-ci est transportée dans les reins, où elle est concentrée et excrétée avec une perte d'eau minimale. L'**acide urique** est un précipité insoluble excrété dans l'urine pâteuse des escargots terrestres, des insectes, des oiseaux et de nombreux reptiles.
- Les types de déchets azotés excrétés dépendent de l'habitat d'un animal, tandis que la quantité excrétée dépend de l'allocation énergétique de l'animal et de son apport en protéines.

**FAITES UN DESSIN** ▶ Construisez un tableau qui présente les trois principaux types de déchets azotés ainsi que leur toxicité relative, leur coût énergétique et la perte d'eau associée durant l'excrétion.

### CONCEPT 44.3

#### Les divers systèmes urinaires constituent des variations sur le thème des tubules (p. 1080 à 1082)

- Les fonctions clés de la plupart des systèmes urinaires sont la **filtration**, la **réabsorption**, la **sécrétion** et l'**excrétion**. Les systèmes urinaires chez les invertébrés comprennent les **protonéphridies** chez les vers plats, les **métanéphridies** chez les vers de terre et les **tubes de Malpighi** chez les insectes. Les **reins**, organes excréteurs des vertébrés, servent à la fois à l'excrétion et à l'osmorégulation.
- Les tubules excréteurs (qui se composent d'un **néphron** et d'un **tubule rénal collecteur**) ainsi que des vaisseaux sanguins connexes forment les reins mammaliens. La filtration se fait à mesure que la pression artérielle pousse le sang dans le **glomérule**, plus précisément dans la cavité de la **capsule glomérulaire**. Après la réabsorption et la sécrétion, le filtrat s'écoule dans un tubule rénal collecteur. L'**uretère** transporte l'urine du **pelvis rénal** à la **vessie**.

? À quoi sert la filtration dans les systèmes urinaires ?

### CONCEPT 44.4

#### La structure du néphron est adaptée au traitement par étapes du filtrat sanguin (p. 1082 à 1089)

- À l'intérieur des néphrons, la sécrétion et la réabsorption sélectives dans le **tubule contourné proximal** modifient considérablement le volume et la composition du filtrat. La **partie descendante** de l'**anse du néphron** est perméable à l'eau mais non au sel; l'eau se déplace par osmose dans le liquide interstitiel hyperosmotique. La **partie ascendante** de l'anse du néphron est perméable au sel mais pas à l'eau; au fur et à mesure que le filtrat monte dans le tube, le sel en sort par diffusion et transport actif. Le **tubule contourné distal** et le **tubule rénal collecteur** jouent un rôle clé dans la régulation de la concentration du K<sup>+</sup> et du NaCl dans les liquides corporels.

- Chez les mammifères, le **système à contre-courant multiplicateur**, qui comprend l'anse du néphron, maintient un gradient de concentration élevé de sels à l'intérieur du rein. L'urée diffuse hors du tubule rénal collecteur et contribue au gradient osmotique du rein.
- La sélection naturelle a façonné la structure et la fonction des néphrons de divers types de vertébrés pour répondre aux défis de l'osmorégulation associés aux divers habitats des animaux. Chez les mammifères du désert, qui excrètent l'urine la plus hyperosmotique, les néphrons possèdent une anse exceptionnellement longue et profondément enfoncée dans la **médulla rénale**. En revanche, chez les animaux vivant dans des habitats humides ou aquatiques, les néphrons sont pourvus d'une anse très courte et excrètent une urine moins concentrée.

? Quelles sont les différences entre les néphrons corticaux et juxtamédullaires du point de vue de la réabsorption de nutriments et de la concentration de l'urine ?

## CONCEPT 44.5

### Des circuits hormonaux influent en même temps sur la fonction rénale, l'équilibre hydrique et la pression artérielle (p. 1089 à 1094)

- Le lobe postérieur de l'hypophyse libère l'**hormone antidiurétique (ADH)** quand l'osmolarité du sang dépasse sa valeur de référence, par exemple à cause d'un apport hydrique insuffisant. L'ADH augmente la perméabilité à l'eau dans les tubules rénaux collecteurs en augmentant le nombre d'**aquaporines** dans l'épithélium.
- Si la pression artérielle ou le volume sanguin baissent dans l'artériole afférente, l'**appareil juxtaglomérulaire** libère de la *rénine*. L'*angiotensine II* formée en réaction à la *rénine* provoque une constriction des artérioles et déclenche la libération de l'hormone aldostérone, ce qui élève la pression artérielle et abaisse le taux de *rénine*. Les fonctions du **système rénine-angiotensine-aldostérone** s'ajoutent à celles de l'ADH et s'opposent à celles du **facteur natriurétique auriculaire**.

? Ce ne sont pas tous les patients souffrant de diabète insipide qui répondent au traitement à l'ADH. Pourquoi ?

2. Quel est le processus le *moins* sélectif lié au néphron ?
  - a) La filtration.
  - b) La réabsorption.
  - c) Le transport actif.
  - d) La sécrétion.
3. Parmi les animaux suivants, lequel a généralement la plus faible production d'urine ?
  - a) Une chauve-souris vampire.
  - b) Un saumon dans de l'eau douce.
  - c) Un poisson osseux marin.
  - d) Un ver plat d'eau douce.

## NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

4. L'osmolarité élevée de la médulla rénale est maintenue par tous les éléments suivants, *sauf*:
  - a) le transport actif du sel dans le segment large de la partie ascendante de l'anse du néphron.
  - b) l'arrangement spatial des néphrons juxtamédullaires.
  - c) la diffusion de l'urée à partir du tubule rénal collecteur.
  - d) la diffusion de sel quittant le filtrat dans la partie descendante de l'anse du néphron.
5. Chez quelle espèce, parmi les suivantes, la sélection naturelle favorise-t-elle la plus grande proportion de néphrons juxtamédullaires ?
  - a) Une loutre de rivière.
  - b) Une espèce de souris qui vit dans une forêt tempérée décidue.
  - c) Une espèce de souris qui vit dans le désert.
  - d) Un castor.
6. Le dipneuste africain (*Protopterus annectens*), qui se trouve souvent dans de petites nappes d'eau dormante, produit de l'urée comme déchet azoté. Quel est l'avantage de cette adaptation ?
  - a) Il faut moins d'énergie pour synthétiser l'urée que l'ammoniac.
  - b) Les petites nappes d'eau dormantes ne fournissent pas assez d'eau pour diluer l'ammoniac toxique.
  - c) L'urée forme un précipité et ne s'accumule pas dans l'eau environnante.
  - d) Une accumulation d'urée dans le sang rend le dipneuste hypoosmotique par rapport à son milieu.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## Évaluation

### NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

1. *Contrairement* aux métanéphridies des vers de terre, les néphrons mammaliens :
  - a) sont étroitement associés à un réseau de capillaires.
  - b) jouent un rôle dans l'osmorégulation et dans l'excrétion des déchets azotés.
  - c) assurent le traitement du sang, non du liquide coelomique.
  - d) possèdent un épithélium de transport.