

L'osmose et la vie selon Dutrochet

par Jacques Bolard
Directeur de recherche honoraire au CNRS



Figure 1: Henri Dutrochet en médaillon (dessin par David d'Angers)

Les années 1820-1840 ont vu le développement rapide des théories cellulaires dont Henri Dutrochet (1776-1847) a formulé les prémisses, et dont l'essentiel est, à tort ou à raison, attribué à l'Allemand Theodor Schwann (1810-1882). En revanche, le nom de Dutrochet reste lié à la découverte du phénomène de l'osmose. C'est cette découverte, ses conséquences pour le développement de la physiologie générale au XIX^e siècle, et son interprétation récente au niveau des mécanismes moléculaires, que nous allons évoquer.

@@@@@@

En 1827, à 51 ans, Dutrochet publie dans les *Annales de Chimie et de Physique* (texte BibNum) un article où le phénomène osmotique est analysé : « Nouvelles observations sur l'endosmose et l'exosmose, et sur la cause de ce double phénomène ». Il y apporte des précisions sur les mécanismes osmotiques et développe des conclusions remarquables sur les mécanismes vitaux.

En quelques lignes d'introduction, il commence par résumer les résultats d'un mémoire publié huit mois plus tôt :

Lorsque deux liquides de densité ou de nature chimique différentes sont séparés par une cloison mince et perméable, il s'établit au travers de cette cloison deux courants dirigés en sens inverse et inégaux en force. Il en résulte que le liquide s'accumule de plus en plus au côté vers lequel est dirigé le courant le plus fort. Ces deux courants existent dans les organes creux qui composent les tissus organiques, et c'est là

que je les ai désignés sous les noms d'endosmose et d'exosmose [page 393].

L'osmose, phénomène de diffusion

L'osmose est un phénomène physique de diffusion. La diffusion liquide correspond à une harmonisation des concentrations de soluté (substance dissoute) dans un solvant. L'osmose est un cas particulier de diffusion liquide, lorsque deux solutions de concentrations différentes sont mises de part et d'autre d'une membrane "semi-perméable", c'est-à-dire laissant passer le solvant (en général de l'eau) et non le soluté.

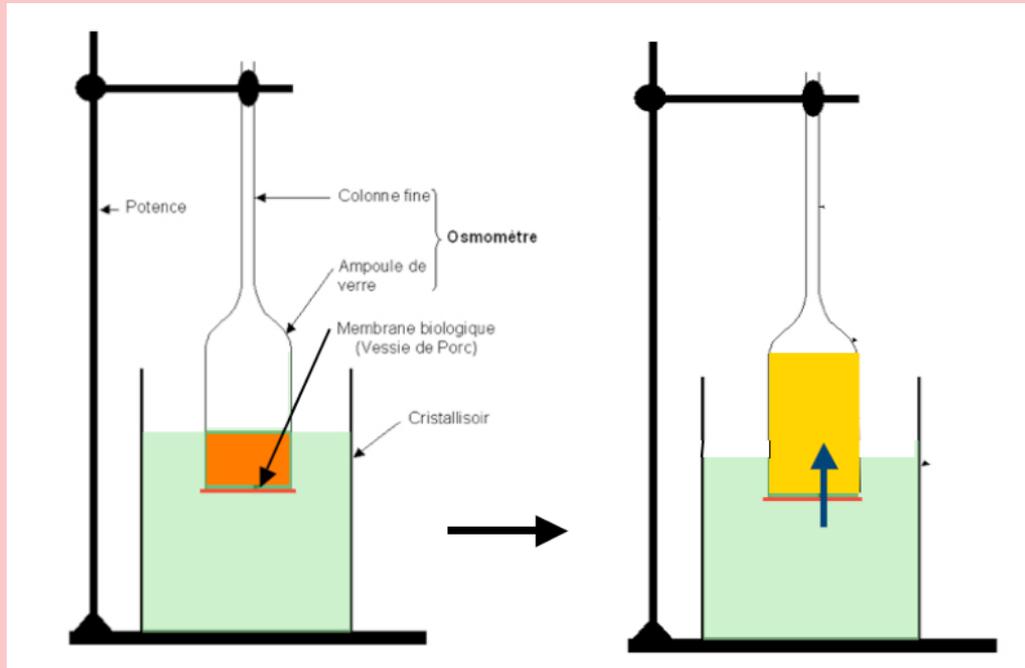


Figure 2 : Schéma d'un osmomètre ; (à g.) une ampoule de verre contenant un soluté (en orange) est plongée dans un solvant (eau, en vert clair). Une membrane semi-perméable (ici une vessie de porc) sépare les deux compartiments ; (à dr.) Le solvant a diffusé au travers de la membrane cellulaire et dilué la solution jusqu'à ce que la pression hydrostatique de la colonne équilibre la pression osmotique (la pression minimum qu'il faut exercer pour empêcher le passage du solvant de la solution moins concentrée vers la solution plus concentrée).

La différence de concentration provoque une différence de « pression osmotique » qui engendre un déplacement du solvant à travers la membrane et une dilution de la solution la plus concentrée. Il est important de comprendre que le solvant (l'eau) diffuse dans les deux sens¹ (de la même manière, une diffusion a lieu dans tous les sens) : mais le flux le plus important (donc le flux net) a lieu vers la solution plus concentrée, ce qui la dilue.

1. Comme l'indique Dutrochet : « Il s'établit au travers de cette cloison deux courants dirigés en sens inverse et inégaux en force ».

Le solvant, pénétrant dans le vase, fait monter la solution dans le tube jusqu'à égaliser la pression osmotique et la pression hydrostatique (résultant notamment du poids de la colonne d'eau) : cet équilibre une fois atteint, la pression hydrostatique fait repasser autant de molécules d'eau à travers la membrane (vers le récipient) que le flux osmotique net en fait passer vers le vase intérieur.

Un cas d'application bien connu d'osmose est la montée de l'eau dans les arbres : les cellules des racines « pompent » par pression osmotique l'eau du sol. La sève (solution aqueuse nutritive) monte alors des racines vers les branches, par pression osmotique aussi.

En effet, en plaçant les filaments d'une moisissure dans un cristal de montre avec un peu d'eau, il avait observé, au microscope, une entrée de l'eau dans les "capsules" qui les constituaient et une expulsion de globules, sans contraction des capsules. Quelque temps plus tard, le règne animal lui avait fourni un exemple semblable : il remarqua que la pâte des sacs spermatiques de limace en était expulsée si ces sacs étaient placés dans l'eau. Il expliqua cette expulsion par affluence d'eau au travers des parois. Dans une autre expérience, il avait placé dans l'eau un cæcum de poulet rempli de lait. Au bout de 36 heures, le cæcum était devenu turgide² et avait gagné 50 % en poids.... Par contre, rempli d'eau et placé dans une solution de gomme arabique, il perdait du poids. Il désigna alors, l'action, en vertu de laquelle "les petits organes creux se remplissent d'un liquide qui semble être poussé et accumulé avec violence dans leur cavité", sous le nom d'endosmose. Lorsque c'est le plus dense des deux liquides qui est hors de la cavité, "le fluide le moins dense, qui est dedans, est poussé dehors par une action inverse"³ qu'il nomma exosmose (mot dérivé de *ωσμοσ* [osmos], impulsion). Trente ans plus tard, Thomas Graham (1805-1869) utilisera indifféremment le terme "osmose" pour l'endosmose ou l'exosmose : c'est le terme que nous emploierons par la suite.

RECHERCHE DES CAUSES : CAPILLARITÉ, ÉLECTRICITÉ, OU AUTRES ?

Dutrochet décrit le dispositif expérimental qu'il utilise. C'est l'osmomètre qui, dans sa simplicité, sera utilisé, à peine modifié, par des générations de lycéens :

2. La turgescence, en physiologie, est un gonflement.

3. *L'Agent immédiat du mouvement vital dévoilé dans sa nature et dans son mode d'action chez les végétaux et chez les animaux*, Baillièrè éditeur, 1826, page 115.

Un tube de verre muni d'un évasement terminal, lequel était bouché par une plaque d'argile, fut rempli par une solution de gomme arabique, et plongé ensuite dans l'eau au-dessus de laquelle la partie vide du tube s'élevait verticalement (l'endosmose eut lieu et le liquide gommeux s'éleva graduellement dans le tube. [page 399]

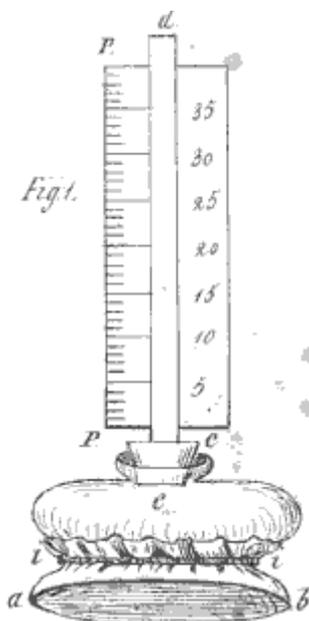


Figure 3 : *Osmomètre de Dutrochet. La membrane semi-perméable est en ab; la hauteur de l'eau est mesurée sur la graduation en cd.*

La lecture des lignes suivantes révèle un conflit, à propos feutrés, entre Dutrochet et Poisson. En effet, avec cet appareil, Dutrochet va démolir la théorie de Poisson sur le mécanisme de l'osmose. Ce dernier, dans un article publié quelques mois auparavant⁴, considérait un récipient où deux liquides différents étaient séparés par une cloison verticale percée de petits canaux horizontaux. Il avançait, logiquement, que le liquide à plus forte "force capillaire" (c'est-à-dire la plus forte ascension dans un tube capillaire) repousserait l'autre liquide au travers du canal et se déverserait dans l'autre compartiment. Dutrochet testa cette proposition sur différents liquides et obtint des résultats variables. Parfois, il y eut accumulation de liquide du côté du liquide présentant le plus forte force capillaire, d'autres fois ce fut le contraire. Dutrochet en conclut que

l'action capillaire n'est point la cause de ce phénomène d'accumulation
[p.397]

4. Poisson, S-D.. « Note sur des effets qui peuvent être produits par la capillarité et l'affinité des substances hétérogènes », *Annales de Chimie et de Physique*, 1827, **35**, 98-102.

Des études ultérieures sur l'effet de la température le conforteront dans son opinion. Poisson, au courant des résultats de Dutochet en cours de publication, ne prétend d'ailleurs pas dans son article, « assigner à ces phénomènes une cause exclusive de toute autre ... ils pourraient être produits par l'action capillaire sans le secours de l'électricité en repos ou en mouvement ». Dutochet, lui, *persiste à penser que [leur] cause est l'électricité, tout en convenant cependant que cette électricité ne manifeste point du tout sa présence au galvanomètre. ... Il [lui] paraît donc assez probable que cette électricité résulte du contact des liquides sur la cloison séparatrice [p. 398 & 399].*

Deux expériences similaires vont le conforter, plus tard, dans son opinion. Il fait passer le courant électrique d'une pile dans deux compartiments séparés soit par la membrane d'un cæcum de poulet soit par une plaque d'argile. Il constate que, dans les deux cas, l'eau passe dans le compartiment relié au pôle - de la pile ; il avance dans un premier temps qu'un phénomène électrique est bien à l'origine de l'endosmose⁵. Remarquons que la première expérience avait déjà été réalisée par R. Porret⁶ en 1816, à qui Dutochet rend d'ailleurs justice. Mais, en 1832, volte-face ! Il estime qu'effectivement l'électricité joue un rôle mais c'est parce qu'elle « produit de l'hétérogénéité dans les deux liquides, l'un soumis au pôle -, l'autre au pôle +⁷ ».

Pour montrer cela, il ajoute simplement de la matière colorante des violettes dans les deux compartiments. Après passage de courant, le liquide de l'intérieur du cæcum est devenu vert, l'extérieur rouge. En termes contemporains, nous expliquerons le transfert d'eau en disant que l'électrolyse de l'eau libère deux molécules d'hydrogène à la cathode pour une seule molécule d'oxygène à l'anode, ce qui crée une différence d'osmolarité entre les deux compartiments, donc un flux d'eau vers la cathode. Malgré tout, dans le cas de l'expérience avec une plaque d'argile, Dutochet avait partiellement tort dans sa négation du rôle du champ électrique : ce champ avait bel et bien un effet *direct*, en perturbant la double couche ionique recouvrant la surface des capillaires. Dutochet venait de copier (sans le savoir, peut-on penser) l'expérience de

5. *Nouvelles recherches sur l'endosmose et l'exosmose suivies de l'application expérimentale de ces actions.* Baillièrè éditeur, 1828, page 36.

6. Porret, R. Jr. « Expériences galvaniques curieuses », *Annales de Chimie et de Physique*, 1816, 2, 137-140. Il s'agit en fait de Robert Porrett (1783-1868), chimiste amateur britannique.

7. *Annales de Chimie et de Physique*, 1832, 49, 411-437.

Ferdinand-Friedrich von Reuss⁸ (1778-1852) crédité de l'invention de l'électrosmose en 1808, phénomène purement électrique ... qui allait avoir de beaux jours devant lui en permettant à nos techniciens du bâtiment de lutter contre l'humidité des murs.



Figure 4 : Traitement des murs humides par électro-osmose ; (à g.) L'eau remonte dans les capillaires du pôle positif (le sol) vers le pôle négatif (le mur), engendrant les dégâts ; **(à dr.)** La mise en place d'électrodes dans le mur (cuivre, pôle positif) et dans le sol (fer, pôle négatif) inverse la polarité naturelle mur/sol ; l'eau change le sens de sa migration. Des mortiers sont alors injectés par électro-phorèse pour boucher les capillaires (photos Sté Sofrelop, avec leur aimable autorisation).

@@@@@@

Durant les vingt années pendant lesquelles Dutrochet s'est intéressé à l'osmose, il a toujours marqué une grande honnêteté scientifique, n'hésitant pas à reconnaître ses erreurs, comme celle de l'osmose reposant sur l'électricité. Cela s'est manifesté aussi lorsqu'il a reconnu qu'il ne pouvait pas expliquer l'osmose par une différence de viscosité des liquides, comme il l'avait envisagé. Il est revenu sur son assertion selon laquelle il existait des liquides, comme l'acide sulfurique, "inactifs" quant à l'osmose : il s'est rendu compte que l'acide détruisait tout simplement la membrane. En 1837, dans son dernier article, il observe avec les acides oxalique, citrique et tartriques à faible concentration un effet inconciliable avec ce qu'il avait décrit jusque là et ne peut pas fournir d'explication.

Par ailleurs, il a déploré que les termes qu'il avait forgés, "endosmose" et "exosmose", soient passés dans la terminologie courante dans la mesure où l'influx dans la cellule menant à la turgescence pouvait fort bien être inversé et

8. Reuss, F.F. « Sur un nouvel effet de l'électricité galvanique », *Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou* 1809, 2, 332

mener à la plasmolyse si l'on plongeait la cellule dans un milieu plus concentré que son milieu interne.

Finalement, avec honnêteté, il a reconnu, en 1837, onze ans après son premier article, n'avoir pas d'explication à l'osmose. Il parle de "puissance de pénétration de l'eau" proportionnelle à excès de la densité des liquides sur la densité de l'eau. Il envisage deux forces "intracapillaires" essentiellement différentes dont une inconnue⁹.

UNE CONCEPTION MÉCANISTE EN PHYSIOLOGIE, OPPOSÉE À LA CONCEPTION VITALISTE EN COURS À L'ÉPOQUE

Dans le dispositif expérimental de l'article ici analysé, Dutrochet a utilisé de l'argile pour fermer le tube de verre alors que jusque là il ne s'était servi que de membranes animales, vessies de porc ou cæcum de poulet. Il note que

[ses] expériences [lui] ont prouvé que ce phénomène n'est pas produit exclusivement par les membranes organiques. Les plaques poreuses inorganiques très minces le produisent également [p. 393].

La démarche est vraiment novatrice : « à l'inverse du procédé habituel qui consiste à calquer les phénomènes physiologiques sur le modèle physique, il renverse les données et fait du phénomène physiologique le modèle pour le phénomène physique qui, en retour, révèle les lois communes pour les deux catégories de phénomènes¹⁰ ». C'est là un point déterminant dans l'évolution de sa démarche expérimentale et de celle de ses contemporains, ainsi que des réflexions qui en découlent. Remarquons que, du coup, Poisson, de son côté, y voit une confirmation de sa théorie : « l'organisation animale n'étant plus nécessaire à la production de ces phénomènes, l'opinion qui les attribue à une cause générale, telle que l'action capillaire, acquiert plus de probabilité ».

Les conclusions que Dutrochet en tirera changeront le cours du développement des sciences du vivant au XIX^e siècle :

ainsi le double phénomène de l'endosmose et de l'exosmose est, par le fait et non par sa nature un phénomène exclusivement physiologique. C'est le point par lequel la physique des corps vivants se confond avec la physique des corps inorganiques. Plus on avancera dans la connaissance de la physiologie, plus on aura de motifs pour cesser de

9. « Mémoire sur l'endosmose des acides », *Mémoires de l'Académie des sciences*, 1838, 15, page 311).

10. Schiller, J. et Schiller T., *Henri Dutrochet. Le matérialisme mécaniste et la physiologie générale*. Albert Blanchard éditeur 1975, page 31.

croire que les phénomènes de la vie sont essentiellement différents des phénomènes physiques : cette opinion, que l'autorité de Bichat a surtout contribué à établir, est indubitablement erronée [p. 400].

Voilà un propos net et précis qui attaque de front le vitalisme prôné par Bichat un quart de siècle auparavant. Bichat considérait la vie comme « l'ensemble des fonctions qui s'opposent à la mort » et posait que le principe vital, qui sous-tend toutes les opérations de la vie, est une résistance à la mort, entendue comme altération des objets physiques. Il imaginait donc un combat entre les dynamiques de la matière (qui vont dans le sens de la dégradation) et celles de la vie (qui vont dans le sens de la conservation).

Mécanisme vs. vitalisme

Le vitalisme est une approche philosophique, et pendant longtemps scientifique, selon laquelle la vie n'est pas réductible aux phénomènes physico-chimiques (conception mécaniste). Elle envisage la vie comme de la matière animée d'un principe ou force vitale, qui s'ajouterait pour les êtres vivants aux lois de la matière.



Figure 5 : François Marie Xavier Bichat (1771-1801), médecin et physiologiste français.

Le vitalisme scientifique a surtout été prôné par Bichat, qui considère la vie comme l'ensemble des fonctions qui s'opposent à la mort, entendue comme altération des objets physiques. Il y aurait ainsi un conflit entre les dynamiques de la matière (qui vont dans le sens de la dégradation) et celles de la vie (qui vont dans le sens de la conservation). Cette cohérence théorique a appuyé un certain succès du vitalisme dans l'opinion jusqu'au XIX^e siècle.

Cette conception "mécaniste" de Dutochet trouvera un appui en 1828 dans la synthèse de l'urée par Wöhler, synthèse d'un composé organique qui conforte

la vision de Dutrochet en abolissant la barrière entre chimie minérale et chimie organique. De plus, pour Dutrochet, il y a identité des phénomènes vitaux chez les animaux et chez les végétaux. En 1837 il écrira : « La vie est une, les différences que présentent ses différents phénomènes, chez tous les êtres qu'elle anime, ne sont point des différences fondamentales; lorsqu'on poursuit ces phénomènes jusqu'à leurs origines, on voit les différences disparaître et une admirable uniformité de plan se révèle¹¹ ».

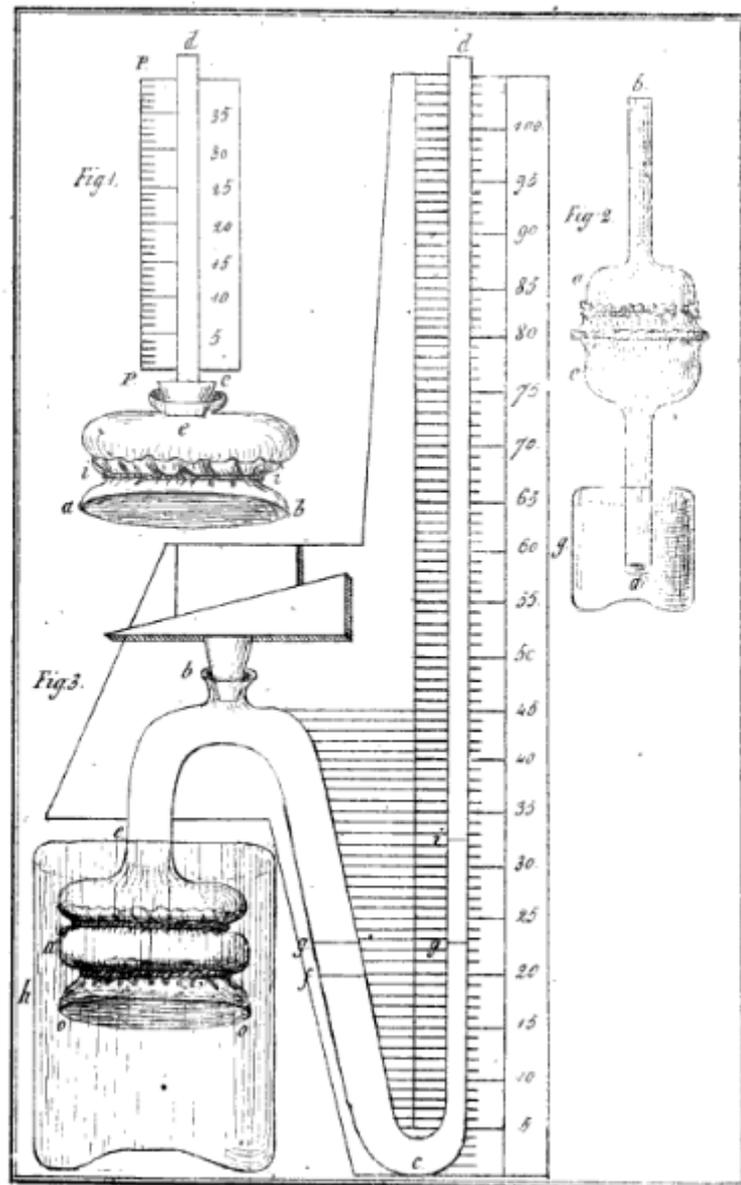


Figure 6 : Planche de figures (p. 111) de l'ouvrage de 1828 de Dutrochet (cf. note de bas de page 5). On reconnaît l'osmomètre détaillé en figure 3.

11. Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, Tome 1, Baillière éditeur 1837, page 326.

LA VISION DE LA CELLULE PAR DUTROCHET

Pour comprendre comment il en est venu à saisir l'importance des membranes, il faut voir qu'il a d'abord développé le concept de physiologie générale fondé sur la cellule. Pour lui, les utricules (les cellules) de différents tissus sont véritablement la pièce fondamentale de leur organisation. Les variations de structure n'ont pas d'importance. Les cellules ne diffèrent que par la nature des liquides qu'elles contiennent ; cependant cette différence des liquides en atteste une dans la nature intime de la membrane qui forme l'utricule élémentaire. Cette conception fonctionnelle de la cellule est la plus scientifique que la première moitié du XIX^e siècle ait connu.

La différence de l'action sécrétoire prouve la différence de la nature du filtre sécrétoire (la membrane). L'élément actif est la paroi de la cellule. Aussi la notion de membrane cellulaire est-elle omniprésente dans les mémoires de Dutrochet; il y fait constamment allusion, sans que cela corresponde à quelque chose de précis. Ce n'est pas étonnant quand on pense que l'existence même de ces membranes a longtemps été débattue : à la fin du XIX^e siècle, la cellule était considérée par certains comme une masse colloïdale sans frontière nette. Il aura fallu attendre 1958 pour que la première photographie en microscopie électronique convainque définitivement tous les scientifiques de son existence.

Au sujet des cellules végétales, il écrit que "les fluides pour passer d'un organe creux à un autre, ont besoin de traverser les deux parois contiguës de ces organes; car l'observation démontre que tous ces organes ont chacun une membrane propre¹²" Cette assertion est originale par rapport à celle d'auteurs antérieurs qui pensaient, au contraire, qu'il y avait une communication directe entre les "organes" (les cellules végétales). Pour ce qui est des cellules animales, il décrit les cellules de glandes salivaires d'escargot et précise qu'elles « s'évanouissent comme bulles de savon en présence de potasse ». Il a bien observé que l'"endosmose" obtenue par suspension des cellules dans l'eau conduisait à une lyse¹³ des cellules et précise à propos du globule rouge (hémolyse) qu'"une membrane d'une extrême délicatesse l'entoure". Il est amusant de constater qu'il fait alors une erreur : il avance que la membrane est la "seule dépositaire de la matière rouge qui colore ces corpuscules". Non ! l'hémoglobine ne réside pas dans la membrane !

12. *Recherches anatomiques et physiologiques sur la structure intime des animaux et des végétaux, et sur leur motilité*, Baillière éditeur 1824, page 49.

13. La lyse est l'éclatement de la membrane cellulaire.

Ceci étant il a essentiellement travaillé sur des vessies de porc ou des caecums de poulet, c'est-à-dire des tissus épithéliaux¹⁴. La structure de ces tissus est complexe et comporte en particulier un épithélium constitué de cellules jointives reliées par des "jonctions serrées" protéiques qui bloquent la circulation des fluides entre les cellules et assurent l'étanchéité entre les compartiments tissulaire. On se rend donc bien compte que le passage au travers d'un urothélium (épithélium de vessie) pose des problèmes supplémentaires par rapport à l'entrée d'une molécule dans des cellules mises en suspension et isolées dans un milieu aqueux pour les besoins de l'expérience.

Dutrochet, limité par les connaissances de son époque, n'a pas pu, évidemment, descendre au niveau de ces structures et analyser les détails de leur fonction osmotique. Pour lui, les membranes cellulaires aussi bien que les épithelia représentaient des "boîtes noires". Il n'a jamais envisagé le concept de semi-perméabilité, c'est à dire la seule perméabilité de la membrane au solvant (l'eau) et son imperméabilité aux autres constituants de la solution, ce qui a fourni l'explication du phénomène, comme nous le verrons ci-après. Pour lui, il y avait toujours deux courants opposés au travers des membranes ; simplement, celui de l'exosmose était moins important, ce que des expériences avec un colorant, l'indigo, lui avaient permis d'avancer. Il n'avait certainement pas totalement tort : la membrane semi-perméable idéale n'existe pas, la membrane réelle avec tout un système de canaux et de pompes en est bien éloignée.

LES PRÉCURSEURS ET LES SUCCESSEURS – LE PRIX NOBEL DE VAN'T HOFF.

Quel a été l'environnement historique des recherches de Dutrochet sur l'osmose, aussi bien avant les années 1820 qu'après ? Comment ont-elles débouché sur la notion de semi-perméabilité ?

Nous avons dit que la découverte de l'osmose est souvent attribuée à Dutrochet. C'est sans tenir compte de l'étude de l'abbé Nollet¹⁵, en 1748. L'abbé avait immergé dans un récipient d'eau une fiole cylindrique remplie d'éthanol ("esprit de vin") et fermée par une vessie. Il s'aperçut au bout de cinq heures que la vessie était fortement gonflée.

14. Un épithélium est un tissu de cellules jointives. Un épithélium est souvent à la frontière de deux milieux : l'épiderme ou le pourtour des organes sont des épithéliums.

15. Nollet, H.L. « Recherches sur les causes du bouillonnement des liquides », 1748, 101-104. *Mémoires de Mathématiques et de Physique 1748* in *Histoire de l'Académie Royale des Sciences 1748*, Imprimerie Royale, Paris, 1752.



Figure 7 : Une des premières expériences d'osmose, par l'abbé Nollet (1700-1770)

Reprenant l'expérience avec une bouteille à demi remplie, il observa que de l'eau rentrait dans la bouteille, pourvu que l'éthanol soit en contact avec la vessie. Poursuivant son travail, il démontra fort bien que la membrane était perméable à l'eau et non à l'alcool, autrement dit qu'elle était semi-perméable, hypothèse que Dutrochet n'explorera pas. Nous avons aussi rapporté le travail de Porret, que Dutrochet avait utilisé pour démontrer le rôle de l'électricité, en en lui reconnaissant l'antériorité. Dutrochet se distingue des ces expérimentateurs, car il va reconnaître la généralité du phénomène, chercher son mécanisme et sa signification.

Quant aux travaux postérieurs qui découleront de ceux de Dutrochet, ils sont bien connus et nous nous bornerons à les résumer. En 1864, Moritz Traube (1826-1894) réalise la première membrane artificielle présentant l'osmose, avec des précipités de ferrocyanure de cuivre. En 1871, de Vries étudie des fragments de betteraves rouges immergées dans l'eau ; ni le sucre ni le pigment intracellulaires ne passent dans le bain et les cellules apparaissaient inchangées à l'intérieur de leurs parois celluloses rigides. Si l'eau pure est remplacée par une solution concentrée de NaCl ou de sucre, la cellule se contracte, se détachant de la paroi cellulosique. De Vries conclut que la membrane cellulaire est semi-perméable, laissant passer l'eau mais s'opposant au transfert de substances dissoutes. W.F. Pfeffer (1845-1920) postule, en 1877, que toutes les cellules vivantes sont entourées d'une membrane semi-perméable, avec une forte perméabilité à l'eau et une faible perméabilité à l'alcool et aux sucres. Enfin, en 1886, van't Hoff établit l'analogie entre les solutions aqueuses et les gaz parfaits et applique la thermodynamique à l'osmose. Il établit une loi similaire à la loi de Gay-Lussac. Pour ces résultats et ceux sur la cinétique chimique, le premier prix Nobel, en 1901, lui fut attribué.



Figure 8 : Quelques savants sur la route de la compréhension de l'osmose au XIX^e siècle. Après Porret et Dutrochet, voici en haut l'Anglais Thomas Graham (1805-1869) et l'Allemand Moritz Traube (1826-1894) ; en bas l'Allemand Wilhelm Pfeffer (1845-1920), les Hollandais Hugo De Vries (1848-1925) et Jacobus van't Hoff (1852-1911).



Le dessalement de l'eau de mer par osmose inverse

L'utilisation des phénomènes osmotiques se fait dans trois domaines bien connus : l'électroosmose pour lutter contre l'humidité des murs (cf. figure 4), la dialyse en médecine, en particulier dans l'insuffisance rénale, l'osmose inverse pour la purification de l'eau et le dessalement de l'eau de mer.

Le principe de cette dernière application est d'inverser le sens de l'osmose en appliquant une pression sur le liquide le plus concentré : c'est alors le solvant du milieu le plus concentré qui franchit la membrane vers le milieu moins concentré (osmose inverse) : ici les molécules de l'eau de mer (sans les solutés salins) qui passent dans le compartiment d'eau pure.

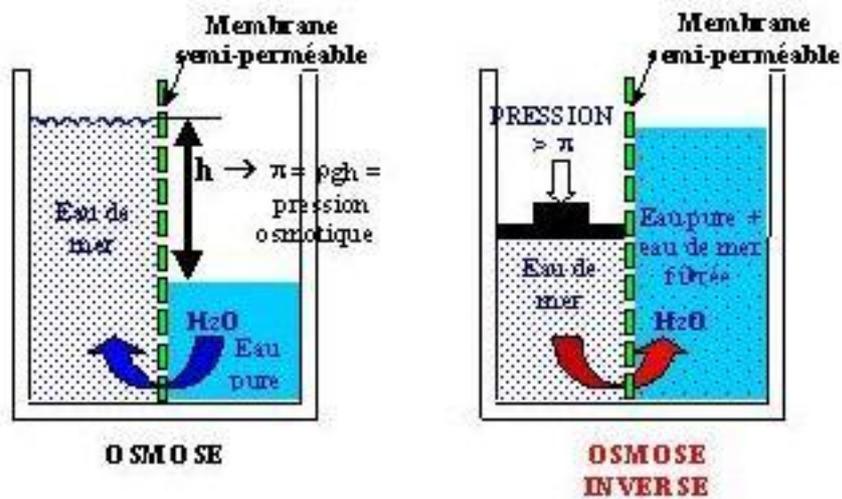


Figure 9 : Dessalement de l'eau de mer par osmose inverse (image CultureSciences Chimie, Eduscol, MEN) ; ci-dessous, usine de dessalement d'Hadera, Israël (photo Ide-tech)



UNE MANIFESTATION EMBLÉMATIQUE DE L'OSMOSE, L'HÉMOLYSE, ENFIN COMPRISE – LE PRIX NOBEL D'AGRE

Par quel mécanisme moléculaire l'eau pénètre-t-elle dans les globules rouges placés dans l'eau et les fait éclater ? Dans les années 1990, les mécanismes moléculaires permettant le passage de l'eau au travers des membranes animales restaient non élucidés. Il était en effet difficile de préciser le passage facilité de l'eau au travers des membranes dans le cadre du *modèle de la mosaïque fluide* proposé en 1972 par Singer et Nicholson et largement accepté par la communauté scientifique. Le transport passif de l'eau au travers d'une telle membrane, le long du gradient de concentration, est réalisé soit par

diffusion directement à travers la bicouche lipidique, soit par diffusion facilitée par une protéine de transport.

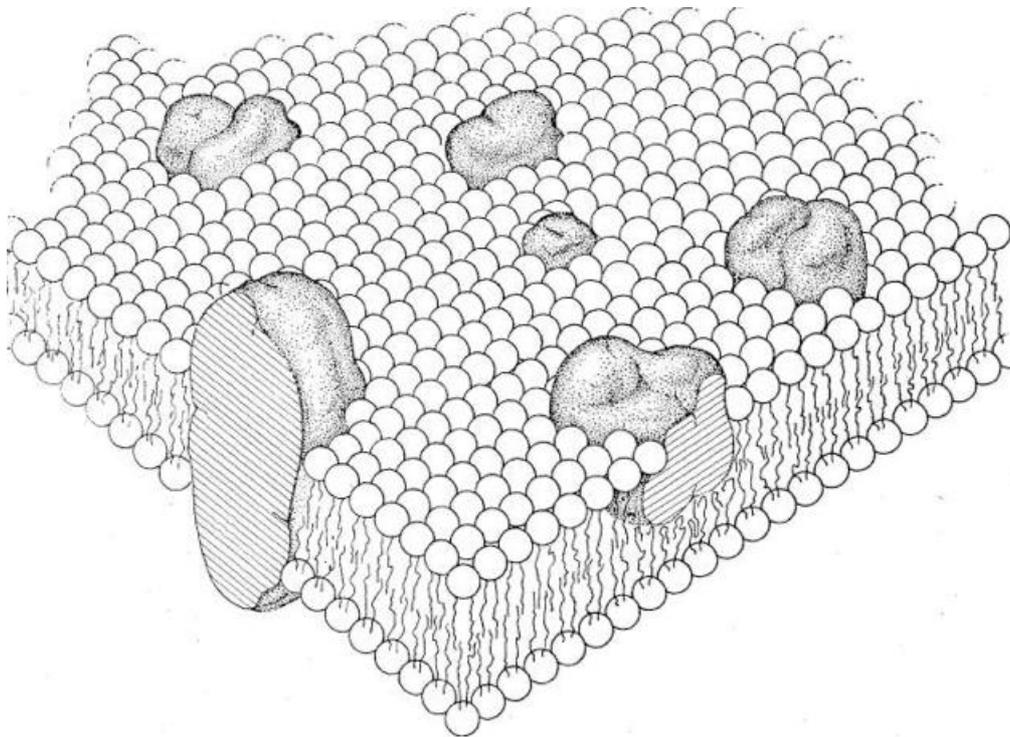


Figure 10 : Modèle de la mosaïque fluide d'après Singer et Nicholson, Science, 1972, 175, 720-731. Dans ce modèle, la matrice membranaire est constituée d'une bicouche de phospholipides et de cholestérol. Chaque lipide a sa tête polaire hydrophile orientée vers l'extérieur de la membrane et sa queue hydrophobe (chaîne d'acide gras saturée ou insaturée) orientée vers l'intérieur de la bicouche. Dans cette bicouche sont enfouies des protéines. L'ensemble est hétérogène dans l'espace et dans le temps, ce qui explique sa dénomination de mosaïque fluide.

L'utilisation de modèles expérimentaux de bicouches purement lipidiques avait permis de déterminer leur perméabilité à l'eau : or celle-ci était environ 50 fois plus faible que celle observée dans les globules rouges. On suspectait donc qu'une protéine membranaire devait faciliter l'entrée de l'eau dans ceux-ci. Mais quelle protéine ? En 1986, Gheorge Benga, un chercheur roumain (né en 1946), prouva qu'une protéine ou un groupe de protéines pouvait en effet faciliter le passage de l'eau au travers des membranes des globules rouges.

En 1992, Peter Agre, un chercheur américain, reconstitua une protéine de la membrane du globule rouge (CHIP 28) dans un œuf de xénope et observa qu'elle induisait une perméabilité à l'eau. Cette protéine rebaptisée "aquaporine" faisait bien partie du groupe proposé par Benga et justifiait la haute perméabilité de cette membrane à l'eau. Une question restée insoluble depuis presque deux siècles était enfin résolue : Agre reçut pour cela le prix Nobel de Chimie en 2003.

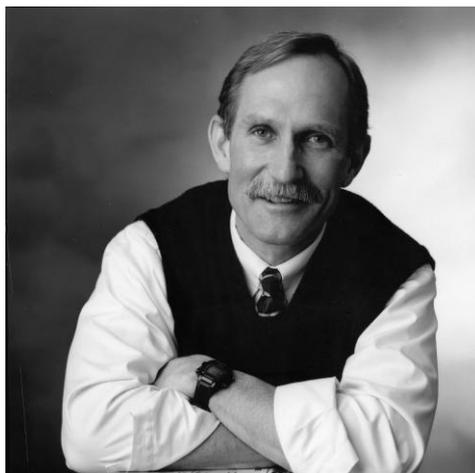


Figure 11 : Peter Agre (né en 1949), prix Nobel de chimie 2003 (photo John Hopkins School of Medicine, Baltimore, Md).

Depuis, plus de 500 aquaporines ont été découvertes. Mais pour ce qui est des flux de l'eau au travers de la vessie de porc ou du cæcum de poulet, et des épithelia en général, il ne faudrait cependant pas croire que leurs mécanismes moléculaires soient totalement expliqués. Au vu de la complexité de ces épithelia, les controverses vont actuellement bon train. Les phénomènes osmotiques analysés par Dutrochet ne sont pas encore totalement compris !

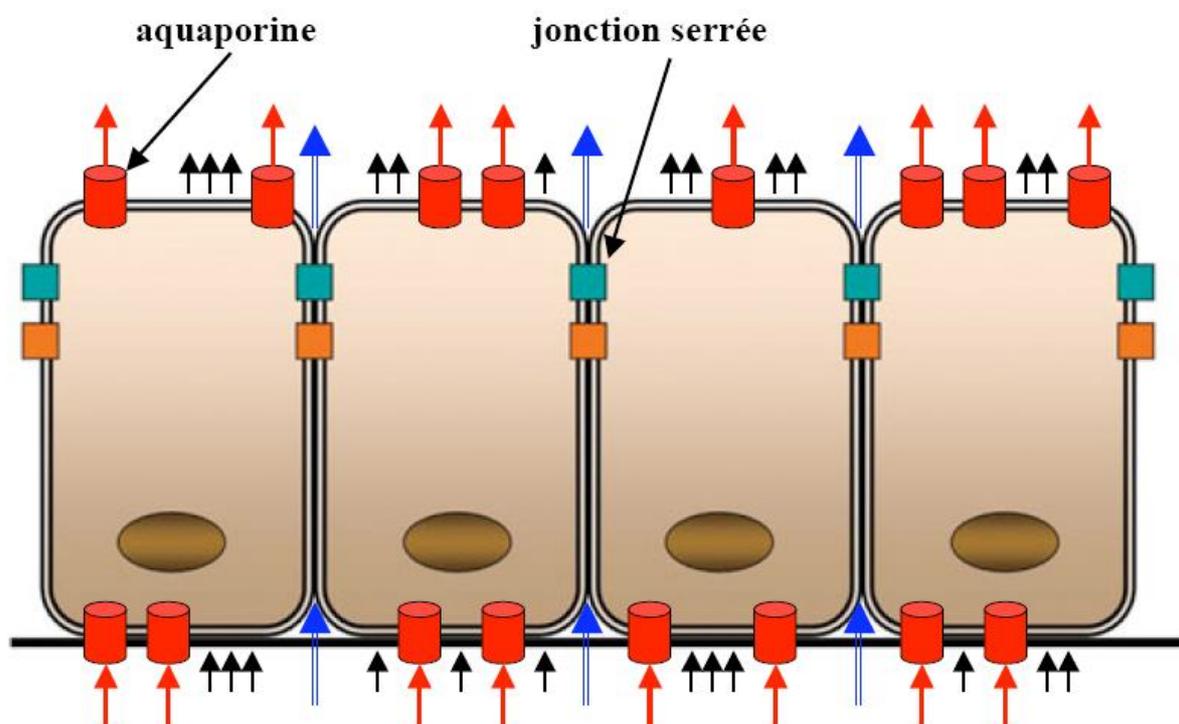


Figure 12 : Trois chemins possibles de l'eau au travers d'un épithélium. Un épithélium (vessie de porc, caecum de poulet, par exemple) comprend une couche unicellulaire de cellules en contact les unes avec les autres et reliées par des jonctions serrées. Si des aquaporines sont présente, l'eau passera préférentiellement au travers

d'elles (flèches rouges). L'eau peut aussi passer par diffusion passive au travers des bicouches lipidiques (flèches bleues) ou bien au travers des jonctions serrées (flèches noires)¹⁶.

CONCLUSIONS

En 1827, le phénomène osmotique était connu depuis une cinquantaine d'années et Dutrochet n'en était pas le découvreur. Mais c'est Dutrochet qui allait, le premier, s'attacher à l'analyse de son mécanisme – approche par laquelle il se démarquait de la démarche des autres botanistes et physiologistes de l'époque. C'est lui qui allait, le premier encore, en reconnaître la généralité et la signification : n'écrivit-il pas en 1828 que « l'endosmose est véritablement l'action fondamentale de la vie » ?

Il considéra les cellules, et ce fut sa grande originalité, comme des entités physiologiques, comme les unités fondamentales d'échange métabolique – leur nutrition étant régie par l'entrée sélective de nutriments au travers de la membrane cellulaire, les déchets étant éliminés par leur sortie sélective. Il introduisit un processus matérialiste, mécaniste, physique dans les sciences du vivant, permettant de comprendre un phénomène biologique en dehors du vitalisme qu'il considérait comme un "mysticisme" et dont il fut un des adversaires les plus déterminés dans les années 1820-1830. Il ouvrit les portes d'une physiologie générale exacte et rationnelle.



(juin 2012)

16. Pour les détails, voir Fischbarg, J., "Fluid Transport Across Leaky Epithelia: Central Role of the Tight Junction and Supporting Role of Aquaporins". *Physiological Reviews* 2010, 90, 1271-1290